



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“RESPIRACIÓN DEL SUELO EN ETAPA TEMPRANA
DE RESTAURACIÓN ACTIVA DE BOSQUE EN
VALLE ALUVIAL DE MONTAÑA TROPICAL”**

Tesis que para obtener el título de
LICENCIADO (A) EN BIÓLOGIA

PRESENTA:

LUIS BRIONES SÁNCHEZ

DIRECTORA:

MARÍA SUSANA ALVARADO BARRIENTOS



SEPTIEMBRE 2022

AGRADECIMIENTOS

A la Benemérita Universidad de Puebla (BUAP) y a la Facultad de Ciencias Biológicas, por brindar la oportunidad de presentar el proyecto de Tesis; al Instituto de Ecología INECOL, por permitirnos trabajar en sus instalaciones; a Nestlé S. A. (planta Coatepec) por financiar el proyecto de restauración (número de proyecto 10707); a CONACYT (Convocatoria 2019 de Apoyo a la Infraestructura Científica y Tecnológica proyecto 301289), por otorgar los fondos para la compra del equipo especializado de campo utilizado en esta tesis; a Dra. María Susana Alvarado Barrientos, por permitirme participar en uno de sus proyectos; así como también transmitirme conocimientos, tanto teóricos como técnicos, que me serán de utilidad en mi desarrollo profesional; a M. en C. Víctor Vásquez Reyes, por su ayuda durante el trabajo de campo e identificación de la flora de los sitios trabajados; a M. en C. Sandra Rocha Ortiz, M. en C. Karla Tapia Fierro y M. en C. Ninfa Portilla, por realizar análisis de suelo en el LAQSAP del INECOL; a M. en C. Luis Daniel Olivares Martínez, por realizar las pruebas de infiltración de los tres sitios de estudio; a Dra. Fabiola López-Barrera, por permitir trabajar en su proyecto de restauración activa; a Dr. Oscar Luis Briones Villareal y a M. en C. Graciela Sánchez Ríos; por su ayuda tanto aspectos profesionales como personales.

ÍNDICE	
AGRADECIMIENTOS	2
RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	6
<i>Respiración del suelo y sus controles biofísicos</i>	9
<i>Factores abióticos</i>	11
<i>Factores bióticos</i>	13
<i>Variación temporal de la respiración del suelo</i>	14
<i>Métodos de medición de la respiración del suelo</i>	15
<i>Método directo de medición con cámara dinámica cerrada e IRGA portátil</i>	16
HIPÓTESIS	21
OBJETIVO GENERAL	23
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
METODOLOGIA	24
<i>Áreas y sitios de estudio</i>	24
<i>Mediciones en campo</i>	26
<i>Análisis estadístico</i>	29
RESULTADOS	31
<i>Respiración del suelo en los sitios de estudio</i>	31
<i>Variables ambientales examinadas: propiedades edáficas, variables meteorológicas y cobertura del suelo</i>	31
<i>Controles biofísicos de la respiración del suelo</i>	36
<i>Efecto del tiempo de instalación del anillo</i>	40
DISCUSIÓN	40
<i>Respiración del suelo según uso del suelo y como indicador del desarrollo de la restauración ecológica activa</i>	40
<i>Controles biofísicos de la respiración del suelo: temperatura y humedad</i>	44
<i>Demás controles biofísicos de la respiración del suelo</i>	46
<i>Otras variables ambientales o fisicoquímicas del suelo no consideradas como controles biofísicos</i>	48
<i>Aspectos metodológicos y de diseño de toma de mediciones</i>	49
CONCLUSIONES E IMPLICACIONES	50
REFERENCIAS	52
ANEXOS	59

RESUMEN

El carbono es un componente fundamental para la vida en el planeta y se encuentra en movimiento constante ciclando entre diferentes almacenes, por ejemplo, la atmósfera, la biósfera y el suelo. El conocimiento de los flujos de carbono ha ganado relevancia debido a la relación del aumento de la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera, principalmente el dióxido de carbono (CO_2), con el cambio climático global por efecto de acciones humanas. Entre éstas, se encuentra el cambio de cobertura/uso del suelo, donde el ciclo del carbono es alterado debido a diversos cambios en las condiciones del sitio. Para contrarrestar esto, se ha planteado la restauración ecológica activa, que busca reestablecer estructura, diversidad y funcionamiento de un ecosistema. Dado que la respiración del suelo (o flujo CO_2 suelo-atmósfera) se ha utilizado como indicador de salud del suelo, este flujo también podría ser indicador de la recuperación funcional de un sitio bajo restauración. Considerando esto, se midió la respiración del suelo (R_s) *in situ* en la etapa temprana de un proyecto de restauración ecológica activa del bosque mesófilo de montaña, en un valle aluvial ubicado en Coatepec, centro de Veracruz. Se escogieron tres sitios: un pastizal (PAST) bajo pastoreo de ganado que representa el uso de suelo que reemplazó al bosque (i.e. referencia negativa), el sitio contiguo que está bajo restauración activa (REST) iniciando en 2019, y un sitio cubierto con bosque mesófilo de montaña no intervenido representando al ecosistema de referencia positiva (BOSQ). Las mediciones se realizaron durante dos períodos de la temporada seca (dic-feb y abril-mayo) del 2021, utilizando un analizador portátil infrarrojo de gases traza junto con una cámara cerrada dinámica y anillos de PVC. Además, se evaluaron los posibles controles biofísicos de la respiración del suelo, para lo cual se midieron parámetros ambientales incluyendo variables del estado del tiempo, características fisicoquímicas e hidrológicas del suelo, y el porcentaje de cobertura de la vegetación. Se encontró que la R_s fue diferente en los tres sitios siendo BOSQ el que presentó los valores más bajos ($3.89 \pm 0.77 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y PAST los más elevados ($7.48 \pm 3.83 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),

mientras que REST presentó valores similares a BOSQ ($4.75 \pm 1.97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Con un modelo de regresión múltiple escalonado se encontró que los controles biofísicos de la R_s fueron: el contenido de humedad, la temperatura, la cobertura vegetal, el fósforo total y la densidad aparente del suelo. También se encontró que el tiempo desde la instalación de los anillos tiene un efecto en la medición de R_s , sin embargo, este efecto es probablemente un artefacto del diseño experimental y no directamente asociado a perturbaciones al suelo por la instalación del anillo. Se concluye que el efecto de la restauración es observable en las magnitudes de R_s , pero se recomienda continuar el monitoreo a largo plazo para conocer los patrones de R_s a través del desarrollo de la restauración del bosque.

PALABRAS CLAVE: Respiración del suelo, Restauración activa, Bosque aluvial, Pastizal, IRGA

INTRODUCCIÓN

Entre los ciclos biogeoquímicos vitales del planeta se encuentra el del carbono. Este elemento es el componente fundamental de las moléculas orgánicas esenciales para el metabolismo y reproducción, es decir, el carbono es constitutivo de la vida en el planeta. El ciclo del carbono describe cómo se intercambia este elemento entre grandes almacenes: océanos, sedimentos, rocas, cuerpos de agua continental, atmósfera, y biósfera (Bruhwiler, L. Michalak, R. Birdsey, J. Fisher, R. Houghton, D. Huntzinger y J. Miller., 2018). El carbono se encuentra en un flujo constante entre sus almacenes, también conocidos como sumideros o reservorios, en los cuales es retenido por diferentes periodos de tiempo hasta que son liberados hacia otro almacén. Su liberación, o flujo entre uno y otro almacén, se debe a procesos biológicos, químicos y físicos; incluyendo también las actividades humanas, como la combustión, principalmente de combustibles fósiles y el cambio en el uso del suelo (M. Yáñez, I. Cantú, H. González, J. Marmolejo, E. Jurado y M. Gómez., 2017).

El ciclo del carbono puede dividirse en dos subciclos, uno rápido y uno lento, dependiendo del tiempo que le toma al carbono moverse de un reservorio a otro. El subciclo rápido consta de un intercambio entre la superficie de los cuerpos de agua, la superficie del suelo, la biósfera y la atmósfera; mientras que el lento consta de un flujo entre los reservorios geológicos, los océanos profundos y la atmósfera (Bruhwiler *et al.*, 2018). En el subciclo rápido, el carbono pasa de la atmósfera hacia la biosfera a través de las plantas en forma de dióxido de carbono, por medio del proceso de la fotosíntesis. El carbono transformado en biomasa, a su vez, se transfiere entre distintos componentes de la biósfera (por ejemplo, de plantas a animales) y permanecerá allí hasta que sea liberado hacia la atmósfera con el proceso de respiración. Parte de este carbono pasará un período relativamente corto almacenado en el suelo antes de que una parte sea liberada también hacia la atmósfera por el proceso denominado respiración del suelo, o transferido a otro reservorio a través del movimiento del agua dentro o sobre el suelo. En el subciclo lento, el carbono almacenado en el suelo se mueve por la actividad de las rocas

sedimentarias, y es regresado a la atmósfera cuando ocurren sucesos de vulcanismo (Bruhwiler *et al.*, 2018).

El estudio de la respiración del suelo, que es el flujo de CO₂ de la superficie del suelo hacia la atmósfera, ha tomado gran relevancia en décadas recientes. Esto, porque es uno de los más grandes flujos dentro del ciclo del carbono (J. Jian, C. Gough, D. Sihi, A. Hoppole, B. Bond, 2020). Se ha estimado que 68-98 Pg de carbono se mueven del suelo hacia la atmósfera al año (Zhang, Y., Guo, S., Liu, Q., Jiang, J., Wang, R., & Li, N., 2014). Además, es importante el estudio de todas las emisiones de carbono hacia la atmósfera debido a la actual crisis climática causada por las perturbaciones al ciclo del carbono generadas por actividades humanas desde la revolución industrial (Bruhwiler *et al.*, 2018). Entre estas perturbaciones se encuentra principalmente la extracción y quema de combustibles fósiles, y los cambios en el uso/cobertura del suelo y la vegetación. Ambas perturbaciones aceleran el ciclo al liberar grandes cantidades de carbono desde almacenes superficiales y subterráneos hacia la atmósfera, lo que resulta en un aumento del efecto invernadero que el CO₂, junto con otros gases, generan (Bruhwiler *et al.*, 2018). Entre algunas de las más graves consecuencias de estas perturbaciones al ciclo del carbono, se encuentra el aumento en la temperatura media del planeta (J. Hansen, R. Ruedy, M. Sato & K. Lo, 2017), la acidificación del océano (Bates, 2007) y la intensificación del ciclo hidrológico (Huntington, 2006).

En consecuencia, es crítico cuantificar la respiración del suelo y entender cómo diferentes variables afectan el aumento de la salida del carbono almacenado en el suelo de distintos ecosistemas hacia la atmósfera. Como se mencionó antes, una de las principales causas del aumento en la liberación de carbono ha sido el cambio de uso del suelo, por ejemplo, cuando un área natural es transformada para ser utilizada en actividades agrícolas o ganaderas, o destinada como asentamiento humano (Raich & Tufekcioglu, 2000). El cambio de uso del suelo modifica, no sólo la cantidad y tipo de cobertura vegetal, sino también las características físicas, químicas y biológicas del suelo, influyendo directamente en la capacidad del suelo para retener carbono (Lal, 2003). Por lo tanto, alteraciones como la deforestación,

pueden causar que el suelo aumente las emisiones de carbono a través de la respiración del suelo, aumentando así el efecto invernadero ocasionado por el CO₂ y otros gases (Lal, 2003).

Como una de las soluciones al problema de la creciente concentración de carbono en la atmósfera, basándose en las funciones de los ecosistemas (Griscom *et al.*, 2017), se ha propuesto la restauración ecológica de áreas perturbadas. Estas soluciones basadas en la naturaleza se basan en la expectativa que el área recupere su potencial para asimilar carbono de la atmósfera y retenerlo en biomasa y/o el suelo (Lal, 2003). Este es uno de los servicios ecosistémicos relacionados al ciclo del carbono que es necesario restaurar en zonas degradadas (Shi *et al.*, 2019).

Existen dos tipos de restauración ecológica según el grado de intervención humana. La primera es conocida como “restauración pasiva”, en la cual el ser humano no interviene con el área dejando que la vegetación y el suelo se regenere naturalmente, es decir, por sí sola. La segunda recibe el nombre de “restauración activa”, en la que el ser humano participa de forma directa con intervenciones en el área para recuperar la vegetación y el suelo, teniendo un ecosistema de referencia positiva. Esto quiere decir que el ecosistema de referencia positiva es representativo de la estructura, diversidad y funcionamiento del ecosistema que se encontraba naturalmente en el área previo al cambio de cobertura/uso del suelo. Por otro lado, también se puede tener una referencia negativa de la restauración. En este caso, el ecosistema representa las condiciones del área en estado de degradación o disturbio previo a la restauración ecológica (P. Meli, K. Holl, J. Rey, H. Jones, P. Jones, D. Montoya, D. Mateos, 2017).

Recientemente se han realizado investigaciones en las que la respiración del suelo es utilizada como una de las variables para medir los efectos generados tras un periodo de restauración activa (Shi *et al.*, 2019). A pesar de esto, aún es necesaria más investigación sobre cómo los cambios generados por la restauración activa contribuyen a restaurar el servicio ecosistémico de almacenamiento de carbono en el suelo a través de evitar mayores emisiones de CO₂ desde este reservorio. La respiración del suelo ha sido propuesta como un indicador de la salud

de los suelos (Arshad & Martin, 2002), así que puede ser indicativo del éxito de los proyectos de restauración de ciertos ecosistemas, tal como los bosques (Harris, 2003).

Considerando todo lo anterior, es necesario contribuir con el avance de la frontera del conocimiento a través de estudios observacionales de la respiración del suelo en sitios que estén involucrados en proyectos de restauración ecológica. Esta es la meta del presente estudio, donde se midió la respiración del suelo *in situ* en el contexto de un proyecto reciente de restauración ecológica activa del bosque mesófilo de montaña, en un valle aluvial ubicado en Coatepec, Veracruz. Para esto, se escogieron tres sitios representativos de distintas etapas de la restauración ecológica en este ambiente: i) un sitio es utilizado actualmente para pastoreo de ganado que previamente, al menos hace 80 años, estaba cubierto por bosque mesófilo de montaña; ii) un sitio que fue usado para el mismo propósito que el anterior pero el ganado fue excluido y está bajo el proceso de restauración ecológica activa desde el año 2019; y, iii) un sitio cubierto con bosque mesófilo de montaña sin intervenciones previas. El sitio de pastizal se considera como la referencia negativa de la restauración, mientras que el sitio de bosque es la referencia positiva.

En las siguientes subsecciones se presenta el marco teórico y estado del arte correspondiente al tema del presente estudio.

Respiración del suelo y sus controles biofísicos

Estrictamente, la respiración del suelo es la producción total de CO_2 en el suelo. Este gas es generado por la respiración de las raíces (respiración autótrofa) y por el metabolismo de los organismos heterótrofos como las bacterias (respiración heterótrofa) (A. Cueva, C. Robles, J. Garatuza, E. Yépez, 2016; Figura 1). No todo el CO_2 producido en el suelo es emitido efectivamente hacia la atmósfera. A pesar de esto, por convención de la comunidad científica, se puede utilizar el término “respiración del suelo” intercambiamente con el término “flujo de CO_2 del suelo” hacia la atmósfera o “emisión de CO_2 ” (Luo & Zhou, 2010); este trabajo se apega a esta convención.

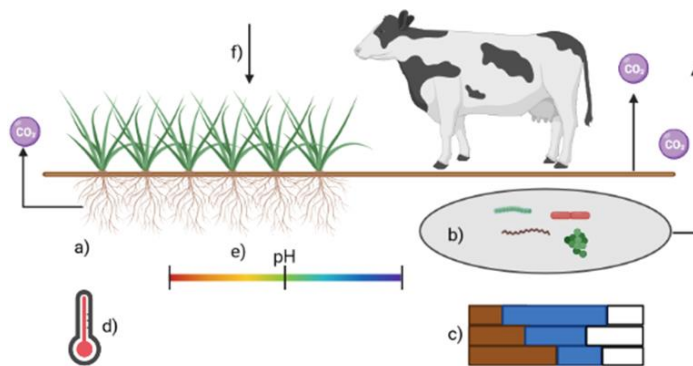


Figura 1. La respiración de suelo es una parte del ciclo de carbono. Representa solo el carbono que es liberado del suelo hacia la atmósfera por la actividad de las raíces (respiración autótrofa) (a) y los organismos heterótrofos como las bacterias (b). Es afectada por factores abióticos como la humedad (c), la temperatura (d) y el pH (e) del suelo. El carbono entra nuevamente al suelo a través de la materia orgánica creada a través del proceso de fotosíntesis (f). Creado con BioRender.

Como se mencionó antes, el flujo de CO_2 del suelo es de gran importancia, ya que representa uno de los mayores intercambios de carbono entre los ecosistemas terrestres y la atmósfera, superado únicamente por la fotosíntesis. Nuevamente, por convención de la comunidad científica, el flujo de CO_2 se representa con dirección desde la superficie hacia la atmósfera, por lo que la respiración del suelo se anota con un signo positivo al ser una emisión de CO_2 que aumenta la concentración del gas en la atmósfera. Por otro lado, un signo negativo se usa para la fotosíntesis al representar el flujo de CO_2 desde la atmósfera hacia la superficie terrestre, es decir, una asimilación del gas disminuyendo la concentración del mismo en la atmósfera (Luyssaert, S.; Reichstein, M.; Schulze, E-D; Janssens, I. A.; Law, B. E.; Papale, D.; Dragoni, D.; Goulden, M. L.; Granier, A.; Kutsch, W. L.; Linder, S.; Matteucci, G.; Moors, E.; Munger, J. W.; Pilegaard, K.; Saunders, M.; Falg, E. M., 2009).

Existen diferentes factores, tanto bióticos como abióticos, que afectan la magnitud de la respiración del suelo, es decir, que modifican la velocidad con la que el CO₂ es liberado hacia la atmósfera. El comprender cómo los factores abióticos y bióticos interactúan y afectan la respiración del suelo, así como su variación temporal, ha generado un gran interés en la comunidad científica. Esto se debe a la relación del aumento en la concentración de CO₂ en la atmósfera con el cambio climático, como se describió en la sección anterior (Bruhwiler *et al.*, 2018). En particular, es de interés conocer los controles ambientales de la respiración del suelo para poder pronosticar el estado del ciclo del carbono en el futuro y a nivel local, regional y mundial. Además, es importante para diseñar acciones de mitigación del cambio climático relacionadas al manejo integrado del territorio (K. Dybala, V. Matzek, T. Gardali, N. Seavy, 2019).

Factores abióticos

Entre los factores abióticos, los controles que se han reportado como más significativos son la temperatura y la humedad del suelo (Yáñez *et al.*, 2017). La temperatura puede afectar a corto, mediano y largo plazo (O. Atkin, E. Edwards, B. Lowey, 2000). Esto se debe a que afecta el metabolismo de las enzimas de las raíces, sin embargo, el efecto depende en gran parte de la especie de la planta y su capacidad para aclimatarse al cambio de temperatura (Atkin *et al.*, 2000). Esto, porque una rápida aclimatación reduce los efectos del cambio de temperatura, haciendo que la respiración de las raíces tenga cambios poco notables. Caso contrario, cuando la aclimatación es más lenta, la respiración de las raíces será más dependiente de la temperatura de la zona, haciendo que sea menor en el invierno y mayor en el verano (Atkin *et al.*, 2000). Los efectos de la temperatura no afectan solamente a las plantas, sino que también afecta a la fauna del suelo. Esto se debe a que la fauna necesita de una temperatura mínima para poder realizar los procesos de descomposición de materia orgánica que produce CO₂ en el suelo, por lo que las bajas temperaturas pueden retrasar este proceso reduciendo así la respiración del suelo (C. Mikan, J. Schimel, A. Doyle, 2002).

En cuanto a la humedad del suelo, esta puede tener efectos variados en la respiración del suelo, ya que, su efecto depende de cómo reacciona la biota del suelo a la magnitud del contenido de agua en el suelo (L. Xu, D. Baldocchi, J. Tang, 2004). En caso de que haya demasiada humedad se corre el riesgo de que las bacterias no sean capaces de sobrevivir, debido a que el agua puede romper sus paredes celulares. Por otro lado, la respiración de las raíces incrementa rápidamente conforme al aumento de humedad del suelo (Xu *et al.*, 2004). La respiración del suelo suele estar en su punto máximo en cierto rango específico de humedad del suelo, el cual puede variar dependiendo de la zona y los organismos que habitan en ella (Xu *et al.*, 2004). Por lo tanto, se espera que la respiración del suelo sea mayor cuando se alcanza un punto medio en cuanto a la humedad, donde el suelo no está saturado de agua, pero contiene suficiente agua para que las raíces y los microorganismos puedan desarrollarse óptimamente (Xu *et al.*, 2004).

Otras propiedades, como el tipo de suelo o textura, el tamaño de los poros, el pH, el fósforo (P) y la razón carbono/nitrógeno (C/N) pueden tener un efecto en la tasa de respiración del suelo. La textura del suelo indica la facilidad con la que se realiza el intercambio gaseoso con la atmósfera; suelos de textura gruesa, como los suelos arenosos, tienen un intercambio rápido, mientras que, en los suelos finos, como los arcillosos y limosos, el intercambio será más lento (Fassbender, 1994). El tamaño de poro afecta la capacidad del suelo para retener agua y mantener al suelo bien oxigenado, lo que, a su vez, modifica la capacidad de la biota del suelo para descomponer la materia orgánica. Los suelos bien aireados (porosidad alta) tienen una mayor facilidad para descomponer la materia orgánica (Fassbender, 1994). En cuanto al pH, mientras menor sea (< 5.5), las condiciones son nocivas para las raíces de las plantas porque se dificulta la absorción de elementos como el Ca, Mg, Mn, Zn y Cu (Fassbender, 1994). De la misma manera, la biota del suelo y su actividad metabólica es alterada ante condiciones de pH bajo, reduciendo la actividad de descomposición de la materia orgánica y afectando el ciclo de los nutrientes (F. Rentería, A. Rincón, T. López, A. Heres, L. Izquierdo, F. Valladares, J. Curiel, 2018). Entonces, se ha visto que el pH puede tener una correlación positiva con la respiración del suelo (I. Wanyama, D. E. Pelster, K. Butterbach-Bahl,

L. V. Verchot, C. Martius y M. C. Rufino, 2019). Para el fósforo, (Keith, Jacobsen, & Raison, 1997) han reportado que este tiene un efecto positivo en el tamaño de los tallos de los árboles de la zona, pero negativo en la respiración de raíces; donde puede generar aproximadamente una reducción de 8% en la Rs. Esto ocurre debido a una reducción en la alocaación de asimilados bajo el suelo, lo que resultaría en una reducción en el crecimiento y respiración de raíces.

En cuanto a la razón C/N, se ha encontrado que la actividad de la biota del suelo aumenta cuando el suelo tiene una cantidad suficiente de nitrógeno (Keith, Jacobsen, & Raison, 1997); sin embargo, una cantidad de carbono también necesaria (Eberwein, J. R., Oikawa, P. Y., Allsman, L. A., & Jenerette, G. D., 2015). Se ha observado que aun cuando el suelo tenga altas cantidades de nitrógeno, éste necesita carbono para que el nitrógeno pueda ser asimilado, aumentado así la fertilidad del suelo (Eberwein *et al.*, 2015). Esto causa que cuando un suelo es rico tanto en carbono como en nitrógeno, éste presentará una respiración mayor que los suelos donde uno de estos elementos sea deficiente (Eberwein *et al.*, 2015).

Factores bióticos

En cuanto a los factores bióticos, la productividad primaria, la fotosíntesis, la respiración de raíces y la biota del suelo son los que tienen mayor impacto en la respiración del suelo (J. Tang, J. Tang, D. Baldocchi, L. Xu, 2005). Por ejemplo, se ha reportado una correlación, y desfase temporal, entre la fotosíntesis y la respiración del suelo (Tang *et al.*, 2005). Estos mismos autores discuten que a pesar de que se sabe que la fotosíntesis modula la respiración del suelo, es difícil determinar su efecto individual, ya que, la respiración producida por la biota (respiración heterótrofa) suele opacar la correlación entre la respiración de las raíces y la fotosíntesis. Los efectos de la fotosíntesis suelen ser también confundidos con los de la temperatura, debido a que ambos factores tienen efectos similares sobre la respiración del suelo (Tang *et al.*, 2005). Por estas razones se sabe muy poco sobre cómo es que la fotosíntesis afecta directamente a la respiración del suelo, sin embargo, se sabe que esta si genera un efecto en la biota

del suelo a través de la respiración de raíces, ya que, las plantas generan compuestos de carbono que son liberados a través de las raíces al suelo donde habitan (B. Hütsch, J. Augustin, W. Merbach, 2002). Estos compuestos de carbono permanecerán en la rizosfera, donde fomentan la riqueza y abundancia de la biota del suelo al funcionar como sustrato o alimento (Hütsch *et al.*, 2002). Esta biota del suelo descompone la materia orgánica acumulada en el suelo permitiendo que el carbono sea integrado al suelo o devuelto a la atmósfera (Oldroyd *et al.*, 2005).

Otro factor importante es la cobertura vegetal, ya que los sitios que tienen una mayor cantidad de plantas cubriendo el suelo tienen una mayor cantidad de materia orgánica en el suelo, mayor biomasa de raíces y bacteriana, y mejores condiciones para el desarrollo de la biota del suelo (D. Flores, A. Rincón, T. Morán, A. Maria, L. Pérez, F. Valladares, J. Curiel, 2018). La cobertura vegetal también tiene un efecto en la temperatura y humedad del suelo, ya que forma un microclima, que funciona como un amortiguador a los cambios de temperatura en el suelo y evitando pérdida de agua durante la evaporación, lo que a su vez hace que las condiciones para la biota del suelo se mantengan estables. La interacción de todos estos elementos genera un efecto directo o indirecto en la respiración del suelo del sitio, generando cambios significativos en ésta dependiendo de la capacidad de la cobertura vegetal para regular las condiciones ambientales del sitio (Flores *et al.*, 2018).

Variación temporal de la respiración del suelo

A causa de los factores anteriormente presentados, la respiración del suelo varía con el paso de las horas del día (P. Yemadje, H. Guibert, D. Blavet, J. Olina, T. Chevallier, P. Deleporte, M. Bernoux, 2015). Esto se debe a que el metabolismo de los organismos del suelo comienza en la mañana, cuando la temperatura comienza a aumentar, para llegar a su punto máximo al rededor medio día (aproximadamente de las 11:00 horas a las 13:00 horas) y comenzar a descender durante la tarde cuando la temperatura disminuye (Yemadje *et al.*, 2015). Esto también puede esperarse a una mayor escala temporal, es decir, existe variación

de la respiración del suelo a lo largo del año. Se ha observado que la respiración del suelo suele ser baja en las épocas secas y aumenta en las épocas húmedas (T. Mori, C. Wachrinrat, D. Staporn, P. Meunpong, W. Suebsai, K. Boonsri, K. Kitayama, 2016).

Métodos de medición de la respiración del suelo

Los primeros esfuerzos para medir la respiración del suelo comenzaron aproximadamente a principios del siglo XX, cuando se comenzó a utilizar álcali dentro de un frasco libre de CO₂ para medir las actividades de la biota del suelo (Jian *et al.*, 2020). No fue hasta medio siglo más tarde, que se comenzó a popularizar el uso de analizadores de gases infrarrojo (IRGA), que permitió medir la respiración del suelo de una forma más precisa (Jian *et al.*, 2020). Más adelante, a comienzos del siglo XXI, se comenzaron a utilizar nuevas técnicas para ir más allá de la medición del flujo de CO₂ desde la superficie del suelo como enterrar sensores de CO₂ en diferentes capas de suelo, el uso de etiquetado con isótopos estables, y la técnica de covarianza de turbulencias para estudiar la respiración a nivel de ecosistema (Jian *et al.*, 2020).

Hoy en día existen diferentes métodos para medir el flujo de CO₂ *in situ*: colecta de aire para medir en laboratorio la concentración de CO₂, medición de concentración CO₂ directamente en la superficie del suelo, y medición de CO₂ en perfiles de suelo (Cueva *et al.*, 2016). Los primeros dos tienen en común que suelen utilizar un anillo, que es instalado en el suelo un tiempo antes de las mediciones (Cueva *et al.*, 2016) que varía entre 24 horas a unas semanas antes, y en algunos casos, meses antes. El método colecta de aire utiliza una cámara, que se coloca sobre el anillo, cerrando el volumen de aire herméticamente, que permite colectar con jeringa una porción de este aire para posteriormente analizar su concentración de CO₂ en un cromatógrafo de gases de laboratorio (Cueva *et al.*, 2016). Gracias a avances tecnológicos, ahora es posible medir *in situ* y con muchas repeticiones en el tiempo, la concentración de CO₂ del volumen de aire utilizando cámaras inteligentes o cerradas dinámicas y un

analizador de gases infrarrojo (IRGA) portátil (Cueva *et al.*, 2016). Los métodos medición de CO₂ en perfiles de suelo, consisten en la utilización de sensores infrarrojos colocados en distintas profundidades del suelo que miden la concentración del CO₂ utilizando de base la ley de difusión de Fick, donde las mediciones pueden durar entre semanas o meses (Cueva *et al.*, 2016).

Método directo de medición con cámara dinámica cerrada e IRGA portátil

En este estudio se utilizó un IRGA portátil (LI7810, LI-COR Biosciences) junto con una cámara opaca dinámica cerrada o inteligente (Smart Chamber, LI-COR Biosciences) para medir la respiración de suelo *in situ*. Por esta razón a continuación se detalla este método.

En primer lugar, este método requiere la instalación previa de anillos de PVC en el suelo, que permite disminuir perturbaciones al flujo de CO₂, permitiendo así una medición más estable y precisa (R. Mills, H. Glanville, S. McGovern, B. Emmett, D. Jones, 2011). Los anillos se entierran en el suelo, dejando solo unos centímetros saliendo de la superficie. Con esto no se sobreestima la velocidad del flujo de CO₂ medido (Jian *et al.*, 2020). El anillo también proporciona un área de suelo fija, lo que permite saber cuál es el volumen del aire que se está midiendo ya que la cámara que se coloca sobre el anillo tiene un volumen también invariable. Una vez que los anillos han sido instalados, es recomendado esperar al menos 24 horas antes de realizar la primera medición, ya que, debido a las perturbaciones generadas por la instalación del anillo a las raíces y poros del suelo, se corre el riesgo de sobreestimar el flujo de CO₂ (Mills *et al.*, 2011; Jian *et al.*, 2020).

Cabe mencionar, que no hay un tiempo estandarizado sobre cuánto hay que esperar antes de realizar la primera medición, sólo existe la recomendación general de dejar pasar al menos 24 horas (LI-COR, 2019). La literatura muestra una gran variación de este tiempo, por ejemplo, se ha reportado trabajos donde solo se dejó pasar 24 horas antes de que se comenzara a medir la respiración de suelo (Flores *et al.*, 2018; Campos, 2006; Shi *et al.*, 2019;), mientras otros dejaron pasar una

semana (Mills *et al.*, 2011) y otros dejaron pasar mínimo un mes (Wanyama *et al.*, 2019 y H. Sheng, Y. Yang, Z. Yang, G. Chen, J. Xie, J. Guo, S. Zou, 2010).

Es complejo saber qué tanto afecta el tiempo de instalación del anillo a la respiración del suelo del sitio, ya que, hay una variedad de factores físicos, biológicos y químicos ambientales que modulan el proceso de producción y liberación del CO₂ a la atmósfera (Jian *et al.*, 2020). Sin embargo, se ha reportado que, aunque si hay efectos del tiempo de instalación del anillo, estos no generan diferencias altamente significativas (Jian *et al.*, 2020). Los efectos de la instalación del anillo suelen reflejarse en forma de un aumento inmediato en la respiración del suelo, ya que, al perturbar los poros del suelo y las raíces, el CO₂ producido en el suelo es liberado a una mayor velocidad (Mills *et al.*, 2011). Esto tardará aproximadamente dos días en estabilizarse (Mills *et al.*, 2011), una vez que esto pase, la respiración del suelo comenzará a reducirse debido a la reducción de biomasa de raíces que ocurrió cuando estas fueron cortadas al momento de instalar el anillo (Jian *et al.*, 2020). Cabe mencionar que esto depende del ecosistema y de la capacidad del sistema de raíces de la vegetación del sitio de estudio para recuperarse (Jian *et al.*, 2020). Se ha observado que, en ecosistemas como desiertos, pastizales, matorrales y humedales los efectos del corte de raíces por instalación de anillos suelen tener un mayor impacto en la respiración del suelo, que en ecosistemas como bosques y sitios usados para agricultura (Jian *et al.*, 2020).

Ya con los anillos instalados en el suelo, la secuencia de una medición inicia con colocar la cámara sobre el anillo de PVC y cerrarla sellando herméticamente. Cuando la cámara se cierra y sella al anillo, se genera un ligero golpe (o incremento en la presión) que ocasiona una liberación repentina de CO₂. Esto puede generar una sobreestimación en velocidad inicial del flujo de CO₂ que se está midiendo. Debido a esto, se toma en consideración la perturbación generada por la cámara, descartando los primeros 20 segundos de la medición. Esto es conocido como "dead band" o banda muerta (Figura 2).

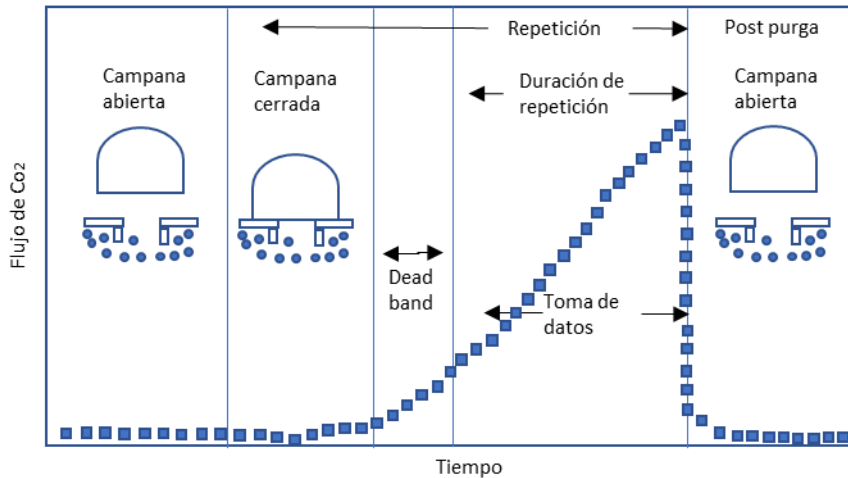


Figura 2. Esquema de procedimiento de toma de datos con la cámara inteligente. Durante los primeros 20 segundos de medición (Dead band) no se toman datos, evitando la perturbación generada por el descenso de la cámara (LI-COR, 2019).

Una vez pasado este período de banda muerta, las concentraciones de CO_2 ya son tomadas en cuenta para el cálculo del flujo de CO_2 que hace el software de la cámara inteligente. Para esto, se considera el flujo de evaporación del agua (S_{fw} [$\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]), el flujo del CO_2 que sale del suelo (S_{fc} [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], y la velocidad del aire que sale de la cámara (u [mol s^{-1}]). Para calcular el flujo de CO_2 , se necesita conocer entonces las concentraciones del CO_2 del aire contenido en la cámara (C_c), del aire fuera de la cámara (C_a), y el que se encuentra en el suelo, C_s , todo en mol mol^{-1} . También se toma en cuenta la concentración del vapor de agua del volumen de aire contenido en la cámara (W_c [mol mol^{-1}]) y la posible fuga de CO_2 a causa de la difusión de éste entre el suelo y el aparato (K [s^{-1}]). Todo esto tomando en cuenta el volumen de la cámara (V [m^3]) y el área de la superficie del anillo sobre el que se encuentra (S [m^2]) (Figura 3).

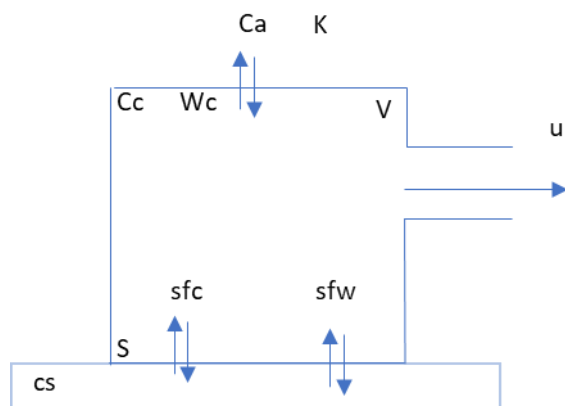


Figura 3. Parámetros que se toman en consideración para el cálculo de la respiración del suelo (LICOR, 2019).

Tomando en consideración estos valores, el software especializado resuelve la ecuación (1) basada en el cambio de la concentración de \$CO_2\$ y el volumen del aire medido. Este volumen se obtiene sumando el volumen de la cámara más el volumen adicional que se genera desde el suelo hasta los extremos del anillo que sobre salen del suelo.

El flujo de \$CO_2\$ se calcula con la siguiente ecuación:

$$FC = \frac{(V)(P_0)}{(R)(s)(T_0)} * \frac{dc}{dt} \quad (1)$$

donde \$V\$, es el volumen del aire que fue medido (volumen de la cámara más el anillo que sobre sale del suelo); \$P_0\$, es la presión inicial; \$R\$, es la constante universal de gas (\$8.314 Pa m^3 K^{-1} mol^{-1}\$); \$s\$, área de la superficie bajo medición; \$T_0\$, temperatura inicial y \$\frac{dc}{dt}\$, es el cambio en la concentración de \$CO_2\$.

A medida que se va acumulando el \$CO_2\$ en la cámara, el flujo comenzará a reducirse. Debido a esto, se utiliza una función exponencial para estimar la velocidad del flujo al principio de la medición, antes de que la concentración de \$CO_2\$ reduzca la velocidad del flujo (Figura 4).

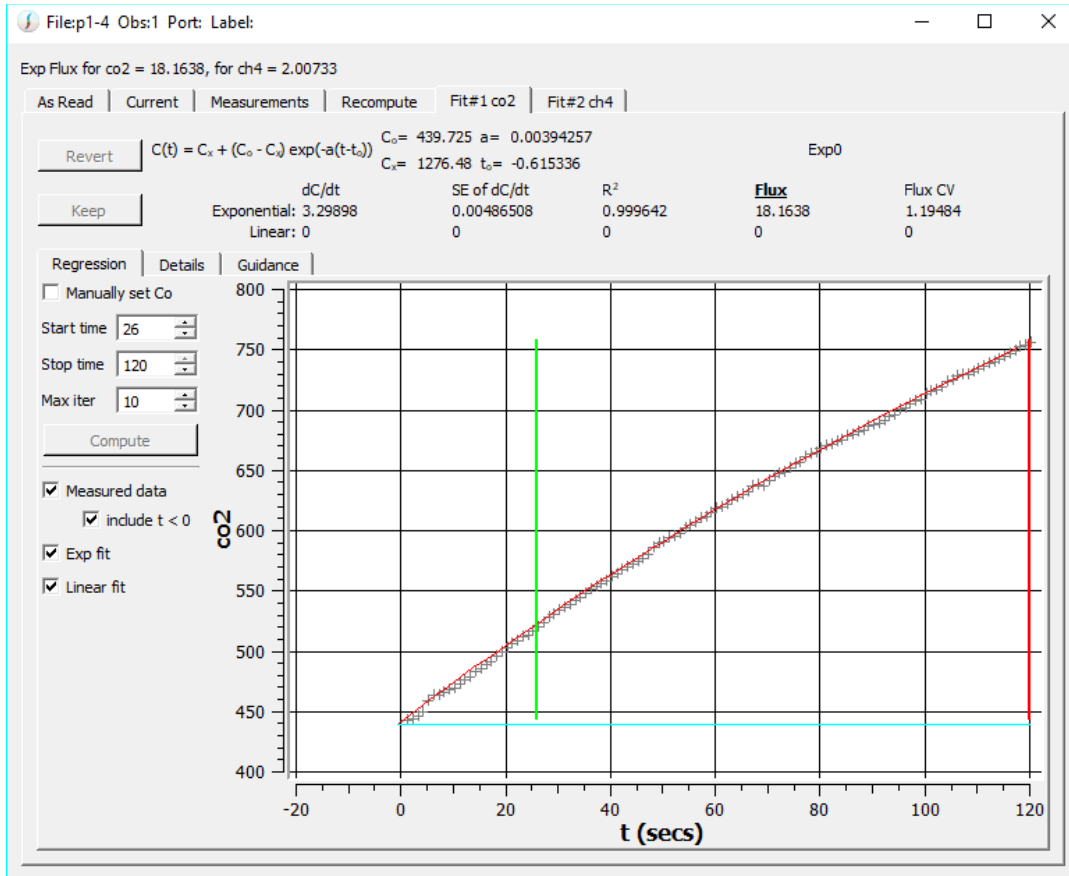


Figura 4. Ejemplo de ajuste de datos para generar la curva concentración de CO₂ dentro de la cámara vs tiempo que se requiere para el cálculo del flujo de CO₂ realizado en el software SoilFlux.

Finalmente, los datos de flujo de CO₂ son extraídos del software de la cámara inteligente, junto con otras mediciones que permite el equipo, principalmente, la humedad y temperatura del suelo, y temperatura del aire dentro de la cámara.

Para profundizar sobre cómo se conoce la concentración de CO₂ del volumen de aire dentro de la cámara, se describe brevemente el funcionamiento del analizador portátil de gases que se utiliza en conjunto con la cámara inteligente. El analizador consiste en un sistema de retroalimentación óptica que proyecta un láser hacia una cámara interna en forma de V que cuenta con tres espejos (Figura 5). Esto permite que los fotones circulen rebotando múltiples veces antes de ser interceptados por un fotodiodo. Este diseño genera muchas oportunidades para que el gas interactúe con la luz, sin embargo, algunos fotones de luz escapan hacia el fotodiodo generando así la realimentación óptica; permitiendo que el láser se ajuste.

El láser escanea una amplia red de longitudes de onda que abarcan las características de absorción de los gases. El láser se adapta para resonar con la frecuencia del gas con el que se busca trabajar, en este caso el CO₂ (pero también puede analizar H₂O y CH₄) usando información espectroscópica. La absorción es procesada usando la información del fotodiodo de referencia contra el fotodiodo de muestra, donde la concentración se obtiene usando un algoritmo que compara la absorción de la muestra con la información interna.

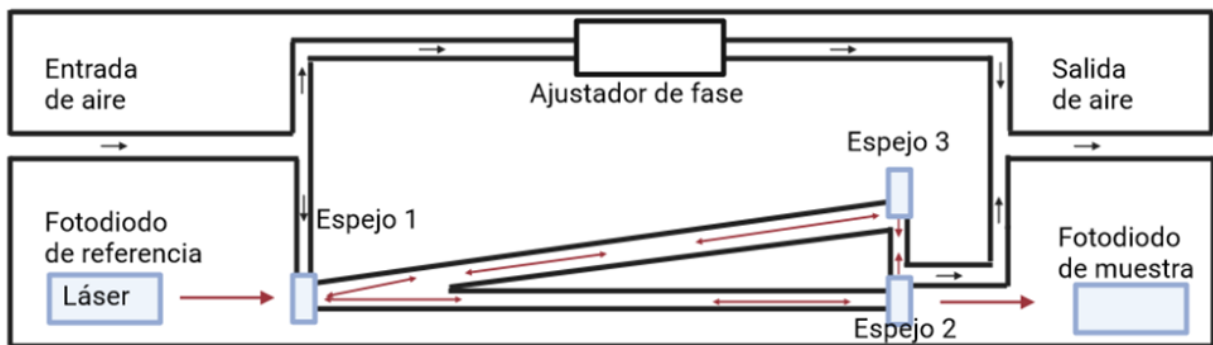


Figura 5. Diagrama simplificado del mecanismo de medición de la concentración de gases en el IRGA usado para este estudio (LI7810, LI-COR Biosciences). Imagen creada en Biorender con base en la figura del manual de uso del Smart Chamber (LI-COR, 2019).

HIPÓTESIS

Se espera que las diferencias en factores como el tipo de vegetación, la cantidad de biomasa por encima y debajo del suelo, la materia orgánica y otras propiedades físico-químicas del suelo (entre ellas principalmente la temperatura y la humedad) tengan un efecto en la magnitud de la respiración del suelo. Considerando que cada sitio de estudio tendrá diferencias contrastantes debido al uso de suelo, se hipotetiza que hay diferencias significativas de respiración del suelo entre los sitios (Figura 6). Se espera que el sitio de pastizal (PAST), que está siendo pastado por ganado, sea el sitio que presente mayor respiración del suelo comparado con el sitio bajo restauración ecológica activa. Además, se espera que el sitio de bosque (BOSQ) presente la respiración más baja de los tres sitios. Sobre

el sitio que está pasando por un proceso de restauración ecológica activa (REST), esperará que la magnitud de la respiración del suelo del sitio se asemeje a la de BOSQ. Las razones específicas por las cuales se predice el patrón de las magnitudes de la respiración del suelo ilustrado en la Figura 6, estarán relacionadas con los controles biofísicos de este proceso.



Figura 6. Representación gráfica de la principal hipótesis planteada en el trabajo, donde se muestra la magnitud relativa de la respiración del suelo (R_s) en los sitios de estudio.

Dada la influencia de la temperatura y humedad del suelo sobre la respiración de las raíces y la actividad de la biota del suelo, se hipotetiza que estos dos factores sean los que mayormente expliquen la variación de la respiración del suelo en todos los sitios. Se espera que, a mayor temperatura y humedad, aumentará la respiración del suelo. A pesar de esto, se hipotetiza que estas no son los únicos controles del proceso, es decir, que generen un efecto significativo en la respiración del suelo de cada sitio. Se espera que las condiciones específicas de cada sitio, como las características fisicoquímicas del suelo (por ej. pH, textura, contenido de nutrientes y materia orgánica) y la cobertura vegetal, generen un efecto significativo en la respiración del suelo.

Por último, se hipotetiza que el tiempo transcurrido entre la instalación de los anillos de PVC y la medición de la respiración del suelo, no tiene un efecto significativo sobre la medición. Sin embargo, en caso de que estos sí generen un efecto, éste se mostrará como un aumento en la respiración en los primeros días después de la instalación, seguido por una reducción a la respiración del suelo de

todos los sitios. También se espera que, debido a las características de las raíces de cada sitio y su capacidad para recuperarse después de la instalación del anillo, la magnitud del efecto varíe dependiendo del sitio. En el BOSQ se espera que no haya un efecto visible, mientras que en el PAST se esperaría encontrar un efecto mayor.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la respiración del suelo (R_s) en la etapa inicial de la restauración ecológica activa de bosque en un valle aluvial de ambiente tropical montañoso, y examinar los controles biofísicos de la R_s .

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Medir la R_s en sitios representativos de la restauración ecológica activa de bosque: un bosque sin antecedente de alteración (como ecosistema de referencia positiva de la restauración), un pastizal en etapa temprana de restauración ecológica activa, y un pastizal con ganado (como referencia negativa).
- Determinar si existen diferencias significativas de respiración del suelo entre los sitios.
- Determinar las variables biofísicas que más explican la variación de la respiración del suelo en los tres sitios.
- Examinar si el tiempo desde la instalación de los anillos hasta la medición de la respiración del suelo tiene un efecto significativo sobre los resultados de la medición.

METODOLOGIA

Áreas y sitios de estudio

Se trabajó en dos áreas de montaña tropical cercanas a la ciudad de Coatepec, centro del estado de Veracruz. La primera área está situada a 1200 m s.n.m., en el valle aluvial del río Pixquiác. Dentro de esta área se definieron dos sitios (Figura 7).

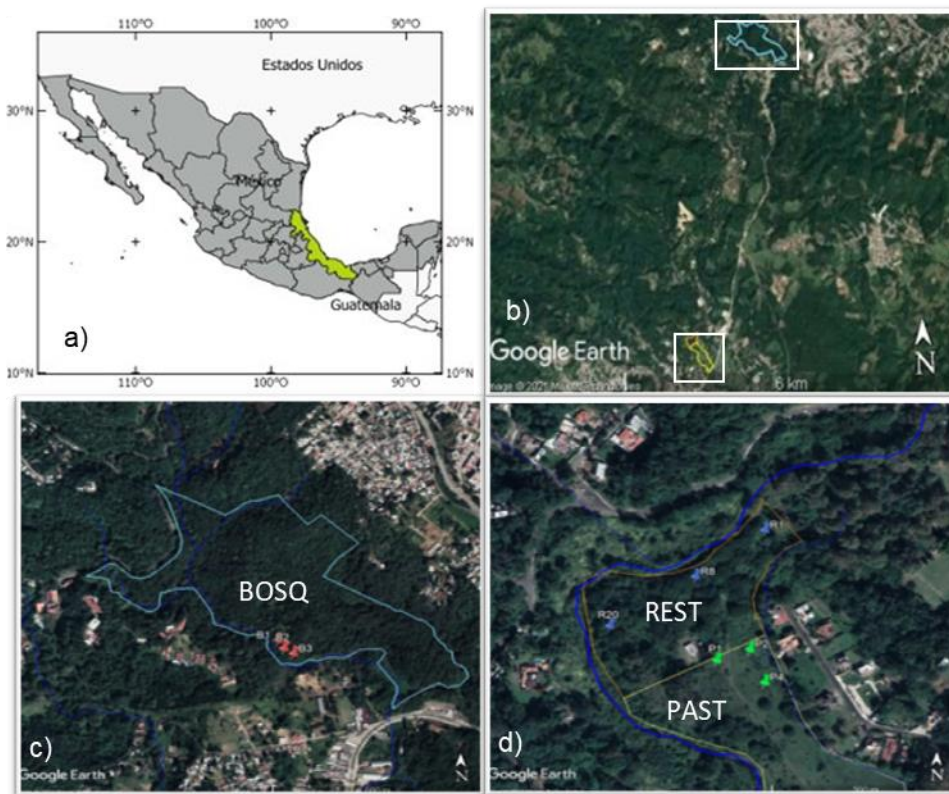


Figura 7. Localización de las áreas y sitios de estudio. a) Veracruz, México. b) Imagen satelital (Google Earth, 2020) mostrando la ubicación de las dos áreas de estudio. c) Santuario de Bosque de Niebla del Jardín botánico Javier Clavijero (BOSQ). d) Sitio de pastoreo con ganado (PAST), junto al sitio que está en proceso de restauración activa (REST).

Uno corresponde al predio con un manantial bajo uso (concesionado a Nestlé S.A.) que había sido utilizado para el pastoreo de ganado desde hace al menos 80 años, y donde actualmente se lleva a cabo una restauración ecológica activa que

inició en el año 2019; este sitio se denomina en este trabajo como REST. Las intervenciones de restauración han consistido en la exclusión del ganado y siembra de 133 árboles de 10 especies diferentes basados en el ecosistema de referencia positiva (ver abajo). Periódicamente los árboles sembrados son monitoreados y la vegetación herbácea alrededor de cada uno es limpiada con machete.

El otro sitio, que en este trabajo se denomina como PAST, está bajo uso de pastizal para ganado, sosteniendo alrededor de ocho vacas por hectárea. Este sitio se encuentra cubierto en su totalidad por especies de gramíneas, predominantemente *Cynodon nlemfuensis* y *Paspalum dilatatum* con algunos parches dominados por *Panicum máximum* y algunos arbustos y árboles dispersos, como *Vachellia pennatula*, *Vernonia patens* y *Heliocarpus appendiculatus*. En el Cuadro Anexo 1 y 2 se muestra un listado de las especies de árboles y gramíneas, respectivamente, que se encuentran en esta área.

La segunda área de estudio es el Santuario de Bosque de Niebla (SBN) del Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero, bajo administración del Instituto de Ecología A.C, ubicado en la ciudad de Xalapa, Veracruz; a una altitud entre los 1200 y los 2100 m. (Álvarez *et al.*, 2020) (Figura 7). El SBN consta de treinta hectáreas de bosque mesófilo de montaña, que es el ecosistema de referencia positiva propuesto por el proyecto de restauración activa. La vegetación del SBN está compuesta principalmente por árboles de encino y liquidámbar, así como también comunidades de arbustos y herbáceas secundarias como las savias, acahuals y acuyos entre otros (Álvarez *et al.*, 2020). Dentro del SBN se ubicó un sitio aledaño a un arroyo y humedal, con la intención de asemejar lo más posible, la geoforma en la que se encuentran los sitios de pastizal y restauración. Este sitio se denomina BOSQ en el presente estudio. Cabe resaltar que el SBN se encuentra a una altitud mayor que estos sitios, por lo que el río que se encuentra aquí es de primer orden, en contraste con el río Pixquiac que es de orden mayor a la altura donde se ubican los otros dos sitios de estudio. En el Cuadro Anexo 3 se muestra una lista de la vegetación encontrada en el sitio que representa el ecosistema de referencia.

Mediciones en campo

Dentro de los tres sitios se ubicaron tres parcelas rectangulares de 15 x 15m, donde se buscó que éstas representaran lo más posible la heterogeneidad de cada área (Figura 8). En el PAST se utilizaron las parcelas: p1, p2 y p4; en el REST las parcelas: r1, r8 y r20; y en el sitio BOSQ las parcelas: b1, b2 y b3. Los sitios en el área del Pixquiac (PAST y REST) están siendo utilizados para varios estudios, incluyendo el monitoreo del proyecto de restauración. La secuencia numérica de los identificadores de las parcelas fue establecida durante el proyecto de restauración, por lo que los identificadores numéricos de las parcelas utilizadas en el presente estudio no tienen relevancia para el mismo.



Figura 8. Se observan las parcelas de cada sitio de estudio: a) PAST, b) REST y c) BOSQ.

Una vez que los sitios fueron divididos en parcelas, se instalaron cuatro anillos de PVC por parcela: 12 por sitio y 36 en total. Los anillos tenían un diámetro de 21.34 cm, con una altura de 11.43 cm. Estos se instalaron a 8-9 cm de profundidad, buscando que una parte, entre 2 y 3 cm, sobresaliera de la superficie del suelo en promedio de dos a tres cm (Figura 9). Debido a las condiciones del punto de instalación (rocas, raíces, dureza del suelo, etc.), hacer que todos los anillos quedaran con la misma altura sobresaliendo la superficie del suelo, no era práctico. Cabe mencionar que, no hay un método estandarizado sobre las propiedades que los anillos deben tener. Por esta razón, se siguió las dimensiones establecidas por el manual de la cámara inteligente que se usó para las mediciones (ver abajo) (LICOR, 2019), asegurando que ésta se colocara en el suelo sellando perfectamente evitando fugas y/o ingresos de aire durante las mediciones. Los anillos fueron

instalados al menos 24 horas antes de que ocurriera la primera medición. Se decidió nuevamente seguir la recomendación del manual de la cámara inteligente (LI-COR, 2019), considerando que todos los usuarios del mismo método se han apegado a esta recomendación, y de esta manera los resultados del presente estudio serán comparables con otros similares.

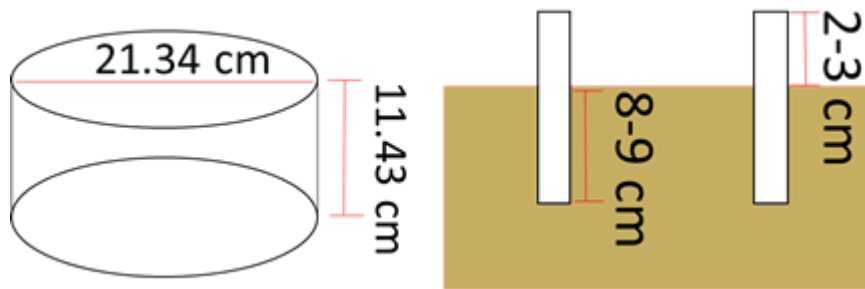


Figura 9. Dimensiones de los anillos de PVC y esquema de la profundidad a la que se instalaron en el suelo.

La vegetación que quedó dentro del anillo se recortó para que esta no sobresaliera del anillo (Figura 10). Una vez que pasó el tiempo de recuperación (al menos 24 horas), se hicieron mediciones en cada anillo durante un total de 6 a 8 días, repartidos en dos períodos de la temporada seca del 2021: fría-seca y cálida-seca 2021 (Cuadro Anexo 4). Se midió en horario de 11:30 a 13:30 hora local, en días sin lluvia ni neblina, asumiendo estar midiendo el máximo diurno. Esta suposición no fue examinada en el presente estudio. Se respetó la hora solar local, a pesar del cambio de horario que ocurrió entre temporadas.



Figura 10. Ejemplo de corte superficial de la vegetación que alcanza a sobresalir del anillo. Solo se cortó la parte del pasto que sobresaliera del anillo y no toda la planta

Para las mediciones de la respiración del suelo se utilizó un analizador de gases infrarrojo portátil (LI-7810, Li-COR Biosciences) junto con una cámara inteligente opaca (Smart Chamber, Li-COR Biosciences). Se siguió el protocolo estándar para las mediciones descrito en la sección de estado del arte de este documento, colocando la cámara encima del anillo sellando el volumen de aire, y a continuación el software de la cámara calculó el flujo de CO₂ desde el suelo hacia la atmósfera en base a las concentraciones del gas que fue registrando el analizador portátil.

Al mismo tiempo que se midió el flujo de CO₂, se midió la temperatura [°C] y el contenido volumétrico del agua en el suelo (SWC [m³ m⁻³]), o humedad del suelo, en cada uno de los puntos de medición. Estas variables se midieron con una sonda (Steven HydraProbe, Li-COR Biosciences), que está conectada a la cámara inteligente.

Por otro lado, para cada fecha de medición y anillo, se tomó una fotografía con el teléfono celular para estimar el porcentaje de cobertura vegetal dentro del anillo. Para esto se utilizó el software CANOPEO (Oklahoma State University), la cual transforma la imagen a un formato binario, donde los pixeles de cobertura vegetal de la imagen se convierten a color blanco, mientras que todo lo demás se vuelve color negro. Una vez que la imagen es binaria, la aplicación genera el porcentaje de pixeles blancos de la misma, permitiendo así, saber el porcentaje de cobertura vegetal (Figura 11).



Figura 11. Imagen de uno de los anillos mostrando la cobertura vegetal antes y después de ser analizada por la aplicación de canopeo.

Otras variables ambientales que se midieron en cada parcela fueron la intensidad de la luz solar [Lux]), la temperatura [°C] y humedad relativa [%] del aire, y la presión barométrica [kPa], para lo cual se utilizó un medidor portátil (PocketLab Weather de PocketLab). También, se contó con datos de las propiedades físico-químicas del suelo para cada parcela: textura, densidad aparente [g cm^{-3}], materia orgánica [%], contenido total de carbono [%], nitrógeno [%] y fósforo [%], capacidad de intercambio catiónico (CIC [cmol kg^{-1}]) y pH. Estas propiedades se derivaron de muestras compuestas de suelo superficial para cada parcela, es decir, combinando muestras de cuatro puntos aleatoriamente seleccionados dentro de las parcelas. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Análisis Químicos de Suelos, Aguas y Plantas (LAQSAP) del INECOL. Así mismo, se contó con datos de una propiedad hidráulica del suelo, la conductividad hidráulica saturada medida en campo (K_s [mm hr^{-1}]). Esta variable fue con base en a mediciones en el campo con un infiltrómetro de tensión INDI (Gómez-Tagle *et al.*, 2011). Se realizaron 16 muestreos dentro de las parcelas. Cada ensayo de infiltración contó con al menos 3 tensiones en fase constante (-9, -3 y -1 cm) (Olivares Martínez, 2020).

Análisis estadístico

El diseño experimental del estudio es anidado (jerárquico) ya que se cuenta con tres sitios, con tres parcelas por cada sitio, y cuatro puntos de medición por cada parcela (Figura 12).

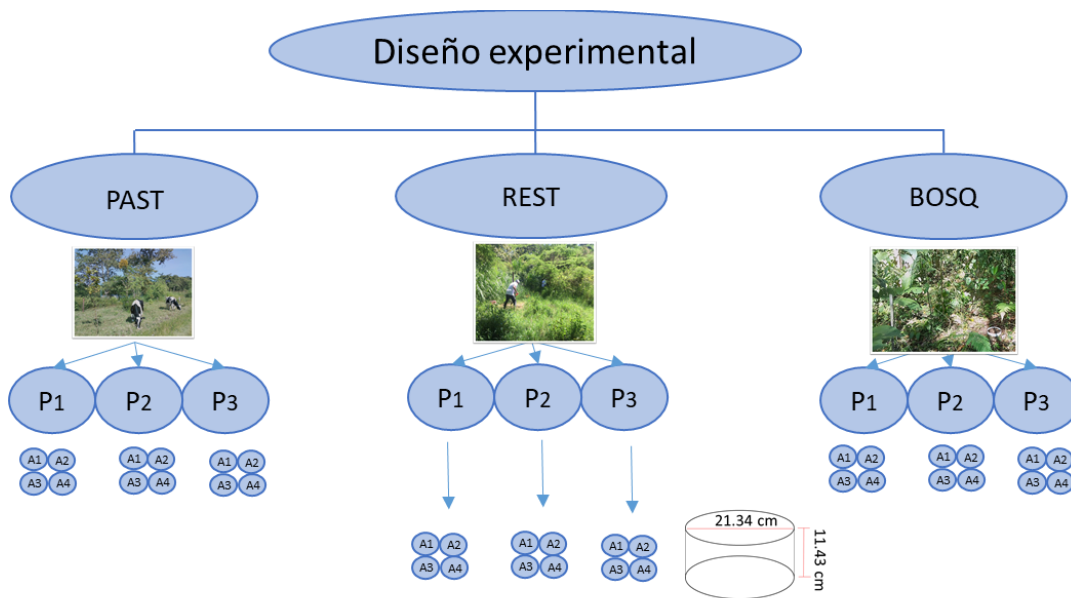


Figura 12. Diseño experimental del estudio. Se realizó el estudio en 3 sitios: un pastizal (PAST), sitio en restauración (REST) y un bosque no intervenido (BOSQ). Cada sitio se dividió en 3 parcelas, y en cada parcela se instalaron 4 anillos.

Para los análisis estadísticos se utilizó el programa de R (R, 2020). Inicialmente se exploró la distribución de los datos y se calculó los estadísticos descriptivos (media, mediana, y rango) de la respiración del suelo y todas las demás variables. Se hicieron gráficos de violín para visualizar la distribución de los datos según el sitio. También se hizo una matriz de correlaciones considerando la respiración del suelo y todas las variables disponibles. Se realizó una transformación logarítmica de las variables de Lux y tiempo de instalación, debido a que presentaron distribuciones muy sesgadas.

Para examinar las hipótesis planteadas, se utilizó primero un modelo de efectos mixtos. Con éste, se evaluó si el sitio y el tiempo de instalación del anillo tuvo efecto significativo sobre la respiración del suelo. También se evaluó si el nivel parcela y anillo tuvieron efecto significativo sobre la respiración del suelo.

Para examinar la relevancia de las distintas variables disponibles sobre la respiración del suelo, se utilizó un análisis con un modelo de regresión múltiple escalonado incorporando las variables que no estaban correlacionadas entre sí (esto se verificó con la matriz de correlaciones lineales inicial).

RESULTADOS

Respiración del suelo en los sitios de estudio

Los tres sitios mostraron respiración del suelo (R_s) significativamente diferentes ($L = 109.82$, $df = 10$, $p < 0.001$). PAST presentó una mayor variación y valores más elevados de R_s (7.48 ± 3.83 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]), mientras que BOSQ presentó los valores más bajos (3.89 ± 0.76 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]) y menos variados de los tres sitios (Cuadro 1). El sitio REST presentó valores intermedios (4.75 ± 1.97 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]). Este mismo patrón se presentó independientemente de la temporada en la que se realizaron las mediciones. (Figura 13).

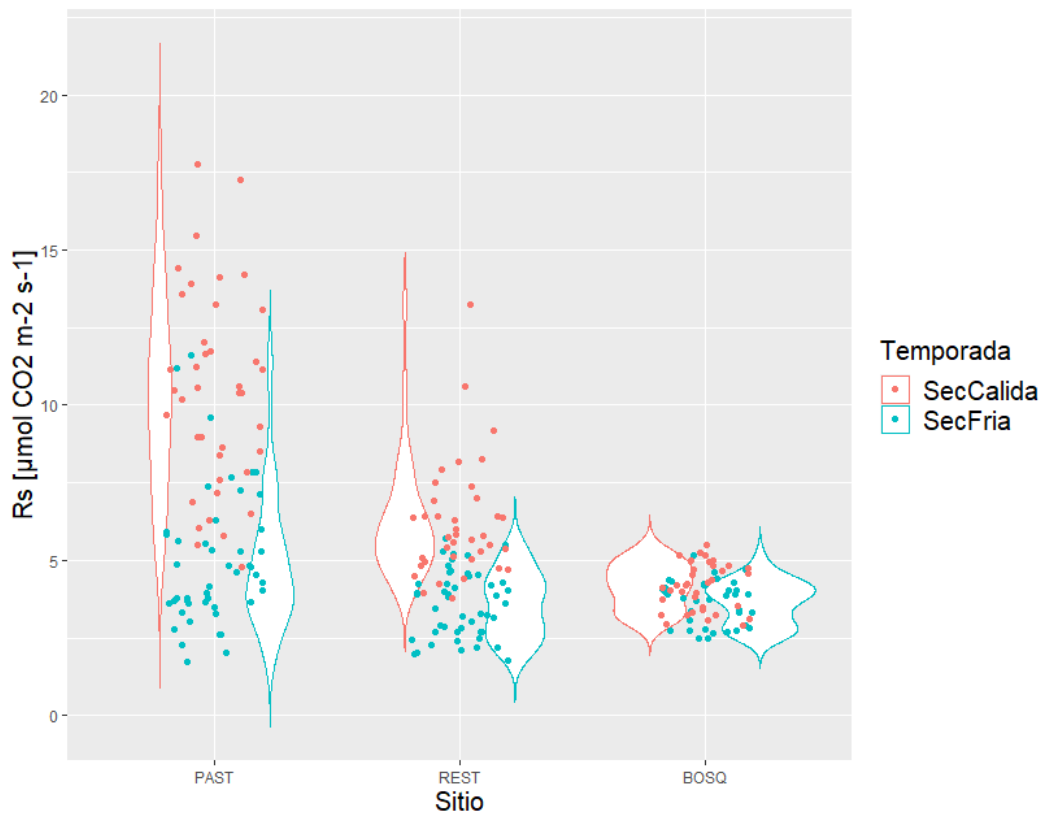


Figura 13. Distribución de los datos de R_s [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] por sitio: pastizal (PAST), sitio bajo restauración activa (REST) y bosque sin intervención (BOSQ).

Variables ambientales examinadas: propiedades edáficas, variables meteorológicas y cobertura del suelo

Las diferencias geomorfológicas y altitudinales entre las dos áreas de estudio (valle aluvial del río Pixquiac vs el arroyo del Santuario del Bosque de Niebla) tuvieron un efecto en las características del suelo, ya que las dos áreas presentaron un tipo de suelo diferente. BOSQ tiene un suelo con textura arcillosa, mientras que los otros dos sitios tienen un suelo franco-arcilloso, es decir, contiene mayor cantidad de arena y limo. Así mismo, al examinar las demás propiedades edáficas se encontró que la materia orgánica (MO), el contenido total de fósforo (P), la capacidad de intercambio catiónico (CIC), la conductividad hidráulica saturada de campo (K_s), y el pH del suelo de los tres sitios fueron significativamente diferentes ($p < 0.001$).

Cabe resaltar que el BOSQ resultó con mayor materia orgánica promedio (10.5%), seguido por REST (9.6%) y por último PAST (8.4%) (Figura 14a). La capacidad de intercambio catiónico también fue mayor en el BOSQ (20.6 cmol kg^{-1}), pero seguido por PAST (16.3 cmol kg^{-1}) y con los valores más bajos resultó REST (14.7 cmol kg^{-1}) (Figura 14b). En cuanto al contenido total de fósforo, REST tuvo los valores más altos (7.7 mg kg^{-1}), seguido por PAST (3.4 mg kg^{-1}) y finalmente por BOSQ con los valores más bajos (0.8 mg kg^{-1}) (Figura 14c). El mismo patrón se encontró para la conductividad hidráulica saturada, ya que REST resultó con el promedio más alto ($2.32 \pm 1.35 \text{ mm hr}^{-1}$), BOSQ resultó con el menor promedio ($0.53 \pm 0.46 \text{ mm hr}^{-1}$) y PAST mostró valores intermedios ($2.08 \pm 1.82 \text{ mm hr}^{-1}$) (Figura 14d). Finalmente, el PAST presentó un pH más elevado a los otros dos sitios (5.74), seguido por BOSQ (5.20) y REST (5.01) (Figura 14e). La razón carbono nitrógeno (C/N) y la densidad aparente (DA) no resultaron significativamente diferente entre los tres sitios. BOSQ y REST tuvieron los valores más elevados de C/N (11.9 y 11.8) y PAST los más bajos (10.7) (Figura 14f). La densidad aparente fue mayor en REST (0.96 g cm^{-3}), seguido de PAST (0.80 g cm^{-3}) y BOSQ (0.66 g cm^{-3}) (Figura 14g).

El contenido volumétrico de agua en el suelo (SWC) de los tres sitios fueron significativamente diferentes. PAST presentó el mayor SWC ($0.41 \pm 0.14\%$), mientras que BOSQ presentó el menor ($0.26 \pm 0.07\%$) y REST presentó un promedio intermedio entre BOSQ Y PAST ($0.27 \pm 0.08\%$) (Figura 14h).

En cuanto a la temperatura del suelo promedio (T_s) y del aire (T_a), ambas fueron consistentemente menor en BOSQ (20.5°C y 21.6°C , respectivamente) comparado con los otros dos sitios (REST Y PAST; ambos con 26.7°C y 28.1°C de T_a y T_s , respectivamente) (Figura 14i-j). Esto muy probablemente ocurrió también debido a las diferencias de altitud entre BOSQ y los otros dos sitios (~ 120 m snm). Además, la cobertura/uso del suelo del paisaje de ambas áreas de estudio difieren, ya que, BOSQ está inmerso en un área de conservación de bosque, mientras que los otros dos sitios están dentro del área periurbana y agrícola de Coatepec.

Cabe resaltar que el cambio de temporadas significó un cambio importante en SWC, así como en la T_s y T_a . Ambas temperaturas aumentaron durante la época cálida en comparación con la época fría. Donde en la época fría PAST presentó una T_s y T_a promedio de $23.6 \pm 2.24^\circ\text{C}$. y $25.7 \pm 3.76^\circ\text{C}$, respectivamente, mientras que REST tuvo un promedio de $23.4 \pm 3.02^\circ\text{C}$. y $24.4 \pm 4.16^\circ\text{C}$, respectivamente. BOSQ presentó un promedio de $18.5 \pm 1.35^\circ\text{C}$. y $19.3 \pm 2.11^\circ\text{C}$, respectivamente. En contraste, durante la época cálida el promedio de PAST fue de $30.9 \pm 2.41^\circ\text{C}$. y $32.3 \pm 2.60^\circ\text{C}$., REST contó con un promedio de $30.3 \pm 2.49^\circ\text{C}$. y $31.1 \pm 2.57^\circ\text{C}$, y BOSQ tuvo un promedio de $22.57 \pm 0.61^\circ\text{C}$. y $23.9 \pm 0.82^\circ\text{C}$, respectivamente. Esto también ocurrió en con la SWC de los tres sitios, pero en sentido opuesto ya que durante la época fría la SWC fue más elevada en comparación con la época cálida. Donde en la época fría PAST, REST y BOSQ contaron con una SWC promedio de $0.48 \pm 0.09\%$, $0.32 \pm 0.07\%$ y $0.31 \pm 0.06\%$; mientras que, durante la época seca, presentaron un promedio de $0.32 \pm 0.14\%$, $0.20 \pm 0.06\%$ y $0.20 \pm 0.04\%$ respectivamente.

Sobre las condiciones lumínicas a nivel del suelo en los sitios estudiados, PAST presentó la intensidad de luz más elevada (102371 ± 7313 lux), seguido por REST (78005 ± 43309 lux) con valores intermedios y finalmente por BOSQ (34766 ± 48962 lux) al tener la intensidad más baja (Figura 14k).

En cuanto a la humedad relativa del aire, BOSQ presentó las condiciones más húmedas ($54.0 \pm 0.08\%$), seguida por PAST ($39.4 \pm 0.12\%$) y REST ($38.8 \pm 0.04\%$) (Figura 14l). Y, la presión atmosférica fue más baja en BOSQ (87.2 ± 0.21

kPa), seguido por REST (88.4 ± 0.24 kPa) y PAST (88.5 ± 0.26 kPa) con el valor más elevado (Figura 14m).

Finalmente, PAST presentó el promedio de cobertura de vegetación del suelo (CVeg) mayor entre los tres sitios ($9.56 \pm 9.58\%$) y significativamente diferente a BOSQ y REST. Estos dos últimos sitios no mostraron diferencias significativas entre ellos (BOSQ: $4.38 \pm 3.52\%$; REST: $3.13 \pm 2.39\%$) (Figura 14n).

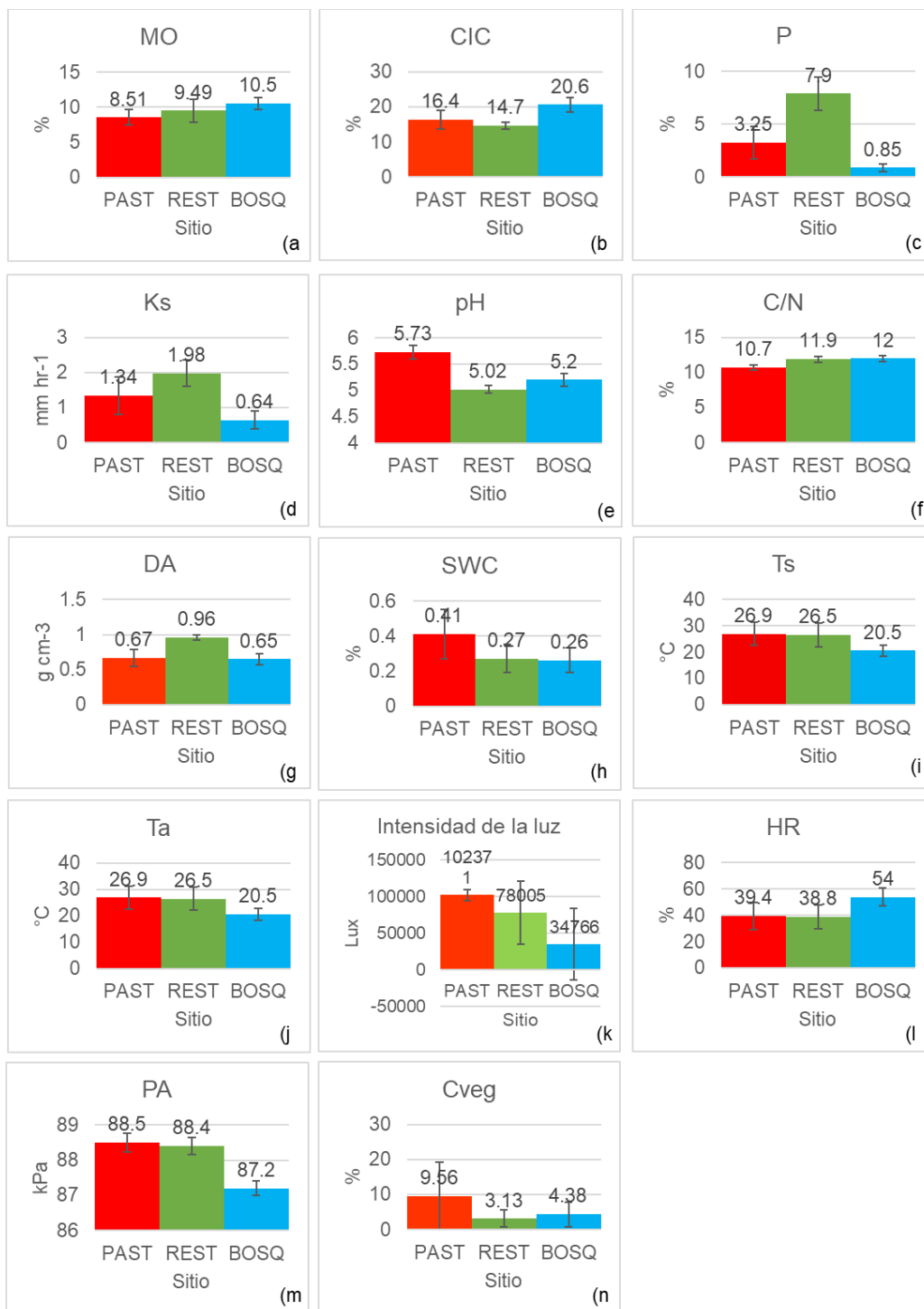


Figura 14. Media de las variables ambientales medidas en los tres sitios, incluyendo parámetros físico-químicos del suelo: a) materia orgánica (MO), b) capacidad de intercambio catiónico (CIC), c) fósforo total (P), d) conductividad hidráulica saturada de campo (Ks), e) pH, f) razón carbono nitrógeno (C/N), g) densidad aparente (DA), h) contenido volumétrico de agua (SWC) y i) temperatura (Ts); meteorológicos: j) temperatura del aire, k) intensidad de la luz, l) humedad relativa (HR), y m) presión atmosférica (PA); y biológicos: n) cobertura de vegetación del suelo (Cveg). Las barras de error muestran una desviación estándar.

Controles biofísicos de la respiración del suelo

Dado que la temperatura (T_s) y la humedad del suelo (SWC) han sido identificados en la literatura como los controles biofísicos más importantes para la R_s , se exploró la correlación y respuesta de R_s a estas variables. Como se esperaba, se encontró una fuerte y significativa correlación ($r > |0.4|$ y $p < 0.001$) entre R_s y T_s , así como con la temperatura del aire (T_a) ($r = 0.69$ ambas). Lo mismo ocurrió al examinar la correlación con la humedad relativa del aire (HR) ($r = -0.52$). Sorprende, sin embargo, que la correlación con SWC fue relativamente débil ($r = 0.14$, $p < 0.01$).

Se encontró que R_s responde de manera distinta a T_s y SWC según el sitio. En cuanto a la respuesta de R_s a T_s , los tres sitios presentaron pendientes positivas significativamente diferentes entre sí ($p < 0.001$), donde PAST presentó la mayor pendiente en comparación con las de los otros dos sitios ($b_{\text{PAST}} = 0.69 \pm 2.38$, $R^2 = 0.61$), REST presentó una pendiente intermedia ($b_{\text{REST}} = 0.29 \pm 1.46$, $R^2 = 0.45$) y BOSQ presentó la menor pendiente de los tres sitios ($b_{\text{BOSQ}} = 0.10 \pm 0.73$, $R^2 = 0.10$) (Figura 15).

Por otro lado, en cuanto a la respuesta de R_s a SWC los tres sitios presentaron pendientes negativas. Donde, en el sitio REST se encontró una pendiente significativamente diferente a los otros dos sitios ($p < 0.005$), así como también se encontró la mayor pendiente de los tres sitios ($b_{\text{REST}} = -11.88 \pm 1.67$, $R^2 = 0.28$). En cuanto a PAST y BOSQ, no se encontraron diferencias significativas ($p = 0.79$), sin embargo, en PAST se contó con un mayor rango de SWC comparado con BOSQ ($b_{\text{PAST}} = -1.93 \pm 3.83$, $R^2 = 0.005$ y $b_{\text{BOSQ}} = -2.74 \pm 0.74$, $R^2 = 0.08$, respectivamente) (Figura 15).

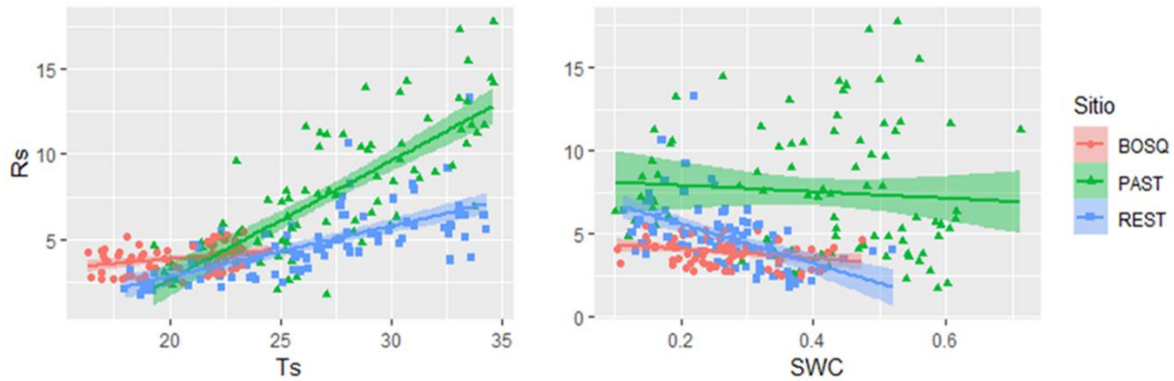


Figura 15. Respuesta de la respiración del suelo (R_s) a dos controles biofísicos principales destacados en la literatura: temperatura del suelo (T_s [°C]) y contenido volumétrico de agua en el suelo (SWC [m³ m⁻³]). Se muestran las curvas de respuesta separadas por sitio.

Otras variables biofísicas examinadas también presentaron correlaciones fuertes y significativas ($r > |0.4|$ y $p < 0.001$) con R_s . Tal fue el caso del %CVeg ($r = 0.43$), C/N ($r = -0.40$) y el pH del suelo ($r = 0.47$). Estas relaciones, así como las correlaciones más fuertes y significativas entre las variables biofísicas examinadas se muestran en la Figura 15. Algunas de las variables biofísicas examinadas también están correlacionadas entre sí, por lo que se muestran también en la Figura 15 con líneas punteadas. Por ejemplo, y como se esperaba, T_s tuvo una fuerte correlación positiva con la T_a ($r = 0.95$), la intensidad de la luz (Lux) ($r = 0.51$), y el tiempo desde la instalación de los anillos ($r = 0.60$), mientras que tuvo una correlación negativa con la HR ($r = -0.73$). La HR presentó una correlación negativa con la K_s ($r = -0.51$). El SWC presentó una correlación positiva con el pH ($r = 0.61$). La Lux presentó una correlación positiva con la presión atmosférica (PA) ($r = 0.57$). La K_s tuvo una correlación positiva con el P ($r = 0.73$) y negativa con la capacidad de intercambio catiónico (CIC) ($r = -0.57$). El P tuvo una correlación positiva con la DA ($r = 0.73$) la PA ($r = 0.60$) y negativa con la CIC ($r = -0.68$). La PA presentó una correlación negativa con la MO ($r = -0.55$) y el CIC ($r = -0.068$). La MO presentó una correlación positiva con CN ($r = 0.55$). El CIC presentó una correlación negativa con la DA ($r = -0.66$). La DA tuvo una correlación negativa con el pH ($r = -0.59$). Por último, el pH presentó una correlación negativa con el CN ($r = -0.074$).

Dentro de las correlaciones encontradas entre las variables trabajadas, sorprende la falta de correlaciones fuertes entre variable de Cveg y las demás variables ambientales; resultó con una correlación fuerte solamente con la Rs. Esto, porque se esperaba que Cveg estuviera correlacionada con variables que describen el microclima como la humedad o la temperatura del suelo (Wagai *et al.*, 1998).

Otro resultado inesperado fue el que SWC no estuviera correlacionada con variables como la Rs. Debido al efecto que el contenido de agua en el suelo tiene en la difusión de gases, se esperaba que SWC tuviera una correlación con la Rs. Sin embargo, SWC solo mostró tener una fuerte correlación positiva con el pH.

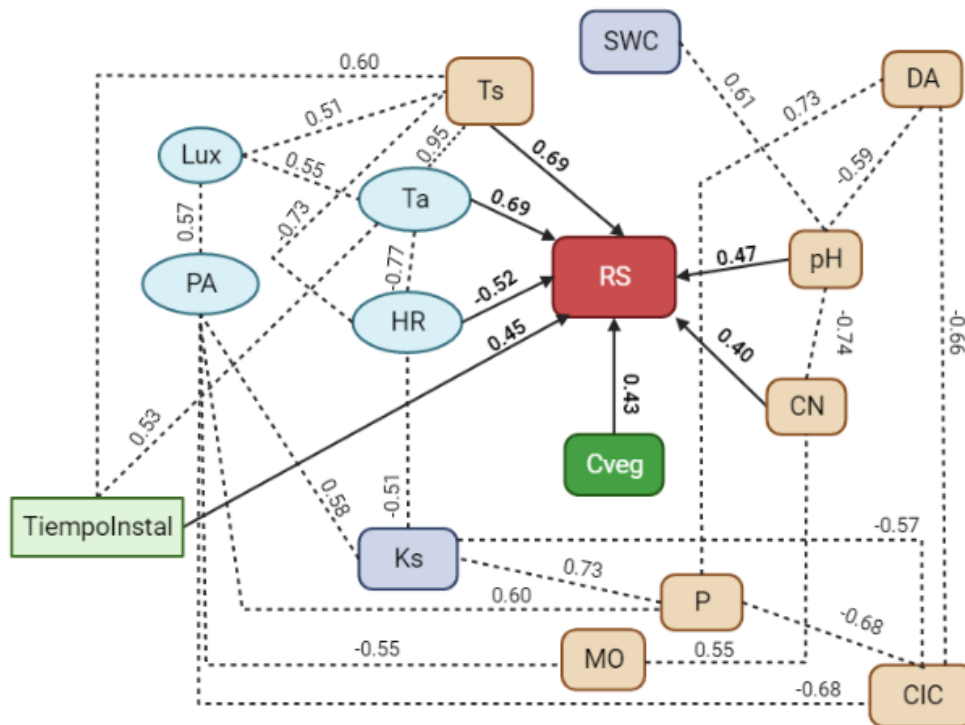


Figura 16. Esquema de las correlaciones significativas ($r > |0.4|$ y $p < 0.001$) entre la R_s (respiración del suelo) y las variables ambientales examinadas: Ts (temperatura del suelo), Ta (temperatura del aire), HR (humedad relativa), SWC (contenido volumétrico de agua en el suelo), Lux (intensidad de la luz), PA (presión atmosférica), Ks (conductividad hidráulica saturada de campo), Tiempoinstal (tiempo desde la instalación del anillo), MO (contenido de materia orgánica del suelo), P (contenido de fósforo total del suelo), CIC (capacidad de intercambio catiónico del suelo), CN (relación carbono/nitrógeno del suelo), DA (densidad aparente del suelo), CVeg (cobertura vegetal) y pH del suelo. Las correlaciones entre la R_s y los controles biofísicos examinados fueron marcadas con una línea negra continua, mientras que las correlaciones entre los controles biofísicos y R_s fueron marcadas con líneas punteadas. El valor del coeficiente de correlación (r) está escrito junto a la línea correspondiente.

Con el modelo de regresión múltiple escalonado se identificaron las variables más importantes para la R_s en los sitios estudiados (Cuadro 2). Con esta información se construyó un modelo estadístico final predictivo de la R_s y parsimonioso ($r^2 = 0.67$; $F = 94.02$; $p < 2.2e-16$), es decir, eliminando variables que no contribuyeran a minimizar el criterio de información Akaike (AIC por sus siglas en inglés), que es un criterio comúnmente utilizado para calificar la calidad de modelos estadísticos (Anderson, 2008). Se incorporaron al modelo final las siguientes variables: temperatura del suelo (T_s), contenido de humedad del suelo (SWC), % de cobertura de vegetación (CVeg), contenido total de fósforo (P) y densidad aparente (DA) (Cuadro 3). Estas variables entonces son identificadas como los controles biofísicos de la R_s de los sitios estudiados. Es notable que la T_s logra explicar el 56% de la variación de R_s , y el resto de los controles biofísicos juntos entonces explican solamente el 11%.

Cuadro 1. Valores obtenidos del modelo múltiple escalonado sobre el efecto que las variables SWC (contenido volumétrico de agua en suelo), T_s (temperatura del suelo), T_a (temperatura del aire), HR (humedad relativa), PA (presión atmosférica), CVeg (cobertura vegetal), K_s (conductividad hidráulica saturada de campo), MO (materia orgánica), CN (relación carbono nitrógeno), P (fósforo total), CIC (capacidad de intercambio catiónico), pH, DA (densidad aparente) y HHMMT (hora y fecha de medición) tienen sobre la R_s .

Variable	Suma de cuadrados	F	p
SWC	54.98	20.0621	1.207e-05 ***
T_s	1051.85	383.8295	< 2.2e-16 ***
T_a	7.25	2.6467	0.10520
HR	3.05	1.1114	0.29294
PA	55.55	20.2720	1.092e-05 ***
Cveg	133.94	48.8748	3.253e-11 ***
K_s	12.63	4.6076	0.03293 *
MO	29.51	10.7703	0.00120 **
CN	1.02	0.3713	0.54295
P	94.63	34.5319	1.547e-08 ***
CIC	12.58	4.5924	0.03322 *
pH	7.29	2.6585	0.10444
DA	46.99	17.1457	4.942e-05 ***
HHMMT	15.13	5.5225	0.01966 *

Cuadro 2. Valores y estadísticos de los coeficientes del modelo final explicativo de la Rs. Las variables temperatura del suelo (Ts), densidad aparente del suelo superficial (DA), la cobertura de la vegetación (CVeg), el contenido total de fósforo (P) y el volumétrico de agua en el suelo (SWC) son entonces identificados como los controles biofísicos más importantes de la Rs.

Parámetro	Valor coeficiente	Suma de cuadrados	F	p
Intercepción	-6.901619			
Ts	0.522373	1203.34	395.0440	< 2.2e-16
DA	-1.890529	102.88	33.7733	2.072e-08
CVeg	0.062500	56.11	18.4207	2.619e-05
P	-0.270851	53.15	17.4495	4.203e-05
SWC	5.028057	16.55	5.4324	0.02064
Residuos		694.51		

Efecto del tiempo de instalación del anillo

El tiempo de instalación del anillo tuvo una correlación relativamente fuerte ($r = 0.45$ y $p < 0.001$) con la Rs. Además, el modelo de efectos mixtos utilizado para determinar diferencias entre los sitios que incluyó este factor aleatorio resultó con mejor AIC, sugiriendo que se debe tener en cuenta su efecto sobre las mediciones dado el diseño experimental. Sin embargo, en el modelo de regresión múltiple escalonado que se utilizó para analizar los controles biofísicos de la Rs, el tiempo de instalación no fue elegido como una variable con valor predictivo (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

Respiración del suelo según uso del suelo y como indicador del desarrollo de la restauración ecológica activa

En BOSQ se encontraron los valores de Rs más bajos de los tres sitios, así como también la menor varianza; mientras que REST tuvo una Rs más elevada que BOSQ, pero menor a PAST, que tuvo los valores más elevados. Esto concuerda con el trabajo de Campos, (2006) y Raich, (1992 y 2000), que muestran que la Rs aumenta con el cambio de uso de suelo de bosque a agricultura. Por el contrario, contradice los resultados reportados por Shi *et al.*, (2019) y Sheng *et al.*, (2010),

donde sus sitios de bosque presentaron valores de R_s mayores a los sitios de pastizal durante la época seca. Cabe resaltar que el trabajo de Campos, (2006) fue realizado en la misma región que el presente estudio (y su sitio de bosque correspondía a un bosque mesófilo de montaña) mientras que los otros trabajos fueron desarrollados en distintas regiones con contexto climático, geológico, edáfico, y de usos de suelo, muy distintos a los del presente trabajo. A pesar de esto, en todos los estudios citados se reporta que el cambio de uso de suelo generó cambios en las condiciones del sitio que, a su vez, resultó en cambios en la magnitud de R_s .

Campos, (2006) además, menciona que una de las razones por la cual el sitio de pastizal mostró una R_s mayor a los otros sitios estudiados, se debe a que el pastizal tenía mayores entradas de carbono al suelo. Wagai *et al.*, (1998), explica que esto ocurre debido a una mayor cantidad de biomasa de raíces en el suelo; donde los sitios con mayor cantidad de biomasa de raíces muestran una R_s mayor. Además, Raich y Tufekcioglu, (2000) mencionan que los pastizales suelen presentar una R_s mayor que los bosques debido a que las especies de pasto generalmente tienen una mayor proporción de biomasa por debajo del suelo que aérea, y consecuentemente, incorporan más fotosintatos al suelo. Por el contrario, los árboles y demás especies de bosque tienen mayor biomasa aérea, es decir, alocan más carbono a madera, hojas, tallos, etc., que a la biomasa por debajo del suelo. También mencionan que la producción y emisión de CO_2 en el suelo ocurre a un ritmo más lento en suelo de un bosque que en un pastizal. Por lo tanto, se puede esperar que los pastizales tengan una R_s aproximadamente 20% mayor a la de un bosque, aun cuando los dos sitios crezcan en condiciones similares (Campos, 2006; Raich y Tufekcioglu, 2000).

En el contexto de restauración ecológica, cabe resaltar el trabajo de Shi *et al.*, (2019), desarrollado en la Meseta de Loess, China, donde se ha buscado transformar las zonas de cultivo a bosques bajo el proyecto de restauración “Grain for green”. En ese trabajo Shi *et al.*, (2019), analizaron la R_s de cuatro sitios (zona de cultivo, matorral, bosque y pastizal) de la cuenca de Zhifanggoiu, para evaluar si la R_s cambiaba después del proceso de restauración, utilizando un analizador de

gases ultra-portátil (LICA) durante todo un año. En la época seca encontraron que el matorral tenía la R_s más elevada, seguida por la zona de cultivo, seguida por el bosque y finalmente el pastizal; el matorral mostró una R_s significativamente mayor a los otros 3 sitios. En cuanto a la época húmeda, el pastizal fue el que presentó la R_s más elevada seguida por el bosque, el matorral y la zona de cultivo. Shi *et al.*, (2019) concluyeron que el aumento de vegetación por la restauración ecológica generó un aumento en la R_s de los sitios restaurados, debido al aumento en la biomasa de raíces, materia orgánica y actividad microbiana. Con esto, se muestra que la restauración de un sitio degradado puede aumentar el reservorio de carbono de un sitio, sin embargo, debido al aumento de biomasa de raíces y al aumento en la actividad microbiana del suelo también se verá un aumento en la R_s .

Los resultados de Shi *et al.*, (2019) contrastan con los resultados del presente trabajo, ya que, aquí se encontró que la R_s del área natural (BOSQ) es más baja, mientras que el sitio degradado (PAST) presentó la R_s más elevada. Estas diferencias se pueden atribuir a un distinto contexto climático, geológico y edáfico entre los dos trabajos. Shi *et al.*, (2019) reportan que el pastizal tuvo la R_s más baja y el bosque tuvo la R_s más alta durante la época seca. Una posible explicación de este patrón (en contraste con el presente estudio), podría ser la humedad del suelo como limitante de la R_s en los sitios de Shi *et al.*, (2019), ya que este control biofísico adquiere una alta relevancia en los sitios áridos y semiáridos (Davidson, Belk, & Boone, 1998). Esto se refuerza, además, con la observación de que, durante la época húmeda, su sitio de pastizal pasó a tener la R_s más elevada. En el presente estudio, PAST mostró tener los valores más altos de humedad del suelo durante el período de medición, y esta variable fue identificada como control biofísico de la R_s . Por lo tanto, todo lo anterior indica que las diferencias de humedad del suelo generan, en gran parte, diferencias de R_s entre distintos sitios.

El trabajo de Sheng *et al.*, (2010) es otro estudio comparativo de la R_s según distintos usos del suelo, incluyendo seis sitios: un bosque natural, un bosque secundario, dos plantaciones forestales (*Cunninghamia lanceolata* y *S. Superba*), un cultivo de cítricos y un suelo para labranza. Al igual que Shi *et al.* (2019), Sheng

et al., (2010) encontraron que el bosque natural era el sitio con la R_s más elevada, y concluyen que esto fue debido a que el bosque contaba con una mayor capacidad para producir y almacenar carbono en el suelo, así como para producir y emitir CO_2 desde el suelo. Sheng *et al.*, (2010) también reportan haber encontrado un patrón que señala una pérdida de carbono disponible en el suelo, así como también una pérdida de disponibilidad de nutrientes, y por lo tanto una menor R_s con el cambio de uso de suelo de bosque a cultivo.

Los resultados del presente estudio sugieren que los cambios generados por la restauración activa sí están teniendo un efecto en la magnitud de R_s , a pesar de estar en una etapa temprana en el desarrollo de la restauración. Las diferencias geomorfológicas y de altitud entre las áreas de estudio deben ser consideradas, sin embargo, ya que las condiciones de REST no serán iguales a las de BOSQ aún en etapas más desarrolladas de la restauración. A pesar de esto, BOSQ es una referencia positiva de la restauración llevada a cabo en REST y da una indicación sobre las magnitudes esperadas de R_s en un bosque en un valle aluvial de montaña tropical bajo el mismo clima. También es importante considerar que el PAST también es una referencia, en este caso negativa, de la restauración y que no necesariamente presenta condiciones idénticas al sitio REST antes de las intervenciones de restauración ecológica. Idealmente se debería tener mediciones de R_s en REST antes de las intervenciones llevadas a cabo (exclusión del ganado y la siembra de árboles), pero desafortunadamente no se realizaron por no tener disponible el equipo de medición de R_s en ese entonces. A pesar de esto, el cambio de espacio por tiempo, que se hizo en el presente estudio, es válido para contrastar un proceso del ciclo del carbono que puede ser indicador del desarrollo de la restauración de bosque, como lo es la R_s . Así, el monitoreo a mediano y largo plazo de la R_s en REST (así como en BOSQ y PAST) es viable para estudiar cuánto se ha recuperado funcionalmente el sitio con la restauración activa.

Además, con lo anterior se destaca la importancia de contar con sitios que sirvan como una referencia positiva y negativa de la restauración ecológica lo más local posible. Esto permite conocer patrones esperados R_s según el uso del suelo

en el mismo contexto climático, geológico y edáfico, evitando así que se generen confusiones o contradicciones al utilizar como referencia valores presentados en la literatura que pueden o no ser comparables. Como se discutirá con más detalle abajo, el tipo de suelo (es decir, el conjunto de propiedades físico-químicas que hace que un suelo sea distinto a otro) quizá es el factor más determinante para que un sitio sea comparable con otro.

Controles biofísicos de la respiración del suelo: temperatura y humedad

Debido a que este trabajo se realizó durante la época fría-seca y cálida-seca, se pudo observar cómo responde R_s a un amplio rango de temperatura (Figura 14); con excepción del BOSQ que mostró un rango estrecho de temperatura independientemente de la época. En general, la época cálida-seca se encontraron valores de R_s más elevados a los de la época fría, independientemente del sitio, indicando la importancia de la temperatura como control biofísico de la R_s . Esto coincide con la mayoría de los trabajos publicados sobre la R_s (e.g., Campos, 2006; Raich y Tufekcioglu, 2000; Sheng *et al.*, 2010; Shi *et al.*, 2019 y Yáñez *et al.*, 2017) en los cuales se puede observar que la R_s sigue un patrón de aumento en respuesta al aumento en la temperatura. Esto es generalmente explicado por el hecho de que la R_s es un proceso bioquímico, y por lo tanto la temperatura lo acelera aumentando su magnitud. Sin embargo, esta dependencia covaría con otros factores como la materia orgánica y la disponibilidad de agua en el suelo (Cantú-Silva, González-Rodríguez, & Gómez-Meza, 2010). Campos, (2006) encontró que la R_s tenía una correlación débil con la temperatura, lo cual refuerza el hecho de que la temperatura por sí sola no controla el proceso de generación y emisión de CO_2 del suelo.

Además de la temperatura, las dos temporadas de medición permitieron también observar la respuesta de R_s a un amplio rango de SWC (Figura 14) y humedad relativa del aire. A finales de la época cálida-seca es generalmente el período más seco y caliente en la región de estudio, justo antes del inicio del verano cuando inicia la época de lluvias. Shi *et al.*, (2019) reportaron que los bosques y

pastizales muestran un incremento significativo en su R_s durante la época de crecimiento; en zonas semiáridas y áridas esto corresponde a la época de lluvias. Cabe mencionar, que, aunque en el presente trabajo no se realizaron mediciones durante la época de lluvias, la vegetación en la zona del bosque mesófilo de montaña está limitada más por radiación que por disponibilidad de agua, así que se podría argumentar que los resultados reportados aquí abarcan los efectos de la época de crecimiento. El aumento tanto de la temperatura como de la humedad del suelo incrementan el metabolismo y aceleran las actividades enzimáticas tanto de raíces como de la biota del suelo (Atkin *et al.*, 2000; Mikan *et al.*, 2002). Además, la relación C/N y el pH controlan el desarrollo y actividad de la biota del suelo y la actividad de raíces (Fassbender, 1994). Dicho esto, debido a que no se trabajó durante la época cálida-húmeda, no se puede determinar completamente el efecto que tiene el SWC y la HR sobre la R_s . Por otro lado, se observó que el patrón de qué sitio presentó mayor o menor R_s se mantuvo independientemente de la temporada del año en la que se realizaron las mediciones. Sin embargo, en la época cálida los tres sitios mostraron un R_s significativamente diferente entre ellos, mientras que durante la época fría REST y BOSQ no mostraron diferencias significativas entre ellas en su R_s , mientras que PAST fue diferente a BOSQ. Esto demuestra la importancia de hacer estudios donde se incluya todo el rango de humedad del suelo durante al menos un año.

Adicionalmente, se sabe que un exceso de humedad en el suelo es inhibidor de la R_s , ya que un suelo saturado de agua presenta condiciones anóxicas que limitan la descomposición de la materia orgánica y por lo tanto la producción y liberación de CO_2 (Xu *et al.*, 2004). PAST presentó simultáneamente la R_s más elevada junto con los mayores niveles de contenido de agua en el suelo, sin embargo, en muy pocas ocasiones solamente una parcela presentó parches de suelo anegado. Campos, (2006) menciona que los efectos de SWC en la R_s se muestran durante el cambio de temporada al momento que el suelo se seca o se humedece, resultando en un rápido crecimiento en la población bacteriana. Esto explica el por qué PAST pudo mantener su R_s elevada pese a tener un SWC más elevado a los otros dos sitios. A pesar de esto, el SWC mostró tener una correlación

débil con la R_s en ambas temporadas. Este resultado pareciera ser contradictorio con lo encontrado en la literatura, debido a que, el SWC suele ser uno de los principales controles biofísicos que afectan la R_s de un sitio. En el presente estudio se trabajó en dos temporadas diferentes (fría-seca y cálida-seca) pero no se trabajó con los niveles más altos de humedad que se tendrían durante la época de lluvias, como se mencionó anteriormente. A su vez, Wagai *et al.*, (1998) reportó que los efectos de la temperatura pueden opacar los efectos de la humedad, ya que estas variables covarían: la temperatura del suelo es alta cuando la humedad del suelo es baja y viceversa. Además, Hu *et al.*, (2016) ha reportado que la humedad del suelo suele tener un mayor valor explicativo en la R_s durante la noche. Esto es complementado por Tang *et al.*, (2005), quienes reportan que el efecto de humedad de suelo suele ser a nivel de temporada y tiene poco efecto a nivel diurno. Dicho esto, el SWC aumentó el nivel explicativo del modelo de regresión escalonada, por lo que su efecto no puede ser descartado solo por haber presentado una correlación baja con la R_s .

Otros controles biofísicos de la respiración del suelo

La mayoría de las variables biofísicas examinadas en el presente estudio que tuvieron un alto valor explicativo en el comportamiento de la R_s (T_s , SWC, CVeg, DA y P) también tuvieron un efecto significativo en los trabajos mencionados anteriormente (e.g., Campos, 2006; Raich y Tufekcioglu, 2000; Sheng *et al.*, 2010; Shi *et al.*, 2019 y Yáñez *et al.*, 2017).

La cobertura vegetal de los sitios fue una variable que mostró un nivel explicativo significativo en la R_s de cada uno de los sitios. Wagai *et al.*, (1998) menciona que el efecto de la cobertura vegetal de un sitio sobre la magnitud de R_s , es la suma de múltiples efectos indirectos que la vegetación tiene sobre la temperatura, masa microbiana y biomasa de raíces. Raich y Tufekcioglu, (2000) también proponen que la cobertura vegetal tiene un impacto indirecto en la R_s , ya que ésta en forma de hojarasca, tiene una correlación positiva con la biota del suelo

que utiliza la hojarasca como alimento. Esto concuerda con los resultados del presente estudio, ya que, PAST simultáneamente presentó la CVeg más elevada y la Rs más elevada, mientras que BOSQ y REST tuvieron una CVeg más baja y una Rs menor a PAST. Raich y Tufekcioglu, (2000) mencionan que la CVeg de un sitio genera un microclima en el suelo, el cual tiene un impacto en la humedad y temperatura del suelo, así como también tiene una correlación con la biota del suelo, ya que, la biota del suelo utiliza la materia orgánica, principalmente en forma de hojarasca, producida por la cobertura vegetal. Sin embargo, este efecto varía dependiendo del tipo de vegetación del sitio, claramente.

Campos, (2006) menciona la relevancia de la aireación del suelo, y el tamaño de los poros de éste, para la difusión de los gases producidos en el suelo, como el CO₂, por lo que el tipo de suelo y la densidad aparente (DA) tienen un efecto en la facilidad con la que el CO₂ es emitido hacia la atmósfera desde el suelo. Esto podría explicar por qué la DA de los sitios bajo estudio tuvo un valor explicativo en la Rs. Los dos sitios que presentaron la DA más elevada (PAST Y REST) también presentaron los valores más elevados de Rs, lo cual contradice con lo descrito por Campos, (2006). Es probable que esto ocurra debido a que, aunque la DA si tiene un efecto significativo en la Rs, otras variables, como la temperatura del suelo y el contenido de agua del suelo, tengan una mayor influencia en la Rs de los sitios; haciendo que estos presenten Rs elevadas a pesar de tener un tipo de suelo con una densidad aparente mayor.

Por último, en cuanto al contenido de fósforo total (P) en el suelo, Keith, Jacobsen, & Raison, (1997) reportan que el fosforo genera un incremento en la actividad bacteriana y una reducción en la actividad de raíces; reflejándose así en una reducción en la Rs. Esto coincide con los resultados encontrados en el presente trabajo, ya que, también se encontró una correlación negativa con la Rs. Hay que mencionar que Keith *et al.*, (1997) realizaron tratamientos experimentales que les permitieron observar la relación causa-efecto del fósforo en la Rs, donde variables como la temperatura y la humedad no opacaran el efecto que el fosforo tiene sobre la Rs. En el caso del presente trabajo, variables como el contenido de agua en el

suelo y la temperatura están combinados con los efectos de P, lo que podría explicar por qué P mostró una correlación directa baja con la Rs.

Otras variables ambientales o fisicoquímicas del suelo no consideradas como controles biofísicos

Las variables identificadas como controles biofísicos de la Rs que fueron discutidas en la sección anterior fueron consideradas así porque mostraron ser las variables con mayor valor explicativo para Rs. A pesar de esto, otras de las variables ambientales y fisicoquímicas del suelo examinadas mostraron tener correlaciones significativas, positivas o negativas, con la Rs de los sitios estudiados.

Entre estas variables se encuentra la HR y la Ta. El efecto de la Ta es principalmente a través de su fuerte correlación con la Ts y HR (Figura 15). El efecto de Ts sobre Rs ya fue discutido a detalle anteriormente. Según Davidson *et al.*, (2000), una cantidad de humedad en el aire es necesaria para que ocurra la Rs, ya que, cuando ésta es escasa o se encuentra en cantidades en excesivas, tiene un efecto en diferentes variables que afectan la Rs. Campos, (2006) menciona que, cuando la humedad es baja, en época seca, por ejemplo, la temperatura tiene un efecto inhibitor en la Rs. Dicho esto, en el caso contrario, durante la época de lluvias, cuando la HR tiene valores elevados, es ésta la que tiene un efecto negativo en la Rs ya que reducirá la actividad de la biota del suelo (Xu *et al.*, 2004).

Otra variable que tuvo una fuerte correlación con la Rs fue el pH del suelo, el cual fue más elevado en PAST y más bajo en REST. Esto coincide con el trabajo de Potthast *et al.*, (2012) quienes reportan que el cambio de uso de suelo genera un aumento en el pH, así como un descenso en la materia orgánica y C/N, lo cual también coincide con los resultados del presente estudio. Potthast *et al.*, (2012) también mencionan que cambios en las condiciones de suelo (pH y CIC) generan un cambio en la estructura de biota del suelo. Además, argumentan que aun cuando la actividad de la biota del suelo comience a reducirse a causa del cambio de uso de suelo y pérdida de materia orgánica, la Rs se puede mantener elevada mientras

los niveles de pH no cambien significativamente. Entonces, aun cuando un pastizal sea abandonado y deje de ser utilizado para sostener ganado, la Rs puede mantenerse elevada.

La siguiente variable que mostró tener una correlación con la Rs fue el tiempo de instalación del anillo, mostrando una correlación positiva con ésta. Es importante mencionar que esta variable a pesar de que no mostró tener un valor significativo durante el modelo de regresión, el tiempo de instalación del anillo sí fue identificado como factor aleatorio importante en el modelo mixto. Jian *et al.*, (2020) reportan, sin embargo, que la instalación del anillo y la Rs tienen una correlación negativa. Pero, por otro lado, Mills *et al.*, (2011) reportan que esta correlación negativa no ocurre al momento de la instalación del anillo, si no, que cuando el anillo es instalado ocurrirá un aumento en la Rs debido al corte de raíces generado por la inserción del anillo en el suelo. Sin embargo, este aumento ocurrirá solo durante unos días (dos días aproximadamente, aunque dependerá del tipo de vegetación del sitio), para después ser seguido por una reducción en la Rs. Es probable que el efecto del tiempo desde la instalación del anillo que se reporta en el presente estudio no sea por las razones mencionadas por los estudios citados: afectación a las raíces por la instalación del anillo. En el presente estudio, es probable que el efecto identificado se deba al incremento en la Rs generada por el aumento de temperatura que ocurre desde la instalación de los anillos ya que se inició con las mediciones en la época fría y se finalizó en la época cálida.

Aspectos metodológicos y de diseño de toma de mediciones

Se recomienda que en el futuro se continúe utilizando un equipo IRGA portátil junto con la cámara inteligente y los anillos de PVC. Esto impedirá que ocurran dificultades al momento de realizar comparaciones entre los estudios, ya que, comparar entre métodos diferentes puede generar complicaciones debidas a las sub o sobreestimaciones en las mediciones de Rs que cada método de medición tiene. Cabe mencionar que no es necesario que se utilice el mismo modelo de IRGA,

gracias a que Mills *et al.*, (2011) reportaron que diferentes modelos de IRGA no generan diferencias significativas entre sus mediciones.

Por otro lado, se recomienda realizar mediciones durante la noche. Esto es relevante, ya que, Cueva *et al.*, (2017) recomienda realizar estas mediciones para evitar tener una sobrestimación en la Rs diaria, que podría ocurrir si las horas de la noche no son consideradas en las mediciones. Tomando esto en consideración, hay que mencionar que, a pesar de que los sitios presentaron diferencias significativas en la magnitud de Rs, cabe la posibilidad de que, si se contara con toda la variación diaria de Rs, y en diferentes temporadas del año, los resultados sean diferentes.

En el mismo orden de ideas, para examinar el impacto completo del SWC sobre la Rs, se recomienda que se realicen mediciones durante la época de lluvias. En vista de que Shi *et al.*, (2019) reportaron que sus sitios tuvieron un incremento de Rs durante la época de lluvias al punto de que sus sitios no perturbados pasaron a ser los sitios con niveles más altos de Rs en lugar de los sitios que pasaron por un proceso de cambio de uso de suelo, es imperante contar con mediciones de Rs abarcando todo el rango posible de SWC.

Finalmente, en este estudio se utilizó la aplicación de CANOPEO para llevar a cabo las mediciones de cobertura vegetal. Con este método sólo se considera la vegetación que está dentro del anillo donde se realizan las mediciones de Rs. Sin embargo, no se considera la vegetación que lo rodea, por lo tanto, puede ser que se dé una subestimación del porcentaje de cobertura vegetal que realmente tiene el suelo del sitio.

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

La Rs mostró diferencias significativas en los tres sitios de trabajo, donde PAST mostró los valores más elevados, REST mostró valores intermedios y BOSQ mostró los valores más bajos, independientemente de la temporada de medición.

Los valores de REST se asemejaron más a los de BOSQ que a los de PAST, lo que sugiere que la restauración activa está teniendo un efecto en las condiciones del sitio que se reflejan en una reducción en la Rs de REST.

Los resultados de este trabajo fueron obtenidos cuando el proceso de restauración activa llevaba solamente un año de haber iniciado, por lo cual se recomienda continuar con las mediciones de Rs para darle seguimiento al desarrollo de la restauración y su relación con la Rs. Según los patrones encontrados, se espera que PAST siga siendo el sitio con los valores de Rs más elevados, mientras que se espera que con el paso del tiempo las diferencias entre REST y BOSQ se reduzcan. A pesar de esto, es probable que REST y BOSQ se mantengan con una Rs diferente independientemente de cuánto tiempo pase. Esto no significa que la restauración no esté realizando de una manera adecuada, ya que, las diferencias biofísicas entre las zonas (principalmente el tipo de suelo y la diferencia de altitud) quizá impidan que estos dos sitios tengan los mismos valores de Rs. Los sitios de BOSQ y PAST funcionan como referencias de la restauración del bosque, que permiten examinar patrones de Rs según el uso del suelo en mismo contexto general climático, geológico y edáfico. Esto es más apropiado que realizar comparaciones con valores reportados en la literatura de sitios en otros contextos. En este sentido, el presente trabajo representa un ejemplo de cómo se puede utilizar la Rs como indicador del efecto de la restauración activa de bosque.

De todas las variables biofísicas que fueron examinadas, la Ts, DA, Cveg, P y SWC fueron identificadas como los controles de la Rs en los sitios trabajados. Estas variables en conjunto pudieron explicar el 67% de la variación de Rs, por lo que podrían ser utilizadas en sitios donde no se ha medido Rs, pero sí se tenga esta información.

Finalmente, se encontró que el tiempo desde la instalación de los anillos de PVC para realizar las mediciones es un factor importante en la magnitud de Rs. Sin embargo, es probable que este efecto se deba al incremento de la temperatura no por el efecto de la instalación del anillo *per se*. Esto, por la coincidencia de que a

medida que el tiempo desde la instalación se incrementó, también incrementó la temperatura del suelo (y aire) por el cambio de época (de fría a cálida).

REFERENCIAS

- Anderson, D. R. (2008). *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence* (Vol. 31). N.Y.: Springer.
- Arshad, M. A., & Martin, S. (2002). Identifying critical limits for soil quality indicators in agro-ecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 88(2), 153-160. doi: 10.1016/s0167-8809(01)00252-3
- Atkin, O. K., Edwards, E. J., & Loveys, B. R. (2000). Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist*, 147(1), 141-154. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00683.x
- Barba, J., Cueva, A., Bahn, M., Barron-Gafford, G. A., Bond-Lamberty, B., Hanson, P. J., . . . Vargas, R. (2018). Comparing ecosystem and soil respiration: Review and key challenges of tower-based and soil measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 249, 434-443. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.10.028
- Bates, N. R. (2007). Interannual variability of the oceanic CO₂ sink in the subtropical gyre of the North Atlantic Ocean over the last 2 decades. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 112(C9). doi: 10.1029/2006jc003759
- Bruhwiller, L., Michalak, A., Birdsey, R., Fisher, J., Houghton, R., Huntzinger, D., & Miller, J. (2018). Overview of the global carbon cycle. In *Second State of the Carbon Cycle Second state of the carbon cycle report (SOCCR2): A sustained assessment report global change research program* (pp. 42-70).
- Campos, A. (2006). Response of soil surface CO₂-C flux to land use changes in a tropical cloud forest (Mexico). *Forest Ecology and Management*, 234(1-3), 305-312. doi: 10.1016/j.foreco.2006.07.012

- Cantú-Silva, I., González-Rodríguez, H., & Gómez-Meza, M. V. (2010). CO₂ efflux in vertisol under different land use systems. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12(2), 389-403.
- Cueva, A., Bullock, S. H., Lopez-Reyes, E., & Vargas, R. (2017). Potential bias of daily soil CO₂ efflux estimates due to sampling time. *Scientific Reports*, 7(11925), 253-269. doi: 10.1038/s41598-017-11849-y
- Cueva, A., Robles Zazueta, C. A., Garatuza Payan, J., & Yépez, E. A. (2016). Soil respiration in Mexico: Advances and future directions. *Terra Latinoamericana*, 34(3), 253-269.
- Davidson, E. A., Belk, E., & Boone, R. D. (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4(2), 217-227. doi: 10.1046/j.1365-2486.1998.00128.x
- Davidson, E. A., Verchot, L. V., Cattanio, J. H., Ackerman, I. L., & Carvalho, J. E. M. (2000). Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 48(1), 53-69. doi: 10.1023/a:1006204113917
- Dybala, K. E., Matzek, V., Gardali, T., & Seavy, N. E. (2019). Carbon sequestration in riparian forests: A global synthesis and meta-analysis. *Global Change Biology*, 25(1), 57-67. doi: 10.1111/gcb.14475
- Eberwein, J. R., Oikawa, P. Y., Allsman, L. A., & Jenerette, G. D. (2015). Carbon availability regulates soil respiration response to nitrogen and temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, 88, 158-164. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.05.014
- Fassbender, H. W., & Bornemisza, E. (1987). *Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina* (Vol. 81). San José de Costa Rica, CR: IICA (instituto interamericano de cooperación para la agricultura).
- Flores-Renteria, D., Rincon, A., Moran-Lopez, T., Heres, A. M., Perez-Izquierdo, L., Valladares, F., & Yuste, J. C. (2018). Habitat fragmentation is linked to

cascading effects on soil functioning and CO₂ emissions in Mediterranean holm-oak-forests. *Peerj*, 6, e5857. doi: 10.7717/peerj.5857

Gómez-Tagle (Jr.) Ch., Geissert, D., Pérez-Maqueo, O., Marin-Castro, B., & Rendon-Lopez, B. (2011). Saturated hydraulic conductivity and land use change, new insights to the payments for ecosystem services programs: a case study from a Tropical montane cloud forest watershed in eastern central Mexico. In O. Dikinya (Ed.), *Developments in Hydraulic Conductivity Research* (pp. 225-248). Rijeka, Croacia: InTech Open.

González-Romero, A., & Gallina, S. (2020). *Biodiversidad del santuario del bosque de niebla Xalapa, Veracruz*. Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología, A.C.

Grace, J. (2004). Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology*, 92(2), 189-202. doi: 10.1111/j.0022-0477.2004.00874.x

Griscom, B. W., Adams, J., Ellis, P. W., Houghton, R. A., Lomax, G., Miteva, D. A., . . . Fargione, J. (2017). Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(44), 11645-11650. doi: 10.1073/pnas.1710465114

Hansen, J., Ruedy, R., Sato, M., & Lo, K. (2010). Global surface temperature change. *Reviews of Geophysics*, 48(RG40044). doi: 10.1029/2010rg000345

Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T., & Andrews, J. A. (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48(1), 115-146. doi: 10.1023/a:1006244819642

Harris, J. A. (2003). Measurements of the soil microbial community for estimating the success of restoration. *European Journal of Soil Science*, 54(4), 801-808. doi: 10.1046/j.1351-0754.2003.0559.x

Hu, Z. D., Liu, S. R., Liu, X. L., Fu, L. Y., Wang, J. X., Liu, K., . . . He, F. (2016). Soil respiration and its environmental response varies by day/night and by

- growing/dormant season in a subalpine forest. *Scientific Reports*, 6. doi: 10.1038/srep37864
- Huntington, T. G. (2006). Evidence for intensification of the global water cycle: Review and synthesis. *Journal of Hydrology*, 319(1-4), 83-95. doi: 10.1016/j.jhydrol.2005.07.003
- Hutsch, B. W., Augustin, J., & Merbach, W. (2002). Plant rhizodeposition - an important source for carbon turnover in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165(4), 397-407. doi: 10.1002/1522-2624(200208)165:4<397::aid-jpln397>3.0.co;2-c
- Jian, J. S., Gough, C., Sihi, D., Hopple, A. M., & Bond-Lamberty, B. (2020). Collar Properties and Measurement Time Confer Minimal Bias Overall on Annual Soil Respiration Estimates in a Global Database. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 125(12). doi: 10.1029/2020jg006066
- Keith, H., Jacobsen, K. L., & Raison, R. J. (1997). Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forest. *Plant and Soil*, 190(1), 127-141. doi: 10.1023/a:1004279300622
- Lal, R. (2003). Offsetting global CO₂ emissions by restoration of degraded soils and intensification of world agriculture and forestry. *Land Degradation & Development*, 14(3), 309-322. doi: 10.1002/ldr.562
- LI-COR, B. (2019). *Using the Smart Chamber*. United Kingdom: LI-COR.
- Luo, Y., & Zhou, X. (2010). *Soil respiration and the environment*. London, UK: Elsevier.
- Luyssaert, S., Reichstein, M., Schulze, E. D., Janssens, I. A., Law, B. E., Papale, D., . . . Falge, E. M. (2009). Toward a consistency cross-check of eddy covariance flux-based and biometric estimates of ecosystem carbon balance. *Global Biogeochemical Cycles*, 23. doi: 10.1029/2008gb003377

- Meli, P., Holl, K. D., Benayas, J. M. R., Jones, H. P., Jones, P. C., Montoya, D., & Mateos, D. M. (2017). A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *Plos One*, *12*(2), 1-17. doi: 10.1371/journal.pone.0171368
- Mikan, C. J., Schimel, J. P., & Doyle, A. P. (2002). Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology & Biochemistry*, *34*(11), 1785-1795. doi: 10.1016/s0038-0717(02)00168-2
- Mills, R., Glanville, H., McGovern, S., Emmett, B., & Jones, D. L. (2011). Soil respiration across three contrasting ecosystem types: comparison of two portable IRGA systems. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *174*(4), 532-535. doi: 10.1002/jpln.201000183
- Mori, T., Wachrinrat, C., Staporn, D., Meunpong, P., Suebsai, W., Boonsri, K., & Kitayama, K. (2016). Seasonal changes in soil respiration and microbial biomass in five tropical tree plantations in Thailand. *Tropics*, *25*(4), 85-89.
- Oldroyd, G. E. D., Harrison, M. J., & Udvardi, M. (2005). Peace talks and trade deals. Keys to long-term harmony in legume-microbe symbioses. *Plant Physiology*, *137*(4), 1205-1210. doi: 10.1104/pp.104.057661
- Olivares-Martínez, L. D. (2020). *Informe de actividades infiltrimetría en tres usos del suelo en Coatepec y Xalapa*. Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología, AC.
- Pérez-Quezada, J. F., Brito, C. E., Cabezas, J., Galleguillos, M., Fuentes, J. P., Bown, H. E., & Franck, N. (2016). How many measurements are needed to estimate accurate daily and annual soil respiration fluxes? Analysis using data from a temperate rainforest. *Biogeosciences*, *13*(24), 6599-6609. doi: 10.5194/bg-13-6599-2016
- Potthast, K., Hamer, U., & Makeschin, F. (2012). Land-use change in a tropical mountain rainforest region of southern Ecuador affects soil microorganisms and nutrient cycling. *Biogeochemistry*, *111*(1-3), 151-167. doi: 10.1007/s10533-011-9626-7

- Raich, J. W., & Schlesinger, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology*, *44*(2), 81-99. doi: 10.1034/j.1600-0889.1992.t01-1-00001.x
- Raich, J. W., & Tufekcioglu, A. (2000). Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, *48*(1), 71-90. doi: 10.1023/a:1006112000616
- RCore-Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. Viena, Austria: R Foundation for Statistical computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>.
- Sheng, H., Yang, Y. S., Yang, Z. J., Chen, G. S., Xie, J. S., Guo, J. F., & Zou, S. Q. (2010). The dynamic response of soil respiration to land-use changes in subtropical China. *Global Change Biology*, *16*(3), 1107-1121. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01988.x
- Shi, P., Qin, Y. L., Liu, Q., Zhu, T. T., Li, Z. B., Li, P., . . . Wang, F. C. (2020). Soil respiration and response of carbon source changes to vegetation restoration in the Loess Plateau, China. *Science of the Total Environment*, *707*. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.135507
- Tang, J. W., Baldocchi, D. D., & Xu, L. (2005). Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale. *Global Change Biology*, *11*(8), 1298-1304. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00978.x
- Vargas, R., & Allen, M. F. (2008). Environmental controls and the influence of vegetation type, fine roots and rhizomorphs on diel and seasonal variation in soil respiration. *New Phytologist*, *179*(2), 460-471. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02481.x
- Wagai, R., Brye, K. R., Gower, S. T., Norman, J. M., & Bundy, L. G. (1998). Land use and environmental factors influencing soil surface CO₂ flux and microbial biomass in natural and managed ecosystems in southern Wisconsin. *Soil Biology & Biochemistry*, *30*(12), 1501-1509. doi: 10.1016/s0038-0717(98)00041-8


- Wanyama, I., Pelster, D. E., Butterbach-Bahl, K., Verchot, L. V., Martius, C., & Rufino, M. C. (2019). Soil carbon dioxide and methane fluxes from forests and other land use types in an African tropical montane region. *Biogeochemistry*, *143*(2), 171-190. doi: 10.1007/s10533-019-00555-8
- Williams-Linera, G., & Tolome, J. (1996). Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica*, *28*(4), 649-656. doi: 10.2307/2389051
- Xu, L. K., Baldocchi, D. D., & Tang, J. W. (2004). How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature. *Global Biogeochemical Cycles*, *18*(4). doi: 10.1029/2004gb002281
- Yáñez Díaz, M. I., Cantú Silva, I., González Rodríguez, H., Marmolejo Monsiváis, J. G., Jurado, E., & Gómez Meza, M. V. (2017). Respiración del suelo en cuatro sistemas de uso de la tierra. *Revista mexicana de ciencias forestales*, *8*(42), 123-149.
- Yemadje, P. L., Guibert, H., Blavet, D., Olina, J. P., Chevallier, T., Deleporte, P., & Bernoux, M. (2015). 24-h variation in soil respiration after a long dry season in a Sudano-Sahelian region. *Scientia Agricola*, *72*(5), 452-458. doi: 10.1590/0103-9016-2014-0412
- Yuste, J. C., Flores-Renteria, D., Garcia-Angulo, D., Heres, A. M., Braga, C., Petritan, A. M., & Petritan, I. C. (2019). Cascading effects associated with climate-change-induced conifer mortality in mountain temperate forests result in hot-spots of soil CO₂ emissions. *Soil Biology & Biochemistry*, *133*, 50-59. doi: 10.1016/j.soilbio.2019.02.017
- Zhang, Y. J., Guo, S. L., Liu, Q. F., Jiang, J. S., Wang, R., & Li, N. N. (2015). Responses of soil respiration to land use conversions in degraded ecosystem of the semi-arid Loess Plateau. *Ecological Engineering*, *74*, 196-205. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.10.003



ANEXOS

Cuadro Anexo 1. Especies de árboles encontrados tanto en sitio de pastizal, como en los remanentes en el sitio bajo restauración activa, ubicados ambos en la entrada de Coatepec, Veracruz.

Nombre común	Nombre científico
Tepame	<i>Vachellia pennatula</i> <i>Vernonia patens</i> <i>Vernonanthura sp.</i>
Jolocín blanco	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>
Jonote Blanco	<i>Heliocarpus donellsmi</i>
Mala mujer	<i>Cnidoscolus multilobus</i>
El guayabo	<i>Psidium guajava</i> <i>Bursera simaruba</i>
Chacuaco	<i>Cestrum tomentosum</i>
Chillo	<i>Picramnia antidesma</i> <i>Trichilia glabra</i> <i>Solanum sp.</i> <i>Croton xalapensis</i> <i>Heliocarpus sp.</i> <i>Brugmannsia sp.</i>
Nanche	<i>Bunchosia biocellata</i> <i>Cestrum sp.</i> <i>Piper nudum</i> <i>Solanum sp.</i> <i>Xylosma sp.</i>
Abrojo	<i>Triunfetta bogotensis</i>

Cuadro Anexo 2. Especies de pastos encontrados tanto en sitio de pastizal como remanentes en el sitio bajo restauración activa, ubicados ambos en la entrada de Coatepec, Veracruz.





Nombre común	Nombre científico	Foto	Ubicación
Pasto estrella africana "Tumbabobos"	<i>Cynodon nlemfuensis</i> <i>vanderyst</i>		Todas las parcelas del sitio Pasto

“Pasto de corte” Pato Guinea	<i>Panicum máximum</i> Jacq		En las parcelas del sitio Restauración: R1, R4, R5
Pasto miel	<i>Paspalum dilatatum</i> (Poir, 1804)		En todas las parcelas del sitio Pasto (aunque no es dominante), y en las siguientes del sitio Restauración: R1, R20.

Cuadro Anexo 3. Listado de especies plantadas en el sitio de restauración.

Nombre común	Especie
Azahar de monte	<i>Styrax glabrescens</i> Benth.
Aguacatillo	<i>Persea longipes</i> (Schltdl.) Meisn.
Encino	<i>Quercus sartorii</i> Liebm.
Nogal	<i>Juglans pyriformis</i> Liebm.
Encino	<i>Quercus germana</i> Schltdl. & Cham.
Palo blanco	<i>Meliosma alba</i> (Schltdl.) Walp.
Olmo	<i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planch.
Pipinque	<i>Carpinus tropicalis</i> (Donn.Sm.) Lundell
Encino	<i>Quercus pinnativenulosa</i> C.H.Mull
Haya	<i>Platanus mexicana</i> Moric.
Encino	<i>Quercus insignis</i> M. Martens & Galeotti
Huevo de gato	<i>Turpinia insignis</i> (Kunth) Tul.
Liquidambar	<i>Liquidambar styraciflua</i> L.
Amajuastle	<i>Clethra mexicana</i> DC.
Anonillo	<i>Talauma mexicana</i> (DC.)
Canaco	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.
Encino	<i>Quercus xalapensis</i> Humb. & Bonpl.

Cuadro Anexo 4. Listado de especies encontradas en el ecosistema de referencia, ubicado en el Santuario del Bosque de Niebla, Xalapa, Veracruz.

Nombre común	Nombre científico	Foto (cuando estuvo disponible)	Ubicación
	<i>Telanthophora grandifolia</i> (Less.)H.Robs.&Brettell		Parcela 1 del sitio Bosque
Yerba santa, Acuyo	<i>Piper auritum</i> Kunt		
	<i>Piper nodosum</i>		
	<i>Palicourea</i> sp		
Tepejilote	<i>Chamaedorea tepejilote</i>		
	<i>Selaginella</i> sp		
	Ciperácea		Parcela 2 del sitio Bosque
	<i>Meliosma alba</i>		
	<i>Quercus sartorii</i>		
	<i>Piper auritum</i> Kunt		
	<i>Piper nodosum</i>		
Tepejilote	<i>Chamaedorea tepejilote</i>		
	<i>Telanthophora grandifolia</i> (Less.)H.Robs.&Brettell		
Pesma, Helecho tóxico	<i>Pteridium aquilinum</i>		
Falso helechito	<i>Selaginella</i> sp		Parcela 3 del sitio Bosque
Trepadora	<i>Philodendron</i> sp		
	<i>Symplocus</i> sp		
	<i>Trema micrantha</i> (L) Blume		

	<i>Carpinus tropicalis</i>	
	Palicourea sp	
	Piper nodosum	
	Quercus germana	
	Dendropanax	
Tepejilote ancho	<i>Chamaedorea tepejilote</i>	
	Botrichium decompositum	

Cuadro Anexo 5. Listado de los anillos instalados en cada parcela, con la fecha en la que fueron instalados y con las fechas en las que fueron medidos. La “p” representa al sitio de pastizal, la “r” representa el sitio de restauración y la “b” representa el sitio de bosque (ecosistema de referencia).

Parcela-Anillo	Fecha instalación	Fechas medición	Horas desde instalación
p1-0, p4-0, r1-0, r8-0	08/12/20	09/12/2020	24
		11/12/2020	72
		14/12/2020	144
		14/01/2021	888
		19/01/2021	1008
		25/01/2021	1152
		26/04/2021	3336
		10/05/2021	3672
		19/01/2021	24
p4-1, p4-2, p4-3, p4-4 p2-1, p2-2, p2-3, p2-4 r8-1, r8-2, r8-3, r8-4	18/01/2021	21/01/2021	72
		22/01/2021	96
		26/04/2021	2352
		27/04/2021	2376
		28/04/2021	2400
		23/01/2021	24
P1-1, p1-2, p1-3, p1-4 r1-1, r1-2, r1-3, r1-4 r20-1, r20-2, r20-3, r20-4	22/01/2021	24/01/2021	48
		25/01/2021	72
		04/05/2021	2448
		05/05/2021	2472
		10/05/2021	2592
		03/02/2021	24
b1-1, b1-2, b1-3, b1-4 b2-1, b2-2, b2-3, b2-4 b3-1, b3-2, b3-3, b3-4	02/02/2021	04/02/2021	48
		05/02/2021	72
		13/04/2021	1680
		14/04/2021	1704
		15/04/2021	1728