



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales

**Comparación de la tasa respiratoria del suelo en bosques
manejados y no manejados de *Nothofagus pumilio* en un
gradiente climático en la Región de Aysén**

Patrocinante: Sr. Felipe Zúñiga U.

Trabajo de Tesina presentado como parte
de los requisitos para optar al Título de
Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales

JORGE FELIPE GARCÍA CARRASCO

VALDIVIA

2025

Índice de materias		Página
i	Calificación Comité de Titulación	i
ii	AGRADECIMIENTOS	ii
iii	DEDICATORIA	iii
iv	RESUMEN	iv
1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Bosques de lenga	1
1.2	Clima y relieve en la Patagonia chilena	1
1.3	Dinámica de los bosques y perturbaciones	2
1.4	Suelo en ecosistemas forestales	3
1.5	Dinámica del C del suelo y relación C:N bajo manejo forestal	4
1.6	Respiración del suelo	5
1.7	Objetivo General	7
1.8	Objetivos Específicos	7
2	MATERIALES Y MÉTODOS	8
2.1	Área de estudio	8
2.2	Tratamiento silvicultural en los sitios	10
2.3	Recolección de muestras	10
2.4	Análisis tasa de respiración (producción de CO ₂) y determinación de respiración microbiana del suelo	10
2.5	Análisis de C orgánico soluble	11
2.5.1	C soluble extraíble con agua caliente	12
2.5.2	C soluble extraíble con sulfato de potasio (K ₂ SO ₄)	12
2.5.3	Procesamiento de datos	12
2.6	N mineral disponible	13
2.6.1	Procesamiento de datos	13
2.7	Análisis estadísticos	13
2.7.1	Análisis de correlación	13
2.7.2	Análisis de componentes principales (PCA)	14
3	RESULTADOS	15
3.1	Tasa respiratoria de bosques manejados y no manejados	15
3.1.1	Tasa respiratoria a 0 h	15
3.1.2	Tasa respiratoria a 2 h	16
3.1.3	Tasa respiratoria a 24 h	17
3.1.4	C microbiano de suelo a 0 h	18
3.1.5	C microbiano de suelo a 2 h	19
3.1.6	C microbiano de suelo a 24 h	20
3.2	C soluble y N mineral disponible	21
3.2.1	C soluble extraíble con método de agua caliente	21
3.2.2	C soluble extraíble con sulfato de potasio (K ₂ SO ₄)	22
3.2.3	N mineral disponible	23
3.3	Relaciones entre la respiración del suelo, el C soluble y el N disponible	23

3.3.1	C soluble extraíble con agua caliente	24
3.3.2	C soluble extraíble con sulfato de potasio	25
3.3.3	N mineral	27
3.3.4	Análisis de componentes principales (PCA) según el sitio	28
3.3.5	Análisis de componentes principales (PCA) según el manejo	29
4	DISCUSIÓN	32
4.1	Importancia del funcionamiento del suelo en bosques de lenga	32
	Influencia del gradiente climático en el suelo	32
4.2	Resiliencia a la actividad del suelo frente al manejo forestal	36
4.3	Importancia del carbono lábil y los nutrientes en la actividad microbiana	38
4.4	del suelo	
5	CONCLUSIÓN	40
6	FUENTES DE FINANCIAMIENTO	42
7	PLAN DE DIFUSIÓN DEL PROYECTO	42
8	REFERENCIAS	43

Calificación del Comité Titulación

		Nota
Patrocinante:	Sr. Felipe Zúñiga U.	6,8
Co-patrocinante:	Sr. Daniel Soto S.	6,8
Informante:	Srta. Lorena Lagos P.	6,73
Informante:	Srta. Rocío Urrutia J.	6,6

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el Reglamento de Titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.

Sr. Felipe Zúñiga U.

AGRADECIMIENTOS

Para la realización de esta investigación se contó con el aporte de varias personas. En primer lugar, quiero agradecer al profesor Dr. Felipe Zúñiga por considerarme en este proyecto, así como por su tiempo, dedicación y permanente disposición, y por enseñarme una forma distinta de comprender los ecosistemas y el suelo. Asimismo, agradezco al profesor Dr. Daniel Soto por integrarme a su proyecto, y por su apoyo y comprensión durante todo el proceso. También quiero agradecer a la Dra. Lorena Lagos y a la profesora Dra. Rocío Urrutia por su colaboración en la realización de esta tesis.

Agradezco igualmente al Laboratorio de Suelos, en especial a la Sra. Ruth y a la Sra. Adriana, quienes desde el inicio me enseñaron a trabajar en el laboratorio con paciencia y dedicación.

Por último, quiero agradecer profundamente a mi familia, quienes fueron mi pilar fundamental durante todo este proceso, sin su respaldo y constancia, este trabajo no habría sido posible.

Se agradece al proyecto FONDECYT Regular N° 1221593, liderado por el profesor Dr. Daniel Soto.

DEDICATORIA

*Dedicado a
Catalina García.*

RESUMEN

Los bosques de *Nothofagus pumilio* en la Patagonia son esenciales para varios procesos del suelo, como la actividad microbiana y la disponibilidad de C y N. Es crucial entender qué factores influyen en estos procesos para desarrollar estrategias adecuadas de gestión forestal, especialmente en un entorno que está cambiando. Este estudio se centró en analizar cómo cambia la tasa respiratoria del suelo, C microbiano del suelo y las fracciones de C y N en rodales que han sido manejados mediante cortas de selección (de baja y alta intensidad) y no manejados, a lo largo de un gradiente de precipitación en la Región de Aysén. Para ello, se tomaron muestras de suelo en tres zonas con diferente disponibilidad de agua (sitios seco, mésico y húmedo) y se realizaron incubaciones controladas usando un respirómetro (EGA61), además de medir las fracciones de C soluble (en agua caliente y K_2SO_4) y N mineral. Los resultados mostraron que el sitio húmedo tuvo las tasas más elevadas de respiración ($746 \mu g CO_2 g^{-1} h^{-1}$), biomasa microbiana y nutrientes ($30 mg N kg^{-1}$), mientras que el sitio seco presentó una menor actividad biológica, registrando valores considerablemente menores ($573 \mu g CO_2 g^{-1} h^{-1}$ y $19,6 mg N kg^{-1}$, respectivamente). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas relacionadas con la intensidad del manejo, lo que sugiere que el suelo tiene una alta resiliencia funcional frente a intervenciones silvícolas de baja a moderada intensidad. Finalmente, se confirmó una relación positiva entre la tasa respiratoria del suelo y la disponibilidad de sustratos lábiles, evidenciada tanto por los análisis de correlación como por el análisis de componentes principales (PCA), en donde las variables asociadas a la respiración, el C soluble y el N mineral se agruparon a lo largo del gradiente climático. Estos resultados permiten concluir que la disponibilidad de agua constituye el principal control jerárquico del metabolismo del suelo, superando los efectos del manejo forestal.

Palabras claves: Manejo forestal, respiración del suelo, silvicultura ecológica, productividad primaria, Andisoles.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Bosques de lenga

La especie endémica *Nothofagus pumilio* ((Poepp. et Endl.) Krasser) conocida comúnmente como lenga, domina los bosques templados de la Patagonia en Sudamérica. En Chile, esta especie representa el 25,06 % (3.693.131 ha) de la superficie de bosques nativos (CONAF 2021), y de esta superficie, la región de Aysén concentra un 37,9 % (1.400.378,2 ha), siendo la región con mayor presencia de esta especie en el país. Es una de las siete especies de la familia *Nothofagus* caducifolias que existe en Chile. La lenga puede alcanzar 30 metros en altura (Donoso 1978), no obstante, su tamaño decrece de manera paulatina con la altitud hasta convertirse en un arbusto, más compacto y tortuoso en el límite altitudinal del bosque (Dimitri 1974; Muñoz 1980). Es una especie relativamente longeva, debido a que puede alcanzar más de 400 años (González 2002; Rebertus y Veblen 1993; Srur *et al.* 2016). En términos de crecimiento de la regeneración natural, se menciona que el crecimiento de plántulas alcanza un promedio de 10 cm de altura por mes, y a los tres años de 40 o 50 cm al finalizar dicha temporada (Mutarelli y Orfila 1971), aunque esto varía significativamente según la apertura de dosel y la calidad del sitio (Soler *et al.* 2012). Estas características ambientales y estructurales hacen que los bosques de lenga muestren una gran variabilidad a lo largo del gradiente climático y geomorfológico de la Patagonia chilena. Esto, a su vez, influye en su dinámica ecológica y en cómo responden a diferentes perturbaciones, ya sean naturales o causadas por el ser humano. (Toro-Manríquez *et al.* 2020).

1.2 Clima y relieve en la Patagonia chilena

La Patagonia chilena, ubicada aproximadamente entre los 41° y 56° S, se distingue por tener un clima templado frío, influenciado por los vientos del oeste que generan un notable gradiente de precipitación desde la cordillera de Los Andes hacia el interior. Gracias al fuerte efecto orográfico de esta cordillera, las zonas del oeste son muy húmedas, mientras que, al avanzar hacia la estepa, el ambiente se vuelve más seco y con mayor variabilidad térmica (Garreaud *et al.* 2013; Lara *et al.* 2005). Este contraste en el clima se ve acentuado por un relieve abrupto, con valles glaciares, cordones montañosos y terrazas fluvio-glaciales que estructuran el paisaje y afectan la distribución y el funcionamiento de los bosques templados.

En la región de Aysén, se puede observar con claridad este cambio en el clima: las lluvias anuales superan los 3.000 mm en las áreas insulares y costeras del oeste, pero hacia el este, esta cifra baja a menos de 600 mm en la estepa patagónica (Garreaud *et al.* 2013; Viale *et al.* 2019). Esto provoca una transición notable desde los bosques siempreverdes hacia los de *Nothofagus* y, finalmente, hacia la estepa patagónica (INIA 2023; Luebert y Pliscoff 2017). Este patrón de disminución de la lluvia en distancias cortas ha sido bien documentado en la Patagonia occidental, donde la geografía andina tiene un gran impacto en la disponibilidad de agua (Garreaud 2009).

Durante gran parte del año, las temperaturas son bajas, con frecuentes heladas, además de contar con una temporada de crecimiento corta, que se concentra principalmente entre noviembre y marzo (Lara *et al.* 2005; Garreaud *et al.* 2013). Estas condiciones limitan la actividad biológica del suelo y afectan procesos como la regeneración arbórea y la producción de biomasa vegetal. Por otro lado, también disminuyen las tasas de descomposición, lo que permite la acumulación de materia orgánica en la superficie del suelo, como hojarasca (INIA 2023). Entender cómo los bosques de lenga responden a diferentes condiciones climáticas y edáficas, así como a perturbaciones naturales o antrópicas, es crucial para comprender su funcionamiento y resiliencia ecológica. En este contexto, cualquier cambio en el dosel puede alterar el microclima del suelo, afectando su temperatura y humedad, lo que a su vez puede inducir cambios significativos en el funcionamiento ecológico del ecosistema (Promis *et al.* 2010).

1.3 Dinámica de los bosques y perturbaciones

La dinámica de los bosques de esta especie se ve influenciada por los disturbios a gran escala y a pequeña escala. Cuando se habla de gran escala, se refiere a eventos como avalanchas de nieve y caídas por vientos (Veblen *et al.* 1996), actividad volcánica y deposición de cenizas (Kitzberger *et al.* 2016), incendios (Holz *et al.* 2012) y también a eventos tectónicos y deslizamientos de tierra (Veblen y Ashton 1978). En cuanto a los disturbios más pequeños, la caída de árboles de manera individual o en pequeños grupos es fundamental, ya que genera una dinámica de claros (Rebertus y Veblen 1993; Veblen *et al.* 1981). La lenga tiene la capacidad de regenerarse tras estas perturbaciones; un ejemplo de ello es la región de Aysén, donde después de los grandes incendios ocurridos en la década de 1930, que afectaron alrededor de 3 millones de hectáreas, se registraron procesos de regeneración natural en distintos sectores, aunque de manera heterogénea y condicionada por factores ambientales y de uso histórico del suelo (Otero 2006; Quintanilla 2008). Esto también se debe a que se favorece la regeneración en los claros tras los disturbios (Paritsis *et al.* 2015; Rodríguez-Souilla *et al.* 2023).

Basándose en la ecología de perturbaciones y regeneración natural, el manejo silvícola de los bosques de *Nothofagus pumilio* para obtener madera, debe garantizar la regeneración natural y la continuidad del bosque después de la cosecha. Para ello, se suelen emplear métodos como las cortas de protección (ing. shelterwood cuts), que están pensadas para regular la apertura del dosel y controlar la entrada de luz necesaria para que las plántulas puedan establecerse (Bava 1999; Schmidt *et al.* 2001). Paralelamente, se han creado estrategias como la retención variable, que buscan mantener la complejidad estructural del rodal al conservar algunos árboles o 'islas' de bosque original. Esto ayuda a favorecer la biodiversidad y la resiliencia del ecosistema frente al cambio climático (Lencinas *et al.* 2018; Martínez Pastur *et al.* 2023). Sin importar el método que se utilice, la eliminación de la cobertura arbórea afecta notablemente las condiciones microclimáticas y la cantidad de materia orgánica en el suelo forestal, lo cual influye de manera directa en las dinámicas biológicas y químicas del suelo. Por ende, para dimensionar la relevancia de estas alteraciones, es indispensable caracterizar las propiedades basales que rigen estos suelos.

1.4 Suelo en ecosistemas forestales

En los bosques templados del sur de Chile, donde predomina *Nothofagus pumilio*, el comportamiento del carbono orgánico del suelo (COS) se ve fuertemente influenciado por las bajas temperaturas y la corta temporada de crecimiento (Lara *et al.* 2005; Garreaud *et al.* 2013). Estas condiciones hacen que la descomposición sea un proceso lento y favorecen la acumulación de una gran cantidad de materia orgánica en las capas superiores del suelo (Caldentey *et al.* 2001). En estos ecosistemas, la relación C:N actúa como un indicador clave de la calidad del sustrato; por ejemplo, la hojarasca de lenga suele presentar relaciones C:N elevadas, lo que resulta en una liberación lenta de nutrientes y en una marcada inmovilización de nitrógeno por parte de la biomasa microbiana del suelo (Bahamonde *et al.* 2012).

Además de las reservas de carbono orgánico total, existen fracciones más reactivas, como el carbono orgánico soluble (COSol) y el nitrógeno mineral disponible, que son esenciales para entender cómo responde el suelo a diferentes tipos de manejo forestal. El COSol corresponde a la fracción más lábil del carbono, altamente accesible para los microorganismos, y se encuentra estrechamente relacionado con la respiración del suelo y la mineralización de la materia orgánica (Kalbitz *et al.* 2000). En estos bosques, el nitrógeno es generalmente el nutriente más limitante, regulando tanto la

descomposición de residuos ricos en carbono como la eficiencia microbiana en la estabilización del carbono en el suelo (Huygens *et al.* 2007).

En este sentido, los cambios en la cobertura arbórea, como los asociados al manejo silvícola, afectan el balance hídrico y el microclima del suelo, alterando variables como la radiación, la temperatura y la humedad en el horizonte superficial (Promis *et al.* 2010). Estas modificaciones en las condiciones físicas impactan directamente los procesos biológicos y químicos del suelo, afectando tanto el tamaño como la composición de los reservorios de COS y nitrógeno mineral. En concordancia, estudios han demostrado que las perturbaciones asociadas a manejo forestal pueden reducir las reservas de carbono del suelo (en promedio un 11,2%), con efectos que pueden permanecer por décadas, especialmente en ciertos tipos de suelo donde la recuperación se alarga por más de 75 años (James *et al.* 2016). La intensidad y el diseño del manejo juegan, por tanto, un papel clave en la capacidad del sistema para restablecer el equilibrio de los ciclos de carbono y nutrientes. Comprender esta dinámica es fundamental en suelos volcánicos y en climas restrictivos como los de la Patagonia andina, donde la resiliencia del sistema suelo resulta crucial para la sostenibilidad del manejo forestal.

1.5 Dinámica del C del suelo y relación C:N bajo manejo forestal

El C almacenado en los ecosistemas forestales se distribuye en la biomasa aérea, la biomasa radical, la hojarasca, la madera muerta y el suelo. En conjunto, juegan un papel fundamental en el ciclo global de C, ya que los suelos y la biósfera terrestre almacenan cantidades de C que son similares o incluso mayores que las de la atmósfera (Friedlingstein *et al.* 2022). La dinámica de este tipo de C está influenciada por procesos naturales como la respiración microbiana y radical, la descomposición y la producción primaria; además, también se ve afectada por actividades humanas, especialmente el manejo forestal (Kindermann *et al.* 2008).

En la Patagonia chilena, varios estudios han mostrado que la historia de manejo y la intensidad de la extracción impactan de manera significativa los niveles de C almacenado en el suelo; por ejemplo, Klein *et al.* (2008), mediante una cronosecuencia en bosques de *Nothofagus pumilio*, encontraron que los primeros 50 cm del horizonte mineral contenían alrededor de 60 Mg C ha⁻¹ en bosques sin intervención. Tres años después de la corta, el stock de C descendió a cerca de 55 Mg C ha⁻¹; esta reducción del almacenamiento total se explica por las variaciones en el COS y la densidad aparente. Sin embargo, esta disminución fue temporal, ya que a los 8 y 14 años post-cosecha, los niveles aumentaron a 71 y 85 Mg C ha⁻¹, superando incluso los del bosque de referencia. En áreas que han soportado múltiples

ciclos de cosecha durante más de dos décadas, el stock se estabilizó alrededor de 67 Mg C ha^{-1} , lo que sugiere que las extracciones repetidas pueden restringir la recuperación total del reservorio del suelo (Klein *et al.* 2008). La mayor disminución se observó en los primeros 5 cm del suelo, donde la actividad biológica y la acumulación de raíces finas y hojarasca son más intensas (Klein *et al.* 2008).

Investigaciones recientes también destacan que los efectos del manejo no dependen únicamente de la cantidad de biomasa extraída, sino del tipo de intervención. Toledo *et al.* (2024) demostraron que los sistemas de corta variable, que retienen árboles dispersos o grupos estructurales, generan incrementos de hasta un 25 % en la tasa respiratoria del suelo en comparación con sitios no intervenidos, gracias a una mayor entrada de sustratos lábiles y la formación de microclimas más cálidos y húmedos. Estas condiciones favorecen la actividad microbiana y aceleran la mineralización inicial.

La calidad de la materia orgánica es otro factor relevante. La hojarasca en bosques templados de la Patagonia tiene baja concentración de N y altas relaciones C:N, lo que ralentiza la descomposición (Rivas *et al.* 2009; Soto *et al.* 2021). Esto quiere decir que, aunque la respiración pueda aumentar inmediatamente tras la intervención, parte del C incorporado se estabiliza en fracciones más resistentes o en horizontes más profundos, lo que favorece el almacenamiento a largo plazo. Teniendo en cuenta estas dinámicas, se ha comenzado a evaluar la vulnerabilidad del suelo frente al manejo forestal utilizando herramientas como el índice de fragilidad del suelo, que se ha desarrollado recientemente para los ecosistemas del sur de Chile, y que permite identificar áreas más propensas a la degradación física y a la pérdida de C (Zúñiga *et al.* 2025).

La importancia de estos procesos es aún mayor si consideramos que, dentro de los principales tipos forestales de la Patagonia chilena, los bosques de *Nothofagus pumilio* presentan stocks promedio de carbono en biomasa (aérea + subterránea) del orden de $116,4 \pm 42,6 \text{ Mg C ha}^{-1}$, a partir de estimaciones basadas en datos del Inventario Forestal Nacional disponibles en la plataforma SIMEF (Pérez-Quezada *et al.* 2023). Por lo tanto, la intensidad, el régimen y el diseño espacial del manejo forestal, junto con las variaciones en la disponibilidad de agua a lo largo del gradiente de precipitación, son factores cruciales en la capacidad de estos ecosistemas para mantener su función como sumideros de C o, alternativamente, convertirse en fuentes netas de emisiones hacia la atmósfera (Garreaud *et al.* 2013; Soto *et al.* 2022).

1.6 Respiración del suelo

La respiración del suelo es el flujo de dióxido de C (CO_2) hacia la atmósfera, que resulta de la actividad metabólica de raíces, microorganismos y fauna del suelo, además de una pequeña parte que

proviene de oxidaciones abióticas (Bond-Lamberty y Thomson 2010). Este proceso es la principal forma en que el C del suelo regresa a la atmósfera y representa entre el 40 % y el 90 % de la respiración total en ecosistemas forestales, dependiendo del tipo de bosque (Ryan y Law 2005). A nivel global, se estima que los suelos emiten más de 80 Pg C al año, lo cual es alrededor de diez veces más que las emisiones combinadas provocadas por la deforestación y el uso de combustibles fósiles (Friedlingstein *et al.* 2022). Por eso, hasta cambios pequeños en la tasa respiratoria pueden tener un impacto importante en la concentración de CO₂ en la atmósfera y en el equilibrio climático (Davidson y Janssens 2006).

Los principales factores que influyen en la respiración del suelo son la disponibilidad de materia orgánica, la temperatura, la humedad y la actividad biológica (Davidson y Janssens 2006). La calidad del C disponible juega un papel crucial: el C lábil, que proviene de exudados de raíces, hojarasca fresca o productos de descomposición temprana, tiende a mineralizarse de manera rápida, mientras que el C más resistente contribuye a la porción estable del suelo (von Lützow *et al.* 2006). Estos procesos respaldan el marco conocido como "eficiencia microbiana-estabilización de la matriz", que sugiere que la formación y la estabilidad del C en el suelo dependen en gran medida de la eficacia microbiana en convertir sustratos en C microbiano de suelo y metabolitos (Cotrufo *et al.* 2013). Según este marco, cualquier alteración que cambie la disponibilidad de C lábil o las condiciones del microambiente puede afectar tanto la respiración del suelo como la estabilidad del reservorio de C a largo plazo.

Un punto importante en ecosistemas manejados es cuán sensible es la respiración del suelo a cambios en las condiciones microclimáticas. Un meta-análisis global mostró que la gestión forestal, incluida la cosecha de madera que altera la estructura del dosel, puede modificar la temperatura y la humedad del suelo y, en consecuencia, influir en las respuestas de la respiración del suelo. En promedio, estos efectos se tradujeron en un incremento de la respiración del suelo tras cosecha, aunque la magnitud varió según la intensidad de la intervención y las condiciones climáticas locales (Yang *et al.* 2024).

En los bosques templados del sur, donde el frío estacional y la acumulación de materia orgánica manejan fuertemente la dinámica del C, estos efectos pueden ser especialmente significativos. La apertura del dosel causada por cortas de selección individual, incluyendo sistemas BDq (basados en la regulación del área basal, la distribución diamétrica y el diámetro máximo de corta), aumenta la radiación que llega al suelo, alteran el régimen térmico y de humedad, y modifican los aportes de hojarasca y raíces finas (Promis *et al.* 2010; Martínez Pastur *et al.* 2014). Estas alteraciones impactan directamente en los componentes autotróficos y heterotróficos de la respiración, generando respuestas que pueden diferir entre sitios secos, mésicos y húmedos.

Además, investigaciones recientes sugieren que manejos menos intensivos o aquellos que retienen mayor estructura del dosel contribuyen a mantener microclimas más estables, lo que puede favorecer una mayor eficiencia en el uso del carbono por parte de los microorganismos. Desde el marco conceptual propuesto por Cotrufo *et al.* (2019), una mayor eficiencia microbiana incrementa la probabilidad de que el carbono procesado se incorpore a fracciones estabilizadas del suelo, en lugar de perderse rápidamente como CO₂. En contraste, las intervenciones más severas pueden provocar un aumento temporal en la respiración del suelo, gracias a un primer pulso de descomposición y a condiciones más cálidas, aunque este efecto suele disminuir con el tiempo (Toledo *et al.* 2024).

En este contexto, aún hay un vacío en cómo la gestión forestal y las variaciones en el clima afectan los procesos biológicos del suelo en los bosques templados del sur de Chile. Existe un déficit general de estudios sobre cómo funciona el suelo en ecosistemas forestales, sobre todo en lo que se refiere a sus aspectos biológicos (Urrutia-Jalabert 2024). Esto resalta la urgencia de impulsar investigación en este campo, pues la falta de información dificulta una comprensión completa sobre el funcionamiento del suelo y su papel en la dinámica del C.

Dado este contexto se plantea la siguiente hipótesis: “La respiración del suelo incrementa con mayores niveles de precipitación y con la intensidad de manejo forestal, relacionándose además con una interacción positiva entre ambos factores”. En esta investigación se plantearon los siguientes objetivos:

1.7 Objetivo General:

Comparar la tasa respiratoria del suelo en bosques manejados y no manejados de *Nothofagus pumilio* en un gradiente climático en la Región de Aysén.

1.8 Objetivos Específicos:

- a) Determinar la tasa respiratoria del suelo en bosques de *N. pumilio* manejados y no manejados en un gradiente climático en la Región de Aysén.
- b) Cuantificar el C orgánico soluble y N mineral disponible de los tres sitios con y sin manejo forestal.
- c) Relacionar la tasa respiratoria del suelo, con los niveles de C orgánico soluble y N mineral disponible.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en la Patagonia Occidental, provincia de Coyhaique, región de Aysén (figura 1). Se compone de tres sitios seleccionados aleatoriamente dentro de los bosques patagónicos, con distintos montos de precipitación anual. Estos sitios fueron descritos y estudiados por Soto *et al.* (2021, 2022) y se distribuyen a lo largo de un gradiente bioclimático, que va desde un clima lluvioso y cálido en zonas costeras a un clima frío y más seco en la estepa patagónica (Pisano 1997). Estos sitios son distintos en precipitación media anual, pero no en temperatura media anual (Soto *et al.* 2021). Las características geográficas y climáticas de los sitios de estudio se presentan cuadro 1.

Cuadro 1. Elaboración propia en base a datos de Soto *et al.* (2022).

Sitio (condición)	Sector ubicado	Coordenadas	Altitud (m s.n.m.)	Precipitación anual (mm)	Temp. media anual (°C)
Húmedo	Lago Largo	45°13' S; 71°51' O	940 – 970	~994	~5,1
Mésico	R.N. Trapananda	45°21' S; 71°48' O	950 – 1050	~817	~4,8
Seco	Coyhaique Alto	45°24' S; 71°34' O	1050 – 1150	~613	~4,6

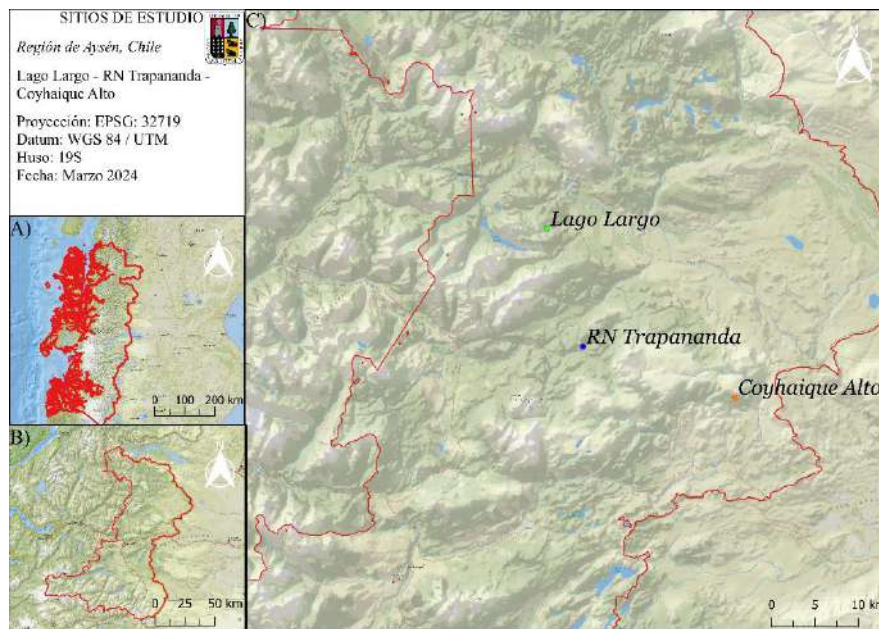


Figura 1. Área de estudio en la región de Aysén, Chile. (A) Ubicación general de la región de Aysén dentro del territorio nacional, mostrando su extensión y límites administrativos. (B) Delimitación de la comuna de Coyhaique, donde se sitúan los sitios seleccionados para este estudio. (C) Detalle de la zona de estudio, incluyendo la posición de los tres sitios de muestreo: Lago Largo, Reserva Nacional Trapananda y Coyhaique Alto.

Los suelos del sitio seco se clasifican como Inceptisoles, según el Soil Survey Staff (2022), estos suelos son de un desarrollo pedogenético inicial y muestran una horizonación incipiente o moderada, normalmente con un horizonte cámbico alterado. Esto sucede porque el tiempo o las condiciones ambientales han limitado su evolución hacia suelos más avanzados. En el área en cuestión, estos suelos se formaron sobre material glaciar pleistocénico y tienen una textura que va de franco limoso a franco arenoso.

Por otro lado, los suelos que se desarrollan en los sitios mésicos y húmedos se conocen como Andisoles. Según la clasificación del USDA, estos suelos se generan a partir de la meteorización de cenizas y vidrios volcánicos, y se caracterizan por sus 'propiedades ándicas'. Esto significa que contienen minerales de corto rango, como alofán, imogolita o ferrihidrita, junto con complejos organometálicos (Soil Survey Staff 2022). Estas características dan como resultado una baja densidad aparente ($\leq 0,9 \text{ g cm}^{-3}$), alta retención de fosfatos ($\geq 85 \%$), altos niveles de aluminio de intercambio, pH ácido y favorecen la acumulación y estabilización de materia orgánica (Soil Survey Staff 2022; CIREN 2005; Soto *et al.* 2022).

2.2 Tratamiento silvicultural en los sitios

Los sitios están divididos en 3 bloques, cada bloque se compone de 3 parcelas de 1.600 m² establecidas en 2019 (Soto *et al.* 2021). Dentro de cada bloque, una parcela se estableció sin manejo silvícola (testigo), mientras que las otras dos parcelas fueron sometidas a cortas de selección, implementadas en dos intensidades distintas (fuerte y suave). Estas intervenciones se realizaron durante el verano del año 2020.

- Testigo: Sin manejo silvícola, parcela control.
- Manejo de alta intensidad: Rodales intervenidos a través de corta de selección individual usando el método BDq (Guldin 1991). Ensayo de cosecha con un área basal residual de 35 m²/ha, dejando un diámetro límite de 60 cm, con un valor q de 1,6.
- Manejo de baja intensidad: Condición de corta de selección individual usando el método BDq, dejando un área basal de 45 m²/ha, con un diámetro límite de 60 cm y con un valor q de 1,6.

2.3 Recolección de muestras

En cada parcela se establecieron 5 puntos aleatoriamente, para tener una mejor representatividad. Con la ayuda de un barreno (Eijkelkamp, 04.01.SB) se extrajo una muestra de suelo por punto, a 20 cm de profundidad. Luego se almacenaron en bolsas herméticas por parcela, etiquetando el lugar y la parcela correspondiente, obteniendo 27 muestras.

2.4 Análisis tasa de respiración (producción de CO₂) y determinación de respiración microbiana del suelo

La respiración por evolución del CO₂ se midió utilizando un respirómetro multicanal automatizado y un sistema de intercambio de gases multimuestra EGA60 (ADC Bioscientific Ltd). De acuerdo con Lagos *et al.* (2026), se pesaron 30 g del suelo secado al aire y tamizado y se ajustaron al 60 % de la capacidad de retención de agua y se colocaron inmediatamente en una columna de ensayo a temperatura de laboratorio (23 ± 1°C) durante una pre-incubación por 48 horas. Luego, el flujo de CO₂

de las muestras en las columnas se midieron al inicio de la incubación, (tiempo 0), seguido a 2 horas (tiempo 2 h), y a las 24 horas de incubación (tiempo 24 h) a temperatura constante (22° C) y flujo de aire (120 $\mu\text{mol/s}$.; tiempo de toma de aire 45 s, tiempo válido de toma de aire 10 s). La prueba de respiración se realizó en triplicados con una columna de control (sin muestra de suelo). El CO_2 (en ppm) resultante se convirtió en masa seca de la muestra en función del contenido real de humedad. La tasa de respiración microbiana del suelo (RMS) se calculó como la cantidad de CO_2 en μg por gramo de suelo seco por hora. Además, el C microbiano del suelo (CMS) se calculó según Anderson y Domsch (1978) en suelo incubado a 22 °C usando la siguiente ecuación:

$$X = 40 R + 0.37 \quad [1]$$

Esta ecuación estima la concentración de CCMS (X), en C-mic. por gramo del suelo seco, en función de la tasa de respiración microbiana del suelo, R, en μg C por gramo de suelo seco por hora. Considerando el flujo, la temperatura y el tiempo, la fórmula general es la siguiente:

$$BM = 40,04 * \frac{\mu\text{L CO}_2}{L} * Qn * \frac{pnT}{pTn} * 0,0000224 * 3600 * \frac{1}{\text{masa suelo seco (g)}} + 0,37 \quad [2]$$

Donde,

- BM= Biomasa microbiana del suelo, expresada en $\mu\text{g C} \cdot \text{g}^{-1}$ de suelo seco.
- $\frac{\mu\text{L CO}_2}{L}$ = es el cambio neto de concentración de CO_2 .
- **Qn** = es el flujo de gas en condiciones estándar.
- **p, T** = son la presión (mbar) y temperatura (K) reales.
- **pn, Tn** = son la presión estándar de referencia y la temperatura estándar.
- **0,0000224** y **3600** = son los factores de conversión de unidades.
- **0,37** = es el ajuste final para C microbiano total.

2.5 Análisis de C orgánico soluble

El carbono orgánico soluble en el suelo incluye diferentes fracciones que varían en su disponibilidad biológica. Por esta razón, en este estudio se realizaron dos métodos de extracción con el objetivo de explorar el comportamiento de ambas metodologías para caracterizar el carbono orgánico soluble en los suelos analizados. De esta forma, se aplicó tanto la extracción con agua caliente, que

permite recuperar un rango más amplio de carbono soluble, como la extracción usando sulfato de potasio (K_2SO_4), que está más relacionada con fracciones más lábiles y con la biomasa microbiana.

2.5.1 C soluble extraíble con agua caliente

Para este objetivo se utilizaron las muestras de suelo tamizadas (< 2 mm). En frascos de plástico, se pesaron 5 g de suelo seco y se adicionaron 50 mL de agua destilada. Los frascos se colocaron en “baño María” a 60 °C durante 18 h. Transcurrido este tiempo, las muestras se agitaron durante 30 min para garantizar la homogeneización del extracto. Posteriormente, se procedió a separar la fase sólida mediante filtración, recuperando el extracto líquido en recipientes limpios para su posterior análisis químico. Para la valoración, se pipetearon 4 mL del extracto y se colocaron en vasos precipitados, se añadieron 1 mL de dicromato de potasio y 5 mL de ácido sulfúrico concentrado seguido de 3 gotas de indicador ortofenantrolina. Finalmente, se titularon con sulfato ferroso hasta observar el cambio de color característico, calculando el C orgánico soluble a partir del titulante consumido (Sadzawka *et al.* 2006).

2.5.2 C soluble extraíble con sulfato de potasio (K_2SO_4)

Se pesaron 10 g de suelo tamizado en frascos de plástico y se añadieron 50 mL de una solución de K_2SO_4 0,5 M. Las muestras se agitaron durante 30 min en agitador orbital; posteriormente, el procedimiento de filtrado y valoración fue idéntico al descrito para el método en agua caliente: se filtraron los extractos, se pipetearon 4 mL, se añadieron dicromato de potasio, ácido sulfúrico e indicador, y se titularon con sulfato ferroso. El cálculo de C orgánico soluble se basó en el volumen de titulante utilizado (Vance *et al.* 1987).

2.5.3 Procesamiento de datos

Luego de obtener los volúmenes de titulante consumido, se convirtió ese volumen en masa de C teniendo en cuenta la concentración del agente oxidante y la equivalencia química del dicromato-ferroso. La masa de C obtenida se escaló al volumen total de extracto (50 mL) a partir del volumen analizado (4 mL), con lo cual se calculó la cantidad de C presente en todo el extracto. Dicho valor se normalizó luego por los gramos de suelo inicialmente empleados (5 g para el método de agua caliente; 10 g para el método con K_2SO_4), obteniéndose así la concentración de C orgánico soluble expresada en mg C g^{-1} de suelo.

Finalmente, para la interpretación de los resultados, ese valor se convirtió a ppm (mg C kg^{-1}) multiplicándose por el factor 1000. Este método se aplicó para las 27 muestras.

2.6 N mineral disponible

Se pesaron 5 g de suelo tamizado ($< 2 \text{ mm}$) en frascos plásticos; luego se añadieron 50 mL de solución de cloruro de potasio 2 M, la cual extrajo las formas inorgánicas de N (NH_4^+ , NO_3^- y NO_2^-) presentes en el suelo. Las muestras se agitaron durante 1 h en agitador orbital para asegurar una extracción completa. A continuación, el extracto se filtró. Del filtrado se pipetearon 5 mL y se transfirieron a un matraz de destilación, donde se incorporaron 1 g de óxido de magnesio y 1 g de aleación de Devarda. Estos reactivos permitieron convertir cuantitativamente las formas de N inorgánico en amoníaco, que se destiló por arrastre de vapor. El matraz se conectó al sistema de destilación y el amoníaco se arrastró hasta otro matraz que contenía una solución de ácido bórico con indicador, donde se retuvo formando iones de amonio (Sadzawka *et al.* 2006).

El contenido del matraz receptor se tituló con solución estándar de ácido sulfúrico 0,001 M hasta que el indicador cambió de color (de verde a rosado). El volumen de ácido consumido se utilizó para calcular la concentración de N mineral disponible en la muestra.

2.6.1 Procesamiento de datos

Una vez restado el volumen del titulante correspondiente al blanco, el valor neto del titulante (mL) se multiplicó por el factor conversión constante (70). El valor obtenido se dividió por la masa de suelo inicialmente extraída, expresando los resultados como nitrógeno mineral disponible en mg N kg^{-1} de suelo seco. Este procedimiento se aplicó a un total de 27 muestras.

2.7 Análisis estadísticos

2.7.1 Análisis de correlación

Se llevó a cabo un análisis de correlación para determinar el grado de asociación lineal entre la tasa respiratoria, C microbiano de suelo, el C soluble (mediante los métodos de agua caliente y sulfato de potasio) y el N mineral disponible.

Para preparar los datos, se trabajó con los valores corregidos y posteriormente se calcularon los promedios de las réplicas por parcela. En el caso de la tasa respiratoria y C microbiano de suelo, se seleccionaron los datos de 2 h de incubación, ya que en este período se observó la mayor representatividad de la actividad microbiana debido a que entre las 1–2 h la respiración tendió a estabilizarse. Los datos se analizaron considerando su sitio y tipo de manejo correspondientes. Para medir la relación y el ajuste entre las variables, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson (r). Para cada par de variables analizadas, se calculó el coeficiente de determinación R^2 y su valor p asociado, considerando estadísticamente significativas las relaciones con un nivel de significancia $\leq 0,05$.

2.7.2 Análisis de componentes principales (PCA)

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para evaluar cómo se relacionaban las distintas variables y para identificar patrones de agrupamiento entre la actividad biológica del suelo y las condiciones ambientales y funcionales en los sitios.

En el caso de la tasa respiratoria y C microbiano de suelo, se utilizaron los valores que correspondían a 2 h de incubación, siguiendo el mismo enfoque metodológico que se aplicó en el análisis de correlación. Estas variables se complementaron con datos de N mineral y de C soluble.

Además, para robustecer el análisis multivariado, se incluyeron variables externas como la tasa de descomposición (k) y el factor de estabilización (S), así como parámetros microclimáticos y estructurales; estos fueron la temperatura y humedad del suelo, el índice de área foliar (LAI) y la apertura de dosel. Todos estos datos adicionales fueron obtenidos del estudio realizado en las mismas parcelas experimentales por Soto (2025).

3. RESULTADOS

3.1 Tasa respiratoria de bosques manejados y no manejados

Con el fin de evaluar la respiración del suelo en bosques de lenga bajo distintos manejos silviculturales, se midió la tasa respiratoria en los tres sitios (húmedo, mésico y seco) y en tres tipos de manejo (testigo, manejo de baja y de alta intensidad). Las mediciones se hicieron a las 0, 2 y 24 h.

Las figuras muestran los promedios de las tres parcelas y su variabilidad para cada combinación de sitio y manejo, lo que facilita identificar los patrones generales relacionados con el gradiente climático y la intensidad del manejo. Esta estructura permite interpretar de manera ordenada si las diferencias observadas se deben al sitio, al manejo o la interacción entre ambos.

A continuación, se detallan los resultados específicos para cada tiempo de medición:

3.1.1 Tasa respiratoria a 0 h

En el sitio húmedo, la tasa respiratoria fue la más alta de los tres lugares estudiados (figura 2). En este sitio se observó un aumento del 2,5 % al pasar del testigo al manejo suave, y luego un incremento adicional del 5,7 % al ir del manejo suave al manejo fuerte. En el sitio mésico, la respiración se mantuvo en un nivel intermedio; y al comparar los tratamientos, se observó una disminución del 2,6 % del testigo al manejo suave y una disminución de 3,8 % hacia el manejo fuerte. Por otro lado, el sitio seco mostró la menor tasa respiratoria, registrándose una caída del 1,3 % del testigo al manejo suave y una disminución del 2,8 % del manejo suave al manejo fuerte. Estas variaciones porcentuales entre tratamientos no fueron estadísticamente significativas.

Los tres sitios fueron distintos entre sí en los manejos suave y fuerte (A, B y C). Por otro lado, la interacción entre sitio y tipo de manejo no fue estadísticamente significativa ($p = 0,476$).

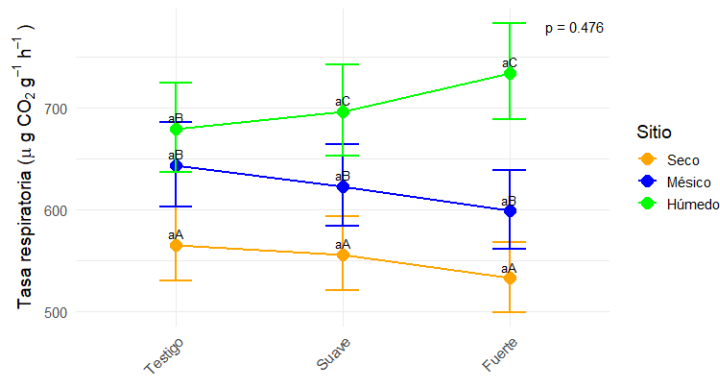


Figura 2. Promedio de tasa respiratoria (\pm error estándar) a las 0 h en tres sitios bajo diferentes tipos de manejo. El valor p muestra la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,476$). Las letras mayúsculas señalan diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo) y las letras minúsculas indican diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), de acuerdo con la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.1.2 Tasa respiratoria a 2 h

Luego de 2 h, la tasa respiratoria en el sitio húmedo continuó siendo la más alta (figura 3). Se observó un aumento del 7,9 % al pasar del testigo al manejo suave, y luego un incremento adicional del 0,3 % al cambiar del manejo suave al manejo fuerte. En el sitio mésico, la respiración se mantuvo en un nivel intermedio; se registró un aumento del 3,3 % del testigo al manejo suave, pero luego hubo una disminución del 7,4 % al ir del manejo suave al manejo fuerte. Por otro lado, el sitio seco mostró la menor tasa respiratoria; aquí, se observó un aumento del 5,4 % del testigo al manejo suave, seguido de una baja del 7,5 % al cambiar del manejo suave al manejo fuerte.

Los tres sitios fueron distintos entre sí en la respiración basal luego de 2 h, en los manejos suave y fuerte (A, B y C) y no hubo interacción entre sitio y tipo de manejo ($p = 0,554$), ni diferencias significativas entre los manejos dentro de un mismo sitio

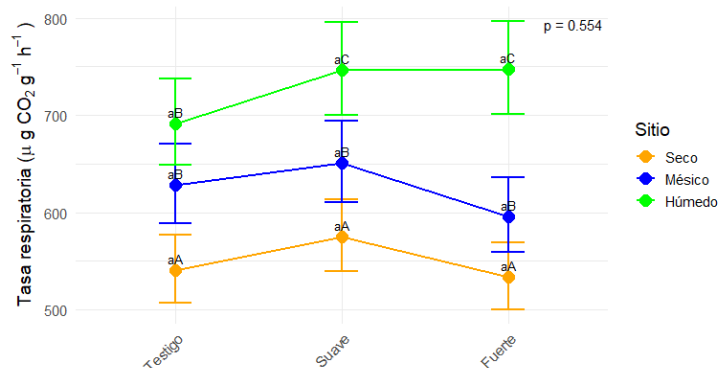


Figura 3. Promedio de la tasa respiratoria (\pm error estándar) a las 2 h en tres sitios bajo diferentes tipos de manejo. El valor p muestra la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,554$). Las letras mayúsculas indican diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo) y las letras minúsculas señalan diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), según la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.1.3 Tasa respiratoria a 24 h

Después de 24 h de medición (figura 4), se observó que la tasa respiratoria siguió la misma tendencia observadas en los tiempos 0 y 2 h. En el sitio húmedo, la tasa respiratoria fue la más elevada, con un incremento del 6,1 % al cambiar del testigo al manejo suave. En el sitio mésico, se observó un incremento del 5,1 % del testigo hacia el manejo suave, aunque hubo una disminución del 1,9 % al pasar del manejo suave al manejo fuerte. En el sitio seco, se apreció una baja del 1,7 % al ir del testigo al manejo suave, además de una disminución del 2 % al cambiar del manejo suave al manejo fuerte. No se encontraron diferencias significativas entre manejos ($p > 0,05$).

Los sitios húmedo, mésico y seco fueron estadísticamente distintos entre sí en los manejos suave y fuerte, mientras que en el tratamiento testigo no se observaron diferencias significativas entre los sitios seco y mésico. La interacción entre sitio y tipo de manejo no fue estadísticamente significativa ($p = 0,748$).

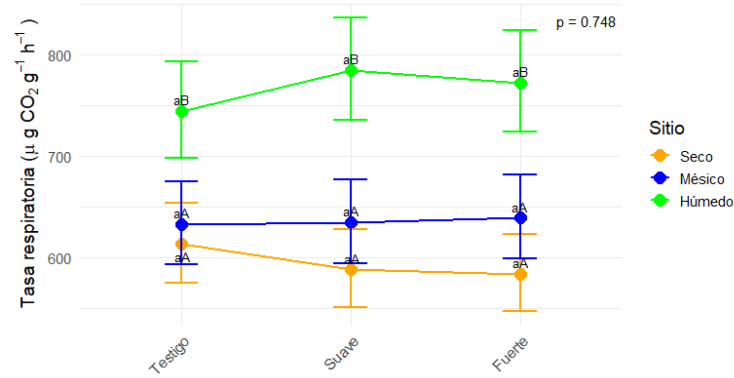


Figura 4. Promedio de la tasa respiratoria (\pm error estándar) a las 24 h en tres sitios bajo diferentes tipos de manejo. El valor p indica la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,748$). Las letras mayúsculas marcan diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo), y las letras minúsculas indican diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), según la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

Para complementar la evaluación de la tasa respiratoria del suelo, se evaluó el C microbiano de suelo con mediciones a 0, 2 y 24 h. A continuación, se detallan los resultados específicos para cada momento de medición:

3.1.4 C microbiano de suelo a 0 h

C microbiano de suelo en el sitio húmedo fue la más alta de los tres lugares (figura 5). Se observó un incremento del 2,5 % al pasar del testigo al manejo suave, y luego un aumento adicional del 1,4 % al cambiar de manejo suave a manejo fuerte. En el sitio mésico, la biomasa se mantuvo en un nivel intermedio; se registró un aumento del 2,6 % del testigo al manejo suave, pero una disminución del 3,8 % al cambiar de manejo suave a manejo fuerte. En el sitio seco, la biomasa fue la más baja; hubo un aumento del 4,7 % al pasar del testigo al manejo suave, pero una caída del 10,6 % al cambiar de manejo suave a manejo fuerte. No se detectaron diferencias significativas entre las distintas intensidades de manejo ($p > 0,05$).

Por otro lado, no se observaron diferencias significativas en los manejos testigo y suave entre sitios, pero sí en el manejo fuerte, donde la biomasa microbiana del sitio húmedo fue significativamente mayor que en los sitios seco y mésico. La interacción entre sitio y tipo de manejo no fue estadísticamente significativa ($p = 0,923$).

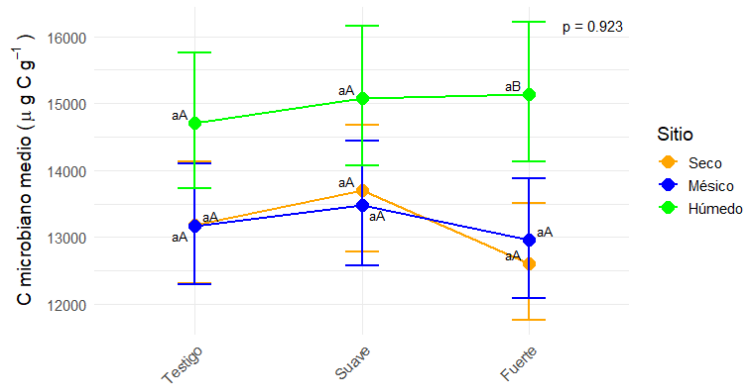


Figura 5. Promedio del C microbiano de suelo (\pm error estándar) a las 0 h en tres ubicaciones bajo diferentes tipos de manejo. El valor p indica la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,923$). Las letras mayúsculas indican diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo) y las letras minúsculas representan diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), según la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.1.5 C microbiano de suelo a 2 h

El mayor contenido de C microbiano del suelo se registró en el sitio húmedo (figura 6). Se observó un aumento del 12,8 % al pasar del testigo al manejo suave, pero también se registró una reducción del 5 % al cambiar de manejo suave a manejo fuerte. En el sitio mésico, la biomasa estuvo en un nivel intermedio: se registró un incremento del 2,9 % al ir del testigo al manejo suave y una disminución del 7,4 % al pasar del manejo suave al manejo fuerte. Mientras que, en el sitio seco, que presentó la menor C microbiano de suelo, se reportó una baja del 10,5 % al ir del testigo al manejo suave, pero luego un aumento del 4,1 % al cambiar del manejo suave al fuerte. Solo en el sitio húmedo se observaron diferencias significativas, donde el manejo suave fue mayor que el testigo, y el manejo fuerte tuvo un valor intermedio.

En cuanto a los sitios, el testigo no mostró variaciones entre ellos, mientras que, en el manejo suave, los tres sitios si presentaron una diferenciación significativa. En el manejo fuerte, el sitio húmedo tuvo valores más altos de biomasa microbiana que el mésico y el seco. La interacción entre el sitio y el tipo de manejo no resultó ser estadísticamente significativa ($p = 0,102$), así que las diferencias observadas deben interpretarse de manera independiente para cada factor.

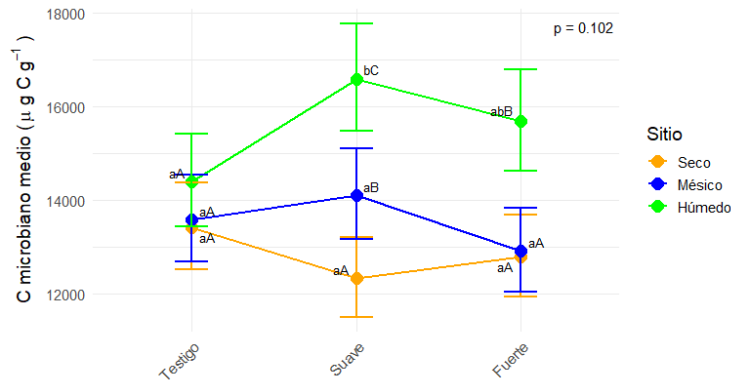


Figura 6. Promedio del C microbiano de suelo (\pm error estándar) a las 2 h en tres sitios bajo diferentes tipos de manejo. El valor p muestra la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,102$). Las letras mayúsculas señalan diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo) y las letras minúsculas indican diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), de acuerdo con la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.1.6 C microbiano de suelo a 24 h

En el sitio húmedo, C microbiano de suelo se mantuvo en su nivel más alto, aunque notamos una ligera disminución del 2 % al pasar del testigo al manejo suave (figura 7). Por otro lado, en el sitio mésico, la biomasa subió un 1,7 % al cambiar del testigo al manejo suave, pero luego bajó un 1,9 % al moverse del manejo suave al manejo fuerte. En el sitio seco, se observó un incremento del 6,7 % al cambiar del testigo al manejo suave, aunque luego hubo una caída del 6 % al pasar del manejo suave al manejo fuerte. No se encontraron diferencias entre los manejos dentro de ningún sitio ($p > 0,05$).

La interacción entre el sitio y el manejo no tuvo un impacto significativo ($p = 0,717$), lo que sugiere que C microbiano de suelo mostró patrones bastante parecidos entre los diferentes manejos. Al comparar los sitios, se observaron diferencias en el testigo y en el manejo fuerte, donde el sitio húmedo presentó valores significativamente más altos que los sitios mésico y seco, los cuales no difirieron entre sí. En el manejo suave, no se evidenciaron patrones claros que permitieran separar los sitios.

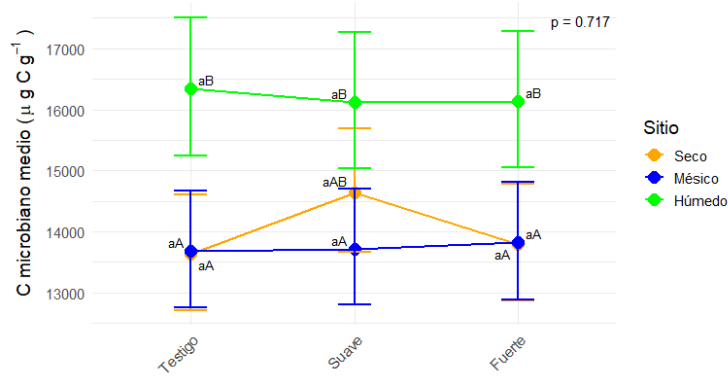


Figura 7. C microbiano de suelo promedio (\pm error estándar) a las 24 h en tres lugares, cada uno bajo diferentes tipos de manejo. El valor p indica la interacción entre el sitio y el manejo ($p = 0,717$). Las letras mayúsculas resaltan las diferencias entre los sitios que están bajo el mismo manejo, mientras que las letras minúsculas muestran las diferencias entre los manejos dentro del mismo sitio, según la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.2 C soluble y N mineral disponible

3.2.1 C soluble extraíble con método de agua caliente

En el sitio méxico, las parcelas testigo mostraron valores altos en comparación con los otros sitios, se observó un incremento del 1,6 % al pasar de testigo a manejo suave, y una disminución del 4,8 % hacia el manejo fuerte (figura 8). En el sitio húmedo, se registró un aumento del 17,9 % desde testigo a suave, seguido de una disminución del 6,4 % hacia el manejo fuerte. Para el sitio seco, se evidenciaron los valores más bajos; desde el manejo testigo a suave, la concentración disminuyó un 21 %, mientras que con el manejo fuerte hubo un incremento del 31 %. No se encontraron diferencias entre los manejos en ninguno de los sitios, lo que respalda que no hay efectos significativos del manejo ($p > 0,05$).

Según el análisis post-hoc, no hubo diferencias entre los sitios en el testigo y el manejo fuerte. En cambio, en el manejo suave, el sitio seco tuvo valores significativamente más bajos en comparación con los sitios méxico y húmedo. La interacción entre el sitio y el tipo de manejo no mostró ser estadísticamente significativa ($p = 0,189$).

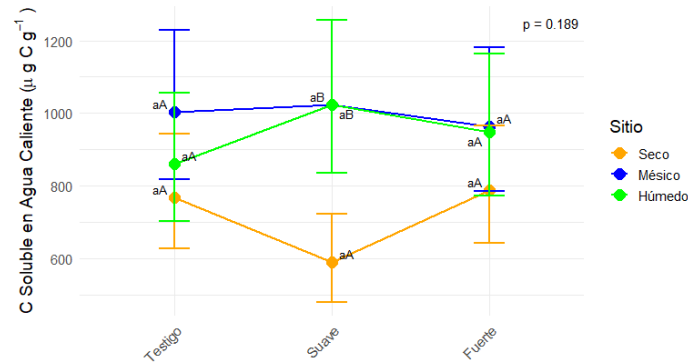


Figura 8. Promedio del C soluble en agua caliente (\pm error estándar) en tres sitios bajo diferentes tipos de manejo. El valor p muestra la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,189$). Las letras mayúsculas señalan diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo) y las letras minúsculas indican diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), de acuerdo con la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.2.2 C soluble extraíble con sulfato de potasio (K_2SO_4)

El análisis post-hoc mostró que en el testigo y el manejo suave no hubo diferencias entre los tres sitios (figura 9). En cambio, en el manejo fuerte, el sitio seco presentó los valores de carbono soluble más bajos, siendo significativamente menor que en los sitios mésico y húmedo. No se detectaron diferencias entre manejos dentro de ningún sitio ($p > 0,05$). La interacción entre el sitio y el tipo de manejo no fue significativa ($p = 0,305$).

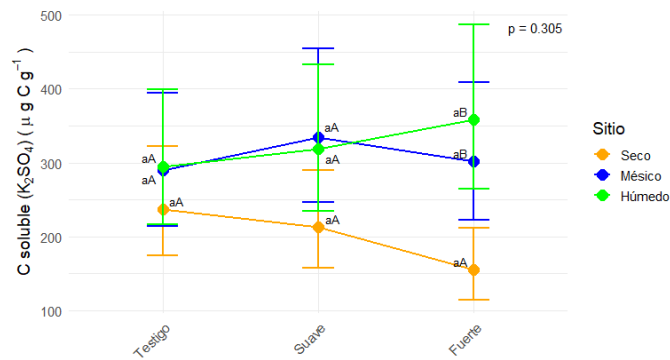


Figura 9. Promedio del C soluble extraíble con sulfato de potasio (\pm error estándar) en tres sitios bajo diferentes tipos de manejo. El valor p muestra la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,305$). Las letras mayúsculas señalan diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo) y las letras minúsculas indican diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), de acuerdo con la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.2.3 N mineral disponible

Los valores más altos de N mineral disponible se encontraron en el sitio húmedo, con un aumento del 10,3 % al pasar del manejo testigo al suave, y del 10,9 % hacia el manejo fuerte (figura 10). En el sitio mésico, se registró un incremento del 25,3 % del testigo al manejo suave, mientras que no hubo variaciones hacia el manejo fuerte. En el sitio seco, hubo un aumento del 18,7 % desde el testigo al manejo suave, aunque se observó una disminución del 1,1 % al llegar al manejo fuerte. No se encontraron diferencias entre los manejos de cada sitio ($p > 0,05$).

El análisis post-hoc reveló un patrón claro entre los sitios: en el manejo testigo y en el manejo fuerte, el sitio húmedo presentó valores significativamente más altos que el sitio seco, mientras que el sitio mésico mostró valores intermedios y no siempre difirió del sitio húmedo. En el manejo suave, no se evidenciaron diferencias significativas entre sitios. La interacción entre el sitio y el tipo de manejo no fue estadísticamente significativa ($p = 0,982$).

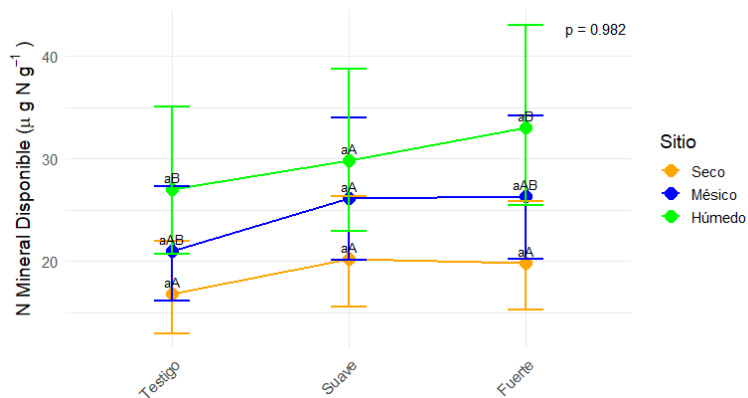


Figura 10. Promedio del N mineral disponible (\pm error estándar) en tres sitios bajo diferentes tipos de manejo. El valor p muestra la interacción entre sitio y manejo ($p = 0,982$). Las letras mayúsculas señalan diferencias entre los sitios (bajo el mismo manejo) y las letras minúsculas indican diferencias entre los manejos (en el mismo sitio), de acuerdo con la prueba HSD de Tukey ($p < 0,05$).

3.3 Relaciones entre la respiración del suelo, el C soluble y el N disponible

Con el fin de evaluar cómo la actividad microbiana del suelo se relaciona con la disponibilidad de nutrientes y sustratos, analizamos las conexiones entre la tasa respiratoria del suelo (medida a las 2 h) y las fracciones de C orgánico soluble (obtenido con agua caliente y con K_2SO_4), además del N mineral disponible. Estas relaciones fueron analizadas en los tres sitios diferentes (húmedo, mésico y seco) y en

relación con los tres tipos de manejo (testigo, suave y fuerte), con el objetivo de encontrar patrones comunes y posibles dependencias entre variables clave del suelo.

Las figuras muestran las tendencias y la dispersión de los datos para cada relación que evaluamos, esto ayuda a interpretar tanto la dirección como la intensidad de la relación entre la respiración y los recursos disponibles del suelo. Además, el análisis multivariado usando PCA reúne todas las variables medidas, facilitando visualizar el cómo se distribuyen los sitios y los tipos de manejo en función de su similitud, así como cuáles son las variables que explican más esa variación.

En conjunto, estos análisis nos permiten determinar si la respiración del suelo está ligada al contenido de C soluble y al N mineral, y si esas relaciones son lo suficientemente fuertes como para reflejar procesos consistentes a lo largo del gradiente climático y de manejo.

A continuación, se detallan los resultados específicos para cada correlación y para el análisis multivariado:

3.3.1 C soluble extraído con agua caliente

Se observó una relación lineal positiva y significativa desde el punto de vista estadístico entre el carbono soluble extraído en agua caliente y la tasa respiratoria del suelo ($p = 0,003$, figura 11A). El coeficiente de Pearson mostró una asociación moderada ($r = 0,55$), y el coeficiente de determinación ($R^2 = 0,30$) indicó que el 30 % de la variabilidad en la respiración basal puede atribuirse al carbono soluble, aun dentro del contexto de alta variabilidad inherente a los ecosistemas templados australes (figura 11A). Visualmente, se observó un patrón claro en relación con el gradiente climático, el sitio húmedo tuvo los valores más altos de carbono y respiración; el méxico se situó en un rango intermedio; y el sitio seco se agrupó en los valores más bajos (figura 11). Aunque hay cierto solapamiento entre los sitios, el orden general es evidente. Por otro lado, el tipo de manejo no mostró un patrón claro, ya que las diferentes formas se distribuyeron sin una separación coherente.

Para la biomasa microbiana, su relación con el carbono soluble también fue positiva, pero su significancia estadística fue un poco marginal ($p = 0,056$), con un coeficiente de Pearson más bajo ($r = 0,37$) y un R^2 igualmente bajo (0,14), lo que sugiere que el carbono soluble solo explica una porción limitada de la variación en la biomasa microbiana (figura 11B). La dispersión de puntos alrededor de la línea de ajuste fue bastante amplia, reflejando una mayor variabilidad no explicada.

El gradiente climático, de nuevo, mostró un patrón general reconocible, con el sitio seco agrupándose en valores bajos de biomasa y carbono, aunque con más solapamiento que en el caso de la

respiración. No se vio un efecto claro del tipo de manejo sobre la distribución de los puntos. También, la banda de incertidumbre se amplió a niveles más altos de biomasa, sugiriendo que el modelo tiene menor precisión en ese rango (figura 11B).

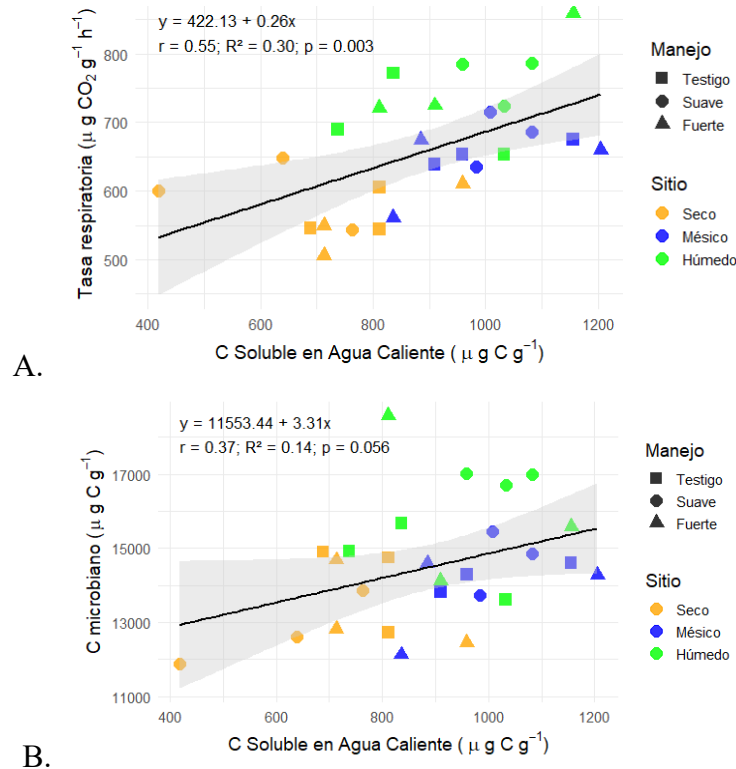


Figura 11. Relación entre la tasa respiratoria media (A) y C microbiano de suelo (B) (medidas a 2 h) con el C soluble en agua caliente en tres sitios y tres tipos de manejo. Cada punto representa una parcela; los colores indican los distintos sitios (seco, mésico y húmedo) y las formas el tipo de manejo (testigo, suave y fuerte). Las líneas negras muestran la tendencia lineal ajustada mediante un modelo simple, mientras que las bandas grises representan su intervalo de confianza del 95 %.

3.3.2 C soluble extraíble con sulfato de potasio

En la tasa respiratoria, se observó una relación lineal positiva y significativa entre la tasa respiratoria y el C soluble ($p < 0,001$, figura 12A). El coeficiente de Pearson mostró una asociación moderada ($r = 0,63$), mientras que el coeficiente de determinación ($R^2 = 0,40$) sugiere que cerca del 40 % de la variabilidad en la tasa respiratoria se puede atribuir al C soluble que se extrae con sulfato de potasio, a pesar de la alta variabilidad natural propia de los ecosistemas templados del sur.

Visualmente, el gradiente climático mostró un patrón claro, los sitios húmedo y mésico se ubicaron en los rangos medios y altos de C y respiración, con un cierto solapamiento entre ambos. Por otro lado, el sitio seco se agrupó en los valores más bajos de estas dos variables. No se observó un patrón evidente en el manejo, ya que las categorías se distribuyeron sin un orden claro dentro de cada sitio (figura 12A).

En cuanto a C microbiano de suelo, la relación con el C soluble también fue positiva, aunque marginalmente significativa ($p = 0,053$, figura 12B). El coeficiente de Pearson indicó una asociación más débil ($r = 0,38$), y el coeficiente de determinación ($R^2 = 0,14$) mostró que esta variable solo explica una pequeña parte de la variación en la biomasa. La dispersión alrededor de la línea de tendencia fue amplia, reflejando una mayor variabilidad que no se explica por el modelo.

El gradiente climático se repitió, con el sitio seco concentrándose en valores bajos de biomasa y C, aunque hubo más solapamiento entre sitios en comparación con la respiración. Al igual que antes, el tipo de manejo no mostró un patrón claro. Además, la banda de incertidumbre del modelo se ensanchó hacia los valores más altos de biomasa, lo que indica una menor precisión del ajuste en ese rango.

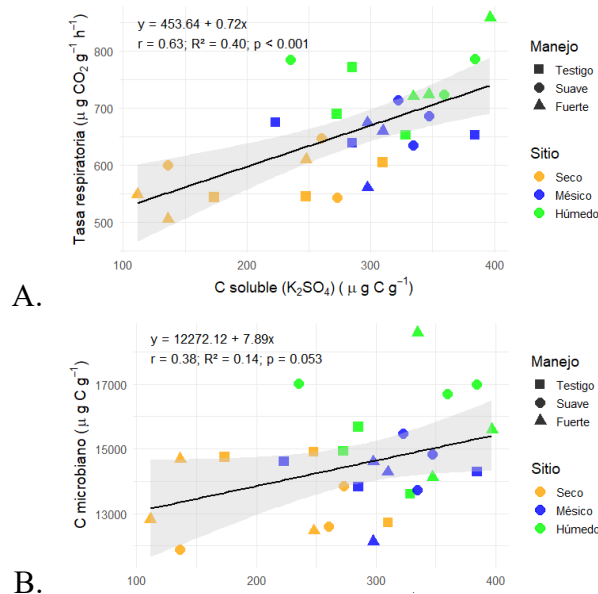


Figura 12. Relación entre la tasa respiratoria media (A) y C microbiano de suelo (B) (medidas a 2 h) con el C soluble extraíble con sulfato de potasio (K_2SO_4) en tres sitios y tres tipos de manejo. Cada punto representa una parcela; los colores indican los distintos sitios (seco, mésico y húmedo), y las formas corresponden al tipo de manejo (testigo, suave y fuerte). Las líneas negras muestran la tendencia lineal ajustada mediante un modelo simple, mientras que las bandas grises representan su intervalo de confianza del 95 %.

3.3.3 N mineral

En la tasa respiratoria, se encuentra una clara relación positiva y significativa entre la respiración y el N mineral disponible ($p < 0,001$, figura 13A). El coeficiente de Pearson mostró una asociación moderada ($r = 0,67$), y el coeficiente de determinación ($R^2 = 0,44$) indicó que aproximadamente el 44 % de la variabilidad en la tasa respiratoria puede explicarse por los niveles de N mineral, aunque hay que tener en cuenta la alta variabilidad natural que suelen tener los suelos de los bosques templado-australes. Visualmente, el gradiente climático se reflejó igualmente de manera clara, el sitio húmedo tuvo los valores más altos tanto de respiración como de N; el sitio mésico ocupó un lugar intermedio y el sitio seco se agrupó en los niveles más bajos de ambas variables. En contraposición, el tipo de manejo no mostró un patrón claro, ya que las diferentes categorías se distribuyeron de manera dispersa dentro de cada sitio.

Respecto a C microbiano de suelo, también se presentó una relación lineal positiva, significativa, aunque más débil ($p = 0,007$, figura 13B). El coeficiente de Pearson fue menor que el de la respiración ($r = 0,51$), y el coeficiente de determinación ($R^2 = 0,26$) sugiere que el N mineral solo explica un 25 % de la variación en C microbiano de suelo.

El patrón climático se repitió, el sitio húmedo tendió a concentrarse en los valores altos de biomasa y N, el mésico ocupó posiciones intermedias y el sitio seco se ubicó en rangos bajos. Sin embargo, el solapamiento entre sitios fue más pronunciado que en el caso de la respiración. De manera similar, el tipo de manejo no mostró un patrón evidente, y la dispersión de los puntos alrededor de la línea de ajuste fue considerable, coherente con el valor moderado del coeficiente de determinación, lo que indica que una fracción importante de la variabilidad del C microbiano no es explicada únicamente por el N mineral disponible.

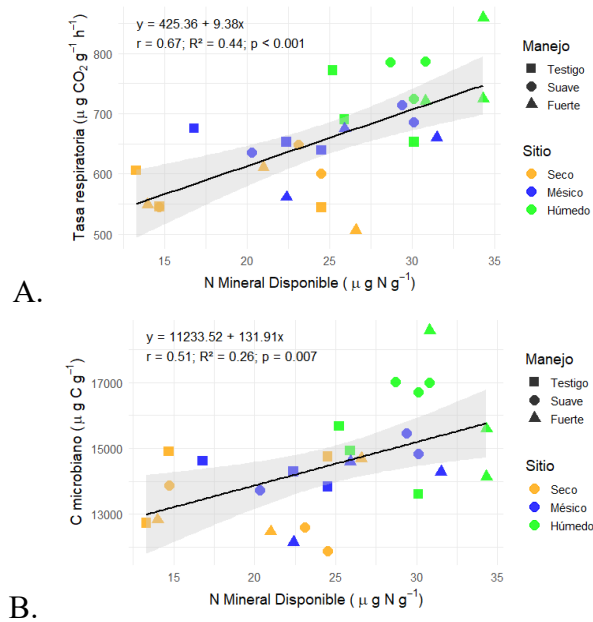


Figura 13. Relación entre la tasa respiratoria media (A) y C microbiano de suelo (B) (medidas a 2 h) con el N mineral en tres sitios y tres tipos de manejo. Cada punto representa una parcela; los colores indican los distintos sitios (seco, mésico y húmedo), y las formas corresponden al tipo de manejo (testigo, suave y fuerte). Las líneas negras muestran la tendencia lineal ajustada mediante un modelo simple, mientras que las bandas grises representan su intervalo de confianza del 95 %.

3.3.4 Análisis de componentes principales (PCA) según el sitio

El análisis de componentes principales mostró que el 67 % de la varianza total acumulada se explica por los dos primeros ejes (figura 14). El primer componente (PC1) capturó un 46,2 % de la variabilidad. En este eje, las variables como temperatura del suelo, apertura de dosel, tasa respiratoria, N disponible y C soluble se proyectaron hacia el lado positivo (derecha). En cambio, hacia el lado negativo (izquierda) se encontraron principalmente la humedad del suelo y el índice de área foliar (LAI), mientras que la tasa de descomposición (k) se asoció también al lado positivo del eje PC1.

En cuanto al segundo componente (PC2), que explica el 20,8 % de la varianza restante, está relacionado principalmente con la variación vertical de ciertas variables estructurales y microambientales. Notar que el factor de estabilización (s) se orientó casi en perpendicular a muchas de las variables que afectan el funcionamiento biogeoquímico del suelo.

En cuanto a la distribución espacial de los sitios, se notó una clara separación a lo largo del PC1. Las parcelas del sitio seco (elipse naranja) se agruparon hacia el lado negativo del eje PC1, asociándose principalmente a menores valores de C, N y actividad biológica. Por otro lado, las parcelas del sitio

húmedo (elipses verdes) se ubicaron hacia el lado positivo del eje, relacionadas con mayores valores de respiración, biomasa microbiana, C soluble y N disponible. EL sitio méxico (elipses azules) se posicionó en una zona intermedia del gradiente, mostrando una superposición parcial con ambos extremos

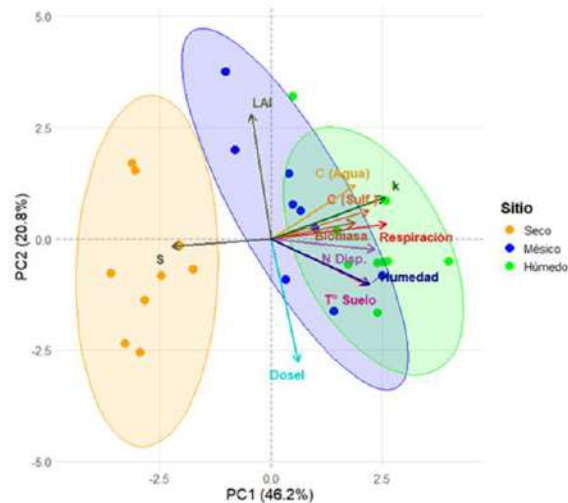


Figura 14. Ordenamiento multivariado de las variables evaluadas según el sitio. El gráfico del análisis de componentes principales (PCA) muestra la dispersión de las parcelas (puntos) coloreadas según el sitio: seco (naranja), méxico (azul) y húmedo (verde). Las elipses representan el intervalo de confianza del 95 % para cada grupo y los vectores indican la dirección y magnitud de cada variable en la conformación de los ejes.

3.3.5 Análisis de componentes principales (PCA) según el manejo

Los dos primeros componentes principales, PC1 y PC2, explicaron el 67 % de la varianza total, con cifras de 46,2 % y 20,8 %, respectivamente (figura 15). La distribución de las parcelas según el tipo de manejo no mostró una separación evidente ni patrones claros de agrupamiento.

Las elipses de confianza de los tres grupos (testigo, suave y fuerte) se superpusieron en gran medida, concentrándose principalmente en la zona central del gráfico. No se observó una asociación clara de las variables con algún tratamiento específico, tanto las parcelas intervenidas como las de control se distribuyeron de manera diversa a lo largo de los ejes, lo que sugiere que, según este análisis multivariado, las variables evaluadas no lograron diferenciar los diferentes tipos de manejo silvícola.

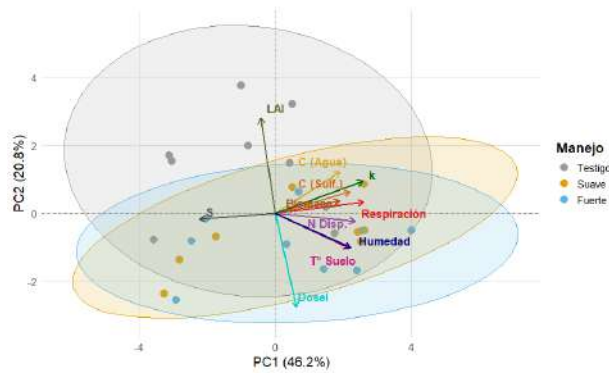


Figura 15. Ordenamiento multivariado de las variables evaluadas según el tipo de manejo. El gráfico del Análisis de Componentes Principales (PCA) ilustra la dispersión de las parcelas (puntos) coloreadas según la intensidad de la intervención: Testigo (gris), Manejo Suave (naranja) y Manejo Fuerte (azul). Las elipses representan el intervalo de confianza del 95 % para cada grupo.

El aporte detallado de cada variable a la estructura del análisis se presenta en la cuadro 2. El PC1, que explicó el 46,2 % de la varianza total, se caracterizó principalmente por variables relacionadas con el metabolismo del suelo y las condiciones edáficas. Entre ellas se incluyen la tasa respiratoria (14,7 %), la tasa de descomposición de hojarasca (14,4 %), el N mineral disponible (11,9 %), el factor de estabilización (10,9 %), la humedad del suelo (10,7 %), el C soluble extraído con sulfato de potasio (10,5 %) y la temperatura del suelo (10,3 %). Todas estas variables configuraron un gradiente que distingue los ambientes más cálidos y húmedos, con mayor disponibilidad de nutrientes y actividad microbiana, de aquellos que son más fríos, secos o que tienen menos C y N.

Por otro lado, el PC2, que explicó el 20,8 % de la varianza, estuvo muy influenciado por el índice de área foliar (37,8 %) y la apertura del dosel (37,0 %), junto con el C soluble extraíble en agua (7,1 %). En este eje, la humedad y la temperatura del suelo presentaron vectores orientados a una misma dirección, indicando una respuesta en conjunto y no contrastante frente a las condiciones estructurales del dosel. Este componente representa un gradiente estructural del dosel y de las condiciones microclimáticas asociadas, diferenciando áreas con mayor cobertura y biomasa aérea de aquellas más abiertas. Así, se puede entender que la variabilidad multivariada del ecosistema se determina, en gran medida, por la interacción entre la condición climática del suelo (PC1) y la estructura del bosque (PC2).

Cuadro 2. Contribución porcentual de cada variable a los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2) del análisis multivariado. El cuadro resume el aporte relativo de cada variable ambiental y biológica a la estructura del PCA, indicando cuáles influyen con mayor peso en la formación de los ejes.

Variable PCA	Descripción	PC1 - Contribución (%)	PC2 - Contribución (%)
Respiración	Tasa respiratoria medida a 2 horas	14,7	0,5
k	Tasa inicial de descomposición de hojarasca	14,4	4,3
N Disp.	Nitrógeno mineral disponible en el suelo	11,9	0,3
s	Factor de estabilización	10,9	0,1
Humedad	Humedad del suelo	10,7	5,1
C (Sulf.)	Carbono soluble extraído con K_2SO_4	10,5	1,9
T° Suelo	Temperatura del suelo	10,3	5,2
C (Agua)	Carbono soluble extraíble en agua	7,8	7,1
Biomasa	C microbiano medido a 2 horas	7,7	0,7
Dosel	Apertura de dosel	0,8	37,0
LAI	Índice de área foliar	0,4	37,8

4. DISCUSIÓN

4.1 Importancia del funcionamiento del suelo en bosques de lenga

Entender la dinámica de los suelos bajo bosques de *Nothofagus pumilio* (lenga) es fundamental debido a su rol ecológico y climático. Los suelos forestales componen uno de los mayores reservorios de carbono terrestre (almacenan cantidades de C comparables o superiores a las de la atmósfera) y la respiración del suelo representa un crucial flujo de CO₂ desde los ecosistemas forestales hacia la atmósfera. La actividad microbiana del suelo regula procesos clave como la descomposición de materia orgánica y la mineralización de nutrientes, por lo que estudiar la respiración del suelo y la biomasa microbiana en bosques de lenga permite evaluar la resiliencia funcional del ecosistema, entendida como la capacidad del suelo para mantener procesos biogeoquímicos esenciales bajo distintas condiciones ambientales y manejos (Rodríguez-Souilla 2025; Holden y Treseder 2013). Estos bosques patagónicos enfrentan presiones tanto por manejo forestal como por el cambio climático, lo que puede alterar el microclima del suelo y por ende, el funcionamiento ecológico del sistema (Promis *et al.* 2010).

4.2 Influencia del gradiente climático en el suelo

Los resultados muestran que las tasas de respiración del suelo, la biomasa microbiana y la descomposición de hojarasca siguen claramente el gradiente hídrico, siendo mayores en el sitio húmedo, intermedias en el sitio mésico y más bajas en el sitio seco. Este patrón indica que la disponibilidad de agua constituye un factor determinante del metabolismo del suelo en estos bosques. En ecosistemas templados, la humedad regula la difusión de sustratos y oxígeno en el perfil edáfico, además de influir en la actividad enzimática y en la eficiencia metabólica microbiana (Moyano *et al.* 2013; Or *et al.* 2007). A escala global, se ha demostrado que la precipitación y la temperatura explican gran parte de la variabilidad en la abundancia microbiana del suelo (Bradford *et al.* 2016; Serna-Chavez *et al.* 2013), lo que sugiere que el régimen hídrico actúa como un controlador primario de los procesos biológicos edáficos. En el análisis multivariado, el gradiente climático principalmente la humedad del suelo, junto con la temperatura se presentó como el principal factor diferenciador entre sitios, correlacionándose positivamente con la respiración, el carbono microbiano y la descomposición. Esto indica que la interacción entre agua y temperatura delimita el potencial metabólico del suelo a escala de paisaje.

No obstante, es relevante considerar que este control climático puede ser modulado por factores locales. Por ejemplo, Bahamonde *et al.* (2018) encontraron que en bosques patagónicos la historia de manejo y los disturbios antrópicos explicaron una gran parte de la variabilidad de las propiedades del suelo, comparable al efecto que ejerce del clima. Asimismo, Frangi *et al.* (2016) destacaron que las propiedades intrínsecas del sustrato (como la textura y profundidad del suelo) son variables importantes que afectan la retención de agua y la actividad biológica en bosques de lenga de Tierra del Fuego, independiente del clima inmediato. En otras palabras, aunque la disponibilidad de agua establece el potencial biológico general, la manifestación de procesos como la descomposición y la respiración resulta de una interacción compleja entre el clima, las propiedades locales del suelo y la de manejo del sitio. En los sitios estudiados, esta interacción se refleja de manera distinta en cada extremo del gradiente climático.

El sitio seco presentó las tasas más bajas de respiración del suelo y biomasa microbiana, evidenciando una restricción significativa del metabolismo microbiano impuesta por la escasez hídrica. Aún cuando este sitio registró temperaturas de suelo relativamente más altas (lo que teóricamente favorecería la actividad biológica), la falta de humedad dominó la respuesta ecológica. La baja actividad en el sitio seco se asocia directamente con la limitada humedad del suelo, tal como mostró el PCA ubicando a este sitio en el extremo de menor contenido hídrico y baja función biológica. Esta situación concuerda con estudios de ecosistemas patagónicos, donde la respiración del suelo depende fuertemente de la disponibilidad de agua (Peri *et al.* 2015). La disminución del contenido hídrico provoca estrés osmótico en los microorganismos del suelo, haciendo que entren a estados latentes en lugar de destinar energía al crecimiento y respiración (Paul 2014; Schimel 2018). Además, la ausencia de una película continua de agua en los poros dificulta la difusión de los compuestos orgánicos hacia los microbios, desconectando a los descomponedores de sus fuentes de sustrato (Or *et al.* 2007). Como resultado, puede ocurrir una acumulación de carbono orgánico no procesado en el suelo pese a condiciones térmicas favorables, tal como se ha documentado en ecosistemas áridos (Austin *et al.* 2004).

Estos mecanismos combinados explican por qué en el sitio seco, incluso bajo temperaturas cálidas, la actividad biológica esté limitada por la escases de agua. Estudios de metaanálisis global apoyan esta interpretación: al disminuir la humedad del suelo, la actividad microbiana decrece de forma no lineal hasta alcanzar umbrales críticos de potencial hídrico (aprox. $-1,5$ MPa) en que los procesos biológicos prácticamente se detienen debido a la inhibición en la difusión de solutos (Manzoni *et al.* 2012). Consistentemente, investigaciones a nivel mundial indican que una mayor limitación hídrica reduce drásticamente la abundancia y actividad de los microorganismos del suelo (Delgado-Baquerizo

et al. 2016; Maestre *et al.* 2015). Cabe destacar que, de mantenerse las proyecciones de cambio climático que apuntan a un aumento en la frecuencia e intensidad de las sequías, estas limitantes hídricas podrían intensificarse aún más, comprometiendo la capacidad de estos suelos para almacenar C y proveer otros servicios ecosistémicos esenciales (Tucker *et al.* 2017). En este estudio, incluso en el sitio seco manejado, no se detectaron diferencias significativas respecto al seco no manejado, lo que sugiere que la fuerte aridez opacó cualquier posible efecto del manejo, enfatizando que el agua es el factor de control jerárquico dominante en este extremo del gradiente.

En contraste, el sitio húmedo mostró las tasas más altas de respiración, biomasa microbiana y descomposición de hojarasca. Esta alta funcionalidad es consistente con un ambiente donde el agua no limita la actividad de los descomponedores. Aunque las temperaturas del suelo fueron ligeramente más bajas en este sitio, la abundante humedad permitió mantener una comunidad microbiana activa y numerosa. De hecho, en el extremo más húmedo del gradiente la ausencia de estrés hídrico parece compensar las temperaturas más frías, sosteniendo así procesos biológicos (Bradford *et al.* 2016). Los resultados respaldan observaciones previas de que la humedad del suelo puede ser un factor tan importante como la temperatura para la respiración microbiana en ecosistemas fríos (Davidson y Janssens 2006). El agua es esencial para la hidrólisis enzimática y el transporte de nutrientes hacia el interior de las células; por lo tanto, aun si la temperatura fuera óptima, una carencia hídrica rápidamente entorpece estos procesos (Schimel 2018). En el sitio húmedo, al no existir esta limitante, los microorganismos pueden operar cerca de su máximo potencial metabólico.

Otro factor asociado al mayor dinamismo del sitio húmedo es la calidad del sustrato, particularmente la relación carbono:nitrógeno (C:N). En condiciones de mayor disponibilidad hídrica, se favorece la lixiviación de compuestos orgánicos solubles y se estimula la actividad microbiana, lo que acelera la descomposición de la materia orgánica y tiende a reducir la relación C:N del suelo. En bosques de *Nothofagus*, se ha observado que los sitios más húmedos presentan una mineralización de nitrógeno más eficiente (Bahamonde *et al.* 2012). Una menor relación C:N implica que el nitrógeno no limita el uso del carbono disponible, permitiendo sostener tasas respiratorias incluso bajo temperaturas moderadas. En este contexto, la relación positiva observada entre humedad del suelo, carbono microbiano y descomposición sugiere que, cuando el agua no es un limitante, el ecosistema optimiza simultáneamente la actividad microbiana y la transformación de la materia orgánica. Este patrón es consistente con estudios que muestran que la precipitación y la temperatura estructuran la abundancia microbiana del suelo a escala global (Serna-Chavez *et al.* 2013), reforzando la idea de que las condiciones ambientales, más que la biomasa microbiana, determinan el funcionamiento continuo del sistema.

El sitio mésico actuó, como un ecotono entre los extremos seco y húmedo. Sus valores de humedad del suelo, respiración, biomasa y descomposición se ubicaron en un punto medio y, correspondientemente, este sitio quedó posicionado hacia el centro de los ejes principales del PCA. Esto refuerza la idea de que la funcionalidad del suelo no responde linealmente a una sola variable, sino que surge de un equilibrio hídrico óptimo en un rango intermedio de disponibilidad hídrica (Manzoni *et al.* 2012). Es decir, existe un punto óptimo donde la humedad del suelo y la disponibilidad de oxígeno en los poros alcanzan un balance que permite la actividad microbiana sostenida, sin caer en limitaciones por ausencia de oxígeno ni por sequía (Or *et al.* 2007). En el gradiente, el sitio seco ilustra la situación de limitación por falta de agua, mientras que el húmedo demuestra que la abundancia de agua favorece la actividad pese a temperaturas más bajas; el mésico representa un balance entre ambos extremos. Este resultado enfatiza que la precipitación (y la humedad del suelo asociada) es el factor que en última instancia determina el potencial biológico en estos bosques, por sobre otras diferencias locales entre sitios.

Si bien el clima moldea el marco general, factores edáficos propios de cada sitio modulaban la disponibilidad hídrica efectiva. En los sitios estudiados difieren en tipo de suelo y textura, lo cual afecta cuánto tiempo permanece utilizable el agua en el perfil. En el sitio seco, el suelo de origen glaciario (tipo Inceptisol) posee textura franco-arenosa y menor materia orgánica, características asociadas a una baja capacidad de campo y escasa retención de agua. Esto agrava la sequedad impuesta por el clima, ya que el agua de lluvia drena más rápidamente y queda menos humedad para los microorganismos (Brady y Weil 2016; Hillel 2003). Por el contrario, en los sitios mésico y húmedo predominan suelos de origen volcánico (Andisoles) con texturas franco-limosas y alto contenido de materia orgánica. Estos Andisoles exhiben una estructura porosa equilibrada (proporción de macro y microporos) y una gran capacidad de retener humedad (CIREN, 2005; Soto *et al.* 2022). La porosidad de los Andisoles, junto con su riqueza orgánica, maximiza la disponibilidad de agua aprovechable por la biota en el sitio húmedo. Por otro lado, la textura más gruesa y baja materia orgánica del Inceptisol del sitio seco restringe el almacenamiento hídrico, exacerbando el estrés climático sobre la comunidad microbiana (Saxton y Rawls 2006). Es importante notar que este efecto modulador de las propiedades intrínsecas del suelo funciona dentro de los límites fijados por el clima regional, en última instancia, el gradiente de precipitación a gran escala establece el límite superior de humedad que cada sitio puede tener estacionalmente. Los resultados obtenidos van en línea con patrones globales que relacionan el clima macro con las funciones del suelo (Delgado-Baquerizo *et al.* 2016). Es decir, el gradiente climático (precipitación) emerge como el motor principal de la actividad del suelo, mientras que las características edáficas locales determinan la

respuesta sitio-específica dentro de ese marco climático. Esta primacía del clima sobre factores locales en el control del metabolismo del suelo concuerda con teorías de control jerárquico de ecosistemas (Chaplin-Kramer *et al.* 2015).

4.3 Resiliencia de la actividad del suelo frente al manejo forestal

Un hallazgo destacado de este estudio es que no se detectaron diferencias significativas atribuibles a la intensidad de manejo forestal en la actividad biológica del suelo. Las parcelas sin intervención (parcelas testigo) y aquellas sometidas a cortas de selección de baja y alta intensidad presentaron valores muy similares de respiración del suelo y C microbiano en cada sitio climático. Los análisis univariados no revelaron diferencias estadísticamente significativas en la tasa respiratoria ni en la biomasa microbiana entre manejo “suave” y “fuerte”, ni tampoco respecto al testigo, dentro de cada sitio. De igual manera, en el análisis de varianza no se encontraron interacciones entre los factores sitio y manejo para ninguna de las variables medidas ($p > 0,05$). En el PCA, las parcelas manejadas y no manejadas quedaron fuertemente solapadas, sin alguna separación clara según el tipo de manejo. Estos resultados sugieren que las intervenciones silvícolas evaluadas no alteraron de forma clara las condiciones del suelo ni la comunidad microbiana a corto plazo. Es decir, bajo las condiciones de este estudio, los bosques de lenga mostraron una resiliencia funcional del suelo frente a disturbios de manejo de baja a moderada intensidad.

La falta de efecto del manejo en estos sitios concuerda con lo observado en otros bosques templados manejados con métodos de corta parcial. Holden y Treseder (2013) junto con James *et al.* (2016) destacan que la tala rasa disminuye de manera importante el carbono microbiano en el suelo. En cambio, las cosechas parciales o de selección no generan cambios significativos en este aspecto. Achat *et al.* (2015) mencionan que esta diferencia se debe a que las cortas parciales preservan una buena parte del dosel arbóreo, lo que ayuda a evitar la compactación del suelo y a mantener un microclima más parecido al de un bosque sano. De hecho, la retención de cobertura ayuda a suavizar los aumentos de temperatura y las pérdidas de humedad que, por lo general, se producen cuando se abre el dosel (Promis *et al.* 2010). Además, la permanencia de hojarasca, raíces finas y madera muerta bajo el dosel residual provee un aporte continuo de sustrato orgánico a los microorganismos, amortiguando el impacto de la extracción de árboles sobre la biota del suelo. En las parcelas manejadas, la estructura remanente del bosque probablemente mitigó los cambios microclimáticos post-cosecha, evitando fluctuaciones extremas de temperatura o humedad en el suelo. Esta situación permitió que la comunidad microbiana no sufriera estrés abrupto tras las cortas, manteniendo niveles similares de actividad que el bosque sin

manejo. De hecho, Soto (2025) reportó que, en estos sitios, las tasas de descomposición de la hojarasca no difirieron entre tratamientos de corta suave y corta intensa, reforzando la idea de que los organismos descomponedores conservaron su funcionamiento a pesar de las intervenciones silvícolas.

Tanto la respiración del suelo como la biomasa microbiana presentaron valores estadísticamente similares en las parcelas sometidas a corta suave, corta fuerte y el testigo, lo que indica que, bajo las condiciones evaluadas y en el corto plazo, las intervenciones silvícolas no generaron cambios detectables en la actividad microbiana del suelo. En el PCA, la mayor variación funcional entre parcelas estuvo asociada al gradiente climático, mientras que las parcelas se agruparon independientemente de su tratamiento silvícola. Esto refuerza la noción de que los factores a escala de paisaje (como el clima) pueden opacar los efectos de perturbaciones locales de baja intensidad (Bradford *et al.* 2014). En general, estos resultados respaldan la idea de que los bosques de lenga presentan una alta resiliencia frente a las prácticas silvícolas que conservan parte del dosel, al menos en las intensidades de corta evaluadas. La estabilidad observada en la comunidad microbiana del suelo y en procesos funcionales asociados (respiración, descomposición de hojarasca, etc.) sugiere que estos ecosistemas logran absorber el disturbio sin perder funcionamiento, probablemente gracias a la protección microclimática brindada por la cobertura residual y a la rápida respuesta de la regeneración natural que mantuvo la continuidad del bosque tras la intervención.

Es importante mencionar que esta conclusión se aplica a selecciones cortas de intensidad baja a moderada bajo las condiciones que hemos evaluado. Esto no quiere decir que cualquier tipo de manejo no tenga efecto; más bien, dentro de un rango intermedio de retención de cobertura arbórea, se preservan atributos ecológicos importantes del sistema. De hecho, en el área más seca no se encontraron diferencias entre los tratamientos, probablemente porque la significativa escasez de agua que predomina hace que no se noten efectos sutiles relacionados con el manejo. En este sentido, estudios han indicado que la retención variable de árboles en parches ayuda a conservar componentes tanto estructurales como biológicos del ecosistema después de la cosecha, especialmente a través de los gradientes ambientales en la región (Lencinas *et al.* 2017). Los resultados aportan evidencia en ese sentido, a lo largo de un gradiente ambiental, el clima prevaleció sobre el manejo en el control de la actividad biológica del suelo. Esto concuerda con la perspectiva de jerarquía de controles ecosistémicos antes mencionada, donde factores abióticos de escala mayor establecen los límites dentro de los cuales operan las influencias locales (Chaplin-Kramer *et al.* 2015). Las prácticas silvícolas evaluadas no disminuyeron la funcionalidad del suelo, lo que es una buena noticia desde el punto de vista de manejo sustentable, sugiere que los bosques de lenga pueden ser gestionados con cortas de selección manteniendo la salud del suelo,

siempre que se conserven elementos estructurales (dosel parcial, cobertura orgánica) que mantengan el microambiente.

4.4 Importancia del carbono lábil y los nutrientes en la actividad microbiana del suelo

Más allá de los factores climáticos y del manejo, estos resultados evidencian que la disponibilidad de nutrientes en el suelo también influye en la actividad microbiana, aunque en segundo plano respecto al agua. En particular, se observó una relación positiva significativa entre el nitrógeno mineral disponible en el suelo y la cantidad de C microbiano (biomasa microbiana) y, por ende, con la tasa respiratoria asociada a esa biomasa, si bien esta correlación presentó un coeficiente de determinación bajo, indica que una mayor disponibilidad de N inorgánico está asociada a comunidades microbianas ligeramente más grandes y activas. Es decir, disponer de más N utilizable actúa como un impulso nutricional para los microorganismos, permitiéndoles aumentar su biomasa y respiración. Esto es consistente con el conocimiento general sobre la ecología del suelo en bosques templados, donde las bajas tasas de mineralización de N a menudo limitan tanto la productividad vegetal como la actividad microbiana. Por ejemplo, en bosques fríos y húmedos puede acumularse abundante materia orgánica en el suelo, pero el nitrógeno disponible resulta escaso, frenando los procesos biológicos (Binkley y Fisher 2012). En estos sitios, todos presentaban un elevado contenido de carbono orgánico total en el suelo; sin embargo, es probable que la fracción lábil de ese fuese menor en el sitio seco debido a su menor productividad primaria. Esta menor disponibilidad de C lábil, sumada a la escasez hídrica y de nutrientes, explica los bajos niveles de respiración y biomasa en el sitio seco hacia fines del verano. Por el contrario, en el sitio más húmedo, la mayor disponibilidad de N mineral, junto con abundante humedad, permitió a la comunidad microbiana equilibrar mejor sus requerimientos de C:N, resultando en un crecimiento microbiano mayor (más biomasa) y por tanto una tasa respiratoria más elevada.

La observación anterior refuerza la idea de que los microorganismos del suelo necesitan simultáneamente fuente de energía (carbono) y nutrientes (nitrógeno) para sostener su crecimiento y metabolismo. La actividad microbiana del suelo está regulada por la disponibilidad conjunta de C y N, donde el carbono orgánico suministra la energía metabólica necesaria, mientras que el nitrógeno constituye un requisito para la biosíntesis de proteínas, enzimas y nueva biomasa celular (Paul y Clark 1996; Sinsabaugh *et al.* 2009). En consecuencia, un incremento en la disponibilidad de N suele traducirse en un uso más eficiente del carbono disponible por parte de los microorganismos. Con suficiente N, las bacterias y hongos pueden convertir un porcentaje mayor del carbono consumido en biomasa nueva en

lugar de respirarlo como CO₂, mejorando su eficiencia metabólica y acumulando más biomasa por unidad de C usado. Un enriquecimiento del suelo con N permite un aumento de la eficiencia en el uso del C por parte de la comunidad microbiana, permitiéndole mantener una proporción equilibrada de C:N en su biomasa (Devevre y Horwath 2000). En este estudio no se manipuló el N, pero las diferencias entre sitios respaldan esta tendencia, bajo mayor disponibilidad de N (sitios mésico y húmedo), los microorganismos aparentemente aprovecharon mejor el abundante C lábil, intensificando la respiración y elevando su biomasa, mientras que con N escaso (sitio seco) quedó evidencia de limitación en ambos frentes.

El análisis multivariado respalda la influencia combinada de estos recursos en la regulación del metabolismo del suelo. En el PCA, los vectores que representan el carbono orgánico soluble (especialmente la fracción extraída con K₂SO₄, indicativa de C lábil disponible y del propio C microbiano) y el nitrógeno mineral disponible quedaron orientados en la misma dirección que la tasa respiratoria. Esto significa que las parcelas con mayor respiración tendieron a tener simultáneamente más energía disponible (C lábil fácilmente utilizable) y más nutrientes (N inorgánico), lo cual favorece la mineralización de la materia orgánica y mejora la eficiencia metabólica de la comunidad microbiana al optimizar el uso de los recursos. Así, nuestros resultados enfatizan que la actividad biológica del suelo no depende de un único elemento, sino de un conjunto de recursos clave: agua, carbono lábil y nutrientes esenciales (principalmente N). En el sitio seco observamos el caso extremo de limitación múltiple, escasez simultánea de agua y de sustratos lábiles, lo que derivó en niveles bajos de respiración y biomasa microbiana a finales del verano. Evidencias previas en bosques templados apoyan esta interpretación, Rivas *et al.* (2009) reportaron que en suelos de *N. obliqua* las tasas de mineralización de C y N estaban relacionadas con la actividad enzimática del suelo, dependiendo en gran medida de la disponibilidad de sustratos orgánicos y humedad. De forma similar, estudios en ecosistemas áridos han mostrado que al intensificarse el déficit hídrico se tienden a desacoplar los ciclos de nutrientes del suelo (C y N) debido a la reducción de la biomasa microbiana y a una disponibilidad desigual de recursos bajo estrés de sequía (Delgado-Baquerizo *et al.* 2013). Este desacople ocurre porque los escasos hídrica afecta la movilidad, solubilidad y los procesos biológicos que transforman cada elemento, restringiendo su aprovechamiento por los microbios. En conjunto, todos estos resultados sugieren que la biota del suelo responde vigorosamente cuando cuenta con condiciones favorables de humedad y nutrientes, mientras que frente a limitaciones múltiples (agua, C y N escasos) su actividad se ve notablemente suprimida. En el contexto del manejo forestal y la conservación, estos hallazgos destacan la importancia de mantener la humedad del suelo y la calidad del sustrato orgánico como estrategia para preservar la funcionalidad microbiana y la salud de los suelos de bosques de lenga, especialmente bajo un clima en proceso de cambio.

5. CONCLUSIÓN

En conjunto, los resultados obtenidos llevan a rechazar parcialmente la hipótesis inicial de que la respiración del suelo se incrementa con la intensidad del manejo forestal y su interacción positiva con la precipitación. Este estudio mostró que en los bosques de *Nothofagus pumilio* de la Región de Aysén, la funcionalidad del suelo está más influenciada por el gradiente climático, donde la disponibilidad de agua es el factor clave que moldea la tasa respiratoria, C microbiano de suelo y las tasas de descomposición. Al comparar la actividad biológica a lo largo de un gradiente seco, mésico y húmedo, se evidenció que el sitio húmedo sostiene los valores más altos, el sitio mésico valores intermedios y el sitio seco los valores más bajos, lo que refuerza el rol del régimen hídrico como controlador jerárquico de la actividad biológica del suelo.

Un hallazgo importante fue que no se observaron diferencias significativas en cuanto al manejo forestal entre los tratamientos de corta suave, corta fuerte y el testigo en cada sitio. Tampoco se encontraron interacciones relevantes entre sitio y manejo. Esto sugiere que, bajo las intensidades de intervención evaluadas, las prácticas de corta de selección no generaron cambios detectables en la actividad microbiana del suelo durante la duración de este estudio.

Adicionalmente, se logró cuantificar y relacionar el C y N con la actividad microbiana. Los hallazgos mostraron que, una vez que se supera la limitación hídrica, la actividad biológica es determinada por la disponibilidad de C lábil y N mineral al mismo tiempo, siendo ambos esenciales para un crecimiento y metabolismo microbiano óptimos. En este contexto, se comprobó que el C soluble extraído con K_2SO_4 es un buen indicador, sensible y consistente de la fracción lábil que se relaciona directamente con la actividad microbiana. Por otro lado, el carbono que se obtuvo a través de la extracción en agua caliente mostró más variabilidad y representó un pool más amplio de carbono soluble, que no está tan estrechamente ligado a las respuestas microbianas que vimos en este estudio.

Es relevante considerar el contexto de estos hallazgos, especialmente las limitaciones metodológicas propias de la investigación. La caracterización a través de un muestreo puntual a finales del verano nos da una “fotografía” de lo que está sucediendo en el suelo, acentuado por el estrés hídrico propio de la temporada estival. Si bien la tasa respiratoria *ex situ* ayudó a estandarizar y aislar la actividad microbiana, implicó también la alteración de la estructura del suelo y se excluye la contribución de las raíces y la microporosidad. Estas limitaciones, inherentes al diseño propio del estudio, no invalidan los patrones encontrados, pero sí indican que los resultados reflejan el potencial metabólico microbiano en

condiciones controladas, por lo que se sugiere que futuras investigaciones se complementen con mediciones *in situ* y monitoreos estacionales.

Para finalizar, este trabajo demuestra que el clima es el principal motor de la actividad biológica de los suelos de estos ecosistemas. Considerando el cambio climático proyectado y que afectaría el régimen hídrico, se recomienda que las prácticas de manejo forestal en la Patagonia tomen como un factor importante la conservación de la humedad del suelo y la calidad del sustrato orgánico, que son fundamentales para mantener la funcionalidad microbiana y la salud de los bosques de lenga.

6. FUENTES DE FINANCIAMIENTO

El presente trabajo fue financiado a través del proyecto Fondecyt Regular No. 1221593 "Structural Forest complexity: Concepts and management in times of climates change" dirigido por el Dr. Daniel Soto.

7. PLAN DE DIFUSIÓN DEL PROYECTO

La tesis fue presentada en el IX Congreso Chileno de Ciencias Forestales, organizado por la Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales de la Universidad Austral de Chile, que tuvo lugar en el Campus Isla Teja, en Valdivia, del 22 al 26 de octubre de 2024.

8. REFERENCIAS

- Achat, D. L., Deleuze, C., Landmann, G., Pousse, N., Ranger, J., & Augusto, L. (2015). Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth – A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 348, 124–141. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.042>
- Anderson, J. P. E., & Domsch, K. H. (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 10(3), 215–221.
- Austin, A. T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., Ravetta, D. A., & Schaeffer, S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 221–235. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1519-1>
- Bahamonde, H. A., Peri, P. L., Álvarez, R., Barneix, A., Moretto, A., & Martínez Pastur, G. (2012). Litter decomposition and nutrient dynamics in *Nothofagus antarctica* forests under silvopastoral use in Southern Patagonia. *Agroforestry Systems*, 84(3), 345–360. <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9479-7>
- Bahamonde, H.A., Pastur, G.M., Lencinas, M.V. et al. The relative importance of soil properties and regional climate as drivers of productivity in southern Patagonia's *Nothofagus antarctica* forests. *Annals of Forest Science* 75, 45 (2018). <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0725-7>
- Bava, J. O. (1999). Ecología y silvicultura de los bosques de Lengua (*Nothofagus pumilio*) en la Patagonia Andina Argentina [Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata]. Sedici (Repositorio Institucional UNLP).
- Binkley, D., & Fisher, R. F. (2012). *Ecology and management of forest soils* (4^a ed.). Wiley-Blackwell.
- Bond-Lamberty, B., & Thomson, A. (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288), 579–582. <https://doi.org/10.1038/nature08930>

- Bradford, M. A., Berg, B., Maynard, D. S., Wieder, W. R., & Wood, S. A. (2016). Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104(1), 229–238. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12507>
- Bradford, M. A., Wieder, W. R., Bonan, G. B., Fierer, N., Raymond, P. A., & Crowther, T. W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, 6(8), 751–758. <https://doi.org/10.1038/nclimate3071>
- Brady, N. C., & Weil, R. R. (2016). *The nature and properties of soils* (15th ed.). Pearson Education.
- Caldentey, J., Casassa, G., & Frangi, J. (2001). Soil organic matter accumulation in *Nothofagus pumilio* forests. *Bosque*, 22(2), 67–78.
- Centro de Información de Recursos Naturales (CIREN). (2005). *Descripciones de suelos, materiales y símbolos: Estudio agrológico XI Región*. CIREN, Chile. Disponible en: <https://hdl.handle.net/20.500.14001/56948>
- Chaplin-Kramer, R., Sharp, R. P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., ... & Kareiva, P. M. (2015). Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7402–7407. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406485112>
- CONAF (Corporación Nacional Forestal). (2021). *Catastro de los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile*. Santiago, Chile. Disponible en: https://sit.conaf.cl/varios/Catastros_Recurso_Vegetacionales_Nativos_de_Chile_Nov2021.pdf
- Cotrufo, M. F., Robertson, A. D., Paustian, K., Ogle, S., Lugato, E., & Wallenstein, M. D. (2019). Unifying soil organic matter formation and persistence frameworks: The MEMS model. *Biogeosciences*, 16(6), 1225–1248. <https://doi.org/10.5194/bg-16-1225-2019>

- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency–Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization. *Global Change Biology*, 19(4), 988–995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F., Gallardo, A. et al. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature* 502, 672–676 (2013). <https://doi.org/10.1038/nature12670>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F., Reich, P. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat Commun* 7, 10541 (2016). <https://doi.org/10.1038/ncomms10541>
- Devevre, O. C., & Horwath, W. R. (2000). Decomposition of rice straw and microbial carbon use efficiency under different soil temperatures and moistures. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 1773–1785.
- Dimitri, M. (1974). Pequeña flora ilustrada de los Parques Nacionales andino-patagónicos. *Anales de Parques Nacionales*, 13, 1–122.
- Donoso, C. (1978). La silvicultura de los *Nothofagus* en Chile. Universidad de California, Berkeley, EE. UU.
- Frangi, J. L., Barrera, M. D., Puigdefábregas, J., Yapura, P. F., & Arambarri, A. M. (2005). Ecología de los bosques de Tierra del Fuego (pp. 1–95). En J. F. Goya, J. L. Frangi, & M. F. Arturi (Eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. https://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/15915/Ecolog%C3%ADa_de_los_bosques_de_Tierra_del_Fuego__Jorge_L._Frangi__Marcelo_D._Barrera__Juan_Puigdef%C3%A1bregas__Pablo_F._Yapura__Ang%C3%A9lica_M._Arrambari_y_Laura_Richter_.pdf?sequence=20

- Friedlingstein, P., O’Sullivan, M., Jones, M. W., Andrew, R. M., Hauck, J., Olsen, A., ... & Peters, G. P. (2022). Global carbon budget 2022. *Earth System Science Data*, 14(11), 4811–4900. <https://doi.org/10.5194/essd-14-4811-2022>
- Garreaud, R. D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, 22, 3–11. <https://doi.org/10.5194/adgeo-22-3-2009>
- Garreaud, R. D., López, P., Minvielle, M., & Rojas, M. (2013). The climate of Patagonia: trends and variability. *Journal of Climate*, 26(1), 215–230. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00001.1>
- González, M. E. (2002). *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. En C. Donoso, M. E. González, & A. Lara (Eds.), *Ecología Forestal: Bases para el Manejo Sustentable y Conservación de los Bosques Nativos de Chile*. Valdivia, Chile: Ediciones Universidad Austral de Chile.
- Guldin, J. M. (1991). Uneven-aged BDq regulation of Sierra Nevada mixed conifers. *Western Journal of Applied Forestry*, 6(2), 27–32.
- Hillel, D. (2003). *Introduction to environmental soil physics*. Elsevier Academic Press.
- Holden, S. R., & Treseder, K. K. (2013). A meta-analysis of soil microbial biomass responses to forest disturbances. *Frontiers in Microbiology*, 4, 163. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00163>
- Holz, A., & Veblen, T. T. (2012). Wildfire activity in rainforests in western Patagonia linked to the Southern Annular Mode. *International Journal of Wildland Fire*, 21(2), 114–126. <https://doi.org/10.1071/WF10121>
- Huygens, D., Rütting, T., Boeckx, P., Van Cleemput, O., Godoy, R., & Müller, C. (2007). Soil nitrogen conservation mechanisms in a pristine south Chilean *Nothofagus* forest ecosystem. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 39(10), 2448–2458. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.04.013>

- INIA – Instituto de Investigaciones Agropecuarias. (2023). Datos climáticos de la Región de Aysén (Red Agrometeorológica INIA). INIA Chile. Disponible en: <https://agrometeorologia.cl>
- James, J. & Harrison, R. (2016). The effect of harvest on forest soil carbon: a meta-analysis. *Forests*, 7(12), 308. <https://doi.org/10.3390/f7120308>
- Kalbitz, K., Solinger, S., Park, J. H., Michalzik, B., & Matzner, E. (2000). Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. *Soil Science*, 165(4), 277–304. <https://doi.org/10.1097/00010694-200004000-00001>
- Kindermann, G., Obersteiner, M., Sohngen, B., Sathaye, J., Andrasko, K., Rametsteiner, E., ... & Fuss, S. (2008). Global cost estimates of reducing carbon emissions through avoided deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(30), 10302–10307. <https://doi.org/10.1073/pnas.0710616105>
- Kitzberger, T., Perry, G. L. W., Paritsis, J., Gowda, J. H., Tepley, A. J., & Holz, A. (2016). Fire–vegetation interactions in Patagonia: From the instrumental to the Holocene record. En A. Holz & C. W. McWethy (Eds.), *Landscape Fire, Smoke, and Health: Linking Biomass Burning Emissions to Human Well-Being* (pp. 35–56). American Geophysical Union (AGU).
- Klein, D., Fuentes, J. P., Schmidt, A., Schmidt, H., & Schulte, A. (2008). Soil organic C as affected by silvicultural and exploitative interventions in *Nothofagus pumilio* forests of the Chilean Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 255(10), 3549–3555. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.002>
- Lagos-Pailla, L., Valle, S., Glucevic, C. *et al.* Can Plant Communities Change the Soil Health of the Patagonian Steppe? *J Soil Sci Plant Nutr* (2026). <https://doi.org/10.1007/s42729-025-02944-5>
- Lara, A., Villalba, R., Wolodarsky-Franke, A., Aravena, J. C., Luckman, B. H., & Wilson, R. (2005). Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35°40'–55°S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography*, 32(5), 879–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01191.x>

- Lencinas, M. V., Cellini, J. M., Benitez, J., Peri, P. L., & Martínez Pastur, G. (2018). Variable retention forestry conserves habitat of bird species in Patagonian *Nothofagus pumilio* forests. *Annals of Forest Research*, 61(2), 147–160. <https://doi.org/10.15287/afr.2018.1186>
- Luebert, F., & Plischoff, P. (2017). *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile* (2ª ed.). Santiago, Chile: Editorial Universitaria.
- Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Jeffries, T. C., Eldridge, D. J., Ochoa, V., Gozalo, B., ... & Singh, B. K. (2015). Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51), 15684–15689. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516684112>
- Manzoni, S., Schimel, J. P., & Porporato, A. (2012). Responses of soil microbial communities to water stress: Results from a meta-analysis. *Ecology*, 93(4), 930–938. <https://doi.org/10.1890/11-0026.1>
- María Vanessa Lencinas, Sola, F. J., & Guillermo J. Martínez Pastur (2017). Variable retention effects on vascular plants and beetles along a regional gradient in *Nothofagus pumilio* forests. *Forest Ecology and Management*, 406, 251–265. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.014>
- Martínez Pastur, G., Rodríguez-Souilla, J., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., & Peri, P. L. (2023). Variable retention harvesting and climate variations influence natural regeneration dynamics in *Nothofagus pumilio* forests of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 544, 121221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121221>
- Martínez Pastur, G., Soler Esteban, R., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., Peri, P. L., & Neyland, M. G. (2014). Survival and growth of *Nothofagus pumilio* seedlings under several microenvironments after variable retention harvesting in southern Patagonian forests. *Annals of Forest Science*, 71(3), 349–362. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0343-3>
- Moyano, F. E., Manzoni, S., & Chenu, C. (2013). Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biology & Biochemistry*, 59, 72–85. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.002>

- Muñoz, A. (1980). Botánica forestal de especies de *Nothofagus*. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Mutarelli, P., & Orfila, O. (1971). Observaciones sobre la regeneración de lenga en parcelas experimentales del lago Mascaradi. *Revista Forestal Argentina*, 15, 109–115.
- Or, D., Smets, B. F., Wraith, J. M., Dechesne, A., & Friedman, S. P. (2007). Physical constraints affecting bacterial habitats and activity in unsaturated porous media – a review. *Advances in Water Resources*, 30(6–7), 1505–1527. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2006.05.025>
- Otero, L. (2006). La huella del fuego: Historia de los bosques nativos, poblamiento y cambios en el paisaje del sur de Chile. Santiago, Chile: Pehuén Editores.
- Paritsis, J., Veblen, T. T., & Holz, A. (2015). Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 26(1), 187–197. <https://doi.org/10.1111/jvs.12225>
- Paul, E. A. (Ed.). (2014). *Soil microbiology, ecology and biochemistry* (4^a ed.). Academic Press.
- Paul, E. A., & Clark, F. E. (1996). *Soil Microbiology and Biochemistry* (2nd ed.). Academic Press.
- Perez-Quezada, J. F., Moncada, M., Barrales, P., Urrutia-Jalabert, R., Pfeiffer, M., Herrera, A. F., & Sagardía, R. (2023). How much carbon is stored in the terrestrial ecosystems of the Chilean Patagonia? *Austral Ecology*, 48(5), 893-903. <https://doi.org/10.1111/aec.13331>
- Peri, P. L., Bahamonde, H., & Christiansen, R. (2015). Soil respiration in Patagonian semiarid grasslands under contrasting environmental and use conditions. *Journal of Arid Environments*, 119, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.03.008>
- Pisano Valdés, E. (1997). Los bosques de Patagonia Austral y Tierra del Fuego chilenas. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 25, 9–19.

- Promis, A., Schindler, D., Reif, A. et al. Solar radiation transmission in and around canopy gaps in an uneven-aged *Nothofagus betuloides* forest. *Int J Biometeorol* 53, 355–367 (2009). <https://doi.org/10.1007/s00484-009-0222-7>
- Quintanilla, V. (2008). Los incendios forestales en Aysén (Chile) durante el siglo XX. *Revista de Geografía Norte Grande*, 40, 91–105. <https://doi.org/10.4067/S0718-34022008000100006>
- Rebertus, A. J., & Veblen, T. T. (1993). Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal Of Vegetation Science*, 4(5), 641-654. <https://doi.org/10.2307/3236129>
- Rivas, Y., Godoy, R., Valenzuela, E., & Leiva, D. (2009). Mineralización de C y N en suelos bajo bosques de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. del centro-sur de Chile. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*, 9(2), 116–130.
- Rodríguez-Souilla, J. (2025). Resiliencia de los bosques manejados de *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* frente a alternativas silvícolas y variaciones climáticas en Tierra del Fuego. <https://doi.org/10.13140/rg.2.2.19773.32482>
- Rodríguez-Souilla, J., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., Roig, F. A., Chaves, J. E., Acuña, M. A., Peri, P. L., & Pastur, G. J. M. (2023). Variable retention harvesting and climate variations influence over natural regeneration dynamics in *Nothofagus pumilio* forests of Southern Patagonia. *Forest Ecology And Management*, 544, 121221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121221>
- Ryan, M. G., & Law, B. E. (2005). Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 73(1), 3-27. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-5167-7>
- Sadzawka, A., Carrasco, M. A., Grez, R., Mora, M. L., Flores, H., & Neaman, A. (2006). Métodos de análisis recomendados para los suelos de Chile (Revisión 2006). Serie Actas INIA N° 34. Santiago, Chile: Instituto de Investigaciones Agropecuarias.

- Saxton, K. E., & Rawls, W. J. (2006). Soil Water Characteristic Estimates by Texture and Organic Matter for Hydrologic Solutions. *Soil Science Society Of America Journal*, 70(5), 1569-1578. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0117>
- Schimel, J. (2018). Life in dry soil: effects of drought on soil microbial communities and processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 409–432. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062614>
- Schmidt, H., Caldentey, J., & Promis, A. (2001). Investigación para el manejo sustentable de los bosques de lenga en la XII Región. Informe Final Proyecto FONDEF D98I1028, Universidad de Chile.
- Serna-Chavez, H. M., Fierer, N., & Van Bodegom, P. M. (2013). Global drivers and patterns of microbial abundance in soil. *Global Ecology and Biogeography*, 22(10), 1162–1172. <https://doi.org/10.1111/geb.12070>
- Sinsabaugh, R. L., Hill, B. H., & Shah, J. J. F. (2009). Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*, 462(7274), 795-798. <https://doi.org/10.1038/nature08632>
- Soil Survey Staff. (2022). Keys to Soil Taxonomy (13^a ed.). USDA Natural Resources Conservation Service.
- Soler Esteban, R., Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V., Ivancich, H., & Peri, P. L. (2012). Regeneración natural de *Nothofagus antarctica* bajo distintos niveles de dosel y usos del bosque. En *Actas del Segundo Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles* (pp. 283–288). INTA.
- Soto, D. P. (2025). Litter decomposition is influenced by precipitation regime but not by single-tree selection harvesting in *Nothofagus pumilio* forests. *European Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1007/s10342-025-01761-w>

- Soto, D. P., Donoso, P. J., Zamorano-Elgueta, C., Ríos, A. I., & Promis, Á. (2021). Precipitation declines influence understory patterns in *Nothofagus pumilio* old-growth forests. *Forest Ecology and Management*, 491, 119169. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119169>
- Soto, D. P., Salas-Eljatib, C., Donoso, P. J., Hernández-Moreno, Á., Seidel, D., & D'Amato, A. W. (2022). Impacts of varying precipitation regimes upon forest structure and productivity. *Forest Ecology and Management*, 524, 120519. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120519>
- Srur, A. M., Villalba, R., Rodríguez-Catón, M. R., Amoroso, M. M., & Marcotti, E. (2016). Establishment of *Nothofagus pumilio* at upper treelines across a precipitation gradient in the northern Patagonian Andes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(4), 755–766. <https://doi.org/10.1657/AAAR0016-015>
- Toledo, S., Martínez Pastur, G., Rodríguez-Souilla, J., & Peri, P. L. (2024). Retention levels and years-after-harvesting influence soil microbial activity and biomass in southern Patagonian forests. *Land*, 13(11), 1963. <https://doi.org/10.3390/land13111963>
- Toro Manríquez, M. D. R., Ardiles, V., Promis, Á., Huertas Herrera, A., Soler, R., Lencinas, M. V., & Martínez Pastur, G. (2020). Forest canopy-cover composition and landscape influence on bryophyte communities in *Nothofagus* forests of southern Patagonia. *PLOS ONE*, 15(11): e0232922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232922>
- Tucker, C. L., McHugh, T. A., Howell, A., Gill, R., Weber, B., Belnap, J., Grote, E., & Reed, S. C. (2017). The concurrent use of novel soil surface microclimate measurements to evaluate CO₂ pulses in biocrusted interspaces in a cool desert ecosystem. *Biogeochemistry*, 135(3), 239-249. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0372-3>
- Urrutia Jalabert, R. (2024). Efectos del cambio climático sobre la captura de carbono en ecosistemas forestales. IX Congreso Chileno de Ciencias Forestales – Resúmenes, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

- Vance, E., Brookes, P., & Jenkinson, D. (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology And Biochemistry*, 19(6), 703-707. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(87\)90052-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90052-6)
- Veblen, T. T., & Ashton, D. H. (1978). Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes, Chile. *Vegetatio*, 36(3), 149–167. <https://doi.org/10.1007/BF02342598>
- Veblen, T. T., Donoso, C., Schlegel, F. M., & Escobar, B. (1981). Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography*, 8(3), 211–247. <https://doi.org/10.2307/2844678>
- Veblen, T. T., Hadley, K. S., & Reid, M. S. (1996). Disturbance and stand dynamics of a montane forest in the northern Patagonian Andes. *Journal of Ecology*, 84(3), 445–461. <https://doi.org/10.2307/3235807>
- Viale, M., Bianchi, E., Cara, L., Ruiz, L. E., Villalba, R., Puschel, P., ... & Masiokas, M. H. (2019). Contrasting climates at both sides of the Andes in Argentina and Chile. *Frontiers in Earth Science*, 7, 69. <https://doi.org/10.3389/fevs.2019.00069>
- von Lützw, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., & Flessa, H. (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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Yang, L., Zhang, H., Qin, J., Liu, X., & Mayer, M. (2024). A global meta-analysis of forest harvesting effects on soil respiration, its components, and temperature sensitivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 358, 110259.
- Zúñiga, F., Clunes, J., Valle, S., Vergara, R., Gatica, V., Vidal, L., & Pinochet, D. (2025). Soil fragility index: Tool and implementation. *Ecological Indicators*, 181, 114446. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.114446>