

Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas



**EFFECTO DEL CAMBIO EN EL USO DE LA TIERRA
SOBRE LA DINÁMICA DE LA MATERIA
ORGÁNICA DEL SUELO EN EL CHACO SECO,
ARGENTINA**

Tesinista: Naldini María Betania

Firma:

Director: Dra. Natalia Pérez Harguindeguy

Firma:

Codirector: Dr. Esteban Kowaljow.

Firma:

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC)

- 2016 -

**EFFECTO DEL CAMBIO EN EL USO DE LA TIERRA SOBRE
LA DINÁMICA DE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO
EN EL CHACO SECO, ARGENTINA**

Tribunal Examinador:

- Dra. Paula Tecco Firma:
- Dr. José Meriles Firma:
- Dra. Natalia Pérez Harguindeguy Firma:

Calificación:

Fecha:

Índice general

1. Introducción	Pág. 6
1.1 Objetivos, hipótesis y predicciones.....	Pág. 9
2. Materiales y métodos	Pág. 11
2.1 Área de estudio.....	Pág. 11
2.2 Diseño experimental.....	Pág. 13
2.3 Análisis de datos.....	Pág. 16
3. Resultados	Pág. 16
3.1 Efecto del agregado de distintas calidades y cantidades de broza sobre la respiración microbiana potencial de un suelo modelo del Chaco Seco.....	Pág. 16
3.2 Efectos del cambio en el uso de la tierra en el Chaco Seco.....	Pág. 18
3.2.1 Propiedades físicas y químicas del suelo.....	Pág. 18
3.2.2 Contenido de carbono orgánico del suelo.....	Pág. 18
3.2.3 Fracciones de la materia orgánica del suelo.....	Pág. 20
3.2.3.1 Fracciones físicas.....	Pág. 20
3.2.3.2 Fracciones de las sustancias húmicas.....	Pág. 21
3.2.4 Respiración microbiana potencial por fisonomía vegetal.....	Pág. 22
4. Discusión	Pág. 24
4.1 Efecto del agregado de distintas calidades y cantidades de broza sobre la respiración microbiana potencial de un suelo modelo del Chaco Seco.....	Pág. 25
4.2 Fracciones de carbono orgánico en fisonomías de la vegetación asociadas a la intensificación de tala y ganadería.....	Pág. 26
5. Conclusión	Pág. 29
6. Referencias bibliográficas	Pág. 30

Índice de tablas

Tabla 1. Contenido de carbono orgánico en suelo y broza adicionada, y pérdidas de carbono orgánico por respiración microbiana potencial para cada tratamiento.....	Pág. 18
Tabla 2. Propiedades físico-químicas del suelo en las diferentes fisonomías vegetales del Chaco Seco, Argentina.....	Pág. 19
Tabla 3. Porcentaje de pérdida de carbono orgánico de las fracciones físicas en las diferentes fisonomías vegetales del Chaco Seco.....	Pág. 21
Tabla 4. Porcentaje de pérdida de carbono orgánico de las fracciones de las sustancias húmicas en las diferentes fisonomías vegetales del Chaco Seco.....	Pág. 22
Tabla 5. Contenido de carbono orgánico en el suelo y pérdidas de carbono orgánico por respiración microbiana potencial para cada fisonomía vegetal.....	Pág. 24

Índice de figuras

Figura 1. Imágenes de las fisonomías vegetales seleccionadas.....	Pág. 13
Figura 2. Efecto del agregado de distintas calidades y cantidades de broza sobre la respiración microbiana potencial de un suelo modelo	Pág. 17
Figura 3. Efecto de las distintas intensidades de uso de la tierra sobre el contenido de carbono orgánico del suelo.....	Pág. 19
Figura 4. Efecto de las distintas intensidades de uso de la tierra sobre el contenido de carbono orgánico en las fracciones físicas.....	Pág. 20
Figura. 5. Efecto de las distintas intensidades de uso de la tierra sobre el contenido de carbono orgánico en las fracciones de las sustancias húmicas.....	Pág. 22
Figura 6. Efecto del cambio en el uso de la tierra sobre la respiración microbiana potencial de cada fisonomía vegetal.....	Pág. 23

RESUMEN

La materia orgánica del suelo (MOS) acumulada en los ecosistemas terrestres es un factor clave en el mantenimiento de las funciones del suelo ya que influye de manera importante en todas sus propiedades físico-químicas y biológicas. La MOS, además de proveer nutrientes e influir en la agregación y la infiltración del agua, representa una parte importante del reservorio total de carbono orgánico (CO) del suelo. El contenido de CO del suelo es controlado por el balance entre el CO que ingresa a través de la broza y el CO que se libera producto de la mineralización. Sin embargo, los cambios en el uso de la tierra pueden alterar este balance haciendo que los suelos actúen como fuentes o sumidero de carbono. En Argentina, los bosques del Chaco Seco están sufriendo un cambio en el uso de la tierra particularmente acelerado. Estudios previos realizados en la zona, han encontrado que la intensificación en la tala y ganadería generaron un cambio de gran magnitud en la cantidad de broza que llega al suelo, pero no en la calidad de la misma. Los objetivos del presente trabajo fueron: 1) Evaluar la importancia relativa de los cambios en la cantidad y calidad de la broza sobre la mineralización de CO. Para ello, realizamos un ensayo manipulativo en donde agregamos distintas cantidades y calidades de broza a un suelo modelo de la región y medimos la respiración microbiana potencial (RMP) luego de 6 semanas de incubación. 2) Evaluar el efecto de las distintas fisonomías vegetales (asociadas a distintas intensidades de uso) sobre el almacenamiento vs. pérdida de CO en los bosques del Chaco Seco. Para ello, tomamos muestras de los primeros 10 cm de suelo en cada fisonomía vegetal y medimos el contenido total de CO del suelo, el contenido de CO en las fracciones físicas de la MOS (fina y gruesa) y en las fracciones de las sustancias húmicas (ácidos húmicos y ácidos fúlvicos), y la RMP luego de 6 semanas de incubación. Encontramos que la disminución en el aporte de broza independientemente de su calidad, a un suelo modelo, generó menores pérdidas de CO por respiración microbiana que el agregado de un mayor aporte de broza sobre el mismo suelo. Por su parte, en el estudio a campo encontramos que en las fisonomías vegetales con mayor intensidad de uso y a las que llega menor cantidad de broza, disminuye el contenido total de CO del suelo y el contenido de CO en las dos fracciones físicas así como en las dos fracciones de las sustancias húmicas consideradas en comparación con las fisonomías más conservadas y con mayor aporte de broza. En particular observamos una disminución más marcada en la fracción gruesa y en los ácidos húmicos. La RMP por kilogramo de suelo también disminuyó en las fisonomías con un uso más intenso, sin embargo, la RMP por gramo de CO presente en el suelo tendió a ser mayor en estas fisonomías. Los resultados sugieren que la cantidad de broza que llega al suelo, independientemente de su calidad, sería el determinante fundamental de la mineralización del CO en el Chaco Seco. Esto podría deberse a la estimulación de la actividad microbiana así como también a la generación de un efecto cebador sobre esta misma comunidad. Los resultados sugieren, además, que la intensificación en el uso de la tierra, a través de la disminución en el aporte de broza, genera no sólo una disminución en el contenido de CO en el suelo, sino también una disminución de todas sus fracciones, incluidas las que se esperaba fueran más estables. Finalmente, encontramos que la disminución de la actividad microbiana asociada a la disminución en el aporte de broza podría ser menor que la esperada debido a que en los sitios más intensamente usados la MOS podría estar más desprotegida físicamente. Al mismo tiempo, no descartamos la posibilidad de que existan cambios en las comunidades microbianas producto de la intensificación en el uso, lo que podría generar como resultado cambios en la respiración microbiana. Por último, los resultados encontrados en el contexto de hallazgos previos, sugieren que los suelos de las fisonomías vegetales asociadas a un mayor uso podrían actuar como una fuente de CO₂.

1. INTRODUCCIÓN

La materia orgánica del suelo (MOS) es un factor clave en el mantenimiento de las funciones del suelo a largo plazo, ya que influye de manera importante en todas sus propiedades físico-químicas y biológicas (FAO 2001). La MOS representa una fuente de nutrientes para las plantas y para los microorganismos descomponedores, además influye en la agregación y la estabilidad de los agregados del suelo, en la retención de agua, en la resistencia a la compactación y a la erosión, y en la infiltración del agua (Berg & McClautherty 2008). Adicionalmente, la MOS acumulada en los ecosistemas terrestres representa una parte importante del reservorio total de carbono orgánico (CO) (típicamente el 60% de la MOS es CO; Gallardo & Merino 2007). Pese a la importancia de la MOS aún existen grandes interrogantes sobre los factores que regulan qué proporción del CO de la broza (biomasa vegetal muerta fundamentalmente) se libera a la atmósfera como resultado de la descomposición y qué proporción se incorpora en la MO estable del suelo (Prescott 2010). Precisamente esta MO estable es un determinante crítico del balance de CO del ecosistema a largo plazo y es, por ello, fundamental desde la perspectiva del secuestro de carbono (Cotrufo et al. 2013). Históricamente la descomposición de la broza y la estabilización de la MOS han sido estudiadas separadamente, por lo que los modelos conceptuales de cada proceso se encuentran desvinculados (Sollins et al. 2007; Zech & Kogel-Knabner, 1994). Sin embargo, en el contexto actual de cambio global, es imprescindible unir estos marcos conceptuales y establecer los nexos entre dichos procesos con el objetivo de avanzar en el conocimiento sobre la dinámica del CO y así poder predecir la capacidad de los suelos como fuente o sumidero de C frente a los cambios en el uso de la tierra (Cotrufo et al. 2013).

En los últimos años el estudio de la MOS se ha centrado en dos aspectos fundamentales: la caracterización de la MOS y los mecanismos de estabilización de la MOS. La caracterización de la MOS tiene como principal objetivo la identificación de fracciones (o componentes) con diferente recalcitrancia y, por lo tanto, diferente tasa de descomposición y tiempo de residencia (Lützow et al. 2006). El estudio de los mecanismos de estabilización de la MOS, por su parte, pretende identificar los procesos por los cuales se

forman esas fracciones así como la dinámica entre los mismos en el espacio y en el tiempo (McGill 1996). Actualmente se considera que la estabilización de la MOS no solo depende de su complejidad molecular sino que también está determinada por su grado de protección dentro de la matriz de suelo (Marschner et al. 2008). Por este motivo, para la determinación de las fracciones de diferente grado de estabilidad de la MOS pueden ser necesarios métodos diferentes y complementarios. Por un lado, métodos de fraccionamiento físico que tienen en cuenta la asociación de la MO con los agregados y minerales del suelo (involucrando mecanismos de estabilización como la oclusión, inaccesibilidad, absorción y adsorción; Elliott et al. 1996; Six & Paustian 2014). Por otro lado, la evaluación del contenido de sustancias húmicas de diferente grado de estabilidad, donde el grado de resistencia al ataque microbiano está determinado por su estructura molecular (Christensen 2001; Swanston et al. 2002, Lützow et al. 2007). La interpretación de los resultados encontrados a partir de la aplicación de métodos complementarios, puede brindar herramientas concretas para comprender los mecanismos que regulan el balance entre el CO que ingresa al suelo a través de la broza y la fracción que es incorporada al suelo vs. la fracción que es respirada y liberada a la atmósfera (Prescott 2010; Cotrufo et al. 2013). La comprensión acabada de estos procesos permitirá predecir, a su vez, de qué manera el cambio en el uso de la tierra puede alterar dicho balance (Paustian et al. 1997; Six & Paustian 2014).

El uso de la tierra, por un lado, puede modificar la composición de especies de la comunidad vegetal de un sistema y, como consecuencia, puede modificar también las características químicas de la broza y su tasa de descomposición (Garnier et al. 2007; Fortunel et al. 2009; Pérez Harguindeguy et al. 1997). Por otro lado, el uso de la tierra puede modificar la biomasa vegetal total del sistema y así tanto su productividad primaria como la cantidad de broza que llega al suelo (Liu et al. 2005, 2009; Xu et al. 2013). Debido a que esta materia muerta es la principal fuente de MO que se incorpora al suelo y es el sustrato para los microorganismos descomponedores que, son responsables de las transformaciones que sufre la MO (Facelli et al. 1991; Sayer et al. 2006), se espera que los cambios en las características de la broza repercutan en la dinámica del CO. En base a esto, se han propuesto distintas hipótesis para intentar explicar cómo estos cambios en la broza

pueden repercutir en la pérdida y en el almacenamiento del CO en el suelo. Actualmente muchos estudios asumen que los componentes llamados recalcitrantes de la broza (como la lignina) son degradados con más dificultad por los microorganismos debido a su complejidad estructural, y por ende son preservados y estabilizados en la matriz del suelo, mientras que los componentes lábiles con una estructura molecular más simples (como los carbohidratos y azúcares) son degradados con facilidad (Prescott 2010). Bajo esta hipótesis, si la broza es naturalmente más lábil¹ (o de mayor calidad) mayor proporción de C se liberará como CO₂ como resultado de la mineralización de C, mientras que si es más recalcitrante² (o de menor calidad) mayor proporción de C será derivado a la formación de MOS estable (Lützow et al. 2006; Cotrufo et al. 2013). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que los componentes recalcitrantes de la broza no necesariamente se acumulan en la fracción estable de la MOS, y que de hecho, son efectivamente degradados durante las primeras etapas de la descomposición (Baldock & Nelson 2000; Kiem & Kögel-Knabner 2003; Marschner et al. 2008). En concordancia con esto, Cotrufo et al. (2013) sugieren que la MOS estable se origina a partir de la transformación y condensación abiótica³ de los productos de descomposición de la broza. Los autores indican que a partir de un sustrato más lábil se generará una mayor proporción de productos de descomposición los cuales van a contribuir en mayor medida a la formación de MOS estable, en comparación con un sustrato más recalcitrante debido al costo energético que conlleva su degradación para los microorganismos. Es decir, si la broza es de mayor calidad, tanto la mineralización de C como la formación de MOS estable se verán aumentadas, mientras que si la broza es de menor calidad, ambos procesos se verán disminuidos. Por su parte, una tercera propuesta (Don et al. 2013) indica que es la cantidad de broza que ingresa al suelo lo que regula la mineralización de C, así como la formación de MOS estable, más que la calidad. Los autores indican que un aumento en la cantidad de broza aumenta la probabilidad de encuentro entre los microorganismos y su fuente de

¹ La broza lábil o de mayor calidad, presenta una mayor proporción de CO como carbohidratos y azúcares, y una relación C:N baja.

² La broza recalcitrante o de menor calidad, presenta una mayor proporción de CO como lignina, y una relación C:N alta.

³ La condensación abiótica implica la unión espontánea de los productos o polímeros de descomposición los cuales forman nuevos polímeros cuya composición química difiere de sus precursores y por ende no pueden ser degradados por las enzimas producidas por los microorganismos del suelo (Hedges, 1988; Stevenson, 1994).

energía. Como consecuencia se produce un incremento en la actividad microbiana (efecto cebador o priming) lo que a su vez favorece la mineralización del C ya presente en el suelo, y por ende la generación de productos de descomposición que luego se condensaran por procesos abióticos. Es decir, un aumento en la cantidad de broza estimulará tanto la mineralización como la formación de MOS estable, mientras que una disminución en la cantidad de broza generará una disminución en ambos procesos.

La mayoría de los trabajos que han estudiado los efectos del cambio en el uso de la tierra sobre la dinámica de la MOS se han centrado en los ecosistemas tropicales afectados principalmente por la conversión de bosques a cultivos (Don et al. 2011; Grünzweig et al. 2004; Guo & Gifford 2002; Murty et al. 2002), mientras que los ecosistemas subtropicales y semiáridos han recibido mucha menos atención. En Argentina, los bosques subtropicales secos del Chaco están sufriendo un cambio en el uso de la tierra particularmente acelerado (Brown et al. 2005; Karlin et al. 2013). La extracción forestal, el avance de la frontera agrícola, el sobrepastoreo y el fuego han reducido aproximadamente en un 80% el área originalmente ocupada por estos bosques (Zak et al. 2008; Hoyos et al. 2013), dando como resultado un paisaje compuesto de parches con distintas fisonomías vegetales (Bonino 2006). De acuerdo a estudios recientes realizados en la zona, los cambios en las comunidades vegetales producto de la intensificación en la tala y ganadería generaron un cambio de gran magnitud en la cantidad de broza que llega al suelo (hay 6 veces más biomasa muerta en la fisonomía más conservada en relación a la que presenta mayor intensidad de uso), pero no en calidad de la misma, posiblemente debido a que las especies vasculares dominantes son relativamente similares entre las fisonomías vegetales (aunque se encuentran en diferentes abundancias). Los cambios en el aporte de broza se reflejaron, a su vez, en el contenido de CO del suelo (hay 2 veces más CO en la fisonomía más conservada en relación a la que presenta mayor intensidad de uso; Conti et al. 2014, 2016).

1.1 Objetivos, hipótesis y predicciones

El **objetivo general** del presente proyecto fue evaluar, en el contexto de distintas fisonomías de la vegetación asociadas a distintas intensidades de uso de la tierra (tala y

ganadería), cómo los cambios en las características de la broza que ingresa al suelo, impactan sobre la **mineralización de CO** y la formación de distintas **fracciones de la MOS** en el Chaco Seco.

Los objetivos específicos fueron:

Objetivo Específico 1. Evaluar el efecto del agregado de distintas CALIDADES y CANTIDADES de broza en la mineralización de CO de un suelo modelo de la región de estudio.

Hipótesis 1a: El agregado de broza de distinta CALIDAD a un suelo modelo determinaría las tasas de mineralización y liberación de CO₂ ya que los microorganismos descomponedores están generalmente limitados por CO, debido a que prefieren utilizar compuestos orgánicos más lábiles frente a compuestos más recalcitrantes (por el costo energético que requiere la degradación de estos últimos).

Predicción 1a: Se espera que el agregado de broza de menor calidad resulte en una menor tasa de mineralización en comparación con el mismo suelo al que se le agregue broza de mayor calidad.

Hipótesis 1b: El agregado de distintas CANTIDADES de broza a un suelo modelo determinaría las tasas de mineralización y liberación de CO₂ debido a su efecto como cebador (priming) de la comunidad microbiana.

Predicción 1b: Se espera que el agregado de menor cantidad de broza, independientemente de su calidad, produzca una menor tasa de mineralización en comparación con el mismo suelo al que se le agregue mayor cantidad de broza.

Objetivo Específico 2. Evaluar el efecto de las distintas fisonomías vegetales (producto de distintas intensidades de uso de la tierra) sobre el almacenamiento vs. pérdida de CO a través de cambios en la CANTIDAD de la broza que llega al suelo.

Hipótesis 2: La cantidad de broza que produce un sistema podría ser un factor determinante en la pérdida de CO, y en la cantidad y estabilidad de la MOS debido a su efecto como cebador (priming) de la actividad microbiana. En relación a esto, se propone que el aumento en la cantidad de broza que llega al suelo, independientemente de su

calidad, aumentará la tasa de encuentro con los microorganismos y así la mineralización de CO y generación de productos de descomposición que contribuyen a la formación de MOS estable.

Predicción 2: Se espera que los sistemas que produzcan menor cantidad de broza posean una menor tasa de mineralización, menor cantidad de CO en el suelo y menor proporción de las fracciones estables de las MOS (fracción fina y sustancias húmicas).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en el Chaco Seco, en el centro de Argentina y pertenece al Dominio Fitogeográfico Chanqueño (31°20'–31°41' S y 65°24'–65°32' O). El clima de la región es subtropical con temperaturas de 24 °C en el mes más cálido (enero) y de 10 °C en el mes más frío (julio). El régimen pluviométrico es semiárido con una media anual de 400 mm que se concentran en primavera y verano (octubre-marzo) (Cabido et al. 1994). En general, los suelos de la región son Aridisoles de origen aluvial (Gorgas & Tassile 2003). La vegetación dominante es el bosque xerófilo abierto, compuesto por *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Prosopis flexuosa* como estrato emergente y dosel dominante respectivamente. El estrato arbustivo es generalmente denso y dominado por *Mimozyanthus carinatus*, *Acacia gilliesii* y *Larrea divaricata* (Cabido et al. 1992). Dentro del área de estudio se seleccionaron diferentes fisonomías vegetales que inicialmente correspondían a la misma vegetación, desarrolladas bajo el mismo clima y material parental, pero que han experimentado distintas intensidades de extracción maderera y ganadería. Las fisonomías son:

Bosque conservado estratificado (BCS): Bosque xerófilo de 3 estratos (arbóreo, arbustivo y herbáceo), con individuos arbóreos de hasta 15 m de altura. El estrato arbóreo está compuesto principalmente por *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Prosopis flexuosa*, mientras que el estrato arbustivo se compone de diversas especies leñosas entre las que

dominan *Mimozyanthus carinatus*, *Acacia gilliesii*, *Larrea divaricata* y *Celtis ehrenbergiana*. El estrato herbáceo se caracteriza por una alta cobertura de gramíneas perennes y se visualiza una importante acumulación de mantillo en el suelo. Si bien no es un bosque primario en el sentido estricto del término, este sistema representa el estado más cercano a la vegetación pre-antrópica en toda la región. No se ha registrado actividad ganadera o forestal significativa por lo menos en las últimas 5 décadas (Fig. 1a).

Bosque abierto (BA): Bosque xerófilo abierto de 3 estratos (arbóreo, arbustivo y herbáceo), con individuos arbóreo de hasta 13 m de altura. En el estrato arbóreo domina *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Prosopis flexuosa*. El estrato arbustivo es más abierto, con dominancia de *Larrea divaricata*, *Mimozyanthus carinatus*, *Celtis ehrenbergiana* y *Acacia gilliesii*. El estrato herbáceo es comparativamente más abierto que en el bosque conservado estratificado, principalmente por acción del pastoreo, con presencia de especies perennes. De acuerdo a su estructura vegetal, se considera un bosque xerófilo secundario producto de la tala selectiva del componente arbustivo para permitir la actividad ganadera con cargas relativamente bajas (Fig. 1b).

Arbustal mixto cerrado (AM): Arbustal xerófilo cerrado con 2 estratos (arbustivo y herbáceo). Pueden existir algunos ejemplares arbóreos aislados (por ej. *Prosopis flexuosa* y *Aspidosperma quebracho-blanco*), pero en general no superan los 5 m de altura. La diversidad de arbustos es alta, conformando un estrato cerrado donde existe codominancia de varias especies arbustivas, siendo las más comunes *Larrea divaricata*, *Mimozyanthus carinatus* y *Acacia gilliesii*. Las especies herbáceas constituyen un estrato con baja cobertura, siendo predominantemente especies perennes. Debido a las características del estrato arbustivo esta fisonomía vegetal es comúnmente denominada “fachinal o matorral”. Actualmente la tala y el pastoreo es moderado, pero históricamente (más de 2 décadas) fueron actividades realizadas intensivamente (Fig. 1c).

Arbustal abierto (AA): Arbustal xerófilo abierto compuesto por un sólo estrato arbustivo con baja riqueza de especies, si bien pueden encontrarse individuos arbóreos aislados (principalmente *Prosopis flexuosa*) que no superan los 5 m de altura. El estrato arbustivo

está dominado por *Larrea divaricata*. El estrato herbáceo presenta cactáceas y gramíneas, generalmente anuales, que aparecen principalmente en la época de lluvias, existiendo una marcada diferencia de cobertura entre estaciones. El suelo se presenta predominantemente sin cobertura vegetal y con un alto grado de erosión superficial. Esta configuración se asocia a un uso histórico ganadero y forestal intenso (Fig. 1d

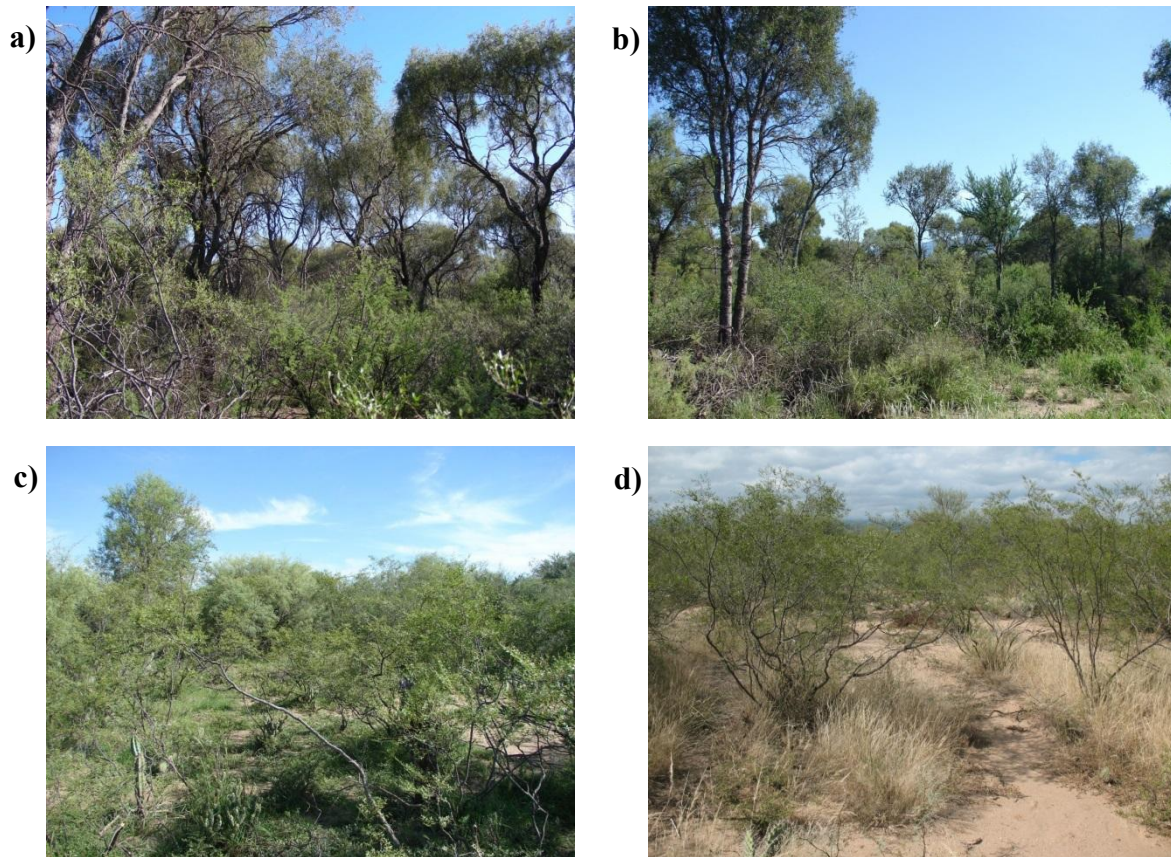


Fig. 1. Imágenes de las fisonomías vegetales seleccionadas: a) bosque conservado estratificado, b) bosque abierto, c) arbustal mixto cerrado y d) arbustal abierto.

2.2 Diseño experimental

Para el presente proyecto se identificaron 4 parcelas de muestreo (réplicas) de 50 m² en cada una de las 4 fisonomías seleccionadas, a una distancia de por lo menos 1km entre ellas. Las parcelas por fisonomía fueron lo más homogéneas posible en cuanto a sus propiedades edáficas (de manera que las principales fuentes de variación en los parámetros

a medir sean realmente en respuesta a los cambios en el uso de la tierra). Para confirmar estas similitudes entre las parcelas y para verificar diferencias entre las fisonomías, se realizó una caracterización completa de las propiedades físicas y químicas del suelo. Para ello, se hicieron 5 determinaciones por parcela en los primeros 10 cm de suelo, y se midió: 1) la densidad aparente por el método del cilindro de volumen conocido, secando a 105°C; 2) la resistencia a la penetración utilizando un penetrómetro de golpes modelo INTA Villegas; 3) la velocidad de infiltración mediante el método del cilindro; y 4) la humedad del suelo utilizando un TDR. Además, se recolectaron 5 muestras de suelo (0-10 cm) en cada parcela, las cuales se mezclaron en una muestra compuesta que fue transportada al laboratorio donde se secó al aire y se tamizó por 2 mm. En estas muestras se determinó la textura por el método de la pipeta, el contenido de humedad a capacidad de campo (0,033 MPa) y el punto de marchitez permanente (1,5 MPa) por el método de las placas de presión de Richards (Hanks & Ashcroft 1980). El agua útil se calculó a partir de la diferencia entre el contenido de humedad a capacidad de campo y el punto de marchitez permanente. Además, se determinó el pH en agua (1:2,5) utilizando un pH-metro.

Para evaluar el impacto relativo de cambios en la cantidad y la calidad de la materia muerta sobre la respiración microbiana potencial se realizó un ensayo en laboratorio en el que se agregó a un suelo modelo cantidades conocidas de broza de distinta calidad. Como suelo modelo se utilizó el correspondiente a la fisonomía del arbustal abierto que es la resultante del uso más intensivo del gradiente analizado. A este suelo se le aplicaron hojas secas molidas de dos especies nativas del Chaco Seco, las cuales representen los extremos de calidad en el sistema (en relación a su contenido de C, N y lignina (Tesis Doctoral Cuchietti 2016). Las especies seleccionadas fueron *Acacia gilliesii* (*A. gilliesii*) para el tratamiento de calidad alta (C:N = 20) y *Aspidoperma quebracho-blanco* (*A. quebracho-blanco*), para la calidad baja (C:N = 29). La broza de estas especies se utilizaron en dos dosis, una equivalente al aporte mínimo de biomasa muerta encontrado en el sistema (aproximadamente 150 g/m²), y otra equivalente al aporte máximo (aproximadamente 600 g/m²) (Conti et al. 2014). Como controles de este experimento se utilizaron los valores de respiración del mismo suelo sin adición de broza. Se trabajó con 5 repeticiones de laboratorio por cada tratamiento de adición (1 suelo x 2 calidades de broza x 3 cantidades

de broza x 5 réplicas x 4 tiempos de incubación). La respiración microbiana potencial de C se estimó como la evolución del C-CO₂ acumulado durante 6 semanas de incubación (Sparks et al. 1996). Para ello, primeramente se determinó la humedad por gravimetría (por diferencia de peso entre la muestra traída del campo y la misma muestra secada a 105 °C por 24 hs) y se llevaron a los suelos a su capacidad de campo. Luego se colocaron 50g de suelo dentro de frascos herméticos de 1000ml. En estos frascos también se colocó un recipiente con 10 ml de NaOH (trampa de C-CO₂) y otro con 20 ml de agua destilada (para mantener el ambiente húmedo). Los frascos se sellaron con cinta de embalar y se incubaron a 25 °C durante 6 semanas. Siguiendo el mismo procedimiento, pero sin agregar suelo, se realizaron 3 blancos. A las semanas 1, 2, 4 y 6, la solución de NaOH se retiró de cada frasco y se realizó una titulación con HCl, previa precipitación con BaCl₂. Luego de cada titulación se repuso la trampa de C-CO₂, y se volvieron a sellar los frascos.

Para evaluar el efecto de las distintas fisonomías vegetales sobre el almacenamiento vs. pérdida de CO se midió el contenido total de CO del suelo, las fracciones de la MOS y la respiración microbiana potencial en cada una de las fisonomías. El CO del suelo se determinó a partir de una submuestra de cada suelo tamizado por 2 mm de malla, mediante la técnica de digestión húmeda de Walkley y Black descrita en Sparks et al. (1996). Para analizar los compartimentos de la MOS, los suelos tamizados por 2 mm, se separaron por tamaño de partícula en dos fracciones, fina (<53 µm) y gruesa (>53 µm) (Hang et al. 2007). El fraccionamiento se realizó por tamizado en húmedo: 50g de suelo se agitaron con 100ml de agua destilada y 20 bolas de vidrio de 0,5 cm de diámetro durante 16 horas; las suspensiones se tamizaron por malla de 53µm y las fracciones se secaron en estufa a 50 °C. Se pesaron las fracciones y luego se determinó el CO en cada fracción mediante las técnicas descritas anteriormente. El fraccionamiento de sustancias húmicas se realizó por extracción en alcali (NaOH) y fraccionamiento por precipitación ácida en ácidos húmicos (AH) y fúlvicos (AF) según Marinari et al. (2010). La mineralización de CO que es producto de la descomposición de la biomasa muerta y de la MOS que ya está incorpora a los distintos suelos (bajo distintas fisonomías) se midió como respiración microbiana potencial a través de la evolución de C-CO₂ acumulado durante 6 semanas de incubación (Sparks et al. 1996).

2.3 Análisis de datos

Los datos obtenidos en los ensayos de respiración microbiana potencial con agregado de broza se analizaron mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores (calidad y cantidad de broza agregada) ($p < 0,05$). Los porcentajes de pérdida de CO por respiración se calcularon a partir del contenido de CO inicial de los suelos correspondientes a cada tratamiento y se analizaron mediante ANOVA a un factor (tratamiento). Las variables físico-químicas así como las determinaciones del contenido total de CO, contenido de CO de las fracciones físicas y de las fracciones de las sustancias húmicas medidas en las distintas fisonomías se analizaron mediante ANOVA a un factor (fisonomía vegetal). Como medida de la calidad del CO se evaluó la relación entre las fracciones para cada fisonomía y se calculó el porcentaje de pérdida de CO por fracción para cada fisonomía vegetal con respecto al contenido de CO del bosque conservado estratificado (se consideró que el contenido de CO de esta fisonomía equivale al 100% ya que presenta la menor intensidad de uso). La respiración microbiana potencial de cada fisonomía vegetal se analizó mediante ANOVA a un factor (fisonomía vegetal) y los porcentajes de pérdida de CO asociados se calcularon a partir del contenido de CO inicial de los suelos correspondientes a cada fisonomía y se analizaron mediante ANOVA a un factor (fisonomía vegetal). En los casos donde se encontraron diferencias significativas, se efectuó un test de comparaciones múltiples (LSD para $p < 0,05$). Para todas las variables, se controlaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Infostat v. 2013 (Di Rienzo & Casanoves 2013).

3. RESULTADOS

3.1 Efecto del agregado de distintas calidades y cantidades de broza sobre la mineralización de CO de un suelo modelo del Chaco Seco

El agregado de broza a un suelo modelo de la región del Chaco Seco generó un aumento significativo en la respiración microbiana potencial (medida como flujo acumulado de CO₂

por kilogramo de suelo) con respecto al control. Los tratamientos a los que se les agregó mayor cantidad de broza (600g/m^2) presentaron una mayor respiración microbiana que aquellos a los que se les agregó menor cantidad de broza (150g/m^2), mientras que los tratamientos con agregado de distintas calidades de broza (*A. gilliesii* vs. *A. quebracho-blanco*) no mostraron diferencias entre ellos (Fig. 2). Los resultados indican que no existe una interacción entre la calidad y cantidad de broza sobre la respiración microbiana potencial.

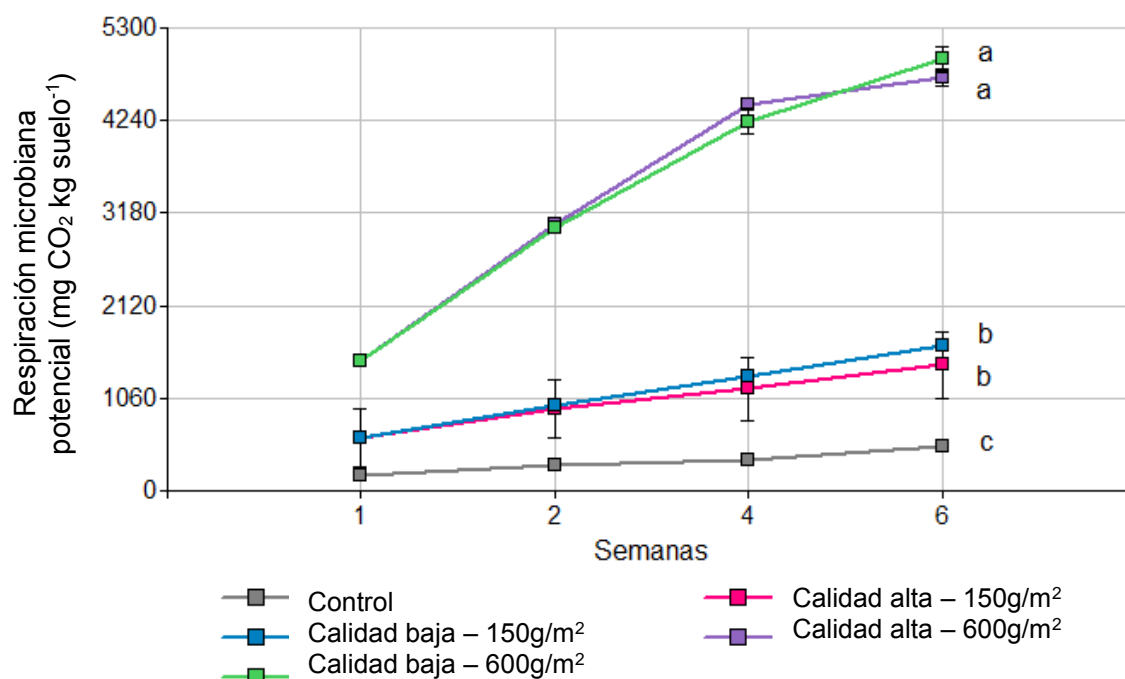


Fig. 2. Efecto del agregado de distintas calidades y cantidades de broza sobre la respiración microbiana potencial de los 0-10cm de un suelo modelo medida como flujo acumulado de CO₂ por kilogramo de suelo (mg kg^{-1}) durante 6 semanas bajo condiciones controladas. Los símbolos indican la media y el error estándar asociado. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos.

En la tabla 1 se muestran las pérdidas de CO por respiración para cada tratamiento. Las mayores pérdidas se dieron en los tratamientos con cantidad alta de broza, seguido de los tratamientos con cantidad baja y del control (-47%, -20% y -8% del CO inicial respectivamente). Cabe destacar que los tratamientos con cantidad alta respiraron aproximadamente un 15% más que la cantidad de CO adicionado, mientras que los

tratamientos con cantidad baja respiraron aproximadamente un 10% menos que la cantidad de CO adicionado.

Tabla 1. Contenido de CO en suelo y broza adicionada, y pérdidas de CO (valores medios con error estándar) por respiración microbiana potencial luego de 6 semanas de incubación para cada tratamiento.

	Tratamiento				
	Control	<i>A. gilliesii</i> - 150g/m ²	<i>A. gilliesii</i> - 600g/m ²	<i>A. quebracho-blanco</i> - 150g/m ²	<i>A. quebracho-blanco</i> - 600g/m ²
CO del suelo (mg)	304,86	304,86	304,86	304,86	304,86
CO adicionado (mg)	-	81,43	203,79	87,46	218,66
Pérdida CO por respiración (mg)	25,06 (0,73)c	72,21 (8,48)b	236,81 (2,21)a	83,43 (0,76)b	246,93 (3,17)a
Pérdida CO por respiración (%)	8,21 (0,24)c	18,69 (2,19)b	46,55 (0,43)a	21,26 (0,19)b	47,16 (0,61)a

Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos.

3.2 Efectos del cambio en el uso de la tierra en el Chaco Seco

3.2.1 Propiedades físicas y químicas del suelo

La densidad aparente y la resistencia a la penetración a 5 cm y 10 cm fueron significativamente menores en el bosque conservado estratificado con respecto a las otras fisonomías vegetales, mientras que la conductividad eléctrica fue significativamente mayor en el bosque conservado estratificado. Las restantes propiedades físico-químicas (infiltración, humedad, pH, agua útil y textura) no mostraron diferencias entre las fisonomías vegetales estudiadas (Tabla 2).

3.2.2 Contenido total de CO del suelo

El contenido total de CO en los 0-10 cm de suelo fue mayor en el bosque conservado estratificado (22,20g CO kg suelo⁻¹) y menor en el arbustal abierto (6,10 g CO kg suelo⁻¹), mientras que el bosque abierto (12,10 g CO kg suelo⁻¹) y el arbustal mixto cerrado (11,53 g

CO kg suelo⁻¹) presentaron valores intermedios, sin diferencias significativas entre ellos (Fig. 3).

Tabla 2. Propiedades físico-químicas del suelo en las diferentes fisonomías vegetales (valores medios con error estándar) del Chaco Seco, Argentina.

Propiedades físico-químicas del suelo	Fisonomías vegetales			
	BCE	BA	AM	AA
Densidad aparente (g cm ³⁻¹)	0,97 (0,03)a	1,16 (0,09)b	1,24 (0,06)b	1,4 (0,03)c
Resistencia a la penetración 5cm (Mpa)	0,47 (0,09)a	1,09 (0,42)b	1,28 (0,44)b	1,39 (0,61)b
Resistencia a la penetración 10cm (Mpa)	1,44 (0,49)a	3 (0,44)b	2,8 (0,39)b	3,03 (1,3)b
Infiltración (cm h ⁻¹)	20,94 (14,87)a	30,76(8,60)a	27,32(10,08)a	22,95(11,20)a
Humedad (%)	2,71 (0,49)a	2,99 (0,52)a	3,34 (0,77)a	3,64 (0,74)a
Ph	7,11 (0,2)a	7,24 (0,18)a	7 (0,19)a	7,45 (0,35)a
Agua útil (%)	9,85 (0,93)a	9,4 (1,41)a	9,8 (1,41)a	9 (1,53)a
Textura	Franco arenoso	Franco arenoso	Franco arenoso	Franco arenoso

Letras diferentes indican diferencias significativas entre las fisonomías vegetales. Referencias: *BCE* bosque conservado estratificado, *BA* bosque abierto, *AM* arbustal mixto cerrado, *AA* arbustal abierto.

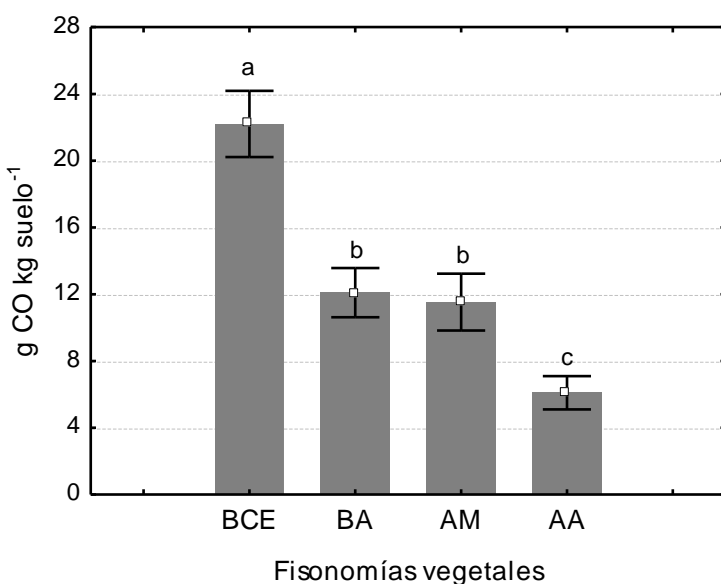


Fig. 3. Efecto de las distintas intensidades de uso de la tierra sobre el contenido total de CO (g CO kg suelo⁻¹). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las fisonomías vegetales. Las barras de error indican error estándar. Referencias: *BCE* bosque conservado estratificado, *BA* bosque abierto, *AM* arbustal mixto cerrado, *AA* arbustal abierto.

3.2.3 Fracciones de la MOS

3.2.3.1 Fracciones físicas

El contenido de CO en la fracción fina de la MOS fue mayor en el bosque conservado estratificado (11,71 g CO kg suelo⁻¹) y menor en el arbustal abierto (5,54 g CO kg suelo⁻¹), mientras que el bosque abierto y el arbustal mixto cerrado presentaron valores intermedios, sin diferencias entre ellos. El contenido de CO en la fracción gruesa también fue mayor en el bosque conservado estratificado (9,65 g CO kg suelo⁻¹) con respecto a las demás fisonomías. El bosque abierto, arbustal mixto cerrado y arbustal abierto no mostraron diferencias entre ellos, sin embargo el arbustal abierto presentó los valores más bajos (1,45 g CO kg suelo⁻¹). El contenido de CO, a su vez, fue mayor en la fracción fina con respecto a la gruesa en todas las fisonomías, excepto en el bosque conservado estratificado donde ambas fracciones presentaron el mismo contenido de CO (Fig. 4).

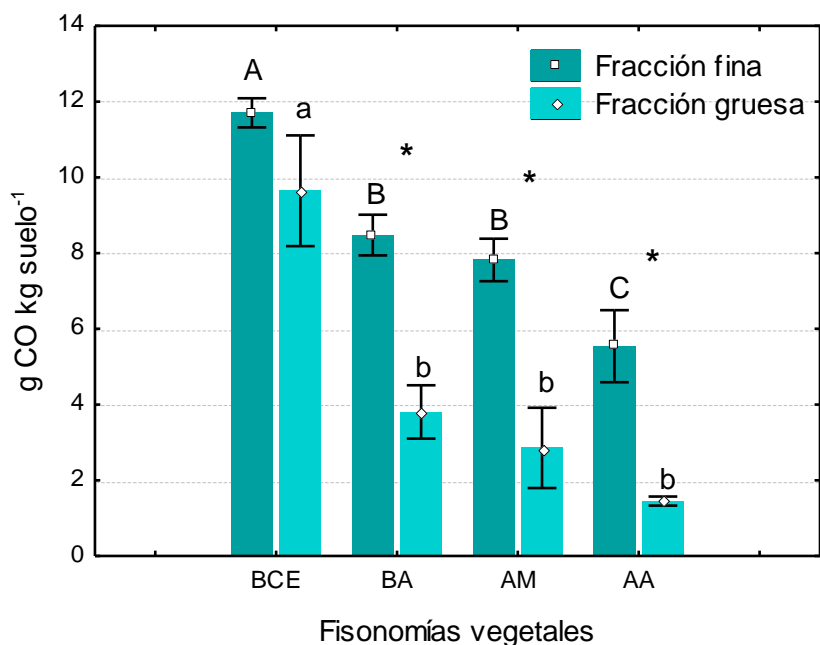


Fig. 4. Efecto de las distintas intensidades de uso de la tierra sobre el contenido de CO (g CO kg suelo⁻¹) en las fracciones físicas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las fisonomías vegetales para cada fracción. Los asteriscos indican diferencias significativas entre las fracciones de cada fisonomía. Las barras de error indican error estándar. Las referencias se corresponden con las descriptas en la Fig. 3.

Tabla 3. Porcentaje de pérdida de CO en las fracciones físicas en las diferentes fisonomías vegetales del Chaco Seco.

	Fisonomías vegetales			
	BCE*	BA	AM	AA
Fracción fina (%)	0	28	33	53
Fracción gruesa (%)	0	61	70	85

* El bosque conservado estratificado presenta la menor intensidad de uso de la tierra, por lo que se considera que el contenido de CO en esta fisonomía equivale al 100% y por ende su porcentaje de pérdida de CO es 0. Las referencias se corresponden con las descritas en la tabla 2.

A partir del contenido de CO de las fracciones en cada fisonomía, comparado con el contenido de CO en el bosque conservado estratificado, se estimó el porcentaje de pérdida de CO por fracción para cada fisonomía vegetal con respecto al bosque (Tabla 3). El porcentaje de pérdida de CO en ambas fracciones fue aumentando en el sentido bosque conservado estratificado < bosque abierto < arbustal mixto cerrado < arbustal abierto, es decir, se pierde más CO a medida que se intensifica el uso de la tierra. Con respecto al porcentaje de pérdida entre las fracciones, se encontró que la fracción gruesa pierde entre un 32 y 37% más de CO que la fracción fina.

3.2.3.2 Fracciones de las sustancias húmicas

El contenido de CO fue significativamente mayor, para las dos fracciones de las sustancias húmicas analizadas (ácidos húmicos y ácidos fúlvicos) en el bosque conservado estratificado (6,45 g CO kg fracción⁻¹ y 4,49 g CO kg fracción⁻¹, respectivamente; Fig. 5) y menor en el arbustal abierto (1,62 g CO kg fracción⁻¹ y 1,56 g CO kg fracción⁻¹, respectivamente; Fig. 5). Adicionalmente, se encontró que el contenido de CO en los ácidos húmicos es mayor que en los ácidos fúlvicos en el bosque conservado estratificado, mientras que en las demás fisonomías, no hay diferencias significativas entre las fracciones.

Finalmente, se encontró que en ambas fracciones de las sustancias húmicas, el porcentaje de pérdida de CO aumenta a medida que se intensifica el uso de la tierra, es decir hacia el arbustal abierto (Tabla 4). Se encontró también, que se pierde entre un 7% y 10% más de

CO de los ácidos húmicos con respecto al CO de los ácidos fúlvicos.

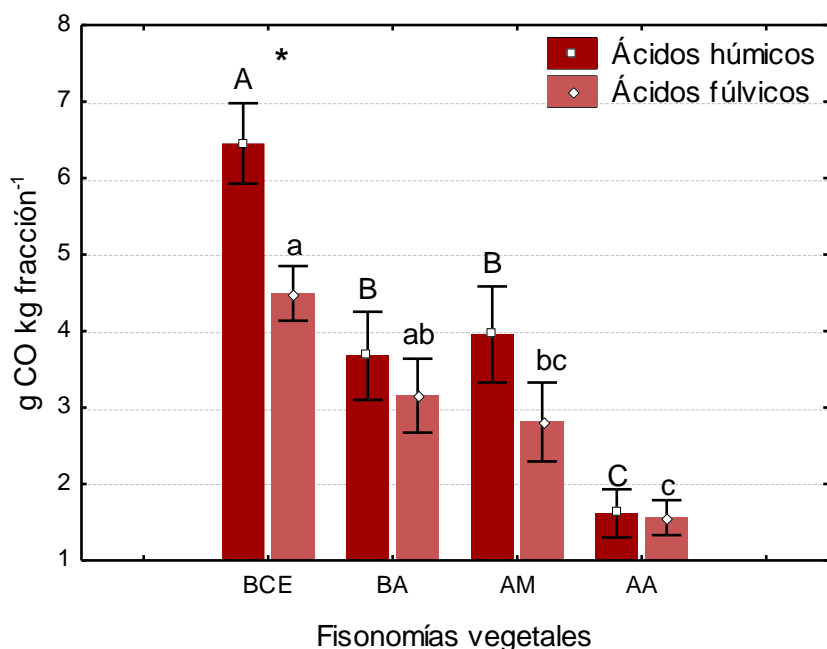


Fig. 5. Efecto de las distintas intensidades de uso de la tierra sobre el contenido de CO (g CO kg fracción⁻¹) en las fracciones de las sustancias húmicas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las fisonomías vegetales. Los asteriscos indican diferencias significativas entre las fracciones de cada fisonomía. Las barras de error indican error estándar. Las referencias se corresponden con las descritas en la Fig. 3.

Tabla 4. Porcentaje de pérdida de CO en las fracciones de las sustancias húmicas en las diferentes fisonomías vegetales del Chaco Seco.

	Fisonomías vegetales			
	BCE*	BA	AM	AA
Ácidos húmicos (%)	0	43	39	75
Ácidos fúlvicos (%)	0	30	37	65

* El bosque conservado estratificado presenta la menor intensidad de uso de la tierra, por lo que se considera que el contenido de CO en esta fisonomía equivale al 100% y por ende su porcentaje de pérdida de CO es 0. Las referencias se corresponden con las descritas en la tabla 2.

3.2.4 Respiración microbiana potencial por fisonomía vegetal

La respiración microbiana potencial, medida como flujo acumulado de CO₂ por kilogramo de suelo fue mayor en el bosque conservado estratificado con respecto a las otras fisonomías, mostrando este patrón durante las 6 semanas de incubación (Fig. 6A). El arbustal abierto presentó la menor respiración microbiana, mientras que el bosque abierto y el arbustal mixto cerrado presentaron valores intermedios, sin diferencias significativas

entre ellos. Por su parte, cuando se expresó la respiración microbiana potencial como flujo acumulado de CO₂ por gramo de CO (Fig.6B), esta tendió (p = 0,13) a ser mayor en el arbustal abierto con respecto a las otras fisonomías durante todo el período de incubación, aunque sólo fue significativamente mayor en la segunda semana de incubación (Fig.6B indicado con asterisco).

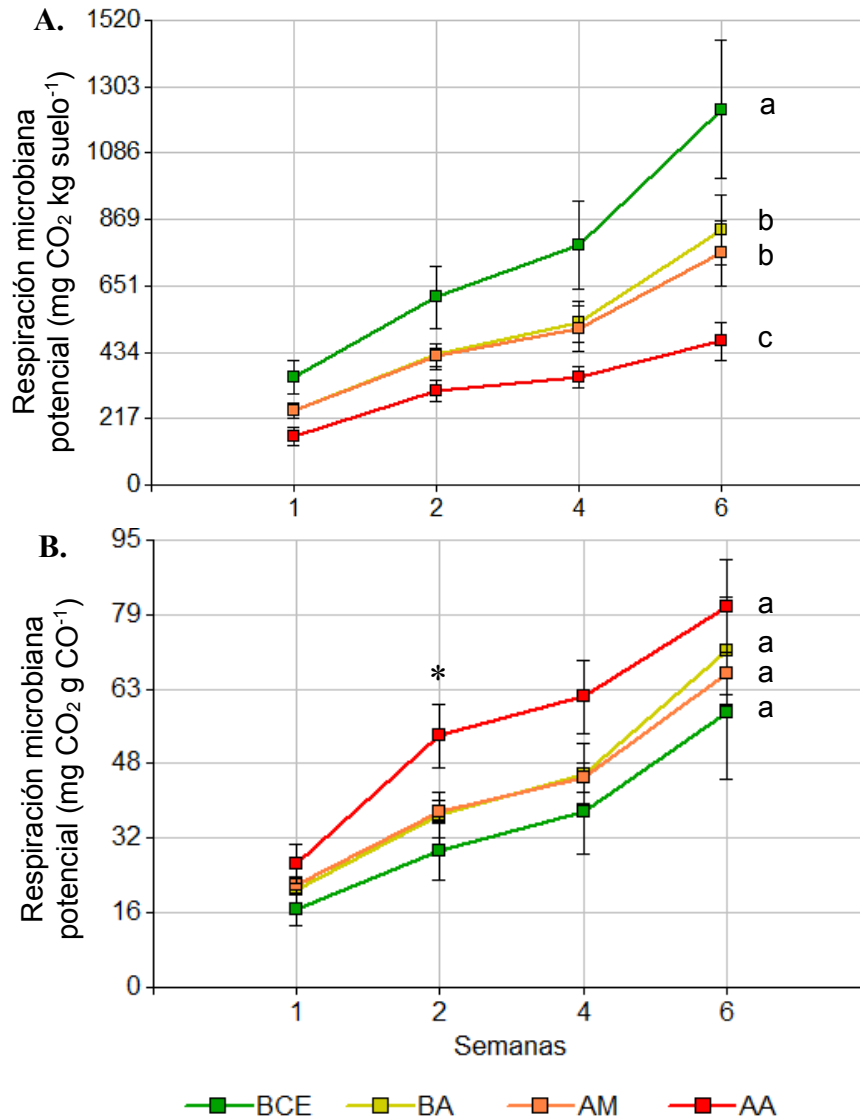


Fig. 6. Efecto del cambio en el uso de la tierra sobre la respiración microbiana potencial de los 0-10cm de suelo, medida como **A** flujo acumulado de CO₂ por kilogramo de suelo (mg kg⁻¹). **B** flujo acumulado de CO₂ por gramo de CO (mg g⁻¹) durante 6 semanas bajo condiciones controladas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las fisonomías vegetales para la última fecha de medición. El asterisco indica diferencias significativas entre las fisonomías vegetales para la segunda fecha de medición. Las referencias se corresponden con las descritas en la Fig. 3.

Al comparar las pérdida de CO por respiración de las fisonomías vegetales con respecto al bosque conservado estratificado se observa que si bien éste perdió mayor cantidad total de

CO (61,45 mg) por kg de suelo con respecto a las demás fisonomías (bosque abierto: 41,74 mg; arbustal mixto: 37,95mg; arbustal abiero: 23,5mg), los porcentajes de pérdida de CO no mostraron diferencias significativas entre las fisonomías al cabo de las 6 semanas de incubación, e incluso tienden a ser mayores en el arbustal abierto (Tabla 5).

Tabla 5. Contenido de CO en el suelo y pérdidas de CO (valores medios con error estándar) por respiración microbiana potencial luego de 6 semanas de incubación para cada fisonomía vegetal.

	Fisonomías vegetales			
	BCE	BA	AM	AA
CO del suelo (mg)	1109,86 (104,35)	604,81 (77,58)	576,47 (89,65)	304,86 (52,64)
Pérdida CO por respiración (mg)	61,45 (11,32)a	41,74 (5,65)ab	37,98 (5,35)b	23,5 (3,04)b
Pérdida CO por respiración (%)	5,84 (1,4)a	7,16 (1,15)a	6,66 (0,46)a	8,07 (1,02)a

Letras diferentes indican diferencias significativas entre las fisonomías vegetales. Las referencias se corresponden con las descritas en la tabla 2.

4. DISCUSIÓN

La MOS acumulada en los ecosistemas terrestres representa una parte importante del reservorio total de CO, y es por ello fundamental desde la perspectiva del secuestro de C (Cotrufo et al. 2013; Prescott 2010). El contenido de CO del suelo en un momento determinado es controlado por el balance entre el CO que ingresa a través de la broza y el CO que se libera como resultado de la mineralización (Vesterdal et al. 2012). Sin embargo, los cambios en el uso de la tierra pueden alterar este balance haciendo que los suelos actúen como fuentes o sumidero de CO. Resultados previos en el área de estudio han mostrado que la intensificación en la tala y la ganadería disminuye el aporte de broza del sistema en estudio y que esto se traduce en un menor contenido de CO del suelo. El presente trabajo muestra efectivamente que, la tasa de mineralización de CO está regulada principalmente por la cantidad de broza que llega al suelo (independientemente de su calidad), y que la intensificación en el uso de la tierra no solo se traduce en un menor contenido de CO en el suelo, sino que todas sus fracciones disminuyen (tanto las más

lábiles como las que se esperaba fueran más estables).

4.1 Efecto del agregado de distintas calidades y cantidades de broza sobre la mineralización de CO de un suelo modelo del Chaco Seco

En el presente trabajo se encontró que el aumento en el aporte de broza independientemente de su calidad, a un suelo modelo de la región del Chaco Seco, generó mayores pérdidas de CO por respiración microbiana, en comparación con un menor aporte de broza sobre el mismo suelo. El hecho de que no se encontraran diferencias entre los tratamientos con agregado de distintas calidades de broza podría deberse a que las comunidades de microorganismos presentes en el suelo (correspondiente al arbustal abierto) podrían tener la capacidad de degradar tanto los componentes lábiles como recalcitrantes del material senescente adicionado, tal como proponen diversos autores. Estos autores sustentan la propuesta en el hecho de que existe poca evidencia de que los compuestos naturalmente recalcitrantes (de origen vegetal) permanezcan inalterados en la matriz del suelo debido a sus características estructurales (Klotzbücher et al. 2011; Kögel-Knabner et al. 2008; Lehmann & Kleber 2015; Lutzow et al. 2006; Marschner et al. 2008). En este sentido, se propone también, que si la calidad de la materia muerta que ingresa al suelo no es un limitante para la descomposición del CO, dicho proceso dependerá de la co-ocurrencia temporal y espacial de sustrato y microorganismos (Dungait et al. 2012; Fontaine et al. 2003; Sinsabaugh & Follstad Shah 2011). En otras palabras, la mineralización del CO dependerá de la probabilidad de encuentro entre los microorganismos y el sustrato que se vería aumentada a medida que aumenta el aporte de broza (Don et al. 2013). Al mismo tiempo, una mayor disponibilidad de sustrato (y energía) estimularía el crecimiento de las poblaciones de microorganismos, y a través de ello, se estimularía aún más la biosíntesis de exoenzimas, generando como resultado que la tasa de mineralización sea mayor aún a la esperada por la cantidad de broza adicionada (Sayer et al. 2007, 2011; Schimel & Weintraub 2003; Sulzman et al., 2005). Este fenómeno, llamado efecto cebador (priming) ha sido descrito en numerosos trabajos, aunque sus causas y mecanismos subyacentes aún continúan en discusión (Blagodatskay & Kuzyakov 2008; Hamer & Marschner 2005; Kuzyakov et al. 2000). En el presente trabajo se encontraron

evidencias a favor de este efecto cebador ya que la adición de mayor cantidad de broza (independientemente de su calidad) al suelo generó la respiración de una mayor cantidad de CO que el que se adicionó, es decir que se estimuló la liberación de parte del CO contenido en el suelo, hecho que no ocurrió cuando se adicionó menor cantidad de broza.

Con respecto a la falta de efecto de la calidad de la broza, además de las razones anteriormente expuestas, no se descarta la posibilidad de que las diferencias en la relación C:N de las especies vegetales seleccionadas (*A. gilliesii*: C:N = 20 vs. *A. quebracho-blanco*: C:N = 29) para el ensayo no sean tan marcadas como para generar diferencias en la respiración microbiana. Las especies seleccionadas, sin embargo, representan los extremos de calidad (en términos de relación C:N, dejando fijos el contenido de lignina, celulosa y holocelulosa) en el área de estudio, es decir, que representan el efecto que podrían tener los cambios en la identidad de las especies sobre la biota microbiana a través del aporte de broza, por lo que se consideran representativos de la dinámica del área. Sería interesante evaluar el efecto que podrían tener especies invasoras con características aún más extremas en su relación C:N en la dinámica del CO del área de estudio.

4.2 Fracciones de CO en fisonomías de la vegetación asociadas a la intensificación de tala y ganadería

A lo largo de las diferentes fisonomías vegetales asociadas a la intensificación de la extracción forestal y el pastoreo se observó no sólo una disminución en el contenido total de CO del suelo tal como habían encontrado estudios previos (Conti et al. 2014; 2016) sino que se vieron afectadas tanto las fracciones lábiles consideradas como las más estables de ese CO. Las pérdidas estimadas en el contenido total de CO superaron el 70% en el arbustal abierto con respecto al bosque conservado estratificado, mientras que en el bosque abierto y el arbustal mixto cerrado los porcentajes de pérdida de CO fueron del 45% y 48%, respectivamente. Estos valores son similares a los encontrados en estudios previos, los cuales reportan pérdidas de entre 20% y 78% del CO en las fisonomías con mayor intensidad de uso (Abril & Bucher, 2001; Bonino 2006; Conti et al. 2014; 2016).

Por su parte, el análisis de las fracciones físicas de la MOS indica que la intensificación en el uso de la tierra afectó el CO de ambas fracciones pero en mayor proporción el de la fracción gruesa. Se encontró que en el arbustal abierto se pierde un 85% del CO de esta última fracción y un 53% del CO de la fracción fina, con respecto al bosque conservado estratificado. Varios autores han sugerido que el CO asociado a la fracción gruesa es el indicador más sensible en cuanto a los cambios inducidos por las prácticas de manejo en el reservorio de CO del suelo debido a su labilidad y a su relativa desprotección física en comparación con la fracción fina (Christensen 2001; Gregorich et al. 2006; Guggenberger et al. 1994; Poeplau & Don 2013; Six et al. 2002; Solomon et al. 2000; Zakharova et al. 2015). Por el contrario, el CO almacenado en la fracción fina es considerado como el más estable ya que se encuentra estrechamente asociado a las partículas minerales del suelo formando complejos organominerales, lo que dificulta el acceso a los microorganismos (Lutzow et al. 2006; Six et al. 2002). A pesar de esto, las pérdidas de CO de esta fracción fina producidas por las diferentes intensidades de uso de la tierra también fueron importantes. Según Zimmermann et al. (2007) una pequeña proporción del CO de la fracción fina corresponde al carbono orgánico disuelto (COD) que es relativamente lábil, y otra proporción de mayor magnitud corresponde a las sustancias húmicas o compuestos bioquímicamente resistentes a la degradación microbiana. Se podría pensar que la disminución de CO en la fracción fina producida por el cambio en el uso de la tierra se deba en realidad a una menor concentración de COD en el suelo (Chantigny 2003; Poeplau & Don, 2013), sin embargo la evaluación de las sustancias húmicas indicó que el CO de las dos fracciones (ácidos fúlvicos y húmicos) disminuye significativamente en los sitios con mayor intensidad de uso de la tierra. De hecho, a pesar de que se considera que los ácidos húmicos presentan un mayor grado de humificación y por ende mayor estabilidad que los ácidos fúlvicos (Stevenson 1994), en el presente trabajo se encontró que se pierde un 10% más de CO de los ácidos húmicos con respecto a los ácidos fúlvicos. Si bien estos porcentajes de pérdida no son grandes podrían indicar que el grado de humificación o recalcitrancia (estimado a partir de la complejidad de las moléculas de esas fracciones) no es un determinante crítico en la estabilización de la MOS en el sistema estudiado (Lehmann & Kleber 2015; Lützow et al. 2006).

Finalmente, se esperaba que los cambios en el contenido de CO del suelo entre las fisonomías vegetales se vean reflejados en la respiración microbiana, es decir que las fisonomías con mayor intensidad de uso, menor aporte de broza, y menor contenido total de CO en el suelo, sean las que presenten menor actividad microbiana. Los resultados de la respiración por kilogramo de suelo indican que efectivamente el arbustal abierto, con un 70% menos de aporte de broza (Conti et al. 2016) y un 72% menos de CO total, respira un 62% menos que el bosque conservado estratificado al cabo del periodo de incubación. En concordancia con estos patrones, cuando se analizó la respiración por unidad de CO presente en el suelo, no se encontraron diferencias entre las fisonomías. Sin embargo, se encontró que el arbustal abierto tiende a respirar más por gramo de CO que las demás fisonomías, por lo que al mismo tiempo estaría ingresando menor cantidad de sustrato y se estaría perdiendo una mayor cantidad CO por respiración. Si bien este patrón en el presente estudio representó una tendencia que sólo fue significativa en la segunda fecha de incubación, trabajos previos encontraron el mismo patrón significativo a lo largo de toda la incubación (Conti et al. 2016). Una mayor respiración por gramo de CO en el suelo podría indicar que la MOS en el arbustal abierto se encuentra más desprotegida físicamente contra la degradación microbiana. Esta desprotección física podría deberse al menos a dos razones: por un lado, varios estudios han demostrado que la reducción en el aporte de broza disminuye la formación de agregados en el suelo (Martens et al. 2004; Singh et al. 2015), por el otro lado el aumento en la compactación y erosión del suelo, como resultado de la intensificación en el uso, pueden causar la ruptura de estos agregados favoreciendo la difusión de O₂ y poniendo al alcance de los microorganismos el CO previamente protegido (Bronick & Lal 2005; Elliot 2003; Ravi et al. 2010; Six et al. 2002). Al mismo tiempo no se descarta la posibilidad de que los cambios en el uso de la tierra sumado a las condiciones de estrés del sistema en estudio puedan modificar la composición y estructura de las comunidades microbianas generando como resultados cambios en la respiración microbiana (Abril & Bucher 1999; Collins et al. 2008; Smith et al. 2014).

5. CONCLUSIÓN

Los resultados del presente trabajo sugieren que la cantidad de broza que llega al suelo, independientemente de su calidad, sería el determinante fundamental de la mineralización del CO en el Chaco Seco. Esto podría deberse a la estimulación de la actividad microbiana así como también a la generación de un efecto cebador (priming) sobre esta misma comunidad. Estos resultados se contraponen a la idea, ya bastante cuestionada, de que las características químicas (complejidad molecular) de algunos componentes de la broza representan una limitación para su descomposición. Los resultados sugieren además que la intensificación en el uso de la tierra, a través de la disminución en el aporte de broza, genera no sólo una disminución en el contenido de CO en el suelo, sino también una disminución en el contenido de CO de todas sus fracciones, incluidas las que se esperaba fueran más estables. Finalmente, se encontró que la disminución de la actividad microbiana asociada a la disminución del ingreso de sustrato al suelo podría ser menor que la esperada debido a que en los sitios más intensamente usados la MOS podría estar más desprotegida físicamente. Al mismo tiempo, no se descarta la posibilidad de que existan cambios en las comunidades microbianas producto de la intensificación en el uso, lo que podría generar como resultado cambios en la respiración microbiana. A partir de estos resultados, y en el contexto de hallazgos previos, podríamos considerar a los suelos de las fisonomías vegetales asociadas a una mayor intensidad de uso como fuentes de CO₂. Por último, sería interesante complementar estos resultados con estudios futuros que profundicen los mecanismos de protección física de la MOS en la matriz del suelo, y que a su vez, incluyan la manipulación de otros componentes de la calidad de la broza, la aplicación del mismo protocolo a distintos tipos de suelo, y la evaluación de cambios en las comunidades microbianas entre fisonomías vegetales y como resultado de agregados de broza.

Referencias Bibliográficas

- Abril, A., & Bucher, E. H. (1999). The effects of overgrazing on soil microbial community and fertility in the Chaco dry savannas of Argentina. *Applied Soil Ecology*, *12*(2), 159-167.
- Abril, A., & Bucher, E. H. (2001). Overgrazing and soil carbon dynamics in the western Chaco of Argentina. *Applied Soil Ecology*, *16*(3), 243-249.
- Baldock, J. A. & Nelson, P. N. (2000). Soil organic matter. *Handbook of Soil Science*, 25–84.
- Berg, B. & McClaugherty, C. (2008). Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration. 2nd Ed Springer.
- Bonino, E. E. (2006). Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest ecology and management*, *223*(1), 183-189.
- Bronick, C. J., & Lal, R. (2005). Soil structure and management: a review. *Geoderma*, *124*(1), 3-22.
- Brown, A. et al. (2005). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Bs. As.
- Cabido, M., Acosta, A. T., Carranza, M. L., & Díaz, S. (1992). La vegetación del Chaco Árido en el W de la provincia de Córdoba, Argentina. *Documents phytosociologiques*, *17*, 447-456.
- Cabido, M., Manzur, A., Carranza, L., & González-Albarracín, C. (1994). La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia*, *24*, 423-460.
- Chantigny, M. H. (2003). Dissolved and water-extractable organic matter in soils: a review on the influence of land use and management practices. *Geoderma*, *113*(3), 357-380.
- Christensen, B. T. (2001). Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science*, *52*(3), 345-353.
- Collins, S. L., Sinsabaugh, R. L., Crenshaw, C. et al. (2008). Pulse dynamics and microbial processes in aridland ecosystems. *Journal of Ecology*, *96*(3), 413-420.
- Conti, G., Pérez-Harguindeguy, N., Quètier, F. et al (2014). Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *197*, 68-76.
- Conti, G., Kowaljow, E., Baptist, F. et al. (2016). Altered soil carbon dynamics under different land-use regimes in subtropical seasonally-dry forests of central Argentina. *Plant and Soil*, 1-13.
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M. et al. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter?. *Global Change Biology*, *19*(4), 988-995.
- Cuchietti, A. (2016). Efectos del uso de la tierra y la biodiversidad funcional sobre el ciclado de la materia orgánica en el centro-oeste de Argentina. Ph.D. Universidad Nacional de Córdoba.
- Di Rienzo, J.A. & Casanoves, F. (2013) Grupo InfoStat, FCA, UNC, Argentina.
- Don, A., Schumacher, J., & Freibauer, A. (2011). Impact of tropical land-use change on soil organic carbon stocks—a meta-analysis. *Global Change Biology*, *17*(4), 1658-1670.
- Don, A., Rödenbeck, C., & Gleixner, G. (2013). Unexpected control of soil carbon turnover by soil carbon concentration. *Environmental chemistry letters*, *11*(4), 407-413.
- Dungait, J. A., Hopkins, D. W., Gregory, A. S., & Whitmore, A. P. (2012). Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, *18*(6), 1781-1796.
- Elliott, E. T., Paustian, K., & Frey, S. D. (1996). Modeling the measurable or measuring the modelable: A hierarchical approach to isolating meaningful soil organic matter fractionations. In *Evaluation of soil organic matter models* (pp. 161-179). Springer Berlin Heidelberg.

- Elliot, W. J., Kimble, J. M., Heath, L. S. et al. (2003). Soil erosion in forest ecosystems and carbon dynamics. The potential of US forest soils to sequester carbon and mitigate the greenhouse effect, 175-190.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57(1), 1-32.
- FAO (2001). Soil carbon sequestration for improved land management. World soil report, vol. 96.
- Fontaine, S., Mariotti, A., & Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter: a question of microbial competition?. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(6), 837-843.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R. et al. (2009). Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90(3), 598-611.
- Gallardo, J. F., & Merino, A. (2007). El ciclo del carbono y la dinámica de los sistemas forestales. *El papel de los bosques españoles en la mitigación del cambio climático*.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P. et al. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of botany*, 99(5), 967-985.
- Gorgas, J. & Tassile, J. (2003). Recursos naturales de la provincia de Córdoba. Los suelos. SE-INTA EEA Manfredi, Córdoba.
- Gregorich, E. G., Beare, M. H., McKim, U. F., & Skjemstad, J. O. (2006). Chemical and biological characteristics of physically uncomplexed organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, 70(3), 975-985.
- Grünzweig, J. M., Sparrow, S. D., Yakir, D., & Stuart Chapin, F. (2004). Impact of agricultural land-use change on carbon storage in boreal Alaska. *Global Change Biology*, 10(4), 452-472.
- Guggenberger, G., Christensen, B. T., & Zech, W. (1994). Land-use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soil: I. Lignin and carbohydrate signature. *European Journal of Soil Science*, 45(4), 449-458.
- Guo, L. B., & Gifford, R. M. (2002). Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global change biology*, 8(4), 345-360.
- Hamer, U., & Marschner, B. (2005). Priming effects in different soil types induced by fructose, alanine, oxalic acid and catechol additions. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(3), 445-454.
- Hang, S., Nassetta, M., Canas, A. I. et al. (2007). Changes in the atrazine extractable residues in no-tilled mollisols. *Soil and Tillage Research*, 96(1), 243-249.
- Hanks, R. J., & Ashcroft, G. L. (1980). Water flow in soil. In *Applied Soil Physics* (pp. 62-98). Springer US.
- Harguindeguy, N. P., Díaz, S., Cornelissen, J. H., & Cabido, M. (1997). Comparación experimental de la tasa de descomposición foliar de especies vegetales del centro-oeste de Argentina. *Ecología Austral*, 7, 87-94.
- Hoyos, L. E., Cingolani, A. M., Zak, M. R., et al. (2013). Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 16(2), 260-271.
- Karlin, M. S., Karlin, U. O., Coirini, R. O., Reati, G. J., & Zapata, R. M. (2013). *El chaco árido*. Marcos Sebastián Karlin.
- Kiem, R., & Kögel-Knabner, I. (2003). Contribution of lignin and polysaccharides to the refractory carbon pool in C-depleted arable soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(1), 101-118.
- Klotzbücher, T., Kaiser, K., Guggenberger, G. et al. (2011). A new conceptual model for the fate of lignin in decomposing plant litter. *Ecology*, 92(5), 1052-1062.
- Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Flessa, H. et al. (2008). An integrative approach of organic matter stabilization in temperate soils: Linking chemistry, physics, and biology. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171(1), 5-13.
- Kuzyakov, Y., Friedel, J. K., & Stahr, K. (2000). Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(11), 1485-1498.
- Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528(7580), 60-68.

- Liu, L., King, J. S., & Giardina, C. P. (2005). Effects of elevated concentrations of atmospheric CO₂ and tropospheric O₃ on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiology*, 25(12), 1511-1522.
- Liu, L., King, J. S., Booker, F. L. et al. (2009). Enhanced litter input rather than changes in litter chemistry drive soil carbon and nitrogen cycles under elevated CO₂: a microcosm study. *Global Change Biology*, 15(2), 441-453.
- Lützw, M. V., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K. et al. (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions—a review. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 426-445.
- Lützw, M. V., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K. et al. (2007). SOM fractionation methods: relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(9), 2183-2207.
- Marinari, S., Dell'Abate, M. T., Brunetti, G., & Dazzi, C. (2010). Differences of stabilized organic carbon fractions and microbiological activity along Mediterranean Vertisols and Alfisols profiles. *Geoderma*, 156(3), 379-388.
- Marschner, B., Brodowski, S., Dreves, A. et al. (2008). How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils?. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171(1), 91-110.
- Martens, D. A., Reedy, T. E., & Lewis, D. T. (2004). Soil organic carbon content and composition of 130-year crop, pasture and forest land-use managements. *Global Change Biology*, 10(1), 65-78.
- McGill, W. B. (1996). Review and classification of ten soil organic matter (SOM) models. In *Evaluation of soil organic matter models* (pp. 111-132). Springer Berlin Heidelberg.
- Murty, D., Kirschbaum, M. U., Mcmurtrie, R. E., & Mcgilvray, H. (2002). Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? A review of the literature. *Global Change Biology*, 8(2), 105-123.
- Paustian, K. A. O. J. H., Andrén, O., Janzen, H. H. et al. (1997). Agricultural soils as a sink to mitigate CO₂ emissions. *Soil use and management*, 13(s4), 230-244.
- Poeplau, C., & Don, A. (2013). Sensitivity of soil organic carbon stocks and fractions to different land-use changes across Europe. *Geoderma*, 192, 189-201.
- Prescott, C. E. (2010). Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils?. *Biogeochemistry*, 101(1-3), 133-149.
- Ravi, S., Breshears, D. D., Huxman, T. E., & D'Odorico, P. (2010). Land degradation in drylands: Interactions among hydrologic–aeolian erosion and vegetation dynamics. *Geomorphology*, 116(3), 236-245.
- Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews*, 81(1), 1-31.
- Sayer, E. J., Powers, J. S., & Tanner, E. V. (2007). Increased litterfall in tropical forests boosts the transfer of soil CO₂ to the atmosphere. *PLoS One*, 2(12), e1299.
- Sayer, E. J., Heard, M. S., Grant, H. K., Marthews, T. R., & Tanner, E. V. (2011). Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climate Change*, 1(6), 304-307.
- Schimel, J. P., & Weintraub, M. N. (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(4), 549-563.
- Singh, M. K., Astley, H., Smith, P., & Ghoshal, N. (2015). Soil CO₂–C flux and carbon storage in the dry tropics: Impact of land-use change involving bioenergy crop plantation. *Biomass and Bioenergy*, 83, 123-130.
- Sinsabaugh, R. L., & Follstad Shah, J. J. (2011). Ecoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: the growth rate hypothesis in reverse. *Biogeochemistry*, 102(1-3), 31-43.

- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002). Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soils. *Plant and soil*, 241(2), 155-176.
- Six, J., & Paustian, K. (2014). Aggregate-associated soil organic matter as an ecosystem property and a measurement tool. *Soil Biology and Biochemistry*, 68, A4-A9.
- Smith, A. P., Marin-Spiotta, E., de Graaff, M. A., & Balser, T. C. (2014). Microbial community structure varies across soil organic matter aggregate pools during tropical land cover change. *Soil Biology and Biochemistry*, 77, 292-303.
- Sollins, P., Swanston, C., & Kramer, M. (2007). Stabilization and destabilization of soil organic matter—a new focus. *Biogeochemistry*, 85(1), 1-7.
- Solomon, D., Lehmann, J., & Zech, W. (2000). Land use effects on soil organic matter properties of chromic luvisols in semi-arid northern Tanzania: carbon, nitrogen, lignin and carbohydrates. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 78(3), 203-213.
- Sparks, D. L., Page, A. L., Helmke, P. A. et al. (1996). *Methods of soil analysis. Part 3-Chemical methods*. Soil Science Society of America Inc..
- Stevenson, F. J. (1994). *Humus chemistry: genesis, composition, reactions*. John Wiley & Sons.
- Sulzman, E. W., Brant, J. B., Bowden, R. D., & Lajtha, K. (2005). Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry*, 73(1), 231-256.
- Swanston, C. W., Caldwell, B. A., Homann, P. S. et al. (2002). Carbon dynamics during a long-term incubation of separate and recombined density fractions from seven forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(8), 1121-1130.
- Vesterdal, L., Elberling, B., Christiansen, J. R. et al. (2012). Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 264, 185-196.
- Xu, S., Liu, L. & Sayer, E. J. (2013). Variability of above-ground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: a meta-analysis of litterfall-manipulation experiments. *Biogeosciences*, 10(11), 7423-7433.
- Zak, M. R., Cabido, M., Cáceres, D., & Díaz, S. (2008). What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environmental Management*, 42(2), 181-189.
- Zakharova, A., Beare, M. H., Cieraad, E. et al. (2015). Factors controlling labile soil organic matter vulnerability to loss following disturbance as assessed by measurement of soil-respired $\delta^{13}\text{C}\text{O}_2$. *European Journal of Soil Science*, 66(1), 135-144.
- Zech, W. & Kogel-Knabner, I. (1994). Patterns and regulation of organic matter transformation in soils: litter decomposition and humification. *Flux Control in Biological Systems*, 303–334.
- Zimmermann, M., Leifeld, J., Schmidt, M. W. I. et al. (2007). Measured soil organic matter fractions can be related to pools in the RothC model. *European Journal of Soil Science*, 58(3), 658-667.