



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
ESCUELA DE POSGRADO

**Variabilidad temporal y espacial de la respiración del suelo y su partición
en respiración autotrófica y heterotrófica, necromasa y tasas de
liberación de nutrientes de la hojarasca, en un sistema agroforestal de
café, comparado a bosque de origen**

por

Junior Pastor Pérez-Molina

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

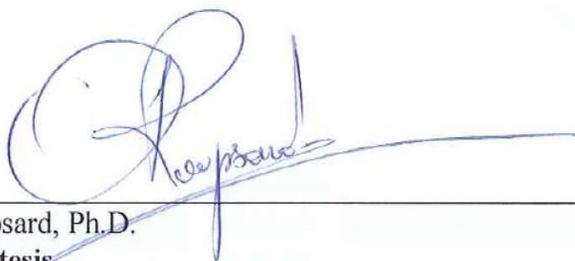
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Tropicales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2013

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE BOSQUES
TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

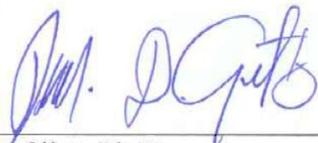
FIRMANTES:



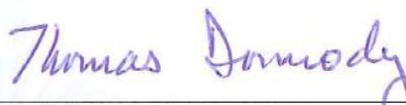
Olivier Roupsard, Ph.D.
Director de tesis



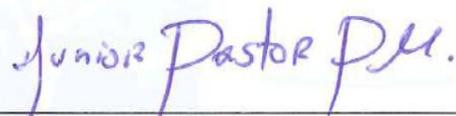
Karel Van den Meersche, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Pablo Siles, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Thomas Dormody, Ph.D. / Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano / Vicedecano de la Escuela de Posgrado



Junior Pastor Pérez Molina
Candidato

ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DEL DOCUMENTO

El presente documento está constituido por dos secciones. La primera, formada principalmente por una parte introductoria, donde se definen la importancia, los objetivos y el alcance del este estudio, y seguidamente se encuentra una revisión del “estado del arte” o del conocimiento en el tema específico de investigación, incluyendo los abordajes metodológicos utilizados para su estudio.

La segunda sección la constituye dos artículos científicos (formato artículo científico), está integrada por los materiales y métodos utilizados, los resultados obtenidos y las conclusiones a las que el autor llegó después del análisis de los resultados arrojados en el presente estudio.

DEDICATORIA

*A mis padres: Pastor Alemán Martínez y Seidy Molina Varela;
A mis hermanos: Sergio, Emerson, Yesenia, Pastor Keiner,
Edier, Greddy, Kenny, Wilbeth y Juliet.*

AGRADECIMIENTO

A mi comited de tesis Olivier Roupsard, *Ph.D.*, Karel Van de Meersche, *Ph.D.* y Pablo Siles, *Ph.D.* por todo el trabajo, compañía y consejos.

Al Ministerio de Ciencia y Tecnología de Costa Rica (MICIT), Consejo Nacional para Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Costa Rica (CONICIT), Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE, Costa Rica) y el Centro de Cooperación Internacional en Investigación Agronómica para el Desarrollo (CIRAD, Francia).

A los proyectos SOERE F-ORE-T, ANR-Ecosfix y AIRD-SAFSE que permitieron el financiamiento de las investigaciones de campo.

Un especial agradecimiento a Olivier Roupsard, *Ph.D.* que ha sido un modelo ha seguir, además por todo el apoyo para la continuación de mis sueños académicos y profesionales.

A mis amigos dentro y fuera del CATIE, por el tiempo compartido, gracias por su apoyo y amistad.

A mis padres y hermanos.

CONTENIDO

DEDICATORIA	IV
AGRADECIMIENTO	V
CONTENIDO	VI
ÍNDICE DE CUADROS	VIII
ÍNDICE DE FÍGURAS	IX
LISTA DE CUADROS, ABREVIATURAS Y SIGLAS	XIII
RESUMEN	XIV
SUMMARY	XV
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. Objetivos	3
1.1.1. <i>Objetivo general</i>	3
1.1.2. <i>Objetivos específicos</i>	3
2. MARCO REFERENCIAL	5
2.1. Fuentes de C y clasificación compartimientos del flujo de salida CO ₂ del suelo:.....	5
2.2. Las tasas de rotación y tiempos de residencia de los depósitos de C en el suelo:	7
2.3. Separación Ra y Rh en el suelo mediante integración de componentes	8
2.4. Comparación de los métodos de separación de Ra y Rh:	10
2.5. Factores sobre el flujo de salida de CO ₂ del suelo	12
2.6. Resultados más relevante de la tesis	13
2.7. Conclusiones más relevantes de la tesis	14
3. Referencias	15

ARTÍCULO 1

Variabilidad temporal y espacial de la respiración del suelo y su partición en respiración autotrófica y heterotrófica en un sistema agroforestal de café	19
ABSTRACT	20
Key words: <i>Coffea arabica</i> var. Caturra, <i>Erythrina poeppigiana</i> , autotrophic and heterotrophic respiration, coffee agroforestry systems, secondary forest.	20
1. INTRODUCCIÓN	21
2. MATERIALES Y MÉTODOS	23
2.1. Área de estudio:	23
2.2. Medición de R _s	23
2.2.1. <i>Sistema portátil y puntual a largo plazo (SPP_lp: para variabilidad espacial y a largo plazo):</i>	23
2.2.1. <i>Sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp: para variabilidad temporal infradiaria):</i>	24
2.3. Factores ambientales:.....	24
2.4. Separación de la R _s en R _a y R _h :.....	25
2.5. Medición de la R _s en el bosque secundario:	26
2.6. Análisis de datos:	26
3. RESULTADOS	28
3.1. Variabilidad intermensual y espacial de la respiración del suelo (R _s):	28
3.2. Variabilidad infradiaria:.....	28
3.3. Separación de la R _s en R _a y R _h :.....	29
3.4. Comparación de la R _s entre sistema agroforestal de café (SAC) y bosque secundario (BS):.....	29

4. DISCUSIÓN	43
4.1. Variabilidad intermensual y espacial de la respiración del suelo (Rs):	43
4.2. Variabilidad infradiaria:.....	44
4.3. Separación de la R_s en R_a y R_h :.....	45
4.4. Comparación de la Rs entre sistema agroforestal de café (SAC) y bosque secundario (BS):.....	46
4.5. Conclusiones.....	46
AGRADECIMIENTOS	47
RESUMEN	47
Palabras claves: <i>Coffea arabica</i> var. Caturra, <i>Erythrina poeppigiana</i> , respiración autotrófica y heterotrófica, sistemas agroforestales de café, bosque secundario.....	47
4. REFERENCIAS	48
Anexo 1	53
Anexo 2	54

ARTÍCULO 2

Necromasa sobre el suelo y tasas de liberación de nutrientes de la hojarasca, en un sistema agroforestal de café, necromasa comparado a bosque de origen	55
ABSTRACT	56
Key words: <i>Coffea arabica</i> , <i>Erythrina poeppigiana</i> , necromass, litter decomposition, nutrient release.	56
1. INTRODUCCIÓN	57
2. MATERIALES Y MÉTODOS	58
2.1. Área de estudio:	58
2.2. Medición de necromasa en SAC y BS:.....	58
2.3. Medición de las tasas de descomposición (k) de la hojarasca en SAC:.....	59
2.4. Análisis de nutriente:	60
2.5. Análisis de datos:	60
3. RESULTADOS	62
3.1. Necromasa en el SAC y BS:	62
3.2. Tasas de descomposición (k) y liberación de nutrientes de la hojarasca en SAC:	62
4. DISCUSIÓN	74
4.1. Necromasa sobre el suelo en el SAC y BS:	74
4.2. Distribución de la necromasa:.....	74
4.3. Tasa de liberación de nutrientes de la hojarasca en el SAC:	75
4.5. Conclusiones.....	77
AGRADECIMIENTOS	78
RESUMEN	78
Palabras claves: <i>Coffea arabica</i> , <i>Erythrina poeppigiana</i> , necromasa, descomposición de hojarasca, liberación de nutrientes.	78
REFERENCIAS	79
Anexo 1	81

ÍNDICE DE CUADROS

MARCO REFERENCIAL

CUADRO 1. Tasa de rotación (TR) y tiempo medio de residencia (MRT) del C en los depósitos del sistema planta-suelo y sus contribución al secuestro de C (Kuzyakov 2006).....	8
---	---

ÍNDICE DE FIGURAS

MARCO REFERENCIAL

Fig. 1. Cinco principales fuente de flujos de salida de CO₂ del suelo, ordenados de acuerdo a la tasa de retorno (TR) y tiempo de residencia del C en el suelo. Las fuentes y compartimientos de flujos de salida de CO₂ desde los depósitos de C con diferente TR, tiempo promedio de retorno (MRT= 1/TR), la localización de depósitos de C y agentes de producción de CO₂ (Kuzyakov 2006).6

Fig. 2. Modelo del ciclo de carbono en el suelo. R_{ts}, R_h y R_a son la respiración total del suelo, heterotrófica y autotrófica, respectivamente (Lee *et al.* 2006). 10

Fig. 3. Métodos de partición de los componentes de flujo de CO₂ según su efecto de perturbación en el ecosistema estudiado (eje X) y la universalidad del método basado en su aplicabilidad a los diversos ecosistemas, la fiabilidad de los resultados y los costos (eje Y). Los métodos para la separación del CO₂ derivado de la MOS y las raíces están en cuadros blanco, para la partición del CO₂ derivado de la respiración de las raíces (autotrófica) y de la rizomicrobial están en cuadros gris, y para la separación del CO₂ total y la estimación para la respiración de las raíces están sombreado en cuadros con grillas-gris (Kuzyakov 2006). 11

ARTÍCULO 1

Fig. 1. Comparación intermensual (período: 2010-2013) y espacial (línea e interlínea de cultivo) de la respiración del suelo, temperatura y humedad de suelo en un sistema agroforestal de café. A, B y C: comparación intermensual de las variables. D, E y F: comparación intermensual y entre línea e interlínea de cultivo. EE: error estándar, R²: coeficiente de determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0.05$. Asteriscos: señala diferencia significativamente de la variable en un mismo mes entre línea e interlínea, $\alpha = 0.05$30

Fig. 2. Relación entre la respiración del suelo y la temperatura (A) y humedad del suelo (B) en un sistema agroforestal de café (período: 2010-2013, n= 555). R²: coeficiente determinación de la regresión lineal para los datos conjuntos (línea e interlínea).31

Fig. 3. Relaciones entre la distancia al árbol más cercano de *E. poepigiana* y la respiración del suelo (A), la temperatura (B) y humedad del suelo (C) en un sistema agroforestal de café (período: 2010-2013, n= 555). R²: coeficiente determinación de la regresión lineal para los datos conjuntos (línea e interlínea).32

Fig. 4. Densidad de la distribución de las mediciones continuas (sistema fijo y continuo a corto plazo: SFC_cp, cada 30min) de la respiración de suelo (R_s), la temperatura a 10cm y a 0cm y humedad del suelo (33 días de medición, n= 1382) en un sistema agroforestal de café. A, B, C y D: comparación de la variable entre meses (sub-figura: ANOVA, $\alpha = 0.05$, con pruebas a posteriori LSD de Fisher, $\alpha = 0.05$). E, F, G y H: comparación de la variable

entre el día y noche (sub-figura: prueba t- Student, $\alpha= 0.05$, círculo rojo: media, caja: contiene el 50% observaciones, línea en caja: mediana, intervalo inferior y superior: valor mínimo y máximo, respectivamente).....33

Fig. 5. Medición continúa (cada 30min) de la respiración de suelo (A), el CO₂ ambiente (B), la temperatura (C) y humedad del suelo (D) en un sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp). Cada punto contiene en promedio 33 días de medición. EE: error estándar.....34

Fig. 6. Comparación de los datos medidos (cada 30min) de respiración de suelo (R_s) y estimados a partir de un modelo empírico construido con los ejes de un PCA. Variables del PCA: precipitación, humedad de suelo (15cm) y aire, temperatura suelo (0cm y 10cm) y aire, evapotranspiración, CO₂ ambiente (10cm y 26m del suelo) y GPP. R^2 : coeficiente de determinación, n= 1382. Línea continua: ajuste lineal entre los datos medidos y estimados por el modelo. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp).35

Fig. 7. Medición continua (cada 30min) de la respiración del suelo, la precipitación y la humedad de suelo en un sistema agroforestal de café. Línea roja: valores estimados a partir del modelo en la Fig. 6. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp).36

Fig. 8. Matriz de correlaciones de Pearson ($\alpha= 0.05$) de la respiración de suelo (R_s), humedad, precipitación y temperatura (0cm y 10cm) del suelo en un sistema agroforestal de café. Datos de medición continua (cada 30min). R: coeficiente de correlación, *: $p<0.05$, **: $p<0.01$; ***: $p<0.001$. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp).37

Fig. 9. Relación entre la respiración del suelo y la respiración del ecosistema (R_{eco} : A, n= 20) y productividad primaria neta (GPP: B, n= 20), medida en un período mínimo de 21hr sin lluvia. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp). Un punto representa una valor medido cada 30min.38

Fig. 10. Distribución de la biomasa seca (A) y respiración de raíz de café (B), volumen de roca (C), densidad aparente (D) y %contenido de agua del suelo (E), para distintas capas de profundidad del suelo en un sistema agroforestal de café. EE: error estándar.39

Fig. 11. Comparación entre raíces finas y gruesas de café de la respiración (A) y % contenido de agua (B) (prueba t- Student, $\alpha= 0.05$, EE: error estándar).40

Fig. 12. Partición de $R_s = R_a + R_h$41

Fig. 13. Comparación de la respiración del suelo entre los sistemas agroforestales de café (SAC: 1000m.s.n.m. y SAC control: 1300m.s.n.m) y bosque secundario de origen (1300m.s.n.m.). EE: error estándar. R^2 : coeficiente de determinación, letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha= 0.05$42

ARTÍCULO 2

Fig. 1. Parcela de recolección de necromasa en el sistema agroforestal de café. **Círculos rellenos:** distribución de los árboles *E. poepigiana*, las barras representa el radio de la copa. **Círculos abiertos:** puntos de muestreo de necromasa.61

Fig. 2. Densidad de distribución de las mediciones de necromasa ($k\text{ gm}^{-2}$) entre un bosque secundario y un sistema agroforestal de café (SAC). Sub-figura comparación entre ecosistemas: prueba t- Student, $\alpha= 0.05$, símbolo de cruz: media, caja: contiene el 50% observaciones, línea en caja: mediana, intervalo inferior y superior: valor mínimo y máximo, respectivamente.63

Fig. 3. Comparación del peso seco del tipo de necromasa (materia fina $<5\text{mm}$, hojas, madera y frutos) entre dos tipos ecosistemas (A; SAC: sistema agroforestal de café y BS: bosque secundario), y dos especie en el SAC (B; *C. arabica* y *E. poepigiana*). R²: coeficiente determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha= 0.05$. EE: error estándar.64

Fig. 4. Distribución del peso seco de la necromasa de hojarasca de *E. poepigiana* (kg m^{-2}) medido en un sistema agroforestal de café. **Círculos rellenos:** distribución de los árboles *E. poepigiana*, las barras representa el radio de la copa. **Círculos abiertos:** puntos de muestreo de necromasa. Área gris: zona de amortiguamiento, describir el posible efecto de los árboles alrededor de la parcela. En la rosa de puntos cardinales, flecha azul: dirección del viento con la mayor velocidad, baja frecuencia, dominante durante el día, flecha roja: mayor frecuencia de viento pero con baja velocidad, dominante durante la noche.65

Fig. 5. Distribución de la necromasa total (A, peso seco de café y poro) y nitrógeno total (B) en la necromasa sobre el suelo en un sistema agroforestal de café. Área gris: zona de amortiguamiento, describir el posible efecto de los árboles alrededor de la parcela. **Círculos rellenos:** distribución de los árboles *E. poepigiana*, las barras representa los radios de la copa. **Círculos abiertos:** puntos de muestreo de necromasa.66

Fig. 6. Comparación del contenido de nutrientes (se muestran únicamente los nutrientes con diferencia significativa entre tratamiento) para tres tipos de necromasa (hojas, frutos y madera) entre dos tipos de ecosistemas (SAC: sistema agroforestal de café y BS: bosque secundario), y dos especie en el SAC (*C. arabica* y *E. poepigiana*). R²: coeficiente determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha= 0.05$. Asteriscos: resaltan diferencias significativas entre los tratamientos por tipo de ecosistema o especies, según corresponda. EE: error estándar.67

Fig. 7. Comparación de la tasa de descomposición (k) (A) y biomasa remanente (B) para distintas combinaciones de hojas de *C. arabica* (café) y *E. poepigiana* (poró) (CV: hojas viejas de café, CF: hojas frescas de café, PV: hojas viejas de poró, CV(+PV): hojas

viejas de café en presencia de hojas viejas de poró, PV(+CV): hojas viejas de poró en presencia de hojas viejas de café, CV+CF y CV+PV: combinación de los distintos tipos de hojas) y dos posición (bajo sombra del árbol de E. poepigiana y en pleno sol) en un sistema agroforestal de café. R2: coeficiente determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha= 0.05$. Asteriscos: resaltan diferencias significativas entre los tratamientos por posición (sombra y sol). EE: error estándar.68

Fig. 8. Comparación de la tasa de descomposición (k) y concentración de nutrientes de las hojas frescas de café (CF) y viejas de café (CV) y poró (PV). R2: coeficiente determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha= 0.05$. EE: error estándar.69

Fig. 9. Relación entre las tasas de descomposición (CF: hojas fresca de café, CV: hojas viejas de café y PV: hojas viejas de poró) y el porcentaje de nitrógeno (a los 27 días de descomposición). R2: coeficiente determinación, n.s.: relación no significativa.70

Fig. 10. Comparación de C:N (A) y contenido de N (B) en diferentes tiempo de descomposición (0, 27, 82, 139 días) para cinco tipos distintos de combinaciones de hojas de C. arabica (café) y E. poepigiana (poró) (CV: hojas viejas de café, CF: hojas frescas de café, PV: hojas viejas de poró, CV(+PV): hojas viejas de café en presencia de hojas viejas de poró, PV(+CV): hojas viejas de poró en presencia de hojas viejas de café, CF+CV y CV+PV: combinación de los distintos tipos de hojas) y dos posición (bajo sombra del árbol de E. poepigiana y en pleno sol) en un sistema agroforestal de café. Barras: error estándar.71

Fig. 11. Relación del contenido de nitrógeno (A, B y C) y C:N (D, E y F) en el tiempo de descomposición para tres tipos de hojas (CF: hojas frescas de café, CV: hojas viejas de café, y PV: hojas viejas de poró) en dos posiciones (bajo sombra del árbol de E. poepigiana y en pleno sol). Líneas curvas representa ajuste polinomial de los datos combinados de sombra y sol. R2: coeficiente determinación, EE: error estándar.....72

Fig. 12. Comparación del contenido de P (A), K (B), Ca (C), Mg (D) y Mn (E), a diferentes tiempos de descomposición (0 y 139 días) para cinco tipos distintos de combinaciones de hojas de C. arabica (café) y E. poepigiana (poró) (CV: hojas viejas de café, CF: hojas frescas de café, PV: hojas viejas de poró, CV(+PV): hojas viejas de café en presencia de hojas viejas de poró, PV(+CV): hojas viejas de poró en presencia de hojas viejas de café, CF+CV y CV+PV: combinación de los distintos tipos de hojas) y dos posición (bajo sombra del árbol de E. poepigiana y en pleno sol) en un sistema agroforestal de café. Barras: error estándar.73

LISTA DE CUADROS, ABREVIATURAS Y SIGLAS

Abreviatura/ Siglas	Descripción
CATIE	Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
MOS	Materia orgánica del suelo
SAC	Sistema agroforestal de café
BS	Bosque secundario
MRT	<i>Mean residence times of C</i> / Tiempo medio residencia C
TR	<i>Turnover rates</i> / Tasa de retorno
IRGA	<i>Infra-Red Gas Analyzer</i> / Analizador Gases Infrarrojo
R_s	Respiración suelo
R_a	Respiración autótrofa
R_h	Respiración heterótrofa
SFC_cp	Sistema fijo y continuo a corto plazo
SPP_lp	Sistema portátil y puntual a largo plazo
R_{eco}	respiración del ecosistema
GPP	fotosíntesis del ecosistema
ET_0	evapotranspiración potencial
t	Tiempo
k	Tasa descomposición
CV	café viejo
CF	café fresco
PV	poró viejo

RESUMEN

Los sistemas agroforestales de café (SAC) están entre las prácticas más extendidas en las zonas tropicales para recuperar áreas degradadas y deforestadas, cuyo interés particular es equilibrar el presupuesto de carbono global. La necromasa en SAC es clave para la protección del suelo, formación de materia orgánica, e incorporación de nutrientes al suelo. Esta investigación fue desarrollada en un SAC y tuvo como objetivos: (i) medir la variabilidad temporal y espacial de la respiración del suelo (R_s) de un SAC durante un período de cuatro años; (ii) establecer las relaciones de la precipitación, temperatura, humedad, respiración del ecosistema (R_{eco}) y productividad primaria neta (GPP) sobre la R_s y construir un modelo empírico para predecir R_s ; (iii) separar la R_s entre respiración autotrófica (R_a) y heterotrófica (R_h); (iv) comparar la R_s entre un SAC y un bosque secundario (BS), (v) comparar la composición de la necromasa sobre el suelo y concentraciones de nutrientes entre un SAC y un bosque secundario de origen y (vi) evaluar las tasas de descomposición (k) y liberación de nutrientes de la hojarasca de *C.* y poró según sus estados (fresco o viejo), sus mezcla (pura o mezclada entre café y poro) y su lugar de descomposición (bajo sombra de poró y pleno sol). Se encontró diferencias significativas en R_s , temperatura y humedad de suelo al nivel intermensual para el período de medición entre 2010-2013. R_s y humedad de suelo fueron significativamente diferentes entre línea e interlínea de cultivo. Además, se evidenció correlación positiva entre la temperatura del suelo y R_s , y negativa para la humedad de suelo y R_s pero las pendientes y los R^2 fueron muy bajos. Sin embargo, estos factores considerados solos no lograron explicar bien la variabilidad de la R_s al nivel espacial (línea e interlínea de cultivo). Agregando R_{eco} , GPP y unos factores climáticos permitió explicar 60% de la variabilidad temporal de R_s , pero no la variabilidad espacial. Es probable que la fenología de la planta de café y su NPP subterránea logren explicar estos cambios, pero esta información queda fuera de nuestra investigación. De manera sorprendente, R_s no fue significativamente diferente a varias distancias del árbol de sombra, ni entre mediciones diurnas y nocturnas. La relación significativa entre la R_s y R_{eco} , indicaría que el 25% de la R_{eco} en días con 21hr sin lluvia sería proveniente de R_s . Además, la relación significativa entre la R_s y GPP, muestra que el aumento de la GPP sería 28 veces mayor al incremento de R_s . Según nuestro método de partición, que consiste en medir R_s en superficie del suelo y R_a de las raíces a varias profundidades, El 87% de la R_s sería producto de R_a y el restante 13.2% de R_h , lo que no nos parece una partición realística. Es muy probable que la respiración de las raíces ha sido sobreestimada o que una fracción importante de la respiración de las raíces ha sido evacuada por ejemplo la savia, o a través de los extremos cortados, sin salir por la superficie del suelo. BS presentó 1/3 de R_s mayor que en el SAC. SAC presentó el doble de necromasa que el BS. SAC se encontró que la necromasa de la hojarasca y madera de café fueron significativamente mayores que poró. La distribución de la necromasa total del suelo en el SAC mostro un promedio de 1.06kg m⁻² y el N de 33.2g m⁻². Todas las concentraciones de nutrientes en el tipo de necromasa hojarasca fueron más altos en el SAC que en el BS, con excepción de %Ca y %K. Igualmente todos los nutrientes en el tipo de necromasa frutos fueron más altos en el SAC que el BS, con excepción de %Ca y Mn. %N, %Mg y Mn(mgkg⁻¹) para el tipo de necromasa madera fue mayor para el SAC en comparación al BS. La tasa de descomposición k de la hojarasca de hojas fue mayor bajo sombra que en pleno sol en SAC. Los resultados de este estudio indican, en cierta medida, que el contraste en la R_s entre el BS y el SAC, se debe a diferencias entre la productividad subterránea. Se resalta en esta investigación que solo se consideró la comparación de la R_s entre los ecosistemas, por lo cual son necesarios mayores estudios de los flujos de carbono (partes aéreas y subterráneas de las plantas) para poder tener un presupuesto neto comparable entre los ecosistemas y que ayuden demostrar el impacto total del cambio de uso del suelo sobre los flujos de carbono. el conocimiento de la distribución natural de la hojarasca, la descomposición y la dinámica de liberación de nutrientes de las especies en los SAC, pueden contribuir a la toma de decisiones para el diseño de sistema agroforestal más eficiente que puedan optimizar la distribución de la hojarasca y su descomposición con especies de rápida descomposición.

Palabras claves: *Coffea arabica* var. Caturra, *Erythrina poeppigiana*, respiración autotrófica y heterotrófica, sistemas agroforestales de café, bosque secundario, necromasa, descomposición de hojarasca, liberación de nutrientes.

SUMMARY

Ecosystem respiration is a major C flux in terrestrial ecosystems, potentially canceling out photosynthesis. A large fraction of ecosystem respiration is soil respiration (R_s), which can be further divided in autotrophic (root) respiration (R_a) and heterotrophic (microbial and animal) respiration (R_h). Necromass in coffee agroforestry systems (SAC) is key for the protection of soil, organic matter formation, and incorporation of nutrients to soil. We evaluated the role of R_s in a coffee agroforestry system (CAF); CAF are agro-ecosystems that are commonly found in the tropics and of particular interest because they have the potential to be net carbon sinks. Our objectives were (i) to assess the long-term temporal and spatial variability of R_s , (ii) to establish the relationship between R_s , precipitation, temperature, soil moisture, ecosystem respiration (R_{eco}), and gross primary productivity (GPP), (iii) to partition R_s into its autotrophic (R_a) and heterotrophic (R_h) components, and (iv) to compare R_s between CAF and secondary forest of origin (SF), (v) compare the composition of the necromass and nutrient concentrations between SAC and BS, (vi) assess decomposition rates (k) and release of nutrients from the leaves of *C. arabica* (coffee, fresh leaves: CF and old leaves: CV) and poró (old leaves: PV) spatial level (low poró shade and full sun), and the interactions between the types of litter. Long-term R_s in the CAF was tracked for a period of four years (15 collars measured every month). CAF, ecosystem respiration and GPP were estimated from eddy covariance data. Diurnal variability of R_s was measured using an automated probe, sampling every 30 min. Over a vertical gradient, R_s was partitioned into autotrophic and heterotrophic respiration. We found significant seasonal differences in R_s , temperature, and soil moisture between 2010-2013. R_s and soil moisture were significantly different between row and interrow but the distance to the shade trees had no effect indeed. A positive correlation was found between soil temperature and R_s , and negative between soil moisture and R_s , which is not surprising in Andosols. The continuous measurements did not reveal any diurnal pattern, not even a difference between night and day R_s . On the other hand, R_s was affected by temperature and soil moisture, in accordance with the plot long-term data. We found a positive correlations between R_s and GPP (both considered on a 30 min time step but for one point in the plot only), confirming that photosynthates do contribute to the temporal variability of R_s , through their rapid effect on root respiration. Regression of R_s data on GPP shows an increase in GPP around 28 times the increase of R_s . Moreover, we obtained a significant positive relationship between R_s and R_{eco} , confirming the impact of R_s on R_{eco} . However R_s would represent only around 25% of R_{eco} , which sounds a rather weak proportion, indeed, and could be a consequence of one single point measurement of R_s . From the R_s partitioning experiment, which consisted in digging down to 1.1 m, measuring the whole coffee root biomass and coffee root respiration, then cumulating to the whole profile and assuming that all root respiration would come out in the superficial soil respiration when integrated in time, we estimated that 87 % of R_s would be from R_a and the remainder from R_h . SAC necromass presented twice the BS. All concentrations of nutrients in the litter necromass type were higher in the SAC than BS (except %Ca and %K). k of the litter was higher under shade than in full sun. Positive correlation found between k the CV and %N (remaining 27 days of decomposition). Such a proportion is rather dubious indeed, and we hypothesize that a large fraction of R_a of the roots could be transported via the xylem sap to the aerial organs of the coffee plants and disappear from superficial R_s measurements. Hence, it could be more effective to compare R_a , root not to R_s but to R_{eco} directly, assuming that R_s is actually underestimated due to leakages y xylem sap. R_s from SF was 1/3 higher than in CAF. The results of this study indicate, to some extent, that the contrast in the R_s between the SF and CAF, is due to differences between the ground productivity. Highlighted in this research only R_s Comparison between ecosystems is considered, so further study of carbon fluxes (aerial and underground parts of plants) in order to have a comparable net budget between ecosystems are necessary and that help demonstrate the full impact of land use change on carbon fluxes. Knowledge of the natural distribution of litter decomposition and nutrient release dynamics of the species in the SAC, can contribute to the decision-making for designing more efficient agroforestry system that can optimize the distribution of litter and its decomposition with rapid decomposition species.

Key words: *Coffea arabica*, *Erythrina poeppigiana*, autotrophic and heterotrophic respiration, coffee agroforestry systems, secondary forest necromass, litter decomposition, nutrient release.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La respiración del suelo (R_s) constituye el mayor flujo de CO_2 de los ecosistemas terrestres a la atmósfera (Bahn *et al.* 2010), con estimaciones que van desde 60 a 80 PgC año⁻¹ (Raich *et al.* 2002) hasta 98 PgC año⁻¹ (Bond-Lamberty y Thomson 2010). A pesar de la elevada incertidumbre, se trata de un orden de magnitud mayor que las emisiones antropogénicas (emisión por quema de combustible fósiles, cambios de uso de suelo, entre otros; 9.9 PgCaño⁻¹, Le Quéré *et al.* 2009) y es en gran parte de la fotosíntesis terrestre estimada en 122 PgCaño⁻¹ (Beer *et al.* 2010). Se estima que los ecosistemas de bosques envían entre el 25-63% del carbono fijado de la fotosíntesis al suelo para la producción de raíces y respiración micorrízicas, y exudados de las raíces (Litton *et al.* 2007), y transfieren anualmente 10% C asimilado por la fotosíntesis a la hojarasca (Raich *et al.* 2002).

En los últimos años, el flujo de salida de CO_2 del suelo ha sido objeto de numerosos estudios por la magnitud de carbono que mueve anualmente (p. ej. el 83% de la productividad primaria global se respira de nuevo a la atmósfera, Law *et al.* 2002) y su papel potencial en el incremento del calentamiento global (p. ej., Cox *et al.* 2000, Giardina y Ryan 2000). La separación de los componentes que participa en la respiración del suelo ha sido también motivo de múltiples investigaciones (ver Hanson *et al.* 2000, Kuzyakov 2006), ya que se estima alrededor de la mitad de la respiración del suelo se deriva de la actividad metabólica de apoyo al crecimiento de raíces (autotrófica: R_a) y asociaciones micorrízicas (Hanson *et al.* 2000). El restante está asociado con la respiración heterotrófica (R_h) de las comunidades microbianas que utilizan la MOS como sustrato de energía (Giardina *et al.* 2004).

Sin embargo, la contribución de cada uno de los componentes del flujo de CO_2 en los suelos es poco conocida (Bond-Lamberty *et al.* 2004). Además, aún existe una gran incertidumbre y variabilidad entre los métodos de medición (Lavigne *et al.* 2003). Por lo tanto, en las últimas décadas diversos métodos para la separación de las fuentes de CO_2 (principalmente R_a y R_h) se han desarrollado y utilizado tanto en condiciones de laboratorio y campo (ver Hanson *et al.* 2000, Kuzyakov 2006). Sin embargo, los supuestos básicos, los principios de estos métodos y los resultados obtenidos en trabajos originales, en su mayoría difieren entre sí (Kuzyakov 2006). No queda claro si la variación de los resultados es dependiente del método o si refleja diferentes condiciones experimentales, es decir, diferentes suelos, instrumentos y condiciones ambientales (Kuzyakov 2006).

Tres principales enfoques se han utilizado para distinguir R_a y R_h que incluye: integración de los componentes (es decir, hojarasca, raíces y el suelo), la comparación de suelo con y sin raíces (exclusión o trincheras), y la aplicación de métodos de isótopos estables o radiactivos (Hanson *et al.* 2000). Los hallazgos de la comparación entre estos tres grupos de métodos son escasos. Rochette *et al.* (1999) llevaron a cabo la inter-comparación del método etiquetado de isotópica ¹³C y exclusión de raíces en cultivos de maíz y evidenciaron valores similares entre ambos métodos. Ellos llegaron a la conclusión de que ambos enfoques eran igualmente útiles.

Por otra parte, el proceso de descomposición de la hojarasca en los ecosistemas tropicales esta mayormente regulado por la estequiometría de la hojarasca (Aerts 1997, Wieder *et al.* 2009). Altas concentraciones iniciales de nutrientes en la hojarasca traerán consigo mayores tasas de descomposición de hojarasca e incorporaciones de nutrientes al suelo. A nivel regional para los ecosistemas del trópico, Aerts (1997) han demostrado que la tasa de descomposición de la hojarasca puede ser predicha por sus concentraciones de N, P, lignina, C/N, C/P, lignina/N y lignina/P. Tendencias que se ha mantenido a nivel local. Por ejemplo, Wieder *et al.* (2009) encontraron que las relaciones lignina/N y lignina/P fueron predictores de la tasa de descomposición de la hojarasca de 11 especies en el bosque húmedo tropical en el Golfo Dulce, Costa Rica.

El manejo intensivo de café (*Coffea arabica*) se ha desarrollado en América Central (Harmand *et al.* 2007). En particular en Costa Rica, las antiguas variedades de café cultivado bajo una variedad de árboles de sombra, fueron sustituidos por otras variedades más productivas (por ejemplo, Caturra y Catuaí) (Harmand *et al.* 2007). En esta investigación se comparará un sistema agroforestal de café (SAC) de crecimiento libre, con sembradío homogéneo *C. arabica* L. variedad Caturra, en las faldas del Volcán Turrialba, pertenecientes a una de las plantaciones más grandes en Costa Rica (6.6 km²) y en bosques remanentes alrededor del SAC.

Estudios comparativos entre estos ecosistemas semejantes han sido realizados recientemente. Por ejemplo, Bae *et al.* (2012) compararon la variación estacional de las tasas de respiración del suelo en sistema agroforestal (SA) y bosque secundario (BS). Ellos encontraron que durante la estación seca el BS tuvo mayor ($p < 0.05$) tasa de respiración del suelo, biomasa de raíces finas y materia orgánica del suelo que en el SA, pero durante la estación lluviosa la respiración y materia orgánica del suelo fueron tan altas en el SA como en el BS. Además, Hergoualc'h *et al.* (2008) compararon sistemas de monocultivos de café y SAC en el Valle Central, Barva, Costa Rica. Ellos encontraron valores similares entre los sistemas en las emisiones de CO₂ y CH₄ (8.4 ± 2.6 y 7.5 ± 2.3 t C-CO₂ ha⁻¹ año⁻¹; y -1.1 ± 1.5 y 3.3 ± 1.1 kg C-CH₄ ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente en monocultivo de café y SAC con *Inga densiflora*) pero con inexplicables incrementos durante la época seca. Estos patrones no claros resaltan la importancia de evaluar las emisiones de CO₂ de estos ecosistemas, donde dada las condiciones de nuestra área de estudio se esperaría encontrar mayor Rs y varianza en BS que en SAC, sin importar los periodos de lluvia para la zona.

En este contexto, esta investigación es de suma relevancia, ya que contribuirá al conocimiento de la separación Ra y Rh (medición directa sobre el suelo y raíces), la necromasa sobre el suelo, descomposición y estequiometría de la hojarasca, y comparará la liberación de CO₂ por Rs y la necromasa sobre el suelo (biomasa y nutrientes) con en SAC y BS. La innovación de este estudio está en la incorporación de la estequiometría en el análisis de la tasa de descomposición y en la comparación la liberación de CO₂ por Rs y análisis de necromasa sobre el suelo (biomasa y nutrientes) en SAC y BS.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general

-Evaluar la variabilidad temporal y espacial de la respiración del suelo (Rs) y su partición en respiración autotrófica (Ra) y heterotrófica (Rh) en un sistema agroforestal de café (SAC), y comparar la Rs entre un SAC y el bosque secundario (BS) de origen.

-Evaluar la necromasa y tasas de liberación de nutrientes de la hojarasca, en un SAC comparado a BS de origen.

1.1.2. Objetivos específicos

-Medir la variabilidad temporal (intermensual y diaria) y espacial (intra-parcela, efecto de la distancia a los árboles de sombra) de la Rs durante un período de cuatro años para un SAC.

-Separar Rs en Ra y Rh para un SAC.

-Comparar Rs entre un SAC y un BS (considerada como cobertura forestal anterior al SAC).

-Comparar la composición de la necromasa sobre el suelo (hojas, frutos, madera y material fina <5mm) al nivel de biomasa y concentraciones de nutrientes entre un SAC y un BS (considerada como cobertura forestal anterior al SAC).

-Medir las tasas de liberación de nutrientes de la hojarasca de *C. arabica* (hojas frescas y viejas) y *E. poepigiana* (hojas viejas) al nivel espacial (bajo sombra de *E. poepigiana* y pleno sol), como las interacciones entre los tipos de hojarasca (especie: *C. arabica* y *E. poepigiana*, y edad: hojas fresca y viejas de café) dentro del SAC.

1.2. Preguntas de investigación

Objetivo específico	Pregunta de investigación
Medir la variabilidad temporal (intermensual y diaria) y espacial (intra-parcela, efecto de la distancia a los árboles de sombra) de la Rs durante un período de cuatro años para un SAC.	¿Cómo es la variabilidad temporal (intermensual y diaria) y espacial (intra-parcela, efecto de la distancia a los árboles de sombra) de la Rs durante un período de cuatro años para un SAC?
Separar la Rs en Ra y Rh para un SAC.	¿Cuál es la contribución de Ra y Rh para la Rs de un SAC?
Comparar la Rs entre un SAC y un BS (considerada como cobertura forestal anterior al SAC).	¿Cuál diferente es Rs entre un SAC y BS?
Comparar la composición de la necromasa sobre el suelo (hojas, frutos, madera y material fina <5mm) al nivel de biomasa y concentraciones de nutrientes entre un SAC y un BS (considerada como cobertura forestal anterior al SAC).	¿Cuál es la composición de la necromasa sobre el suelo (hojas, frutos, madera y material fina <5mm) al nivel de biomasa y concentraciones de nutrientes entre un SAC y un BS?
Medir las tasas de liberación de nutrientes de la hojarasca de <i>C. arabica</i> (hojas frescas y viejas) y <i>E. poepigiana</i> (hojas viejas) al nivel espacial (bajo sombra de <i>E. poepigiana</i> y pleno sol), como las interacciones entre los tipos de hojarasca (especie: <i>C. arabica</i> y <i>E. poepigiana</i> , y edad: hojas fresca y viejas de café) dentro del SAC.	¿Cuál es la tasa de liberación de nutrientes de la hojarasca de <i>C. arabica</i> (hojas frescas y viejas) y <i>E. poepigiana</i> (hojas viejas) al nivel espacial (bajo sombra de <i>E. poepigiana</i> y pleno sol), como las interacciones entre los tipos de hojarasca (especie: <i>C. arabica</i> y <i>E. poepigiana</i> , y edad: hojas fresca y viejas de café) dentro del SAC?

2. MARCO REFERENCIAL

2.1. Fuentes de C y clasificación compartimientos del flujo de salida CO₂ del suelo:

Los tres depósitos de C fuentes de flujo de salida de CO₂ en el suelo son la materia orgánica del suelo (MOS), la biomasa vegetal por arriba y debajo del suelo y sustancias orgánicas liberadas por las raíces vivas (descrito como rizodepósitos por Nguyen 2003, tales como exudados, secreciones y descamación de tejido radical) (Kuzyakov 2006). A pesar de las diferencias encontradas entre estos tres depósitos de C en los tiempos de rotación y la contribución al total del flujo de salida de CO₂ (ver Cuadro 1), aún existen dificultades para establecer los límites (Honson *et al.* 2000, Kuzyakov 2006).

Dentro de los depósitos de C podemos encontrar dos grupos principales de organismos que participa en la dinámica de la liberación de CO₂, heterótrofos y autótrofos (ver Fig. 1). Los heterótrofos se pueden subdividir en dos grandes subgrupos: los microorganismos (bacterias, hongos, actinomicetos y protozoarios) y la macrofauna (Honson *et al.* 2000, Bon-Lamberty *et al.* 2004, Kuzyakov 2006). La contribución de la macrofauna en los flujos de salida de CO₂ del suelo es tan solo un pequeño porcentaje, aproximadamente un 10% (Ke *et al.* 2005). El restante es dado por los microorganismos del suelo (bacterias, los hongos no micorrizadas y micorrizas y actinomicetos) (Kuzyakov 2006). Pese a la baja contribución de la macrofauna a la salida de CO₂, su participación es activa al aumentar la respiración microbiana por la fragmentación y trituración de residuos vegetales (Bonkowski *et al.* 2000). En relación a los organismos autótrofos, las plantas figura como los mayores contribuyendo al flujo de CO₂ de suelo, ya que alrededor de la mitad de la respiración del suelo se deriva de la actividad metabólica de apoyo al crecimiento de raíces (autotrófica: Ra) y asociaciones micorrízicas (Fig. 1, Hanson *et al.* 2000).

Kuzyakov (2006) propuso cinco categorías para agrupar los agentes y fuentes responsables en la liberación de CO₂ en el suelo (ver Fig. 1): (1) la descomposición microbiana de la MOS libre de raíces y de residuos de plantas, frecuentemente descrito como respiración basal; (2) la descomposición microbiana de la MOS con raíz y residuos de plantas, descrito como el efecto del enriquecimiento por la rizósfera y residuos de plantas; (3) la descomposición microbiana de los restos vegetales muertos únicamente; (4) la descomposición microbiana de rhizo-depósitos de raíces vivas, a menudo referido como respiración rizomicrobial; y (5) la respiración de las raíces. Los primeros cuatro fuentes de la Fig. 1 son producidos por los microorganismos del suelo, y por lo tanto, se denomina respiración microbiana o Rh. La única fuente de Ra es de origen radical (Fig. 1). Es importante tener en cuenta que la respiración de los microorganismos en la rizósfera pertenece al componente heterótrofo de respiración del suelo y no al componente autotrófico. CO₂ a partir de primera y segunda fuente (Fig. 2) se origina a partir de la descomposición MOS, por lo que su suma representa el CO₂ derivado de la MOS. En cambio, CO₂ de las otras tres fuentes es de origen vegetal y son fuentes de plantas vivas o muertas (Kuzyakov 2002a, Kuzyakov 2006), los cuales se podrían incluir también los

derivados de la respiración de las raíces y de la respiración de la fuente rizo-microbial (Fig. 2, Kuzyakov 2002b, Kuzyakov 2006).

En suelos ricos de MO, enriquecido por raíz y residuos de las plantas, ocurre la liberación de mayor CO₂ por la rizo-deposición, que en gran medida puede cambiar la actividad microbiana en la rizósfera. Efecto denominado por Kuzyakov (2002b) como “enriquecimiento de la rizósfera”, y representa la interacción entre el crecimiento radicular y la descomposición MOS (Paterson 2003). Algunos estudios han puesto en evidencia que la adición de los residuos vegetales ha producido cambios en la descomposición MOS (Vanlauwe *et al.* 1994). Por lo tanto, debido a la mayor actividad microbiana, la producción de CO₂ por descomposición MOS en la interfaz entre horizontes “O” y “A” pueden ser fuertemente diferentes de los suelos sin un claro horizonte “O” (Kuzyakov 2006).

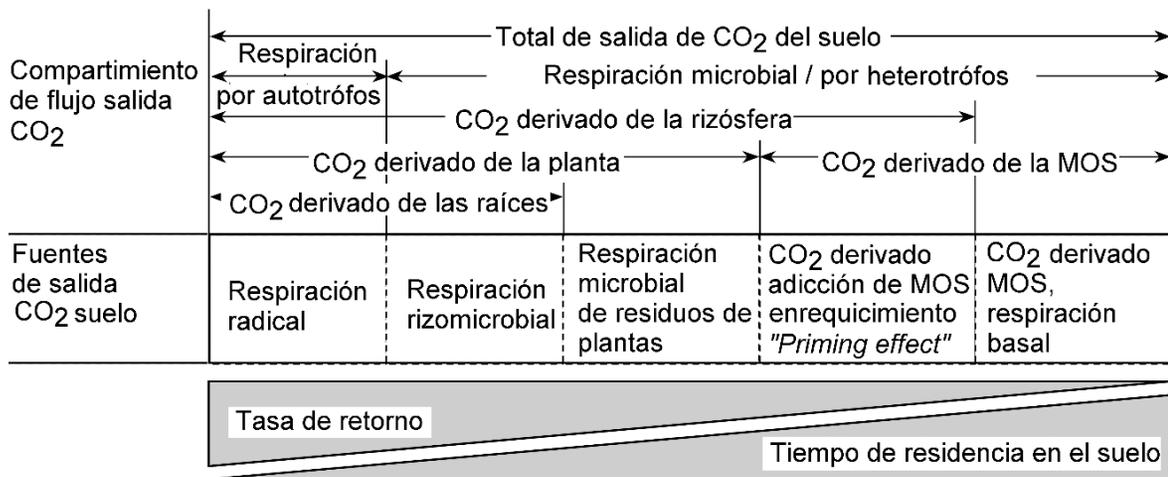


Fig. 1. Cinco principales fuente de flujos de salida de CO₂ del suelo, ordenados de acuerdo a la tasa de retorno (TR) y tiempo de residencia del C en el suelo. Las fuentes y compartimientos de flujos de salida de CO₂ desde los depósitos de C con diferente TR, tiempo promedio de retorno (MRT= 1/TR), la localización de depósitos de C y agentes de producción de CO₂ (Kuzyakov 2006).

2.2. Las tasas de rotación y tiempos de residencia de los depósitos de C en el suelo:

Una diferencia muy importante entre las cinco fuentes de CO₂ es la tasa de rotación (TR, *turnover rate*) de los depósitos de C (Cuadro 1). TR es la velocidad del ciclo de C en un depósito de un sistema (Kuzyakov 2006). El MRT es inversamente proporcional al TR (MRT=1/TR) y denota el período medio de permanencia de C en el suelo. El MRT de C utilizado para respiración de la raíz es la más corta en el sistema planta-suelo y dura unos pocos minutos a unas pocas horas (Cuadro 1). En las gramíneas, un máximo de 1-2 días son necesarias para la mayoría (90-95%) del C asignada a la respiración radical vuelva a la atmósfera en forma de CO₂ (Kuzyakov *et al.* 1999, Kuzyakov y Siniakina 2001). MRTs más largos es de aproximadamente 4 días y se han observado para las raíces de árboles (Ekblad & Högberg 2001).

Los exudados de la raíz son utilizados por los dentro de unas pocas horas, y se libera con una TR en el orden de 10³ (Cuadro 1). Estos exudados son por lo general sustancias de bajo peso molecular orgánicos tales como hidratos de carbono, ácidos carboxílicos y aminoácidos (Nguyen 2003, Kuzyakov *et al.* 2003), por lo cual pueden ser rápidamente procesado por los microorganismo. Además, las altas tasas de fotosíntesis provocan una elevado tasas de liberación de exudados de la raíz, donde la rápida descomposición de estos exudados por microorganismos en la rizósfera, a menudo conduce a la dinámica diurna de flujo de salida de CO₂ del suelo (Kim & Verma 1992). Tales variaciones durante el día de flujos de salida de CO₂ de suelo son más pronunciadas en las gramíneas en comparación a los árboles, debido a la distancia más corta en la asimilación y transporte después de la fijación de C (Kuzyakov 2006).

Dependiendo del tiempo que transcurre entre la fijación C y la liberación de exudados en el suelo, este estrecho vínculo entre la asimilación C y el flujo de salida de CO₂ del suelo puede ser desplazado en el tiempo (Kuzyakov 2006). Según Ekblad & Högberg (2001), este evento es pronunciado dentro de los ecosistemas forestales debido a que los exudados radiculares se descompone rápidamente, su concentración en la rizósfera se mantiene en un nivel muy bajo (μmol^{-1} por solución suelo) a pesar de las altas tasas de liberación (semejante a 150 μgC por cada mg de masa muertas de crecimiento de raíz, Nguyen 2003).

Algunas secreciones de alto peso molecular necesitan un par de días o más en descomposición, ya que son de productos de componentes de rizo-deposición como desprendido de tejidos del sistemas radiculares (Domanski *et al.* 2001). Estos residuos vegetales que quedan en el suelo después de la muerte de la planta por lo general requieren semanas o meses para ser totalmente descompuesto, esto a causa del contenido bajo de la relación N/lignina de algunos tejidos (Hahn & Buchmann 2004). Por ejemplo, un alto contenido de lignina en tejidos foliar de las coníferas requieren de aproximadamente de 2-4 años (Gaudinski *et al.* 2000).

CUADRO 1.

Tasa de rotación (TR) y tiempo medio de residencia (MRT) del C en los depósitos del sistema planta-suelo y sus contribución al secuestro de C (Kuzyakov 2006)

Depósito de carbono	Proceso de liberación de CO₂	TR (año⁻¹)	MRT (1/TR)	Secuestro de C
Asimilada por las plantas	Respiración de las raíces	$n^a \cdot 10^5 \dots 10^3$	Minutos-horas	No
Rizo-depósitos	Respiración rizomicrobial	$n \cdot 10^3 \dots 10^2$	Horas-días (semanas)	?
Residuos de plantas	Descomposición microbial	$n \cdot 10 \dots 1$	Semanas-meses	A corto plazo
MOS en la rizósfera	Efecto enriquecimiento (<i>Priming effect</i>)	$n \cdot 1 \dots 10^{-1}$	Mese-años-décadas	Mediano plazo
MOS en suelo libre de raíces	Respiración basal	$n \cdot 10^{-1} \dots 10^{-2}$	Décadas-centenarios	Largo plazo

^a: n representa número entre 1 a 9; MOS: Materia orgánica del suelo.

2.3. Separación Ra y Rh en el suelo mediante integración de componentes

El método de separación por integración de componentes se basa en la separación física de los depósitos de C que contribuyen a flujos de salida de CO₂ y posterior medición de las tasas específicas de flujo de salida de CO₂ para cada componente en condiciones controladas de laboratorio, campo o ambas (Hanson *et al.* 2000, Kuzyakov y Larionova 2005, Kuzyakov 2006), pero se debe de considerar la tasas específicas de flujo de salida de CO₂ multiplicada por unidad de biomasa respectiva y se suman para dar un total integrado de liberación de CO₂ (Hanson *et al.* 2000). Paralelamente se debe de medir el flujo de salida de CO₂ en suelo con condiciones similares y sin perturbación alguna. La suma de los componentes medidos en comparación a la medición del flujo total en suelo sin perturbación y en condiciones similares deben ser idealmente similares, p. ej. Werner *et al.* (2001) consideró este método ideal cuando sus mediciones no sobre- o subestimaba el 8% de total del flujo en suelo sin perturbar.

Los componentes que comúnmente se separan son la hojarasca en el horizonte “O”, las raíces del suelo mediante agitación o lavado y el suelo sin raíces (exclusión) (Hanson *et al.* 2000, Larioniova *et al.* 2003). La ecuación que describe el método de la integración de componentes (Hanson *et al.* 2000);

$$S_{ir} = (L_r \cdot m_l) + (R_r \cdot m_r) + (S_r \cdot m_s), \quad (1)$$

donde S_{ir} = tasa total de flujo de salida de CO₂ del suelo; L_r , R_r y S_r : las tasa de flujo de salida de CO₂ de la hojarasca, raíces y suelo, respectivamente; m_l , m_r y m_s : masa de la hojarasca, raíces y suelo, respectivamente.

La medición *in situ* de la respiración de las raíces, hojarasca y suelo son las más comúnmente usadas (Hanson *et al.* 2000). En estas mediciones las raíces vivas son excavadas, no cortadas y se coloca dentro de una cámara respiratoria conectada a un Analizador de Gases Infrarrojo (IRGA, *Infrared Gas Analyzer*). La cámara con raíces se coloca de nuevo en el suelo y se mide después de que las raíces se le ha permitido tiempo suficiente para recuperarse de lesiones sufridas durante la extracción del suelo y la instalación de la cámara (Werner *et al.* 2001). La rizósfera adherida a las raíces no se elimina por completo en las mayorías de los casos antes de ser colocados en la cámara, por lo tanto, el CO₂ liberado es derivado mayormente de la respiración radical y una insignificante parte de la rizósfera (Hanson *et al.* 2000).

La principal desventaja de este método es el fuerte efecto de perturbación física en el suelo y el daño de la raíz durante las mediciones de las tasas de respiración (Hanson *et al.* 2000, Kuzyakov 2006). Sin embargo, es el método con la mayor universalidad de uso en todos los ecosistemas (Kuzyakov 2006). La principal recomendación para reducir el efecto de la perturbación física sobre el suelo y las raíces, es hacer una medición rápida entre la separación física de cada componente y la primera medición (Hanson *et al.* 2000, Kuzyakov 2006), ya que la disminución de la tasa de flujo de salida de la CO₂ causado por el agotamiento de los sustratos respiratorios es diferente para la respiración de las raíces (Rakonczay *et al.* 1997), la respiración rizomicrobial y descomposición microbiana de la MOS (Sapronov y Kuzyakov 2004). Por lo tanto, el lapso de tiempo entre la perturbación y la primera medición tiene una fuerte influencia sobre la contribución de cada componente que resulta diferente para cada una y debe ser regulada individualmente (Kuzyakov 2006).

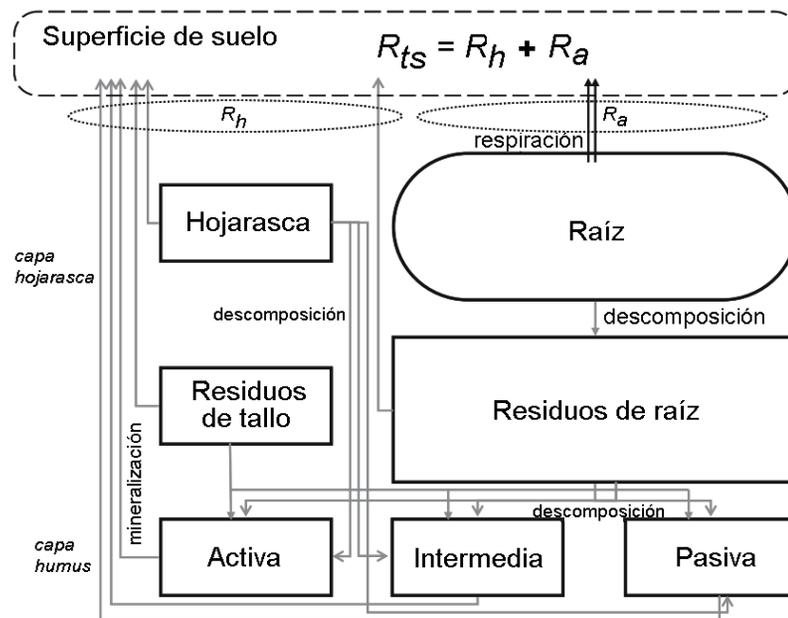


Fig. 2. Modelo del ciclo de carbono en el suelo. R_{ts} , R_h y R_a son la respiración total del suelo, heterotrófica y autotrófica, respectivamente (Lee *et al.* 2006).

2.4. Comparación de los métodos de separación de R_a y R_h :

En una revisión completa de métodos para separar los componentes de flujo de salida de CO_2 llevado por Kuzyakov (2006), se establece los enfoques ideales que debería reunir el mejor método, ordenado por importancia: (1) no tener ninguna perturbación al ecosistema estudiado o al flujos de CO_2 ; (2) ser adecuado para la separación de CO_2 procedentes de los cinco fuentes (ver Fig. 3); (3) ser de aplicación universal a una gama de ecosistemas; (4) generar resultados reproducibles y fiables; y (5) ser de bajo costo y simple en términos de equipamiento, mantenimiento y análisis. Los dos primeros criterios son los más importantes en la revisión de Kuzyakov (2006), debido a que la mayoría de los métodos se asocia con alteraciones al flujo de CO_2 (Hanson *et al.* 2000, Kuzyakov 2006), este criterio podría ser usado como eje 1 en una representación gráfica de la idoneidad de método (Fig. 3), dado que ninguno de los métodos cumplan el requisito segundo (incluyendo la integración de componentes), se puede combinar los tres últimos criterio (3, 4 y 5) para formar el eje 2 "universalidad" (ver Fig. 3).

El enfoque de la técnica de regresión según la figura 3 es el método con la menor perturbación y la mayor universalidad. Este enfoque puede ser utilizado en muchos ecosistemas, es relativamente barato y apenas perturba el sistema durante las mediciones de flujo de CO_2 (Kuzyakov 2006). Sin embargo, tiene una dependencia de correlación con una incertidumbre asociada (Rodeghiero & Cescatti 2006, Han *et al.* 2007).

Por otra parte, el método de la integración de componentes es el que presenta la mayor perturbación a pesar de ser el método más utilizado (mayor universalidad). Este enfoque permite diferir entre tres componentes (respiración de raíces, descomposición microbial de MOS y descomposición de hojarasca), pero requiere mayor control, desarrollo, normalización y calidad antes de que pueda ser utilizado para proporcionar estimaciones fiables (Hanson *et al.* 2000, Werner *et al.* 2001, Kuzyakov 2006).

Los métodos isotópicos se encuentran entre los menos usados debido a que su aplicación es limitada (Werner *et al.* 2006, Kuzyakov 2006). Esto lo coloca no más de la mitad de la figura 3. La mayoría de los resultados obtenidos por los métodos para la separación de la respiración de las raíces y rizomicrobial se encuentran en la parte inferior derecha de la figura 3, que muestra la perturbación de alta y universalidad baja (Kuzyakov y Larionova 2005, Kuzyakov 2006).

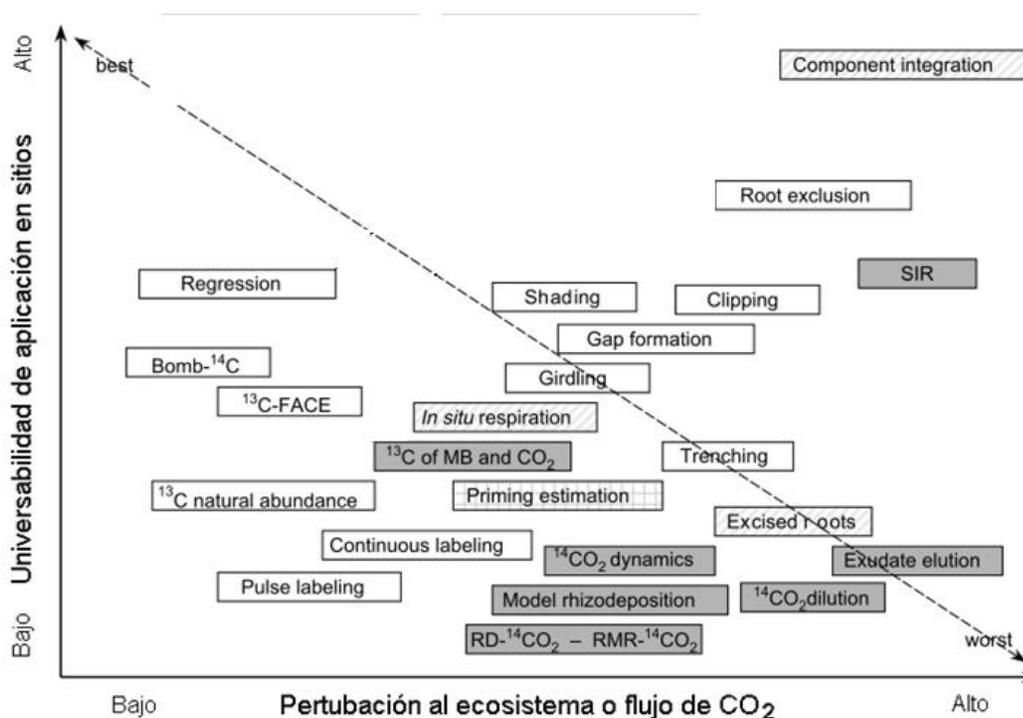


Fig. 3. Métodos de partición de los componentes de flujo de CO₂ según su efecto de perturbación en el ecosistema estudiado (eje X) y la universalidad del método basado en su aplicabilidad a los diversos ecosistemas, la fiabilidad de los resultados y los costos (eje Y). Los métodos para la separación del CO₂ derivado de la MOS y las raíces están en cuadros blanco, para la partición del CO₂ derivado de la respiración de las raíces (autotrófica) y de la rizomicrobial están en cuadros gris, y para la separación del CO₂ total y la estimación para la respiración de las raíces están sombreado en cuadros con grillas-gris (Kuzyakov 2006).

2.5. Factores sobre el flujo de salida de CO₂ del suelo

La temperatura y humedad del suelo han demostrado ser los factores ambientales que mayormente explican los cambios del flujo de CO₂ en el suelo. Han *et al.* (2007), encontró para cinco periodo de muestro en cultivos de maíz, relaciones positivas (r^2 entre 74-94, $p < 0.01$) de la R_s con la integración de la temperatura del suelo (0 a 30cm) y la biomasa radical. Werner *et al.* (2006), encontraron ajustes de regresiones lineales y logarítmicas entre la R_s con el déficit de presión de vapor de agua, radiación neta del ecosistema, temperatura del aire y suelo, humedad del suelo, conductancia y potencial de agua en el suelo. Mo *et al.* (2005) encontró relaciones entre el flujo de salida de CO₂ con la temperatura (1cm) y contenido de agua en el suelo (15cm) durante la estación de verano. Lee *et al.* 2002 encontro que la temperatura del suelo en los días soliadados tienen un ajuste exponencial con la respiración del suelo en comparación a los días lluviosos.

Por otra parte, ya que biomasa raíz creciente está fuertemente correlacionada con la cantidad de raíces grandes y más antiguos, que respiran y exudan C mucho menos que las raíces finas y jóvenes (Behera *et al.* 1990), la producción de raíces jóvenes y liberación de CO₂ de estas están relacionadas, por tanto, los cambios en la disponibilidad de nutrientes tienen un efecto directo sobre la demografía de las raíces (tasa de crecimiento y mortalidad de raíces) y liberación de CO₂ (Espeleta y Clark 2007). Powers *et al.* (2005), han encontrado un patrón generalidad para la disponibilidad de nutrientes, donde la biomasa de raíces finas incrementa con la disminución de la fertilidad de los suelos. En concreto, las relaciones inversas entre la fertilidad del suelo y la densidad de la raíz o la asignación de biomasa (relación raíz/tallo), es conspicuo para suelos extremadamente pobres en nutrientes como los Spodosoles (Cairns *et al.* 1997). Además, entre los principales patrones espaciales de la biomasa de raíces finas relacionadas con la fertilidad de los suelos, se destaca que la biomasa de raíces finas tiene una relación negativa con el fósforo en el suelo, en contraposición, la relación C/N y N/P que son positivas (Espeleta y Clark 2007). Por último, se ha determinado que la biomasa de raíces finas entre 0-5 y 0-50 de profundidad tienen una relación negativa con el contenido de agua del suelo (con un rango entre de 37 y 60%) (Espeleta y Clark 2007).

Factores abióticos como el aumento de pH de los suelos tiene relación con el incremento de la necromasa de las raíces finas como ha sido demostrado por algunos estudios (Maycock y Congdon 2000, Silver *et al.* 2000). Además, la actividad de los microorganismos depende de factores como el pH, aireación del suelo y calidad de materia orgánica (Gutiérrez 2002). La materia orgánica del suelo tiene una estrecha relación con los procesos de mineralización de nitrógeno (Harmand *et al.* 2007), que podrían también explicar los procesos biológicos de liberación de CO₂ en el suelo. Según Gutiérrez (2002), la mayor parte del nitrógeno del suelo se encuentra asociado a la materia orgánica en forma de aminoácidos o proteínas, y el nitrógeno podría ser considera un elemento limitantes dentro de la biocenosis del suelo (Alvarez 2012), el cual es rápidamente consumido por los organismos aeróbicos y en el proceso la liberación de CO₂ (Harmand *et al.* 2007).

2.6. Resultados más relevante de la tesis

En esta investigación se encontró variabilidad intermensual de la R_s para los datos analizados del periodo 2010-2013 y los datos recolectados por SFC_cp. Del mismo modo, la temperatura y humedad del suelo mostraron una variabilidad intermensual que pueden explicar el cambio anual de la R_s .

Se encontró una heterogeneidad espacial en la R_s y humedad de suelo, donde la mayor R_s fue encontrada en línea de cultivo de café en comparación a la interlínea, y el resultado opuesto para la humedad del suelo. La temperatura del suelo no mostro cambios significativos entre línea e interlínea de cultivo. Nosotros hipotetizamos que una mayor biomasa radical en la línea del cultivo podrían crear una mayor R_s y una menor humedad debido a la absorción del agua por las raíces.

La precipitación y la humedad del suelo tuvieron una tendencia poco común, una relación inversa con la R_s . La porosidad común en el tipo de suelo Andisol de nuestra área de estudio podría ser la causa a nuestro resultado controversial, ya que se ha informado en sistemas agroforestales de café con suelo Andisol, la disminución de la R_s con el incremento de humedad de suelo. Hipotetizamos que el incremento de los niveles de humedad de suelo causó la saturación de los microporos del suelo limitando el intercambio gaseoso en el proceso de R_s .

Los valores promedios cada 30min de R_s para un ciclo de 24hr no evidencian estadísticamente cambios significativos entre las horas diurnas o nocturnas.

En este estudio se demuestra una mayor respiración en la raíces fina (<2mm) que en gruesas (>2mm). Según nuestro método de investigación de la partición entre R_a y R_h . El 87% de la R_s hubiera sido producida por R_a y el restante 13.2% por R_h .

BS presento un 0.33% de R_s mayor que en el SAC. Si usamos la R_s como un indicador de la productividad del ecosistema (R_{aich} & Schlesinger 1992, Hanson *et al.* 1993), nuestros resultados nos sugiere una mayor productividad subterránea en el BS en comparación al SAC, ya que se ha informado de mayor biomasa de raíces finas en el bosque secundario que en los sistemas agroforestales

En SAC se encontró el doble de la necromasa que en el BS, la diferencia entre los sitios esta determinada prioritariamente por la necromasa de materia fina <5mm y hojarasca. La materia fina fue tres veces superior en el SAC en comparación al BS.

Las tasas de descomposición (k) promedio de la hojarasca fue mayor bajo sombra de los árboles de poró que en pleno sol. Al nivel de tipo de hojarasca solo la hojarasca de café viejo (CV) en combinación de poró viejo (PV) mostraron mayor k en sombra que en pleno sol (CV+PV, CV(+PV) y PV(+CV)). Todo parece indicar que PV incrementa su k en sombra si esta en presencia de CV, asimismo esto marca el contraste entre las mediciones de k de la posición sombra y pleno sol. Al comparar k de los datos conjuntos de sol y sombra de las hojas de café fresco (CF), CV y PV no se encontró diferencias significativas, a pesar de las diferencias encontradas en el contenido de nutrientes inicial de CF, CV y PV.

2.7. Conclusiones más relevantes de la tesis

La variabilidad de la R_s es encontrada al nivel intermensual, pero en un ciclo de 24hr no es observable. Esta variabilidad intermensual de la R_s no fue explicada mayormente por la temperatura y humedad del suelo entre los meses, aunque si habían correlaciones significativas. Tampoco estos factores lograron explicar la variabilidad de la R_s al nivel espacial (línea e interlínea de cultivo). Es más probable que la NPP subterránea, siguiendo la fenología de las plantas de café y localización de carbono subterránea logre explicar estos cambios de R_s , pero esta información es fuera de nuestra contribucion.

Por otra parte, el estudio logro determinar las tasas de R_a por gramo de raíces para raíces finas y gruesas, donde la mayor R_a fue encontrada en las raíces finas. Resultado relevante para estimar la R_a total de los SAC debido a la ausencia de investigaciones similar para este tipo de ecosistema.

Los resultados de este estudio indican, en cierta medida, que el contraste en la R_s entre el BS y el SAC, se debe a diferencias entre la productividad subterránea. Se resalta en esta investigación que solo se consideró la comparación de la R_s entre los ecosistemas, por lo cual son necesarios mayores estudios de los flujos de carbono (partes aéreas y subterráneo de las plantas) para poder tener un presupuesto neto comparable entre los ecosistemas y que ayuden demostrar el impacto total del cambio de uso del suelo sobre los flujos de carbono.

Las condiciones microclimáticas de mayor humedad y menor temperatura bajo sombra de los árboles de poró parece establecer las condiciones favorable para una mayor k de la hojarasca de hojas en comparación a pleno sol a condición que haya mezcla entre hojas de poro y de cafe.

Los aspectos de la calidad de la hojarasca desempeñan funciones en el control de las tasas inmediatas de la descomposición, donde la concentración de N (o relaciones C/N), P, lignina y polifenoles podría ser considerados los rasgos mayormente controladores de k en SAC.

Por último, el conocimiento de la distribución natural de la hojarasca, la descomposición y la dinámica de liberación de nutrientes de las especies en los SAC, pueden contribuir a la toma de decisiones para el diseño de sistema agroforestal más eficiente que puedan optimizar la distribución de la hojarasca (importante para una mejor protección del suelo y la formación de materia orgánica) y su descomposición con especies de rápida descomposición (lo cual es importante para la liberación más rápida de nutrientes).

3. Referencias

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- Alvarez, S.C. 2012. Biological processes influencing nutrient limitation in a lowland. Ph.D. Thesis. Florida, US. University of Florida. 190p.
- Bae, K., D.K. Lee, T.J. Fahey, S.W. Young, A.K. Quaye, Y.-K. Lee. 2012. Seasonal variation of soil respiration rates in a secondary forest and agroforestry systems. *Agroforest Syst.* DOI 10.1007/s10457-012-9530-8.
- Bahn, M., M. Reichstein, E.A. Davidson, J. Grünzweig, M. Jung, M.S. Carbone, D. Epron, L. Misson, Y. Nouvellon, O. Roupsard, K. Savage, S.E. Trumbore, C. Gimeno, J. Curiel Yuste, J. Tang, R. Vargas, I.A. Janssens, 2010. Soil respiration at mean annual temperature predicts annual total across vegetation types and biomes. *Biogeosciences* 6: 11501-11520.
- Beer, C; Reichstein, M; Tomelleri, E; Ciais, P; Jung, M; Carvalhais, N; Rödenbeck, C; Arain, M; Baldocchi, D; Bonan, GB; Bondeau, A; Cescatti, A; Lasslop, G; Lindroth, A; Lomas, M; Luysaert, S; Margolis, H; Oleson, K; Roupsard, O; Veenendaal, E; Viovy, N; Williams, C; Woodward, F; Papale, D. 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* 329: 834-838.
- Behera, N.; Joshi, S.K.; Pati, D.P. 1990 Root contribution to total soil metabolism in a tropical forest soil from Orissa, India. *For. Ecol. Manag.* 36: 125-134.
- Bond-Lamberty, B.; Wang, C.; Gower, S. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology* 10: 1756-1766.
- Bonkowski, M.; Griffiths, B.; Scrimgeour, C. 2000. Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic 'hotspots' as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Applied Soil Ecology* 14: 37-53.
- Cairns, M; Brown, S; Helmer, E.H.; Baumgardner, G.A. 1997. Root Biomass Allocation in the World's Upland Forests. *Oecologia* 111 (1): 1-11.
- Cox, P.M.; Betts, R.A.; Jones, C.D.; Spall, S.A.; Totterdell, I.J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 750-750.
- Domanski, G.; Kuzyakov, Y.; Siniakina, S.V.; Stahr, K. 2001. Carbon flows in the rhizosphere of *Lolium perenne*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 164: 381-387.
- Ekblad, A.; Höglberg, P. 2001. Natural abundance of ^{13}C in CO_2 respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia* 127: 305-308.
- Espeleta, J.F.; Clark, D.A. 2007. Multi-Scale Variation in Fine-Root Biomass in a Tropical Rain Forest: A Seven-Year Study. *Ecol. Monographs* 77 (3): 377-404.

- Gaudinski, J.B.; Trumbore, S.E.; Davidson, E.A.; Zheng, S.H. 2000. Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry* 51: 33-69.
- Giardina, C.P.; Binkley, D.; Ryan, M.G.; Fownes, J.H.; Senock, R.S. 2004. Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia* 139: 545-550.
- Giardina, C.P.; Ryan, M.G., 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* 404: 858-861.
- Gutiérrez, M.C. 2002. Disponibilidad y dinámica de nitrógeno en el suelo bajo especies maderables y leguminosas usadas como sombra en sistemas de café, en la subcuenca del Rio Grande del General. Tesis Magister Scientiac. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 62pág.
- Hahn, V.; Buchmann, N. 2004. A new model for soil organic carbon turnover using bomb carbon. *Global Biogeochemical Cycles* 18: GB1019, doi:10.1029/2003GB002115.
- Han, G.; Zhou, G.; Xu, Z.; Yang, Y.; Liu, J.; Shi, K. 2007. Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 418-425.
- Hanson, P.J.; Edwards, N.T.; Garten, C.T.; Andrews, J.A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48: 115-146.
- Harmand, J.M.; Ávila, H.; Dambrine, E.; Skiba, U.; Miguel, S. de; Vanessa, R.R.; Oliver, R.; Jiménez, F.; Beer, J. 2007. Nitrogen dynamics and soil nitrate retention in a *Coffea arabica-Eucalyptus deglupta* agroforestry system in Southern Costa Rica. *Biogeochemistry* 85: 125-139.
- Hergoualc'h, K. U. Skiba, J-M. Harmand, C. Henault. 2008. Fluxes of greenhouse gases from Andosols under coffee in monoculture or shaded by *Inga densiflora* in Costa Rica. *Biogeochemistry* 89: 329-345.
- Ke, X.; Winter, K.; Filser, J. 2005. Effects of soil mesofauna and farming management on decomposition of clover litter: a microcosm experiment. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 731-738.
- Kim, J.; Verma, S.B. 1992. Soil surface CO₂ flux in a Minnesota peatland. *Biogeochemistry* 18: 37-51.
- Kuzyakov, Y. 2002a. Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165, 382-396.
- Kuzyakov, Y. 2002b. Separating microbial respiration of exudates from root respiration in non-sterile soils: A comparison of four methods. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1619-1629.
- Kuzyakov, Y. 2006. Review: Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 425-448.

- Kuzyakov, Y.; Kretschmar, A.; Stahr, K. 1999. Contribution of *Lolium perenne* rhizodeposition to carbon turnover of pasture soil. *Plant and Soil* 213: 127-136.
- Kuzyakov, Y.; Larionova, A.A. 2005. Review of methods and results of separation of root and rhizomicrobial respiration. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 168: 503-520.
- Kuzyakov, Y.; Leinweber, P.; Saprionov, D.; Eckhardt, K.U. 2003. Qualitative assessment of rhizodeposits in non-sterile soil by analytical pyrolysis. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 166: 719-723.
- Kuzyakov, Y.; Siniakina, S.V. 2001. Siphon method of separating root-derived organic compounds from root respiration in non-sterile soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 164: 511-517.
- Larionova, A.A.; Yevdokimov, I.V.; Kurganova, I.N.; Saprionov, D.V.; Kuznetsova, L.G.; Lopes de Gerenyu, V.O.L. 2003. Root respiration and its contribution to the CO₂ emission from soil. *Pochvovedenie*, 183-194.
- Lavigne, M.B.; Boutin, R.; Foster, R.J.; Goodine, G.; Bernier, P.Y.; Robitaille, G. 2003. Soil respiration responses to temperature are controlled more by roots than by decomposition in balsam fir ecosystems. *Can. J. For. Res.* 33: 1744-1753.
- Law, B. E., E. Falge, L. Gu, D. D. Baldocchi, P. Bakwin, P. Berbigier, K. Davis, A. J. Dolman, M. Falk, J. D., Fuentes, A. Goldstein, A. Granier, A. Grelle, D. Hollinger, I. A. Janssens, P. Jarvis, N. O. Jensen, G. Katul, K., Mahli, G. Matteucci, T. Meyers, R. Monson, W. Munger, W. Oechel, R. Olson, K. Pilegaard, K. T. Paw U, H., Thorgeirsson, R. Valentini, Shashi Verma, T. Vesala, K. Wilson, and S. Wofsy. 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 113: 97-120.
- Le Quere, C., Raupach, M. R., Canadell, J. G., Marland, G., Bopp, L., Ciais, P., Conway, T. J., Doney, S. C., Feely, R. A., Foster, P., Friedlingstein, P., Gurney, K., Houghton, R. A., House, J. I., Huntingford, C., Levy, P. E., Lomas, M. R., Majkut, J., Metzl, N., Ometto, J. P., Peters, G. P., Prentice, I. C., Randerson, J. T., Running, S. W., Sarmiento, J. L. Schuster, U., Sitch, S., Takahashi, T., Viovy, N., van der Werf, G. R., Woodward, F. I. 2009. Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nature Geoscience* 2: 831-836.
- Lee, M.; Nakane, K.; Nakatsubo, T.; Mo, W.; Koizumi, H. 2002. Effects of rainfall events on soil CO₂ flux in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecol. Res.* 17: 401-409.
- Lee, M.S.; Hong, W.M.; Koizumi, H. 2006. Soil respiration of forest ecosystems in Japan and global implications. *Ecol. Res.* 21: 828-839.
- Litton, C.M., J.W. Raich, M. Ryan. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* 13: 2089-2109.
- Maycock, C.R.; Congdon, R.A. 2000. Fine root biomass and soil N and P in north Queensland rain forests. *Biotropica* 32: 185-190.

- Mo, W.; Lee, M-S.; Uchida, M.; Inatomi, M.; Saigusa, N.; Mariko, S.; Koizumi, H. 2005. Seasonal and annual variations in soil respiration in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in Japan. *Agric. for Meteorol.* 134(1-4): 81-94.
- Nguyen, C. 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie* 23: 375-396.
- Paterson, E.. 2003. Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *European Journal of Soil Science* 54: 741-750.
- Powers, J.S.; Treseder, K.K.; Lerdau, M.T. 2005. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distances. *New Phytologist* 165: 913-921.
- Raich J.W.; Potter, C.S.; Bhagawati, D. 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biol.* 8(8): 800-812.
- Rakonczay, Z.; Seiler, J.R.; Kelting, D.L. 1997. Carbon efflux rates of fine roots of three tree species decline shortly after excision. *Environmental and Experimental Botany* 38: 243-249.
- Rochette, H., Flanagan, L.B.; Gregorich, E.G. 1999. Separating soil respiration into plant and soil components using analysis of natural abundance of carbon-13. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 1207-1213.
- Rodeghiero, M.; Cescatti, A. 2006. Indirect partitioning of soil respiration in a series of evergreen forest ecosystems. *Plant and Soil* 284: 7-22.
- Sapronov, D.V.; Kuzyakov, Y. 2004. Separation of root and microbial respiration: Comparison of three methods. *Eurosoil* 354.
- Silver, W.L.; Ostertag, R.; Lugo, A.E. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restor. Ecol.* 8: 394-407.
- Vanlauwe, B.; Dendooven, L.; Merckx, R. 1994. Residue fractionation and decomposition: the significance of the active fraction. *Plant and Soil* 158: 263-274.
- Werner, C.; Unger, S.; Pereira, J.S.; Maia, R.; David, S.T.; Kurz-Besson, C.; David, J.S.; Máguas, C. 2006. Importance of Short-Term Dynamics in Carbon Isotope Ratios of Ecosystem Respiration ($\delta^{13}C_R$) in a Mediterranean Oak Woodland and Linkage to Environmental Factors. *New Phytologist* 172(2): 330-346.
- Werner, L.K., Staack, A.; Wötzel, J.; Middelhoff, U.; Kappen, L. 2001. Field Measurements of Root Respiration and Total Soil Respiration in an Alder Forest. *New Phytologist* 150(1): 157-168.
- Wieder, W.R.; Cleveland, C.C.; Townsend, A.R. 2009. Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. *Ecology* 90(12): 3333-3341.

Variabilidad temporal y espacial de la respiración del suelo y su partición en respiración autotrófica y heterotrófica en un sistema agroforestal de café

Junior Pastor Pérez-Molina ¹,
Olivier Roupsard ^{1,2} &
Karel Van den Meersche ^{1,2}

¹ Centro Agronómico tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica.

² CIRAD-Persyst, UMR Ecologie Fonctionnelle and Biogéochimie des Sols et Agroécosystèmes, SupAgro-CIRAD-INRA-IRD, Montpellier, France.

ABSTRACT

Temporal and spatial variability of soil respiration in coffee agroforestry systems and partitioning into autotrophic and heterotrophic components. Ecosystem respiration is a major C flux in terrestrial ecosystems, potentially canceling out photosynthesis. A large fraction of ecosystem respiration is soil respiration (R_s), which can be further divided in autotrophic (root) respiration (R_a) and heterotrophic (microbial and animal) respiration (R_h). We evaluated the role of R_s in a coffee agroforestry system (CAF); CAF are agro-ecosystems that are commonly found in the tropics and of particular interest because they have the potential to be net carbon sinks. Our objectives were (i) to assess the long-term temporal and spatial variability of R_s , (ii) to establish the relationship between R_s , precipitation, temperature, soil moisture, ecosystem respiration (R_{eco}), and gross primary productivity (GPP), (iii) to partition R_s into its autotrophic (R_a) and heterotrophic (R_h) components, and (iv) to compare R_s between CAF and secondary forest of origin (SF). Long-term R_s in the CAF was tracked for a period of four years (15 collars measured every month). Ecosystem respiration and GPP were estimated from eddy covariance data. Diurnal variability of R_s was measured using an automated probe, sampling every 30 min. Over a vertical gradient, R_s was partitioned into autotrophic and heterotrophic respiration. We found significant seasonal differences in R_s , temperature, and soil moisture between 2010-2013. R_s and soil moisture were significantly different between row and interrow but the distance to the shade trees had no effect indeed. A positive correlation was found between soil temperature and R_s , and negative between soil moisture and R_s , which is not surprising in Andosols. The continuous measurements did not reveal any diel pattern, not even a difference between night and day R_s . On the other hand, R_s was affected by temperature and soil moisture, in accordance with the plot long-term data. We found a positive correlations between R_s and GPP (both considered on a 30 min time step but for one point in the plot only), confirming that photosynthates do contribute to the temporal variability of R_s , through their rapid effect on root respiration. Regression of R_s data on GPP shows an increase in GPP around 28 times the increase of R_s . Moreover, we obtained a significant positive relationship between R_s and R_{eco} , confirming the impact of R_s on R_{eco} . However R_s would represent only around 25% of R_{eco} , which sounds a rather weak proportion, indeed, and could be a consequence of one single point measurement of R_s . From the R_s partitioning experiment, which consisted in digging down to 1.1 m, measuring the whole coffee root biomass and coffee root respiration, then cumulating to the whole profile and assuming that all root respiration would come out in the superficial soil respiration when integrated in time, we estimated that 87 % of R_s would be from R_a and the remainder from R_h . Such a proportion is rather dubious indeed, and we hypothesize that a large fraction of R_a of the roots could be transported via the xylem sap to the aerial organs of the coffee plants and disappear from superficial R_s measurements. Hence, it could be more effective to compare R_a , root not to R_s but to R_{eco} directly, assuming that R_s is actually underestimated due to leakages y xylem sap. R_s from SF was 1/3 higher than in CAF. The results of this study indicate, to some extent, that the contrast in the R_s between the SF and CAF, is due to differences between the ground productivity. Highlighted in this research only R_s Comparison between ecosystems is considered, so further study of carbon fluxes (aerial and underground parts of plants) in order to have a comparable net budget between ecosystems are necessary and that help demonstrate the full impact of land use change on carbon fluxes.

Key words: *Coffea arabica* var. Caturra, *Erythrina poeppigiana*, autotrophic and heterotrophic respiration, coffee agroforestry systems, secondary forest.

1. INTRODUCCIÓN

La respiración del suelo (R_s) constituye el mayor flujo de CO_2 de los ecosistemas terrestres a la atmósfera (Bahn *et al.* 2010), con estimaciones que van desde 60 a 80 PgC año⁻¹ (Raich *et al.* 2002) hasta 98 PgC año⁻¹ (Bond-Lamberty y Thomson 2010). A pesar de la elevada incertidumbre, se trata de un orden de magnitud mayor que las emisiones antropogénicas (emisión por quema de combustible fósiles, cambios de uso de suelo, entre otros; 9.9 PgCaño⁻¹, Le Quéré *et al.* 2009) y es en gran parte de la fotosíntesis terrestre estimada en 122 PgCaño⁻¹ (Beer *et al.* 2010). Se estima que los ecosistemas de bosques envían entre el 25-63% del carbono fijado de la fotosíntesis al suelo para la producción de raíces y respiración micorrízicas, y exudados de las raíces (Litton *et al.* 2007), y también transfieren anualmente 10% C asimilado por la fotosíntesis a la hojarasca (Raich *et al.* 2002).

En los últimos años, el flujo de salida de CO_2 del suelo ha sido objeto de numerosos estudios por la magnitud de carbono que mueve anualmente (p. ej. el 83% de la productividad primaria global se respira de nuevo a la atmósfera, Law *et al.* 2002) y su papel potencial en el incremento del calentamiento global (p. ej., Cox *et al.* 2000, Giardina y Ryan 2000). La separación de los componentes que participa en la respiración del suelo ha sido también motivo de múltiples investigaciones (ver Hanson *et al.* 2000, Kuzyakov 2006), ya que se estima alrededor de la mitad de la respiración del suelo se deriva de la actividad metabólica de apoyo al crecimiento de raíces (autotrófica: R_a) y asociaciones micorrízicas (Hanson *et al.* 2000). El restante está asociado con la respiración heterotrófica (R_h) de las comunidades microbianas que utilizan la materia orgánica del suelo como sustrato de energía (Giardina *et al.* 2004).

Los sistemas agroforestales de café (SAC) están entre las prácticas más extendidas en las zonas tropicales como alternativas a áreas degradadas y deforestadas, cuyo interés principal es equilibrar el presupuesto de carbono global (Palm 1995). A pesar de la reciente atención a las prácticas agroforestales como una estrategia para aumentar los sumideros de carbono en los suelos (Ross *et al.* 1999, Lee y José 2003), todavía son pocos los estudios de los SAC en específico sobre la variabilidad temporal y espacial de la respiración total del suelo (R_s) (Hergoualch *et al.* 2008), su asociación con agentes controladores (temperatura, humedad del suelo, precipitación, entre otros) (Hergoualch *et al.* 2006, 2008) y sobre la respuesta de la R_s resultante de la conversión de bosques a SAC (Bae *et al.* 2012), y es nula la información sobre la partición de la R_s en sus componentes (respiración autotrófica: R_a y heterotrófica: R_h). Todos estos estudios son necesarios para comprender la cuantificación del presupuesto de carbono en este tipo de ecosistema que ha sido ampliamente extendido en el mundo.

R_s para un ecosistema específico está controlado por la tasa de producciones de CO_2 de la biota del suelo y este se encuentra caracterizado por su magnitud y su variabilidad temporal y espacial (Fang *et al.* 1998), que a su vez es modificada por los factores

ambientales que influyen en el movimiento de CO₂ del suelo (Raich & Schlesinger 1992, Tufekcioglu *et al.* 2001). La temperatura y humedad del suelo podrían ser consideradas los factores ambientales más influyentes (Raich & Tufekcioglu 2000), los cuales interactúan sobre la productividad del ecosistema terrestre y las tasas de descomposición de la materia orgánica del suelo, estableciendo la variabilidad temporal de la R_s (Wiseman & Seiler 2004). Asimismo, la R_s exhibe altos niveles de variabilidad espacial, donde la distribución de las raíces, factores ambientales de temperatura, humedad y propiedades del suelo, podrían ser los agentes controladores más importantes de la variabilidad espacial de la R_s (Xu & Qi 2001, Epron *et al.* 2004, Tang & Baldocchi 2005).

Además, es de relevancia conocer la partición de la R_s en la R_a (proveniente de las raíces y de los microorganismos asociados a la rizosfera) y las fuentes R_h (necromasa: hojas, madera, entre otros), ya que la R_a y R_h no contribuyen de la misma manera en el equilibrio de carbono entre ecosistemas, R_a es un componente de la producción primaria neta (NPP), mientras que R_h tiene su origen en la mineralización de la materia orgánica, la cual tienen implicaciones directas en el ciclo del carbono del suelo y en el secuestro (Schulze *et al.* 2000).

Por último, a pesar de la amplia adopción de las prácticas agroforestales, se tiene poco conocimiento sobre la respuesta de la R_s resultante de la conversión de bosques a sistemas agroforestales (Tufekcioglu *et al.* 2001, Amatya *et al.* 2002, Lee & José 2003). Nuestra comprensión de la diferencia en las tasas de R_s entre los bosques y SAC, podrían ayudarnos en la toma de decisiones de técnicas de manejo dentro de los SAC para lograr el equilibrio del ciclo de carbono con la máxima similitud a los bosques naturales.

Esta investigación fue desarrollada en un SAC y tuvo como objetivos (1) medir la variabilidad temporal (intermensual y diaria) y espacial (intra-parcela, efecto de la distancia a los árboles de sombra) de la R_s durante un período de cuatro años, (2) establecer la relación de la precipitación, temperatura, humedad, respiración del ecosistema (R_{eco}) y productividad primaria neta (GPP) sobre la R_s, (3) separar la R_s en R_a y R_h, y (4) comparar la R_s entre un SAC y un bosque secundario (considerada como cobertura forestal anterior al SAC).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio:

Esta investigación fue desarrollada en dos sitios continuos, un SAC y un bosque secundario. El primer sitio hace parte del observatorio *Coffee-Flux*¹, correspondiente a la microcuenca la Quebrada Mejías, Quijines (9°56'19" N y 83°43'46" O), a 15 km del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), en las faldas del Volcán Turrialba dentro de la cuenca del Río Reventazón en el Valle Central (Gomez-Delgado *et al.* 2011). Corresponde a una plantación de café (sembradío homogéneo *Coffea arabica* L. variedad Caturra, con suelo desnudo) bajo un sistema agroforestal de crecimiento libre de *Erythrina poeppigiana* (Walp.) O.F. Cook (poró, altura media de 20m y densidad de 7.4 árboles por hectárea). El área cubierta por el dosel es del 15.7% (Taugourdeau *et al. in prep*). Esta plantación es una de las más grandes en Costa Rica (6.6km²), certificada desde 2003 por la Rainforest Alliance TM. El suelo pertenece al orden Andosol (USDA 1999), formado por actividad volcánica y procesos de mineralización, muy estable, con un alto contenido de materia orgánica, actividad biológica y una capacidad de infiltración muy alta (Benegas *et al.* 2013). El clima según la clasificación de Köppen-Geiger es tropical húmedo sin estación seca (Peel *et al.* 2007), precipitación media anual de 3014 mm (1973-2009), humedad relativa del aire de 83 a 91% y temperatura media mensual oscila entre 17 y 20.8°C (Gómez-Delgado *et al.* 2011). La altura del sitio de muestreo es de 1000msnm. El segundo sitio es un bosque secundario (BS) que se caracteriza por ser el tipo de cobertura forestal anterior al SAC, está aproximadamente 2km del primer sitio y en un piso altitudinal de 1300 m.s.n.m.

2.2. Medición de R_s

2.2.1. Sistema portátil y puntual a largo plazo (SPP_lp: para variabilidad espacial y a largo plazo):

En mayo de 2010 la parcela experimental realizó la instalación permanente en el suelo del SAC de 15 collares de PVC de 4.5cm de altura y 10.4cm de diámetro interno, enterados aproximadamente 2cm de profundidad (siete collares fueron colocados en línea y ocho en interlínea de cultivo del café). Se midió la distancia al árbol más cercano de *E. poeppigiana* de todos los collares. Durante el periodo de mayo de 2010 a octubre de 2013, se realizaron mediciones mensuales de la R_s ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) entre las 10 y 12hr, siempre con un periodo mínimo de 24hr sin lluvia. R_s fue medida a través de una cámara respiratoria (LI-6400-09, Li-Cor, Inc., Lincoln) conectada a un analizador de gases infrarrojo (IRGA) de un aparato Li-6200 (ver detalles en Xu *et al.* 2001, Rodeghiero & Cescatti 2006, Han *et al.* 2007). Simultáneamente se midió la temperatura (a 10cm, con un termómetro de suelo) y humedad del suelo (a 4cm, $\text{m}^3_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}^{-3}_{\text{suelo}}$, con una sonda Theta Probe, Decagon Devices, USA).

¹ <https://www5.montpellier.inra.fr/ecosols/Recherche/Les-projets/CoffeeFlux>

2.2.1. Sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp: para variabilidad temporal infradiaria):

Entre agosto y octubre del 2013 se realizaron mediciones cada 30min de la R_s y de la temperatura (0cm y 10cm de profundidad) mediante un sistema automatizado para medición continua de R_s (SFC_cp). SFC_cp fue diseñado, construido y colocado permanentemente en la línea de cultivo de café a una distancia aproximada de 15m al árbol más cercano de *E. poepigiana*. La parte central del SFC_cp es la cámara respiratoria, la cual posee una tapa de 9cm de altura y 11cm de diámetro interno que se ensambla sobre un collar de PVC de 6cm de altura y 10.4cm de diámetro interno, enterado aproximadamente a 2cm de profundidad. La cámara está conectado con un IRGA (Li-840, LI-COR, USA) para las mediciones de $[CO_2]$. Una bomba de aire regula la circulación del flujo de aire (en sistema cerrado) sincronizado con dos llaves eléctricas que controlan el flujo de entrada y salida del aire, y un motor eléctrico con un brazo mecánico cierra y abre la cámara cada 30 minutos. Dos sensores de termopares miden la temperatura a dos profundidades (0cm y 10cm). El aparato está controlado por un SDM (*Synchronous Devices for Measurement: SDM-CD16AC, Campbell Scientific, USA*) y un almacenador de datos (*CR1000: Campbell Scientific*) (ver Anexo 1).

Las mediciones del SFC_cp se hacen en tres pasos:

a) cámara de respiración abierta: medición de la $[CO_2]$ ambiente (ppm) a 10cm del suelo por 2min (medición cada 1seg fue promediado cada 2seg, $n=60$),

b) cámara de respiratoria cerrada: medición por 2min del incremento de la $[CO_2]$ en el sistema cerrado (medición cada 1seg fue promediado cada 2seg, $n=60$) y

c) cámara de respiración abierta: depuración de las tuberías del sistema, bomba encendida por 3min, luego un tiempo de espera de 30min antes de la siguiente medición.

Posteriormente, con un ajuste polinomio de orden dos se calculó la tasa de cambio de la $[CO_2]$ en el sistema cerrado (paso b):

$$f(t) = a_1 * t^2 + a_2 * t + a_3, \quad \text{Ec. 1.}$$

donde $f(t)$ es el incremento de la $[CO_2]$ en función del tiempo (t) y a_1 , a_2 y a_3 son coeficientes de la ecuación. R_s es definido como $\left. \frac{df(t)}{dt} \right|_{t=0} = a_2$, en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

2.3. Factores ambientales:

Una estación meteorológica con un sistema *Eddy covariance* en una torre a 26m de altura y a solo 10m del SFC_cp, recolectó datos simultáneos (cada 30min) de temperatura y humedad del aire, precipitación, velocidad de viento, evapotranspiración, $[CO_2]$ ambiente, respiración del ecosistema (R_{eco}) y fotosíntesis del ecosistema (GPP). Un sistema TDR (*Time Domain Reflectometry*) en la parcela experimental registró la humedad del suelo a 15cm en sombra del árbol de poró.

2.4. Separación de la R_s en R_a y R_h :

En septiembre del 2013, sobre $\frac{1}{4}$ (0.397m^2) de un polígono de Voronoi (1.43m largo y 1.11m ancho) de una planta de café en el SAC (Voronoi: espacio definido por la distancia media entre la planta muestreada y sus plantas vecinas, Saint-André *et al.* 2005, Levillain *et al.*, 2011, Satakhun 2013), se colocaron cinco collares de PVC (4.5cm de altura y 10.4cm de diámetro interno) y se midió la R_s a través de una cámara respiratoria (LI-6400-09, Li-Cor, Inc., Lincoln) conectada a un analizador de gases infrarrojo (IRGA) de un Li-6200XT, luego se extrajo las raíces finas $<2\text{mm}$, y gruesas $>2\text{mm}$ en las capas de suelo entre las profundidades de [0-10], [10-20], [20-30], [30-40], [40-50], [50-60], [70-90] y [90-110]cm. Se midió *in situ* la R_a de todas las raíces finas y gruesas extraídas del suelo a través de una cámara de respiración de raíces (construida en casa, Anexo 2) conectada a un analizador de gases infrarrojo (IRGA) de un Li-6200. Posteriormente, se extrajo todas las raíces (finas y gruesas) para los $\frac{3}{4}$ del espacio de Voronoi restante para las distintas capas de profundidad del suelo mencionadas anteriormente. Se midió el volumen de roca, la densidad aparente y %contenido de agua del suelo entre las distintas capas de profundidad de muestreo de raíz. Por último, se extrajo la raíz principal, la cual fue cortada en las distintas capas de profundidad de muestreo de raíces. Todas las raíces fueron llevadas al laboratorio donde fueron lavadas y pesadas (peso fresco), luego se obtuvo el peso seco después de secar las raíces en un horno a 80°C por 7 días. Se calculó R_a por gramo de peso seco de raíz ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ graiz}^{-1} \text{ s}^{-1}$) y el %contenido de agua de raíz. Todo el procedimiento se repitió para la creación de una segunda calicata (las dos calicatas estaban ubicadas a más de 20m de distancia al árbol más cercano de *E. poepigiana*).

R_a total fue calculado como:

$$R_a = t \cdot \sum_{i=1}^n (r_{f_i} \cdot m_{f_i} + r_{g_i} \cdot m_{g_i}), \quad \text{Ec. 2.}$$

donde R_a es la respiración autotrófica total del café extrapolada para todo septiembre en $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}$; t es el tiempo en segundos para el mes de septiembre ($2.592 \cdot 10^6$ seg.); r_{f_i} y r_{g_i} son las tasas de respiración de raíces finas y gruesas en $\mu\text{molCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ para la capa i de profundidad de muestreo de raíz, respectivamente; y m_{f_i} y m_{g_i} son la masa seca (g) de raíz fina y gruesa para la capa i de profundidad de muestreo de raíz, respectivamente.

Por último, R_h total fue calculada como:

$$R_h = R_s - R_a, \quad \text{Ec. 3.}$$

donde, R_h es igual a la respiración heterotrófica total calculada para todo septiembre en $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}$, R_s la respiración del suelo promedio sobre la superficie del suelo antes de realizar la extracción de las raíces del suelo calculada para septiembre en $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}$; y R_a es la respiración autotrófica total del café calculada para septiembre en $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}$.

Se repitieron los cálculos de R_h con la utilización del promedio de R_s para septiembre de la parcela experimental “CoffeeFlux” SAC (solo los collares con más 20m de distancia al árbol más cercano de *E. poepigiana*) y del SFC_cp (promedio medido entre las 6hr y 16hr, que es el tiempo total transcurrido durante la excavación de la calicata). Posteriormente, se calculó y se promedió el % de partición de R_s en R_a y R_h .

2.5. Medición de la R_s en el bosque secundario:

En agosto de 2013 se colocó 18 collares de PVC (4.5cm de altura y 10.4cm de diámetro interno) en el suelo de un bosque secundario (BS) cercano a la parcela experimental “CoffeeFlux” del SAC, pero en un piso altitudinal mayor (1300m.s.n.m.), por lo cual se seleccionó una parcela control de SAC (SAC-Control) a la misma altura del BS (1300m.s.n.m.), en donde se colocó 10 collares de PVC. En septiembre 2013 se midió en el BS, SAC y SAC-Control, la R_s a través de una cámara respiratoria (LI-6400-09, Li-Cor, Inc., Lincoln) conectada a un analizador de gases infrarrojo (IRGA) de un Li-6200.

2.6. Análisis de datos:

La variabilidad intermensual de la R_s , temperatura y humedad de suelo de los datos recolectados entre el período 2010-2013 se evaluó con análisis de varianza de una vía (ANOVA, $\alpha= 0.05$) y prueba *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$). Además, la variabilidad intermensual y espacial conjunta de la R_s , temperatura y humedad de suelo de los datos recolectados entre el período 2010-2013, fue determinada con ANOVA de dos vías y prueba *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$).

Se realizaron regresiones lineales entre la R_s y la temperatura y humedad de suelo para los datos del periodo 2010-2013 ($\alpha= 0.05$). Asimismo, se realizaron regresiones lineales entre la R_s , temperatura y humedad del suelo y la distancia al árbol más cercano de *E. poepigiana* ($\alpha= 0.05$).

La variabilidad al nivel intermensual para los tres meses de medición (agosto, septiembre y octubre) y diaria entre día (6hr-17:30hr) y noche (18hr-5:30hr) de la R_s , temperatura y humedad de suelo obtenidas con el SFC_cp (n= 1382) fue analizada con gráficos de distribución de densidad, seguido por ANOVA y prueba de LSD Fisher para variabilidad entre meses y pruebas *t-students* para la variabilidad entre día y noche ($\alpha= 0.05$). Además, se promedió cada 30min para un ciclo de 24hr, la R_s , [CO₂] ambiente (10cm del suelo), temperatura (0 y 10cm) y humedad de suelo (15cm), y posteriormente se graficaron para observar los patrones entre las horas del día y noche.

Debido a que hubo algunos períodos de días faltantes en los datos recolectados por SFC_cp, se construyó un modelo empírico para estimar la R_s cada 30min para completar los periodos de días faltantes de la serie de tiempo del periodo de recolecta de datos. El modelo se construyó a partir de los valores de los ejes de un análisis de componentes principales (PCA), diseñado con la variables medidas cada 30min de precipitación, humedad de suelo (15cm) y aire, temperatura suelo (0cm y 10cm) y aire,

evapotranspiración potencial (ET_0), $[CO_2]$ ambiente (10cm y 26m del suelo) y GPP. Estas variables fueron seleccionadas entre un grupo de variables por su relación con R_s y por no presentar multicolinealidad estadísticas. Los datos estimados del modelo de R_s fueron validados a través de una regresión lineal con los valores reales de R_s ($\alpha=0.001$). Se construyó una serie en el tiempo con todos los datos de la R_s , precipitación y humedad de suelo (cada 30min) para explicar cambios en los patrones de R_s .

Se realizaron correlaciones de Pearson ($\alpha=0.05$) de las mediciones hechas por SFC_cp entre la R_s , temperatura (0 y 10cm) y humedad del suelo (10cm). Debido al fuerte impacto de la precipitación sobre la R_s (datos recolectados por SFC_cp), se hicieron regresiones lineales entre la R_s y R_{eco} y GPP medida cada 30min con un periodo mínimo de 21hr sin lluvia ($\alpha=0.05$).

Se comparó R_a por grama de raíz y % contenido de agua de raíz entre las raíces finas y gruesa a través de pruebas *t-students* ($\alpha=0.05$). Se graficó en el perfil de suelo por capa de profundidad de muestreo, la biomasa de raíces fina, gruesa y total, r_{fi} , r_{gi} , volumen de roca extraído, densidad aparente del suelo y % contenido de agua de suelo. Se comparó entre las distintas capas de profundidad del suelo, la respiración por grama de raíz, densidad aparente del suelo y %contenido de agua de suelo a través de ANOVA de una vía ($\alpha=0.05$). Se calculó el % R_a por capa de profundidad de muestreo de raíz. Por último, R_s entre BS, SAC y SAC-Control fueron comparadas con ANOVA de una vía y prueba *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$).

Los ajustes polinomios de orden dos de todas las tasas cambio de la $[CO_2]$ en el sistema cerrado del SFC_cp fueron calculados con programaciones hechas con MatLab versión 2012^a (<https://www.mathworks.com/>). Todas las pruebas estadísticas fueron realizadas en el programa R versión 3.0.2 (R Development Core Team 2010, Crawley 2007).

3. RESULTADOS

3.1. Variabilidad intermensual y espacial de la respiración del suelo (R_s):

Se encontró diferencias significativas en R_s , temperatura y humedad de suelo al nivel intermensual para el período de medición entre 2010-2013 (Fig. 1: A, B y C). La estación lluviosa en mayo–junio y octubre –noviembre muestran el doble de respiración ($4\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que en la estación seca, además podemos observar un patrón de caída de la R_s después de noviembre hasta abril, posteriormente ocurre un rápido incremento de la R_s con el inicio del primer periodo de lluvia (Fig. 1: A). En este análisis, el uso de la humedad del suelo como una covariable nos permite obtener la variabilidad intermensual de la R_s sin el efecto de la humedad del suelo.

Por otra parte, R_s y humedad de suelo fue significativamente diferente entre línea e interlínea de cultivo (Fig. 1: D y F), pero en la temperatura no hubo diferencia significativa entre línea e interlínea (Fig. 1: E). Las mayores diferencias entre línea e interlínea de cultivo en R_s y humedad del suelo fueron medidas en los meses del época lluviosa.

Además, se evidenció una débil correlación positiva ($R^2 = 0.04$, $p < 0.001$) entre la temperatura del suelo y R_s (Fig. 2: A), y negativa para la humedad de suelo y R_s (Fig. 2: B). Asimismo, hubo correlación positiva entre la humedad y temperatura de suelo con la distancia al árbol más cercano de *E. poepigiana* (Fig. 3: B y C). Singularmente, la R_s y la distancia al árbol más cercano no estuvo correlacionada (Fig. 3: A).

3.2. Variabilidad infradiaria:

En el periodo de mediciones continuas (cada 30min, entre agosto a octubre 2013) se encontró diferencias significativas intermensuales en R_s , la temperatura (0cm y 10cm) y humedad de suelo (Fig. 4: A, B, C y D). Curiosamente, R_s no fue significativamente diferente entre mediciones diurnas (6 a 17hr) y nocturnas (18 a 5hr) (Fig. 4: E), aunque la temperatura (0cm y 10cm) y humedad del suelo fueron significativamente diferentes entre las mediciones diurnas y nocturnas (Fig. 4: F, G y H). La densidad de probabilidad utilizada en la Fig. 4 nos permite inferir el efecto de alguna otra variable sobre la distribución de los datos, hemos observado que la densidad de distribución bimodal de las comparaciones intermensuales de la temperatura y humedad del suelo es producto de la diferencia entre los datos medido en el día y noche. Estos resultados son consistentes con la medición promedio cada 30min para un periodo de 24hr, donde R_s no muestra un patrón definido entre día y noche (Fig. 5: A), y donde la temperatura (a 0cm) y humedad de suelo si evidencian diferencias entre las horas del día y noche (Fig. 5: A, C y D). Además, la $[\text{CO}_2]$ ambiente (10cm del suelo) evidencia diferencias entre las horas del día y noche (Fig. 5: B).

Por otra parte, el modelo construido para completar las mediciones faltantes de R_s (cada 30min) para el periodo del 21 agosto-3 octubre 2013, tuvo un ajuste significativo entre los datos reales y modelados (Fig. 6: B), y, debido a su capacidad predictiva ($R^2 =$

0.6), este modelo fue utilizado para completar los días faltantes de la serie de tiempo del 21 agosto -3 octubre 2013 (Fig. 7). La serie de tiempo (Fig. 7) muestra un patrón de la disminución de la R_s en los días lluviosos y una tendencia del aumento de la R_s con la disminución de la humedad del suelo después de una lluvia. Estas tendencias son consistentes con los resultados de las correlaciones negativas entre la R_s , la precipitación y humedad del suelo (Fig. 8). Además, hubo una débil correlaciones positivas entre R_s y la temperatura del suelo (Fig. 8), resultados que son consistente con las correlaciones positivas entre R_s y la temperatura del suelo de los datos históricos del periodo 2010-2013 (Fig. 2: A).

Por último, las mediciones en un periodo mínimo de 21hr sin lluvia de R_{eco} y GPP estuvieron correlacionadas con R_s (Fig. 9). Este resultado es de relevancia debido a que apartir de un solo punto de medición de R_s fue posible relacionar con la Reco y GPP del todo el ecosistema del SAC.

3.3. Separación de la R_s en R_a y R_h :

No hubo cambios significativos ($p > 0.05$) entre las distintas capas de profundidad del suelo en la respiración por gramo de raíz (Fig. 10: B), densidad aparente del suelo (Fig. 10: D) y %contenido de agua de suelo (Fig. 10: E). La densidad aparente, el contenido de agua y volumen de roca del suelo fueron rasgos medidos en el perfil del suelo únicamente como variables de control de posibles cambios en la biomasa de raíz en el perfil de suelo.

La respiración por gramos de raíz fue significativamente mayor en las raíces finas que en gruesas (Fig. 11: A). Si usamos el % de contenido de agua en las raíces como un indicador de la proporción de células vivas, encontramos una mayor R_a entre mayor sea el % de contenido de agua, esto es consistente con el mayor % contenido de agua encontrado en la raíces finas que en gruesas (Fig. 11: B). Por eso la respiración autotrófica de cada capa refleja esencialmente la biomasa radical contenida en la capa (Fig. 10: A y B). El 67.4% de la R_a total fue producida en la capa entre 0-30cm de profundidad del suelo (Fig. 12). Según nuestro método, se indicaría que el 86.8% (± 2.4 EE) de la R_s sería producto de R_a y el restante 13.2% (± 2.4 EE) de R_h (Fig. 12).

3.4. Comparación de la R_s entre sistema agroforestal de café (SAC) y bosque secundario (BS):

BS presentó 1/3 de R_s mayor que en el SAC y SAC-control (Fig. 13). No se encontró diferencias significativas entre el SAC y SAC-control (Fig. 13). Recordemos que el BS y el SAC se encuentran a diferente altura (1300 y 1000m.s.n.m, respectivamente), por lo cual requerimos de la comparación entre el BS y un SAC-control a la misma altura, para eliminar el posible efecto de la altura sobre la R_s . No encontrar diferencia significativa entre SAC y SAC-control por lo cual descartar el efecto de la altura sobre la R_s .

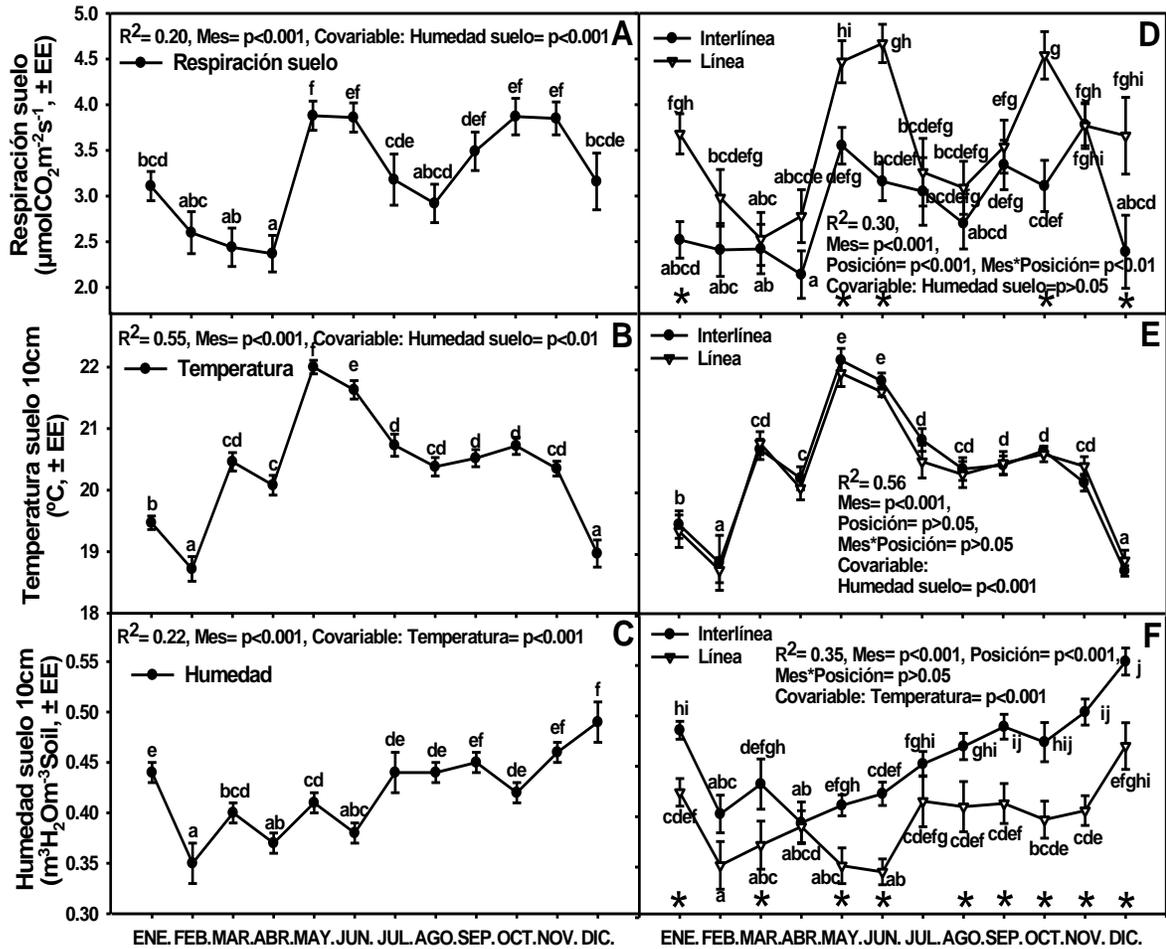


Fig. 1. Comparación intermensual (período: 2010-2013) y espacial (línea e interlínea de cultivo) de la respiración del suelo, temperatura y humedad de suelo en un sistema agroforestal de café. A, B y C: comparación intermensual de las variables. D, E y F: comparación intermensual y entre línea e interlínea de cultivo. EE: error estándar, R^2 : coeficiente de determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha=0.05$. Asteriscos: señala diferencia significativamente de la variable en un mismo mes entre línea e interlínea, $\alpha=0.05$.

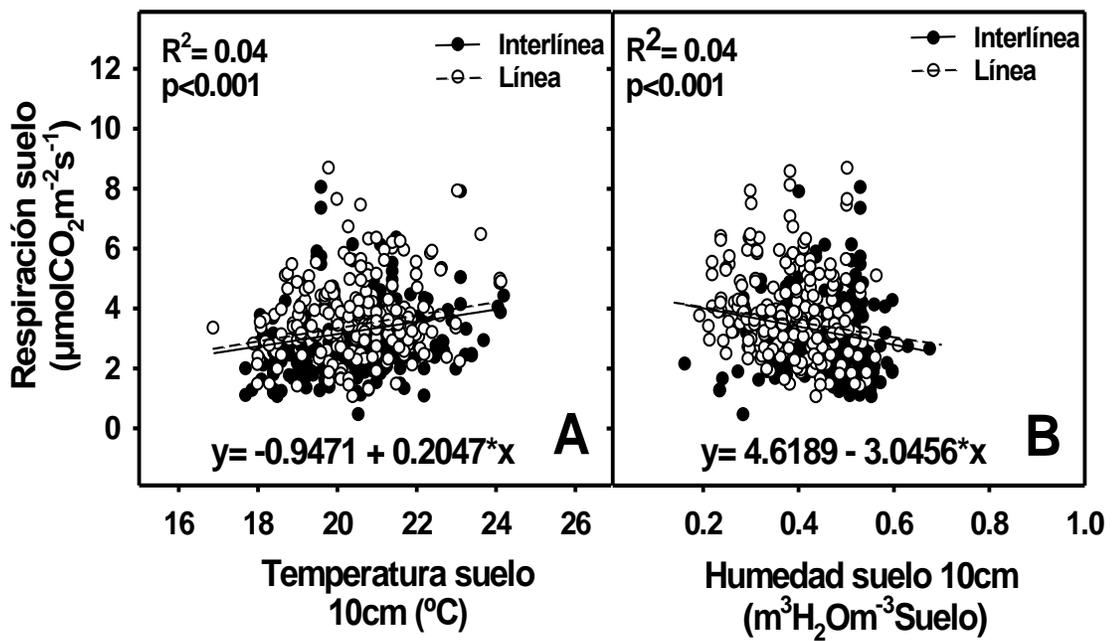


Fig. 2. Relación entre la respiración del suelo y la temperatura (A) y humedad del suelo (B) en un sistema agroforestal de café (periodo: 2010-2013, n= 555). R^2 : coeficiente determinación de la regresión lineal para los datos conjuntos (línea e interlínea).

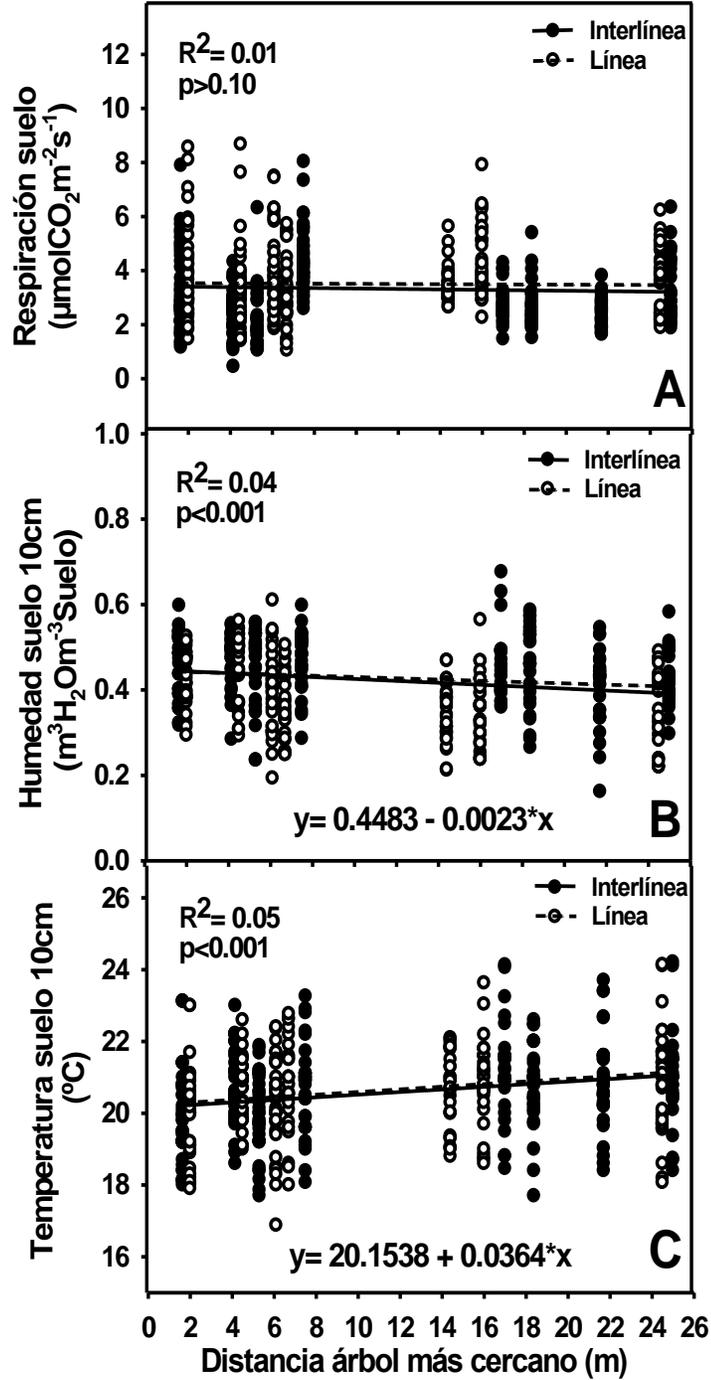


Fig. 3. Relaciones entre la distancia al árbol más cercano de *E. poepigiana* y la respiración del suelo (A), la temperatura (B) y humedad del suelo (C) en un sistema agroforestal de café (periodo: 2010-2013, n= 555). R^2 : coeficiente determinación de la regresión lineal para los datos conjuntos (línea e interlínea).

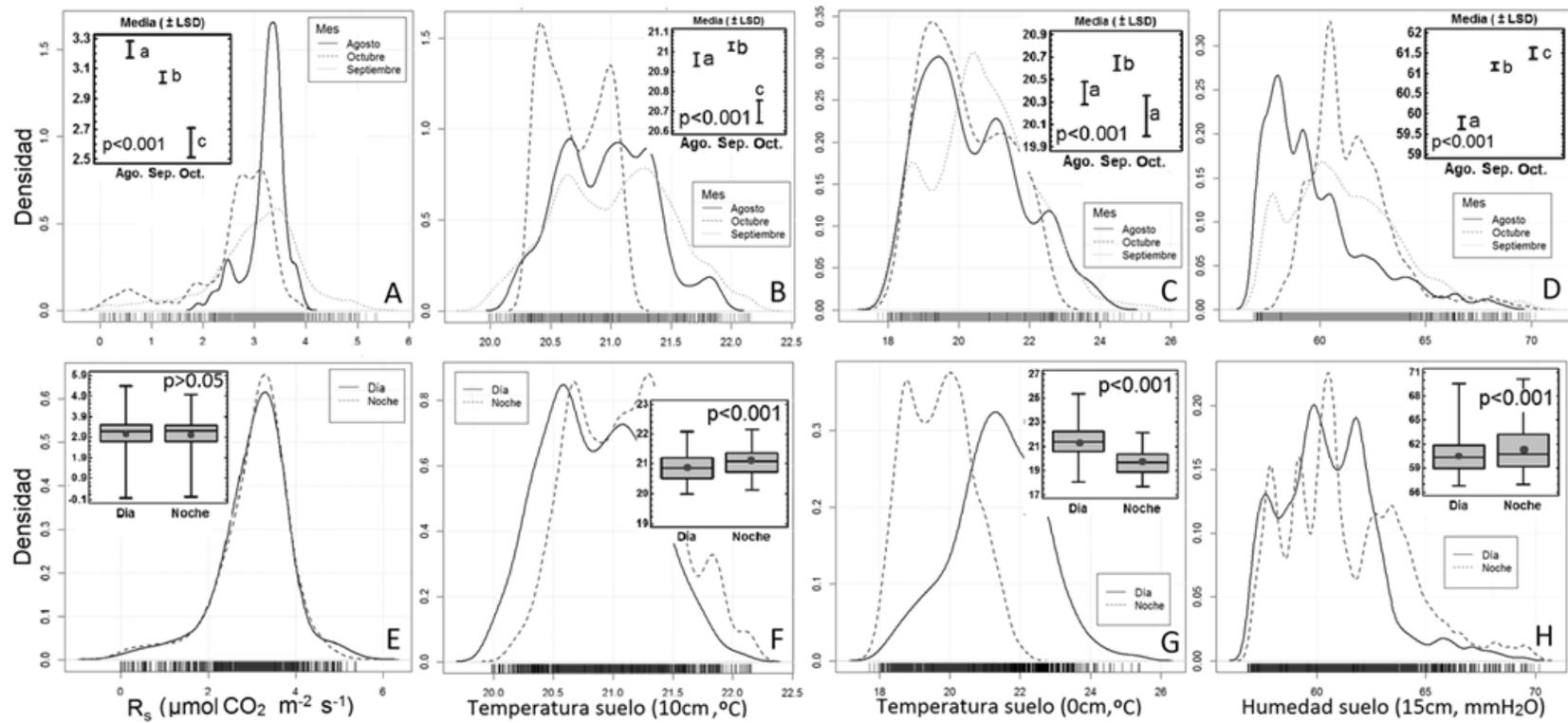


Fig. 4. Densidad de la distribución de las mediciones continuas (sistema fijo y continuo a corto plazo: SFC_cp, cada 30min) de la respiración de suelo (R_s), la temperatura a 10cm y a 0cm y humedad del suelo (33 días de medición, $n= 1382$) en un sistema agroforestal de café. A, B, C y D: comparación de la variable entre meses (sub-figura: ANOVA, $\alpha= 0.05$, con pruebas a posteriori LSD de Fisher, $\alpha= 0.05$). E, F, G y H: comparación de la variable entre el día y noche (sub-figura: prueba t- Student, $\alpha= 0.05$, círculo rojo: media, caja: contiene el 50% observaciones, línea en caja: mediana, intervalo inferior y superior: valor mínimo y máximo, respectivamente).

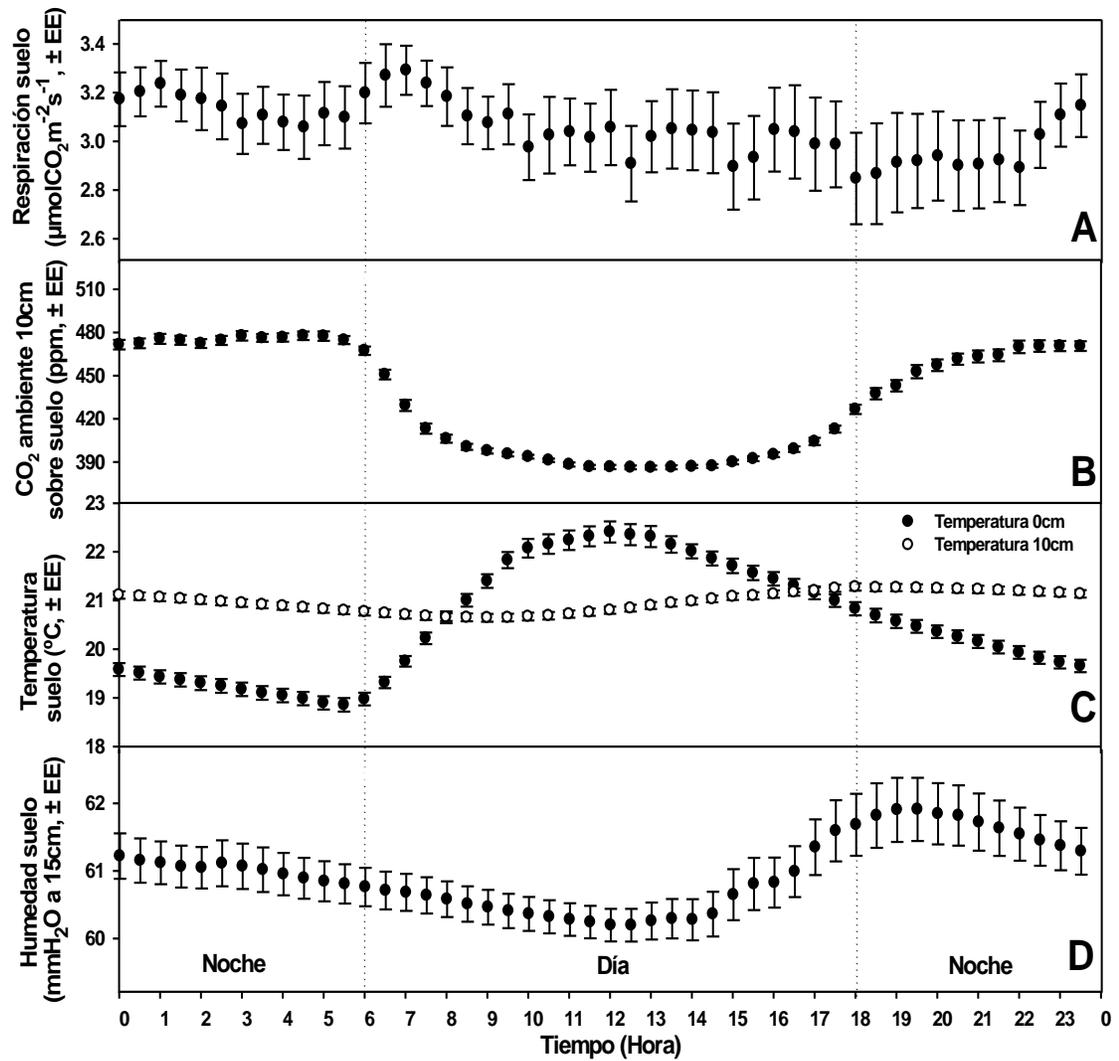


Fig. 5. Medición continua (cada 30min) de la respiración de suelo (A), el CO_2 ambiente (B), la temperatura (C) y humedad del suelo (D) en un sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp). Cada punto contiene en promedio 33 días de medición. EE: error estándar.

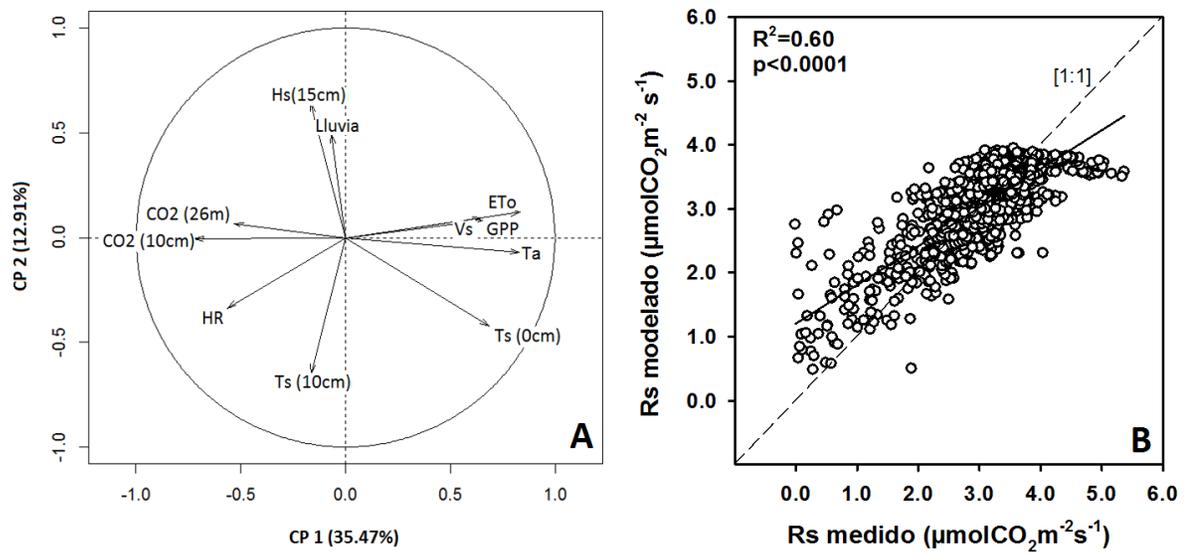


Fig. 6. A: Análisis de componentes principales (PCA) con 11 variables utilizadas (lluvia, humedad de suelo (15cm, Hs) y aire (HR), temperatura suelo (Ts: 0cm y 10cm) y aire (Ta), evapotranspiración (ETo), [CO₂] ambiente (CO₂: 10cm y 26m del suelo), velocidad del viento (Vs) y GPP). **B:** Comparación de los datos medidos (cada 30min) de respiración de suelo (R_s) y estimados a partir de un modelo empírico construido con 10 ejes del PCA. R^2 : coeficiente determinación, $n= 1382$. Línea continua: ajuste lineal entre los datos medidos y estimados por el modelo. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp).

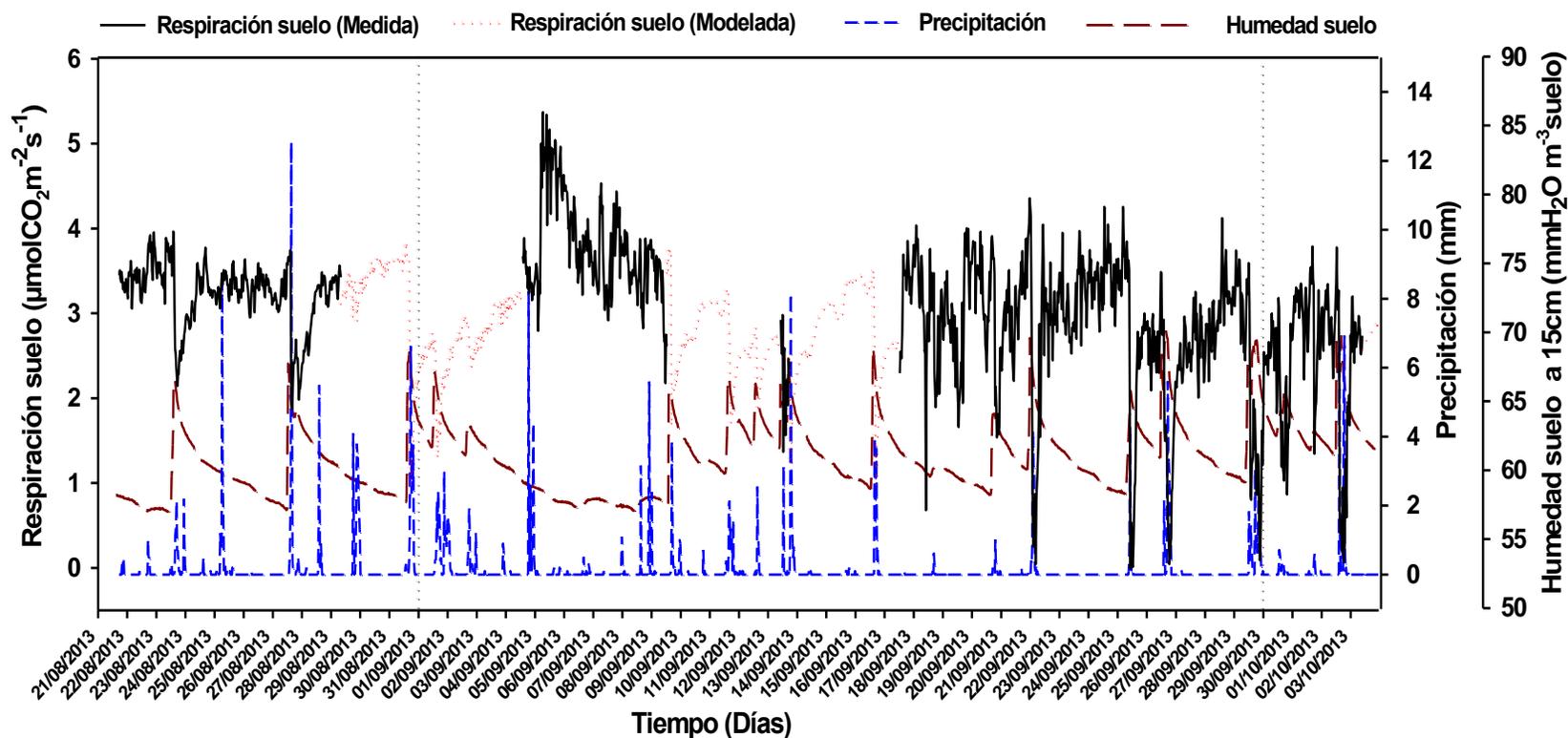


Fig. 7. Medición continua (cada 30min) de la respiración del suelo, la precipitación y la humedad de suelo en un sistema agroforestal de café. Línea roja: valores estimados a partir del modelo en la Fig. 6. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp).

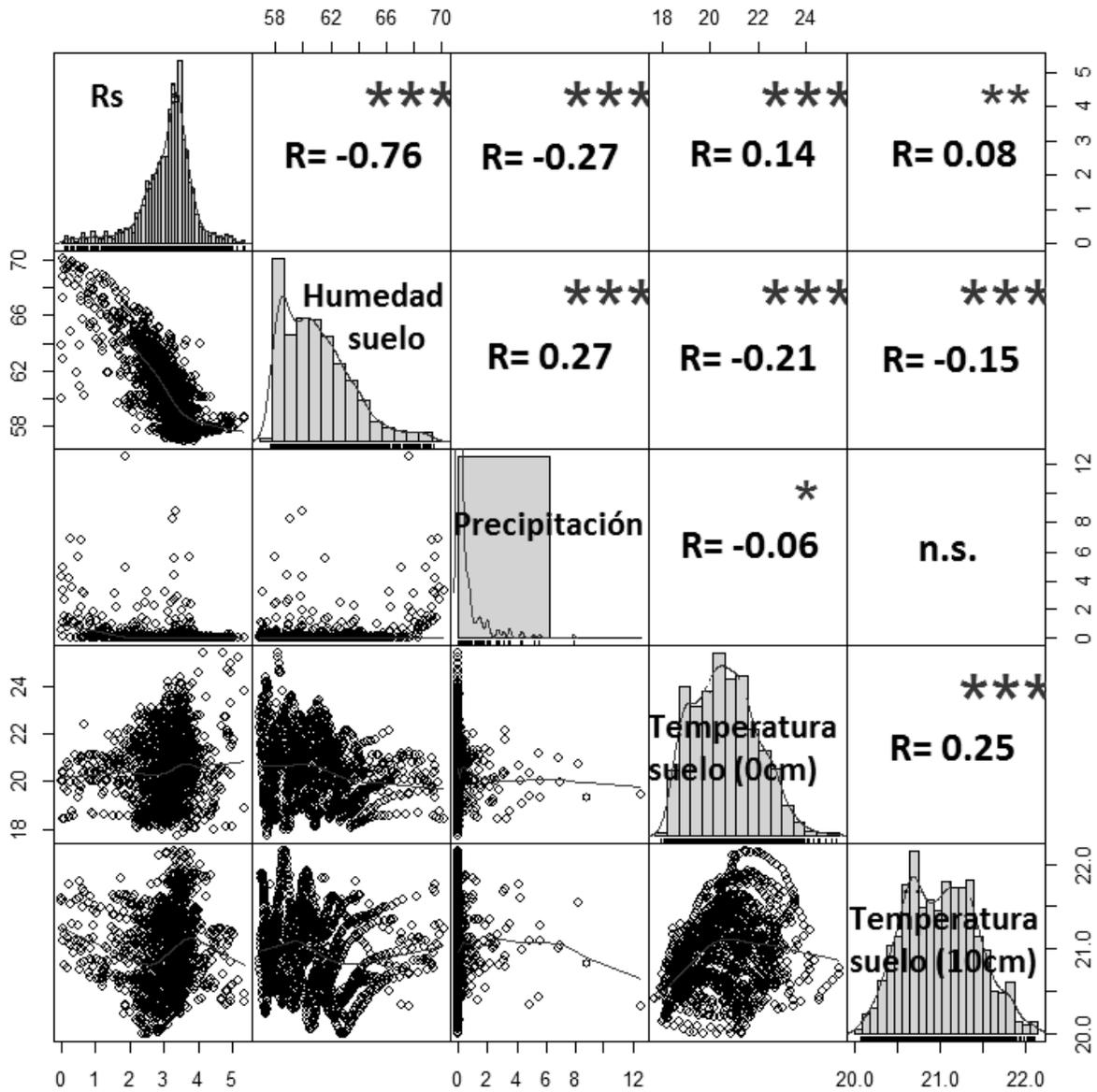


Fig. 8. Matriz de correlaciones de Pearson ($\alpha= 0.05$) de la respiración de suelo (R_s), humedad, precipitación y temperatura (0cm y 10cm) del suelo en un sistema agroforestal de café. Datos de medición continua (cada 30min). R: coeficiente de correlación, *: $p<0.05$, **: $p<0.01$; ***: $p<0.001$. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp).

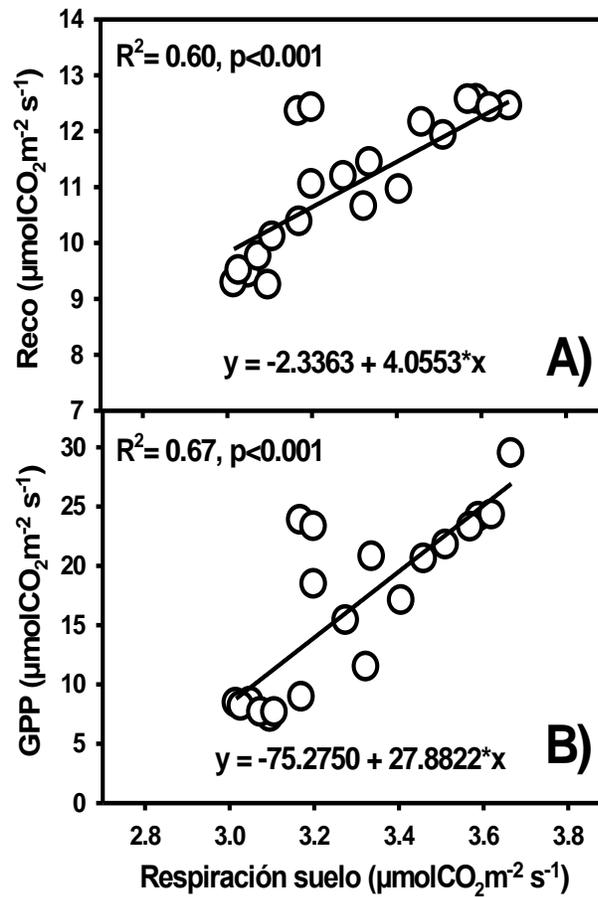


Fig. 9. Relación entre la respiración del suelo y la respiración del ecosistema (R_{eco} : A, $n= 20$) y productividad primaria neta (GPP: B, $n= 20$), medida en un período mínimo de 21hr sin lluvia. Sistema agroforestal de café en un punto medido con sistema fijo y continuo a corto plazo (SFC_cp). Un punto representa una valor medido cada 30min.

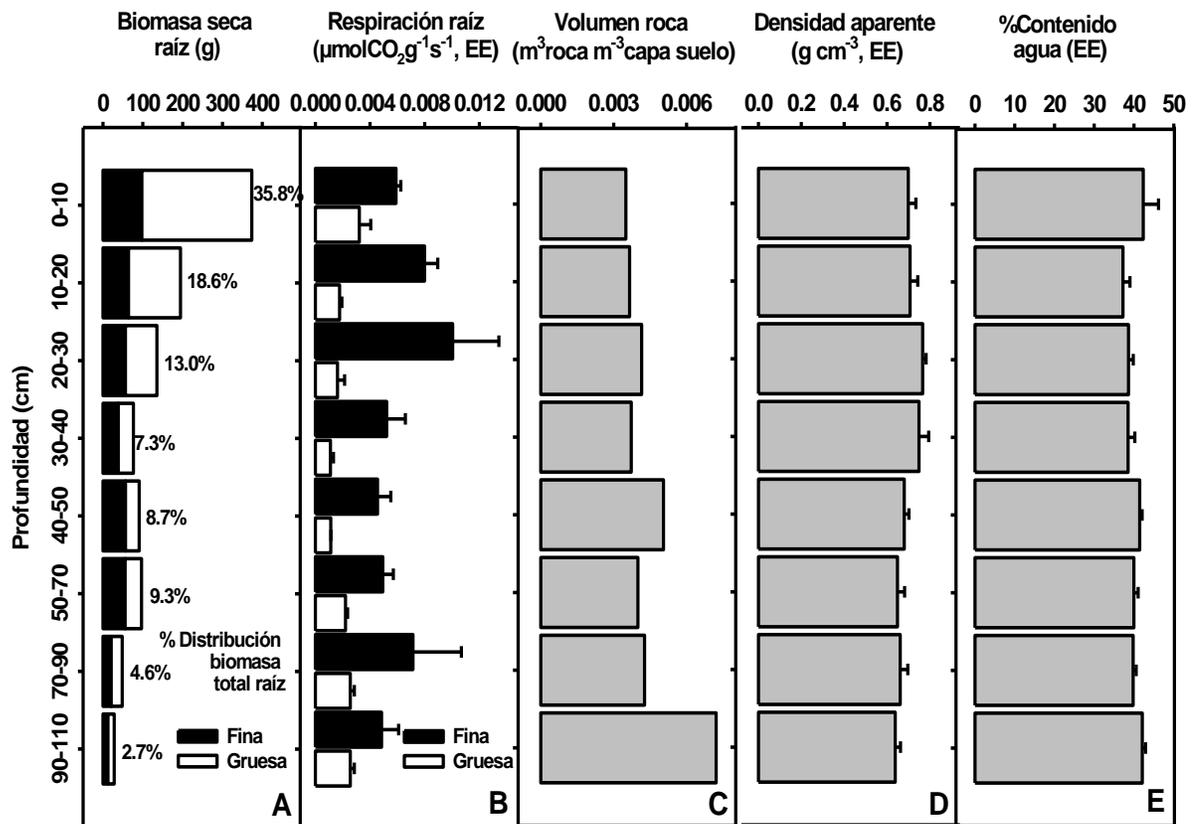


Fig. 10. Distribución de la biomasa seca (A) y respiración de raíz de café (B), volumen de roca (C), densidad aparente (D) y %contenido de agua del suelo (E), para distintas capas de profundidad del suelo en un sistema agroforestal de café. EE: error estándar.

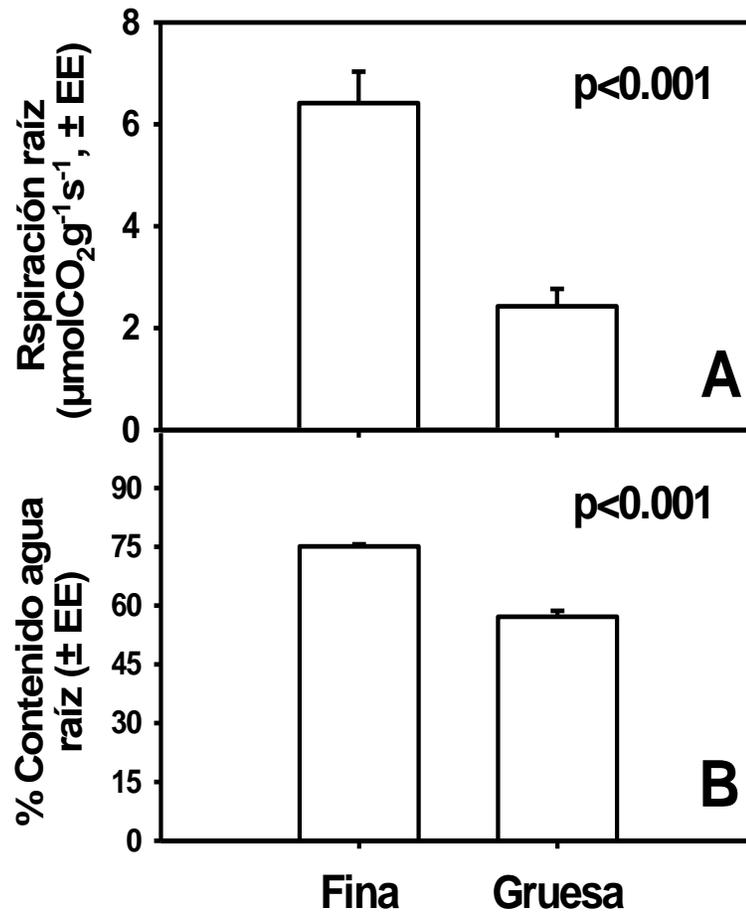


Fig. 11. Comparación entre raíces finas y gruesas de café de la respiración (A) y % contenido de agua (B) (prueba t- Student, $\alpha= 0.05$, EE: error estándar).

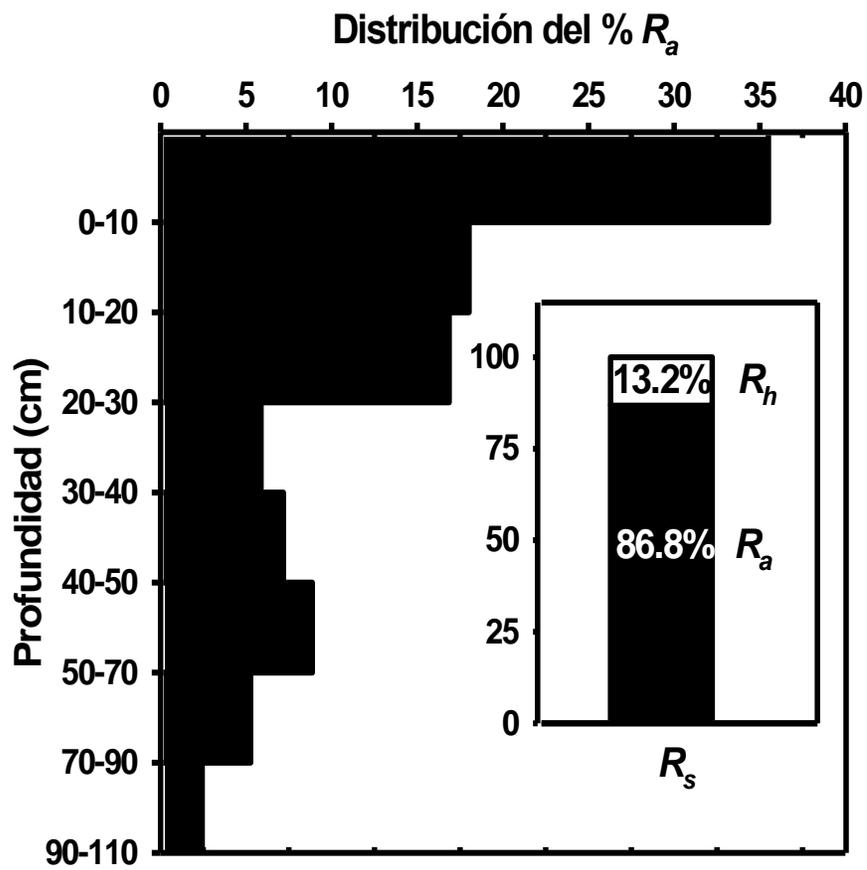


Fig. 12. Partición de $R_s = R_a + R_h$.

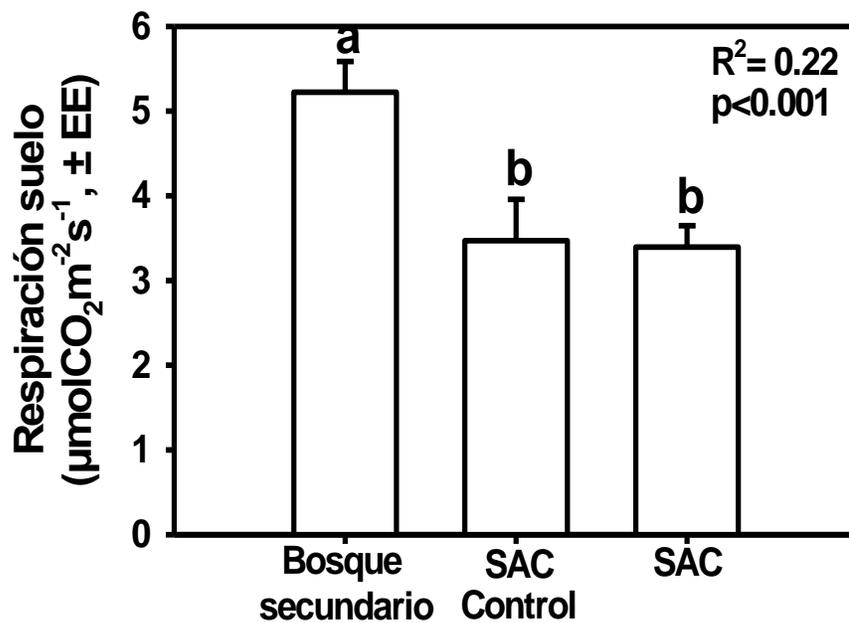


Fig. 13. Comparación de la respiración del suelo entre los sistemas agroforestales de café (SAC: 1000m.s.n.m. y SAC control: 1300m.s.n.m) y bosque secundario de origen (1300m.s.n.m.). EE: error estándar. R^2 : coeficiente de determinación, letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha= 0.05$.

4. DISCUSIÓN

4.1. Variabilidad intermensual y espacial de la respiración del suelo (R_s):

En esta investigación se encontró variabilidad intermensual de la R_s para los datos analizados del periodo 2010-2013 y los datos recolectados por SFC_cp. Del mismo modo, la temperatura y humedad del suelo mostraron una variabilidad intermensual que pueden explicar el cambio anual de la R_s . La tasa de R_s está controlada principalmente por la biota del suelo, que a su vez son explicados por los cambios de la temperatura y la humedad del suelo al nivel temporal (R_a) (Raich & Schlesinger 1992, Tufekcioglu *et al.* 2001, Han *et al.* 2007). Estos factores interactúan y modifican la productividad de los ecosistemas terrestres y la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo, los que impulsando así la variación temporal de la R_s (Wiseman & Seiler 2004). Además, la variabilidad encontrada entre meses puede ser explicada por cambios en la productividad de las raíces. Han *et al.* (2007), han encontrado un aumento de la R_s con el incremento subterránea de productividad primaria neta (NPP) durante la estación de crecimiento de cultivo. NPP puede ser el factor más importante que controla la biota y los procesos bajo el suelo en el ecosistema (Raich & Tufekcioglu 2000, Han *et al.* 2007). Asimismo, es probable que los cambios de la R_a sean sensibles a las variaciones estacionales (lluviosa y seca), ya que la respiración de las raíces depende en gran medida de la cantidad de fotosintatos trasladadas desde la parte aérea de la planta (Högberg *et al.* 2002, Curiel-Yuste *et al.* 2004).

Por otra parte, se encontró una heterogeneidad espacial en la R_s y humedad de suelo, donde la mayor R_s fue encontrada en línea de cultivo de café en comparación a la interlínea, y el resultado opuesto para la humedad del suelo. La temperatura del suelo no mostro cambios significativos entre línea e interlínea de cultivo. Nosotros hipotetizamos que una mayor biomasa radical en la línea del cultivo podría crear una mayor R_s y una menor humedad debido a la absorción del agua por las raíces. En investigaciones anteriores se han encontrado patrones similares de variación espacial de R_s a pequeña escala en correspondencia a la cantidad de biomasa radical. Por ejemplo, Fang *et al.* (1998) observaron que el flujo de CO₂ del suelo bajo árbol fue significativamente más alta que en zonas alejadas de árbol (menor biomasa radical). Pangle & Seiler (2002) observaron significativamente el incremento de las tasas de R_s cerca de la base de las plántulas de pino en comparación con las tasas a una mayor distancia de las plántulas. En consecuencia, mientras que los resultados de variación temporal de la temperatura del suelo muestra ser indicadores de los cambios de R_s (datos del periodo 2010-2013 y SFC_cp), aún siguen siendo insuficientes para explicar las variaciones espaciales de la R_s dentro de un sitio o entre sitios cercanos (Xu & Qi 2001, Tang & Baldocchi 2005). De este modo, los cambios espaciales de R_s son mayormente atribuidos a la humedad del suelo y a posibles cambios de la biomasa o de actividad de raíces.

La temperatura del suelo y R_s estuvieron correlacionadas positivamente. Tendencias comúnmente informadas en la mayorías de estudios (Epron *et al.* 2004, Epron *et al.* 2006). Sin embargo, la precipitación y la humedad del suelo tuvieron una tendencia poco común, una relación inversa con la R_s . Esta tendencia fue informada en pocas investigaciones (Kiese & Butterbach-Bahl 2002, Hergoualch *et al.* 2008), ya que en la mayoría de los estudios en suelos tropicales han informado la disminución de la R_s en condiciones de reducción de precipitación y humedad del suelo (época seca, por ejemplo, Cattanio *et al.* 2002, Ishizuka *et al.* 2002, Epron *et al.* 2006). La porosidad común en el tipo de suelo Andisol de nuestra área de estudio podría ser la causa a nuestro resultado controversial, ya que se ha informado en sistemas agroforestales de café con suelo Andisol, la disminución de la R_s con el incrementos de humedad de suelo (Hergoualch *et al.* 2008). Hipotetizamos que el incremento de los niveles de humedad de suelo causó la saturación de los microporos del suelo limitando el intercambio gaseoso en el proceso de R_s . En consecuencia, podemos esperar una variabilidad importante de la R_s entre mes lluviosos y secos del sitio de estudio, los cuales son consistentes con los resultados de R_s y humedad de suelo (datos: SFC_cp).

La relación de la R_s con la distancia al árbol más cercano de *E. poeppigiana* no estuvo correlacionada, pero la humedad y temperatura del suelo mostraron patrones leves de correlaciones, que además fueron inverso este sí (correlación negativa para humedad y positiva para la temperatura). De este modo, la sombra del árbol modifica estas variables de forma opuesta (cerca del árbol mayor humedad y menor temperatura) lo que puede interactuar y cancelar el mínimo efecto que podría tener la distancia al árbol sobre la R_s .

4.2. Variabilidad infradiaria:

Los valores promedios cada 30min de R_s para un ciclo de 24hr no evidencian estadísticamente cambios significativos entre las horas diurnas o nocturnas. Descriptivamente se observa que la máxima R_s promedio es registrada a las 7hr, y después se observa una disminución periódica de la R_s . Tendencia que podría ser significativamente encontrada bajo un mayor número de muestra. Por consiguiente, se recomienda un muestreo a largo plazo, mayor a los 33 días de recolecta de datos de este estudio. No obstante, los promedios cada 30min de [CO₂] ambiente, temperatura y humedad de suelo si muestra patrones claro para un ciclo de 24hr, los cuales podría ayudar a explicar los pequeños cambios de R_s entre las diferentes horas del día. En una escala temporal mayor de la R_s (datos recolectados por SFC_cp y graficados en la serie de tiempo para todo el periodo de estudio) evidencia claramente cambios significativamente y proporcionalmente inversos entre la R_s y la precipitación y humedad del suelo. Estas tendencias han sido ampliamente consistentes con todos los resultados en este estudio de correlación y variabilidad temporal de la R_s y humedad del suelo. Tendencias que suelen ser informada en pocas investigaciones (Kiese & Butterbach-Bahl 2002, Hergoualch *et al.* 2008), que podría ser considerado típico para los SAC con el tipo de suelo Andisol (Hergoualch *et al.* 2008).

4.3. Separación de la R_s en R_a y R_h :

En este estudio se demuestra una mayor respiración en la raíces fina ($<2\text{mm}$) que en gruesas ($>2\text{mm}$). Marsden *et al.* (2008) ha encontrado un 60% de respiración en raíces finas ($<2\text{mm}$) mayor que en raíces gruesas ($>2\text{mm}$) y Pregitzer *et al.* (1998) han demostrado una relación significativamente negativa entre la respiración de raíz y su diámetro. Los cambios en R_a entre diferentes diámetros de raíz, puede estar relacionado a su contenido de nitrógeno (correlación positiva encontrada en Marsden *et al.* 2008) y a una mayor proporción de células vivas entre las capas de tejido radicular. Si usamos el % de contenido de agua en las raíces como un indicador de la proporción de células vivas, encontramos una mayor R_a entre mayor sea el % de contenido de agua, esto es consistente con el mayor % contenido de agua encontrado en la raíces finas que en gruesas.

La relación significativa entre la R_s y R_{eco} , evidencia que el 25% de la R_{eco} en días con 21hr sin lluvia (medición cada 30min) es proveniente de R_s , y que el restante 75% sería producto de la respiración aérea de las plantas (hojas y tallos). Además, la relación significativa entre la R_s y GPP (cada 30min, con 21hr sin lluvia), muestra que el aumento de la GPP es 28 veces mayor al incremento de R_s . Se estima que la mitad de GPP se pierde por R_a y que 1/3 de R_a sea correspondiente a la respiración autotrófica subterránea (R_a). Así, 1/6 de GPP terminaría en $R_{a,s}$. Para llegar a 1/28, sería decir que $R_{a,ss}$ sería 1/5 de R_s , i.e. 20%. 20% es una tasa más probable según la literatura que el 87% que hemos obtenido con nuestro método de separación. sin embargo se requiere validación del modelo, por ejemplo, la diferencia entre la R_{eco} y la respiración aérea de las planta debería ser proporcional a la R_s . Estos resultados deben ser considerados como pautas para la construcción futura de modelos más robustos.

Según nuestro método de investigación de la partición entre R_a y R_h . El 87% de la R_s hubiera sido producida por R_a y el restante 13.2% por R_h . Este resultado esta muy por arriba de la contribución media estimada de R_a informada por Hanson *et al.* (2000), la cual esta entre el 50 y 60%. Igualmente, muchos estudios en suelos de ecosistemas forestales han demostrado que la R_a representa alrededor de la mitad de la respiración del suelo (Ewel *et al.* 1987, Nakane *et al.* 1996, Epron *et al.* 2006), y que se correlacionó positivamente con la biomasa de raíces finas (Zhu *et al.* 2009, Maier & Kress 2000) debido a descomposición raíces muertas y a exudados de raíz que proporcionar sustratos de carbono a la microflora del suelo (Epron *et al.* 2006, Lee & Jose 2003). Esta contribución de la R_a a la R_s esta sujeta por una gran variedad espacial (Subke *et al.* 2006), estacional (Epron *et al.* 2001, Lavigne *et al.* 2003) y por las perturbaciones inherentes debido a la metodología de partición (Bond-Lamberty *et al.* 2004, Kuzyakov 2006, Ngao *et al.* 2007). No podemos negar el efecto de estos factores de variabilidad, sin embargo creemos que los factores más destacantes de la alta contribución a la R_a este relacionada a la estacionalidad y NPP subterránea del café. Créemos que nuestra evaluación de la biomasa radicular sea realística, o por lo menos no sobreestimada, porque en recolección de raíces finas, solo se puede ocurrir subestimación. Ademas, creemos que la respiración radicular medida sea correcta o

subestimada (por razón de haber cortado las raíces. Así que es muy sorprendente de llegar a un porcentaje de 87% de R_a , porque también la respiración superficial ha sido medida de manera muy consistente con los datos de tenemos de la parcela a largo plazo. En el calculo, faltaría también la respiración debida a la rhizosfera (exudates). Así que esperábamos más una subestimación de R_{ar} , no sobreestimacion. Una otra posibilidad sería que el CO₂ de la respiración radícula salga no por la superficie del suelo, pero por la savia, a través del palo (cf EPRON, 2013). Si era así, sería más conveniente de correlar R_{rot} con R_{eco} , no con R_{sol}

4.4. Comparación de la R_s entre sistema agroforestal de café (SAC) y bosque secundario (BS):

BS presento un 0.33% de R_s mayor que en el SAC. Mismo resultados ha sido obtenidos por Bae *et al.* (2012), estos investigadores encontraron en época lluviosa un 0.33% de R_s mayor en bosque secundarios en comparación a dos sistemas agroforestales, el primero dominado por *Gmelina arborea* con cultivo de coffee (*Coffea sp.*), cacao (*Theobroma cacao* L.) y zinger (*Zingiber officinale* Roscoe) en el sotobosque, y el segundo dominado por *Dipterocarpus* con cultivo de cacao en el sotobosque. Asimismo, Hertel *et al.* (2009) informan tasas de R_s significativamente mayor en bosques inalterados y ligeramente perturbados que en sistemas agroforestales. Si usamos la R_s como un indicador de la productividad del ecosistema (Raich & Schlesinger 1992, Hanson *et al.* 1993), nuestros resultados nos sugiere una mayor productividad subterránea en el BS en comparación al SAC, ya que se ha informado de mayor biomasa de raíces finas en el bosque secundario que en los sistemas agroforestales (Bae *et al.* 2012).

4.5. Conclusiones

La variabilidad de la R_s es encontrada al nivel intermensual, pero en un ciclo de 24hr no es observable. Esta variabilidad intermensual de la R_s no fue explicada mayormente por la temperatura y humedad del suelo entre los meses, aunque si habían correlaciones significativas. Tampoco estos factores no lograron explicar la variabilidad de la R_s al nivel espacial (línea e interlínea de cultivo). Es más probable que la NPP subterránea, siguiendo la fenología de las matas de café y la ocalización de carbono subterránea logre explicar estos cambios de R_s , pero esta información es fuera de nuestra contribucion. Por otra parte, el estudio logro determinar las tasas de R_a por gramo de raíces para raíces finas y gruesas, donde la mayor R_a fue encontrada en las raíces finas. Resultado relevante para estimar la R_a total de los SAC debido a la ausencia de investigaciones similar para este tipo de ecosistema. Por último, los resultados de este estudio indican, en cierta medida, que el contraste en la R_s entre el BS y el SAC, se debe a diferencias entre la productividad subterránea. Se resalta en esta investigación que solo se consideró la comparación de la R_s entre los ecosistemas, por lo cual son necesarios mayores estudios de los flujos de carbono (partes aéreas y subterráneo de las plantas) para poder tener un presupuesto neto comparable entre los ecosistemas y que ayuden demostrar el impacto total del cambio de uso del suelo sobre los flujos de carbono.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto de investigación fue financiado por Ministerio de Ciencia y Tecnología de Costa Rica (MICIT), Consejo Nacional para Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Costa Rica (CONICIT), Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE, Costa Rica) y el Centro de Cooperación Internacional en Investigación Agronómica para el Desarrollo (CIRAD, Francia). Los proyectos SOERE F-ORE-T, ANR-Ecosfix y AIRD-SAFSE permitieron financiar las investigaciones de campo. Se agradece a Pablo Siles por las revisiones y comentarios hechos a este manuscrito. Fabien Charbonnier por su apoyo brindado en la programación de códigos en MatLab. Alejandra Barquero, Álvaro Barquero, Carlos Barquero, Alejandro Barquero, Tadeo Camacho, Federico Odio y Florian Guidat por su apoyo en la recolecta de datos.

RESUMEN

Los sistemas agroforestales de café (SAC) están entre las prácticas más extendidas en las zonas tropicales para recuperar áreas degradadas y deforestadas, cuyo interés particular es equilibrar el presupuesto de carbono global. Esta investigación fue desarrollada en un SAC y tuvo como objetivos: (i) medir la variabilidad temporal y espacial de la respiración del suelo (R_s) de un SAC durante un período de cuatro años; (ii) establecer las relaciones de la precipitación, temperatura, humedad, respiración del ecosistema (R_{eco}) y productividad primaria neta (GPP) sobre la R_s y construir un modelo empírico para predecir R_s ; (iii) separar la R_s entre respiración autotrófica (R_a) y heterotrófica (R_h); (iv) comparar la R_s entre un SAC y un bosque secundario (BS). Se encontró diferencias significativas en R_s , temperatura y humedad de suelo al nivel intermensual para el período de medición entre 2010-2013. R_s y humedad de suelo fueron significativamente diferentes entre línea e interlínea de cultivo. Además, se evidenció correlación positiva entre la temperatura del suelo y R_s , y negativa para la humedad de suelo y R_s pero las pendientes y los R^2 fueron muy bajos. Sin embargo, estos factores considerados solos no lograron explicar bien la variabilidad de la R_s al nivel espacial (línea e interlínea de cultivo). Agregando R_{eco} , GPP y unos factores climáticos permitió explicar 60% de la variabilidad temporal de R_s , pero no la variabilidad espacial. Es probable que la fenología de la planta de café y su NPP subterránea logren explicar estos cambios, pero esta información queda fuera de nuestra investigación. De manera sorprendente, R_s no fue significativamente diferente a varias distancias del árbol de sombra, ni entre mediciones diurnas y nocturnas. La relación significativa entre la R_s y R_{eco} , indicaría que el 25% de la R_{eco} en días con 21hr sin lluvia sería proveniente de R_s . Además, la relación significativa entre la R_s y GPP, muestra que el aumento de la GPP sería 28 veces mayor al incremento de R_s . Según nuestro método de partición, que consiste en medir R_s en superficie del suelo y R_a de las raíces a varias profundidades, El 87% de la R_s sería producto de R_a y el restante 13.2% de R_h , lo que no nos parece una partición realística. Es muy probable que la respiración de las raíces ha sido sobreestimada o que una fracción importante de la respiración de las raíces ha sido evacuada por ejemplo la savia, o a través de los extremos cortados, sin salir por la superficie del suelo. BS presentó 1/3 de R_s mayor que en el SAC. Los resultados de este estudio indican, en cierta medida, que el contraste en la R_s entre el BS y el SAC, se debe a diferencias entre la productividad subterránea. Se resalta en esta investigación que solo se consideró la comparación de la R_s entre los ecosistemas, por lo cual son necesarios mayores estudios de los flujos de carbono (partes aéreas y subterráneas de las plantas) para poder tener un presupuesto neto comparable entre los ecosistemas y que ayuden demostrar el impacto total del cambio de uso del suelo sobre los flujos de carbono.

Palabras claves: *Coffea arabica* var. Caturra, *Erythrina poeppigiana*, respiración autotrófica y heterotrófica, sistemas agroforestales de café, bosque secundario.

4. REFERENCIAS

- Amatya, G., S. Chang, M. Beare, D. Mead. 2002. Soil properties under a *Pinus radiata*-ryegrass silvopastoral system in New Zealand. Part II. C and N of soil microbial biomass, and soil N dynamics. *Agrofor Syst* 54(2): 149-160.
- Bae, K., D.K. Lee, T.J. Fahey, S.W. Young, A.K. Quaye, Y.-K. Lee. 2012. Seasonal variation of soil respiration rates in a secondary forest and agroforestry systems. *Agroforest Syst*. DOI 10.1007/s10457-012-9530-8.
- Bahn, M., M. Reichstein, E.A. Davidson, J. Grünzweig, M. Jung, M.S. Carbone, D. Epron, L. Misson, Y. Nouvellon, O. Roupsard, K. Savage, S.E. Trumbore, C. Gimeno, J. Curiel Yuste, J. Tang, R. Vargas, I.A. Janssens, 2010. Soil respiration at mean annual temperature predicts annual total across vegetation types and biomes. *Biogeosciences* 6: 11501-11520.
- Beer, C; Reichstein, M; Tomelleri, E; Ciais, P; Jung, M; Carvalhais, N; Rödenbeck, C; Arain, M; Baldocchi, D; Bonan, GB; Bondeau, A; Cescatti, A; Lasslop, G; Lindroth, A; Lomas, M; Luysaert, S; Margolis, H; Oleson, K; Roupsard, O; Veenendaal, E; Viovy, N; Williams, C; Woodward, F; Papale, D. 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* 329: 834-838.
- Benegas, L., U. Ilstedt, O. Roupsard, J.R. Jones, A. Malmer. 2013. The effects of trees on infiltrability and preferential flow in a coffee plantation and in pastures: two contrasting agrosilvopastoral systems in Central America. *Agric. Ecos. Envir.* In Press.
- Bond-Lamberty, B., C.K. Wang, T.S. Gower. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Glob Change Biol* 10: 1756-1766.
- Bond-Lamberty, B.; Wang, C.; Gower, S. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology* 10: 1756-1766.
- Cattanio, J.H., E.A. Davidson, D.C. Nepstad. 2002. Unexpected results of a pilot throughfall exclusion experiment on soil emissions of CO₂, CH₄, N₂O, and NO in eastern Amazonia. *Biol Fertil Soils* 36:102-108.
- Cox, P.M.; Betts, R.A.; Jones, C.D.; Spall, S.A.; Totterdell, I.J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 750-750.
- Crawley, W. 2007. *The R Book*. Wiley, Chichester, Inglaterra.
- Curiel-Yuste, J., I.A. Janssens, A. Carrara, R. Ceulemans. 2004. Annual Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology* 10: 161-169.
- Epron, D., V.D. Le, E. Dufrene, A. Granier. 2001. Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiol* 21: 145-152.

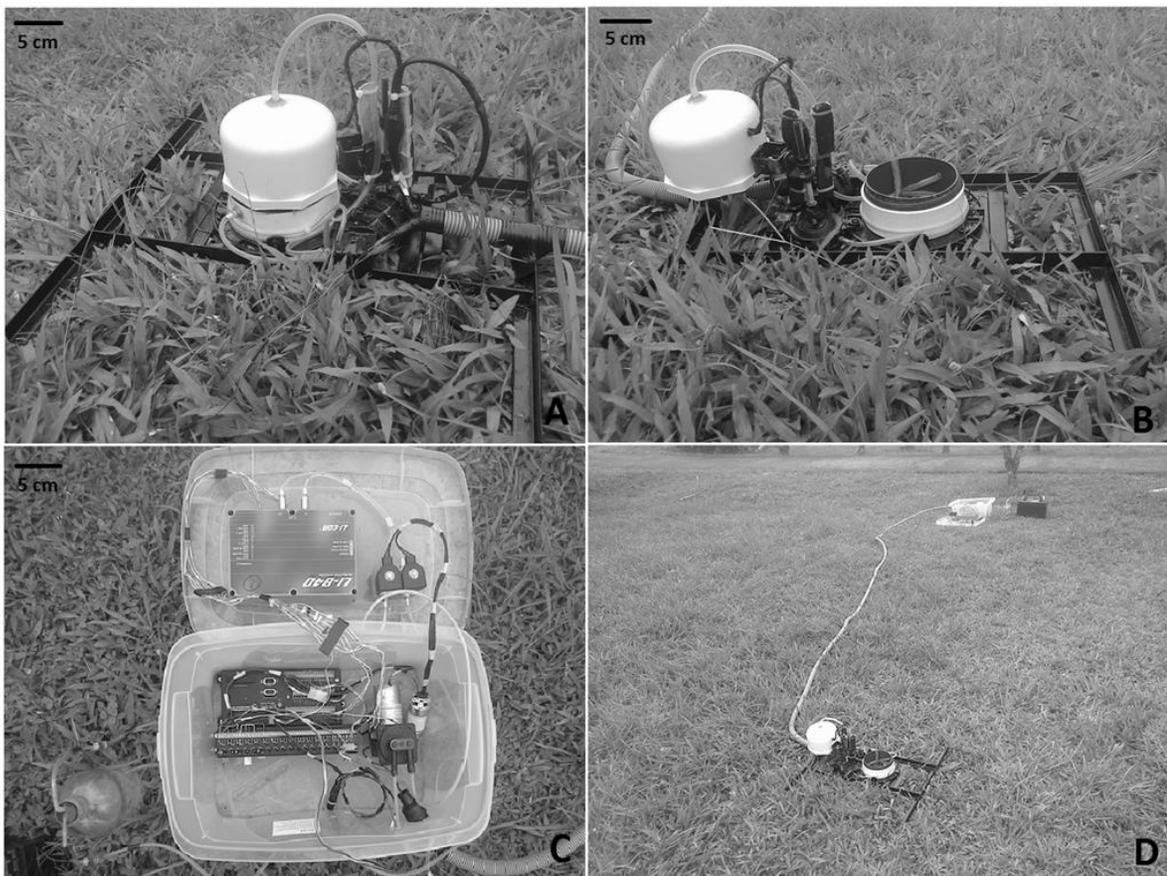
- Epron, D., Y. Nouvellon, O. Roupsard, W. Mouvondy, A. Mabilalab, S.A. Laurent, R. Joffre, C. Jourdan, J.M. Bonnefond, P. Berbigier, O. Hamel. 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* 202: 149-160.
- Epron, D., Y. Nouvellon, P. Deleporte, S. Ifo, G. Kazotti, A. Thongo, W. Mouvondy, L. Saint Andre, O. Roupsard, C. Jourdan, O. Hamel. 2006. Soil carbon balance in a clonal Eucalyptus plantation in Congo: effects of logging on carbon inputs and soil CO₂ efflux. *Global Change Biology* (2006) 12: 1-11.
- Ewel K., W. Jr, Cropper, H. Gholz. 1987. Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations. II. Importance of root respiration. *Can J For Res* 17(4): 330-333.
- Fang, C., J.B. Moncrieff, H.L. Gholz, K.L. Clark. 1998. Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant Soil* 205: 135-146.
- Giardina, C.P.; Binkley, D.; Ryan, M.G.; Fownes, J.H.; Senock, R.S. 2004. Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia* 139: 545-550.
- Giardina, C.P.; Ryan, M.G., 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* 404: 858-861.
- Gomez-Delgado, F., O. Roupsard, G. le Maire, S. Taugourdeau, A. Perez, M. Van Oijen, P. Vaast, B. Rapidel, J.M. Harmand, M. Voltz, J.M. Bonnefond, P. Imbach, R. Moussa. 2011. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. *Hydrology and Earth System Sciences* 15: 369-392.
- Han, G., G. Zhou, Z. Xu, Y. Yang, J. Liu, K. Shi. 2007. Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 418-425.
- Hanson, P., S. Wullschleger, S. Bohlman, D. Todd. 1993. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest. *Tree Physiol* 13(1):1.
- Hanson, P.J., N.T. Edwards, C.T. Garten, J.A. Andrews. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48: 115-146.
- Hanson, P.J.; Edwards, N.T.; Garten, C.T.; Andrews, J.A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48: 115-146.
- Hergoualc'h, K., U. Skiba, J.-M. Harmand, R. Oliver. 2007. Processes responsible for the nitrous oxide emission from a Costa Rican Andosol under a coffee agroforestry plantation. *Biol Fertil Soils* 43: 787-795.
- Hergoualc'h, K. U. Skiba, J.-M. Harmand, C. Henault. 2008. Fluxes of greenhouse gases from Andosols under coffee in monoculture or shaded by *Inga densiflora* in Costa Rica. *Biogeochemistry* 89: 329-345.

- Hertel, D., A.M. Harteveld, C. Leuschner. 2009. Conversion of a tropical forest into agroforest alters the fine root-related carbon flux to the soil. *Soil Biol Biochem* 41: 481-490.
- Högberg, P., A. Nordgren, G.I. Agren. 2002. Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest. *Oecologia* 132: 579-581.
- Ishizuka, S., H. Tsuruta, D. Murdiyarso. 2002. An intensive field study on CO₂, CH₄, and N₂O emissions from soils at four land-use types in Sumatra, Indonesia. *Glob Biogeochem Cycles* 16(3): 10.1029/2001GB001614.
- Kiese R. & K. Butterbach-Bahl. 2002. N₂O and CO₂ emissions from three different tropical forest sites in the wet tropic of Queensland, Australia. *Soil Biol Biochem* 34: 975-987.
- Kuzyakov, Y. 2006. Review: Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 425-448.
- Kuzyakov, Y. 2006. Review: Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 425-448.
- Lavigne, M.B., R.J. Foster, G. Goodine. 2004. Seasonal and annual changes in soil respiration in relation to soil temperature, water potential and trenching. *Tree Physiol* 24: 415-424.
- Law, B. E., E. Falge, L. Gu, D. D. Baldocchi, P. Bakwin, P. Berbigier, K. Davis, A. J. Dolman, M. Falk, J. D., Fuentes, A. Goldstein, A. Granier, A. Grelle, D. Hollinger, I. A. Janssens, P. Jarvis, N. O. Jensen, G. Katul, K., Mahli, G. Matteucci, T. Meyers, R. Monson, W. Munger, W. Oechel, R. Olson, K. Pilegaard, K. T. Paw U, H., Thorgeirsson, R. Valentini, Shashi Verma, T. Vesala, K. Wilson, and S. Wofsy. 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 113: 97-120.
- Le Quere, C., Raupach, M. R., Canadell, J. G., Marland, G., Bopp, L., Ciais, P., Conway, T. J., Doney, S. C., Feely, R. A., Foster, P., Friedlingstein, P., Gurney, K., Houghton, R. A., House, J. I., Huntingford, C., Levy, P. E., Lomas, M. R., Majkut, J., Metzl, N., Ometto, J. P., Peters, G. P., Prentice, I. C., Randerson, J. T., Running, S. W., Sarmiento, J. L. Schuster, U., Sitch, S., Takahashi, T., Viovy, N., van der Werf, G. R., Woodward, F. I. 2009. Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nature Geoscience* 2: 831-836.
- Lee, K. & S. Jose. 2003. Soil respiration and microbial biomass in a pecan–cotton alley cropping system in Southern USA. *Agrofor Syst* 58(1): 45-54.
- Levillain, J., M'Bou, A.T., Deleporte, P., Saint-Andre, L., Jourdan, C., 2011. Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in Eucalyptus forest plantations? *Annals of Botany* 108, 221-230.
- Litton, C.M., J.W. Raich, M. Ryan. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* 13: 2089-2109.

- Maier, C.A. & L. Kress. 2000. Soil CO₂ evolution and root respiration in 11 year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations as affected by moisture and nutrient availability. *Can J For Res* 30(3): 347-359.
- Marsden, C., Y. Nouvellon, A.T. M'Bou, L. Saint-Andre, C. Jourdan, A. Kinana, D. Epron. 2008. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal Eucalyptus stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. *New Phytologist* 177: 676-687.
- Nakane K, T. Kohno, T. Horikoshi. 1996. Root respiration rate before and just after clear-felling in a mature, deciduous, broad-leaved forest. *Ecol Res* 11(2): 111-119.
- Ngao J., B. Longdoz, A. Granier, D. Epron. 2007. Estimation of autotrophic and heterotrophic components of soil respiration by trenching is sensitive to corrections for root decomposition and changes in soil water content. *Plant Soil* 301: 99-110.
- Palm, C. 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agrofor Syst* 30(1): 105-124.
- Pangle, R.E. & J.R. Seiler. 2002. Influence of seedling roots, environmental factors and soil characteristics on soil CO₂ efflux rates in a 2-year-old loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantation on the Virginia Piedmont. *Environmental Pollution* 116: B85-B96.
- Peel, M.C.; B.L. Finlayson, T.A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sc.* 11: 1633-1644.
- Pregitzer KS, M.J. Laskowski, A.J. Burton, V.C. Lessard, D.R. Zak. 1998. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology* 18: 665-670.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (Consultado: 25 nov. 2011, www.R-project.org/).
- Raich J.W.; Potter, C.S.; Bhagawati, D. 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biol.* 8(8): 800-812.
- Raich, J. & W. Schlesinger. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B* 44(2): 81-99.
- Raich, J.W. & A. Tufekcioglu. 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry* 48: 71-90.
- Rodeghiero, M. & A. Cescatti, 2006. Indirect partitioning of soil respiration in a series of evergreen forest ecosystems. *Plant and Soil* 284: 7-22.
- Ross, D., K. Tate, N. Scott, C. Feltham. 1999. Land-use change: effects on soil carbon, nitrogen and phosphorus pools and fluxes in three adjacent ecosystems. *Soil Biol Biochem* 31(6): 803-813.
- Saint-Andre, L., A.T. M'Bou, A. Mabilia, W. Mouvondy, C. Jourdan, O. Roupsard, P. Deleporte, O. Hamel, Y. Nouvellon. 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a Eucalyptus hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* 205: 199-214.

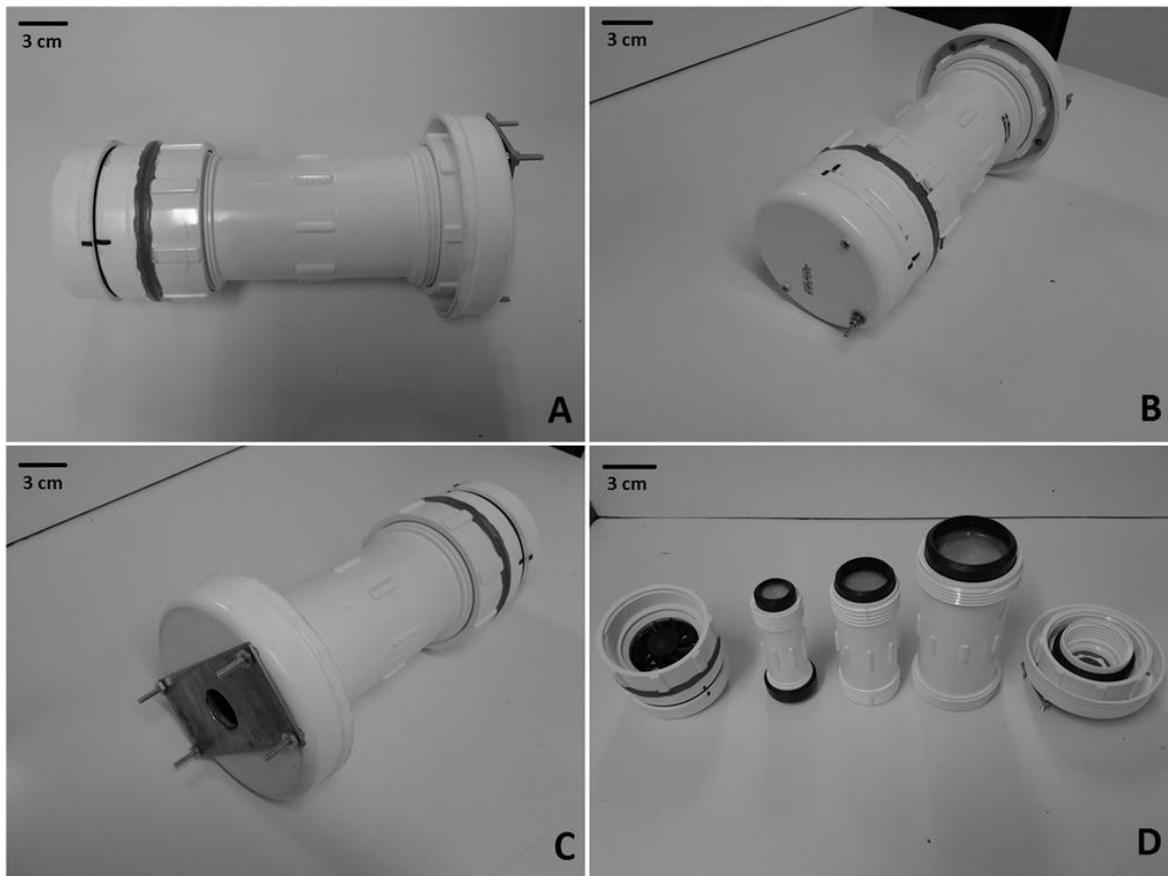
- Satakhun, D., F. Gay, N. Chairungsee, P. Kasemsap, P. Chantuma, S. Thanisawanyangkura, P. Thaler, D. Epron. 2013. Soil CO₂ efflux and soil carbon balance of a tropical rubber plantation. *Ecol Res*: DOI 10.1007/s11284-013-1079-0.
- Schulze, E.D., C. Wirth, M. Heimann. 2000. Managing forests after Kyoto. *Science* 289: 2058-2059.
- Subke, J.A., V. Hahn, G. Battipaglia, S. Linder, N. Buchmann, M.F. Cotrufo. 2004. Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity. *Oecologia* 139: 551-559.
- Tang, J.W. & D.D. Baldocchi. 2005. Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components. *Biogeochemistry* 73: 183-207.
- Taugourdeau, S., Roupsard, O., Avelino, J., Charbonnier, F., Gomez Delgado, F., Harmand, J.M., Jones, J.R., Ramirez, L.G., Rapidel, B., Vaast, P., Le Maire, G., 2013. Leaf Area Index as an indicator of Ecosystem Services and management practices in a coffee agroforestry farm. *Agric. Ecos. Envir.*(submitted march 2013).
- Tufekcioglu, A., J.W. Reich, T.M. Isenhardt, R.C. Schultz. 2001. Soil respiration within riparian buffers and adjacent crop fields. *Plant and Soil* 229: 117-124.
- USDA (United States Department of Agriculture, US). 1999. Genetically engineered crops for pest management. Washington DC: USDA Economic Research Service.
- Wiseman, P.E. & J.R. Seiler. 2004. Soil CO₂ efflux across four age classes of plantation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) on the Virginia Piedmont. *Forest Ecology and Management* 192: 297-311.
- Xu, M. & Y. Qi, 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology* 7: 667-677.
- Xu, M., T.A. DeBiase, Y. Qi, A. Goldstein, Z. Liu, 2001. Ecosystem Respiration in a Young Ponderosa Pine Plantation in the Sierra Nevada Mountains, California. *Tree Physiology* 21(5): 309-318.
- Zhu, J., Q. Yan, A. Fan, K. Yang, Z. Hu. 2009. The role of environmental, root, and microbial biomass characteristics in soil respiration in temperate secondary forests of Northeast China. *Trees Struct Funct* 23(1):189-196.

Anexo 1



Sistema automatizado hecho en casa para mediciones continuas de R_s cada 30min (SFC_cp). Las fotografías se tomaron sobre un césped. A: cámara de medición cerrado; B: cámara de medición abierta; C: equipo de control autónomo (SDM), medición de CO_2 (LICOR) y almacenamiento de datos (CR100 datalogger); D: foto del sistema completo, longitud de tuberías 6m.

Anexo 2



Cámara hecha en casa con PVC para medición de R_a de raíces finas y gruesas de varios tamaños. A, B y C: diferentes perfiles laterales de cámara de raíces; D: cámaras de raíces desarmado, de izquierda a derecha: tapa inferior con 3 ventiladores (12v cada uno), cámara pequeña, mediana y grande, y tapa superior con placa de metal para acople al Li-6200.

Necromasa sobre el suelo y tasas de liberación de nutrientes de la hojarasca, en un sistema agroforestal de café, necromasa comparado a bosque de origen

Junior Pastor Pérez-Molina ¹,
Karel Van den Meersche ^{1,2} &
Olivier Roupsard ^{1,2}

¹ Centro Agronómico tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica.

² CIRAD-Persyst, UMR Ecologie Fonctionnelle and Biogéochimie des Sols et Agroécosystèmes, SupAgro-CIRAD-INRA-IRD, Montpellier, France.

ABSTRACT

Necromass and nutrient release rates from litter in a coffee agroforestry system, compared to forest of origin. Necromass in coffee agroforestry systems (SAC) is key for the protection of soil, organic matter formation, and incorporation of nutrients to soil. This study aims to: (i) compare the composition of the necromass and nutrient concentrations between SAC and secondary forest (BS), (ii) evaluate the distribution of the leaves of *E. poepigiana* (poró) and nitrogen content of the soil type necromass in the SAC, and (iii) assess decomposition rates (k) and release of nutrients from the leaves of *C. arabica* (coffee, fresh leaves: CF and old leaves: CV) and poró (old leaves: PV) spatial level (low poró shade and full sun), and the interactions between the types of litter. The investigation was ongoing at two sites in a SAC and BS. Necromass assessment on the ground at the SAC and BS was conducted in April and August 2013. SAC was established plot of approximately 60m x 90m. In the plot were established 30 sampling points uniformly distributed. All necromass on the floor of each sampling point was removed and separated by species and necromass types (leaves, wood, fruits, and fine material < 5mm). Spatial distribution was assessed, height and radius of the tree cup of poró in the plot and 15m around the plot (buffer zone). 300 bags were fabricated plastic mesh (20cm x 20cm, 3mm opening) mesh bags were filled with approximately 6g of CF (60 bags), CV (60 bags), PV (60 bags), CV+CF (60 bags, 3g CF and CV) and CV+PV (60 bags, 3g CF and CV). Were divided into groups SAC bags for each treatment, poró three trees, tree was placed two bags per treatment group in shade and in full sun. Then proceeded to the collection every four weeks for five months. Concentration analyzes were performed for C, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn, and Fe to six samples of each type of composite necromass and biomass remaining decomposition experiment for different times collects. SAC necromass presented twice the BS. SAC found that necromass wood litter and coffee were significantly higher than poró but no difference was found between the fruit necromass. Found that the distribution patterns of litter necromass poró is related to the spatial location of *Erythrina* trees, which could be estimated from an empirical model that considers the spatial location, height and canopy volume of trees poró. Distribution of total soil necromass the SAC showed an average of 1.06 kg m^{-2} and the N of 33.2 g m^{-2} . All concentrations of nutrients in the litter necromass type were higher in the SAC than BS (except %Ca and %K). Also all kinds of nutrients in the fruits were more necromass high in the SAC than BS, (except %Ca and Mn). %N, %Mg, and $\text{Mn}(\text{mg kg}^{-1})$ for the type of wood necromass was higher for the SAC compared to BS. k of the litter was higher under shade than in full sun. k data sun sets the CF, CV, and PV no significant differences were found, despite the differences in the nutrient content of home. Positive correlation found between k the CV and %N (remaining 27 days of decomposition). Describe liberation of N in PV, followed by CF and finally in CV, the combination CV+CF and CV+PV nitrogen release had an intermediate. Was mostly the nutrient release to the environment was the K (95%), followed by P (60%). Ca, Mg, and Mn were the most poorly nutrients released into the environment. Distribution of litter poró necromass can be explained by the spatial location of trees poró, height and canopy volume. Thus poró trees are self-fertilizers agents of the crop. Microclimatic conditions of higher humidity under the shade of trees poró seems set favorable conditions for greater k from litter compared to full sun. Finally, knowledge of the natural distribution of litter decomposition and nutrient release dynamics of the species in the SAC, can contribute to the decision-making for designing more efficient agroforestry system that can optimize the distribution of litter and its decomposition with rapid decomposition species.

Key words: *Coffea arabica*, *Erythrina poepigiana*, necromass, litter decomposition, nutrient release.

1. INTRODUCCIÓN

Los sistemas agroforestales están entre las prácticas más extendidas en las zonas tropicales como alternativas a áreas degradadas y deforestadas, cuyo interés principal es equilibrar el presupuesto de carbono global (Palm 1995). Los árboles en sistemas agroforestales de café (SAC) son elementos claves para la protección del suelo (Mendonça & Stott 2003), formación de materia orgánica, e incorporación de nutrientes al suelo (Sánchez 1995), gracias a la productividad primera neta, la producción de hojarasca y biomasa subterráneas y efectos sobre microclima.

La necromasa sobre el suelo puede variar con el tiempo, en función de dos factores principales, el aporte de hojarasca sobre el suelo, y por otro lado la descomposición e incorporación al suelo. La necromasa aparece como una variable de estado cuya dinámica puede ser modelada, por la masa total o por cualquier elemento. Es un compartimiento importante de almacenamiento de carbono y otros elementos, poco estudiado y que además merece ser comparado con los bosques de origen, para comprender el impacto de cambio de uso de suelo.

Las tasas de descomposición (k) de la hojarasca de los árboles de *E. poepigiana* (poró, leguminosa mayormente utilizada en los SAC) y la liberación de sus nutrientes, igual que las interacciones con la hojarasca de café (fresca por poda anual y vieja por caída natural), son puntos claves poco estudiados (Munguía *et al.* 2004) y necesarios para la toma de decisiones para su optimización en la producción de café y para la sostenibilidad del sistema. La mineralización del carbono representa una fracción importante de la respiración heterotrófica del ecosistema. La descomposición de la hojarasca de café y poró liberan también elementos N, P, K, Ca, Mg y otros nutrientes a diferentes tasas, necesarios para el crecimiento y producción del café. Esta liberación de nutrientes es dependiente de la calidad de la hojarasca inicial (concentración de N, la relación C:N, P, K, entre otros, Moorhead *et al.* 1999, Berg 2000). Se han encontrado interacciones debidas a la mezcla de hojarasca (café + poró) y a las condiciones microclimáticas generada por la sombra proyectada de los árboles de poró (Pande 1999, Munguía *et al.* 2004), que son aspectos difíciles porque pueden variar por el tipo de mezcla y por la posición espacial (distancia al árbol de sombra), pero claves de investigar en un contexto donde se podría optimizar la densidad de árboles. Por lo tanto, la distribución de la hojarasca de poró representa un factor importante de auto-fertilización de N del ecosistema (Romero 2006, Mendonça & Stott 2003, Cannavo *et al.* 2013).

Esta investigación tuvo como objetivos (i) comparar la necromasa sobre el suelo (hojas, frutos, madera y material fina <5mm) y sus concentración de nutrientes entre un SAC y un bosque secundario (considerado como de origen), (ii) evaluar las tasas de liberación de nutrientes de la hojarasca de *C. arabica* (hojas frescas y viejas) y *E. poepigiana* (hojas viejas) al nivel espacial (bajo sombra de *E. poepigiana* y pleno sol), como las interacciones entre los tipos de hojarasca (especie: *C. arabica* y *E. poepigiana*), y según el estado de las hojarasca (hojas fresca viniendo de poda y viejas de café).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio:

Esta investigación fue desarrollada en dos sitios continuos, en un sistema agroforestal de café (SAC) y un bosque secundario (BS). El primer sitio está dentro del observatorio *Coffee-Flux*, correspondiente a la microcuenca la Quebrada Mejías, Aquiares (9°56'19" N y 83°43'46" O), a 15 km del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), en las faldas del Volcán Turrialba dentro de la cuenca del Río Reventazón en el Valle Central (Gomez-Delgado *et al.* 2011). Corresponde a una plantación de café (sembradío homogéneo *Coffea arabica* L. variedad Caturra, densidad 6300 por hectaria, con suelo desnudo con hojarascas) bajo un sistema agroforestal de crecimiento libre de *Erythrina poeppigiana* (Walp.) O.F. Cook (altura media de 20m y densidad de 7.8 árboles por hectárea). El área cubierta por el dosel de los árboles de sombra es del 15,7% (Taugourdeau *et al. sub.*). Esta plantación de Aquiares es una de las más grandes en Costa Rica (6.6 km²), certificada desde 2003 por la Rainforest Alliance TM. La extensión aproximada del área de estudio (microcuenca) es de 0.9 km². El suelo pertenece al orden Andosol (USDA 1999), formado por actividad volcánica y procesos de mineralización, muy estable, con un alto contenido de materia orgánica, actividad biológica y una capacidad de infiltración muy alta (Benegas *et al.* 2013). El clima según la clasificación de Köppen-Geiger es tropical húmedo sin estación seca (Peel *et al.* 2007), precipitación media anual de 3014 mm (1973-2009), humedad relativa del aire de 83 a 91% y temperatura media mensual oscila entre 17 y 20.8°C (Gómez-Delgado *et al.* 2011). El segundo sitio es un bosque secundario (BS) que se caracteriza por ser el tipo de cobertura forestal anterior al SAC, está aproximadamente 2km del primer sitio y en un piso altitudinal de 1300m.s.n.m.

2.2. Medición de necromasa en SAC y BS:

La evaluación de la necromasa sobre el suelo en el SAC y BS fue realizada en abril y en agosto 2013. SAC se estableció una parcela de aproximadamente 60m de ancho (eje y) y 90m de largo (eje x), con una zona de amortiguamiento de 15m alrededor. En la parcela se establecieron 30 puntos de muestro, distribuidos uniformemente (ver Fig. 1). Cada punto de muestro corresponde a un rectángulo de madera de 1.43m largo y 1.11m ancho, correspondiente a un $\frac{1}{4}$ (0.397m²) de un polígono de Voronoi de una planta de café (Voronoi: espacio definido por la distancia media entre la planta muestreada y sus plantas vecinas, Saint-André *et al.* 2005, Levillain *et al.* 2011, Satakhun 2013), colocado entre la línea e interlínea de cultivo. Todo la necromasa sobre el suelo de cada punto de muestro fue removida y llevada al laboratorio donde fue separada por especie (café y poró) y en los tipos de necromasa (hojas, madera, frutos y materia fina <5mm: constituido principalmente por hojas trituradas de poró y café). El material separado fue colocado a secar en un horno a 80°C por una semana y posteriormente fue pesado.

Similar procedimiento fue realizado en el BS (misma fecha), con la excepción que la necromasa únicamente fue separada por tipo de necromasa, no por especie planta (hojas, frutos, madera y material <5mm), además, para evitar efecto de la pendiente sobre el terreno, 18 punto de muestreo (mismo rectángulo de madera utilizado en el SAC: 0.397m²) fueron distribuidos al azar sobre una área plano de 40mx40m, cada punto de muestreo tuvo una distancia entre sí de aproximada de 5 a 10m.

2.3. Medición de las tasas de descomposición (*k*) de la hojarasca en SAC:

Se recolecto hojarasca sobre el suelo en SAC con apariencia de recién caídas (color verde amarillento) de café (CV: café viejo, como si venia de caída natural) y poró (PV: poró viejo), asimismo se recolectó de las plantas de café hojas frescas (CF: café fresco, como si venia de la poda anual de café). La hojarasca de CV, PV y CF fue secado en un horno a 80°C por 72hr. Asimismo, se confeccionaron 300 bolsas de malla plástica (20cm de largo y 20cm ancho) con aberturas de 3mm (permite el paso de macroinvertebrados descomponedores, Perez-Molina 2013). Las bolsas de malla plásticas fueron rellenas con aproximadamente 6g (± 0.001) de hojarasca de CF (60 bolsas), CV (60 bolsas), PV (60 bolsas), CV+CF (60 bolsas, 3 ± 0.001 g de CF y CV) y CV+PV (60 bolsas, 3 ± 0.001 g de CV y PV). Cada bolsa fue enumerada con una etiqueta plástica para su posterior identificación. Se realizaron grupos de cinco bolsas para cada tratamiento (12 grupos de bolsa por tratamiento: CF, CV, PV, CV+CF y CV+PV).

Luego, se procedió a las distribuciones en el SAC de los grupos de bolsas para cada tratamiento, donde en tres árboles sanos y maduros de poró (con copa mayor a 20m de diámetro) se colocó por árbol dos grupos de bolsas por tratamiento en sombra (distancia menor a 5m de la base del árbol) y dos grupos de bolsas por tratamiento en pleno sol (sin sombra del árbol de poró, aproximadamente a una distancia mayor a 30m de la base del árbol). Luego, se procedió a la recolección cada cuatro semanas por cinco meses (entre mayo a septiembre 2013) de una bolsa con hojarasca por grupo de bolsas de los tratamientos (60 bolsas de hojarasca en total, 12 bolsas por tratamiento al mes). El contenido de cada bolsa fue secado en un horno a 80°C por 72hr, y se midió su peso seco. La necromasa remanente de las bolsa de hojarasca con CV+PV fue separado en la hojarasca de CV y PV, de esta manera fue posible calcular las *k* combinada de CV+PV e independiente de CV en presencia de PV (CV(+PV)) y PV en presencia de CV (PV(+CV)). La biomasa remanente en las bolsa del tratamiento CF+CV fue imposible de separar.

k para cada uno de los tratamientos fue calculada a partir de la siguiente ecuación:

$$\%MR_t = (100 - a) + a \cdot e^{(-k \cdot t)}, \quad \text{Ec. 1.}$$

donde, $\%MR_t$ es el porcentaje de necromasa seca de hojarasca remanente para un tiempo determinado, $(100 - a)$ es la biomasa remanente de las bolsas que no fue liberada al ambiente, *a* es la necromasa que fue liberada al ambiente, *t* es el tiempo en año y *k* es la

tasa de descomposición. Esta ecuación fue utilizada por describir un ajuste satisfactoriamente realístico del evento de pérdida de necromasa de las bolsas para el periodo de 5 meses, el cual nos permite comparar cada uno de los tratamientos de hojarasca entre sí.

2.4. Análisis de nutriente:

Por sitio (SAC y BS) y por tipo de necromasa (hojarasca, frutos, madera y materia fina <5mm) se extrajo seis muestras compuestas de cada uno (en SAC separado por especie: café y poró). Por las muestras compuestas se le realizaron análisis de concentración de C, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn y Fe. Sin embargo, debido a que la materia fina <5mm (constituida principalmente por hojarasca triturada de poró y café) puede contener suelo mineral en la muestra de análisis, se aplicó una corrección al contenido medido de C y N, el cual fue corregido por el contenido proporcional de C y N en la materia orgánica de la hojarasca de café y poró.

Además, la necromasa remanente utilizada para calcular las tasas de descomposición de los tratamientos CF, CV, PV, CV+CF y CV+PV fueron analizadas para la concentración de C y N en los tiempos: 0 (inicial), 27, 82 y 139 días. El análisis de las concentraciones de P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn y Fe, fueron realizado únicamente para los tratamientos CF, CV y PV en el tiempo inicial (0 días) y final (139 días) y los tratamientos CV+CF y CV+PV en la biomasa remanente final (139 días).

C y N fue determinado por el método de combustión, P por método colorimétrico del extracto de digestión, y K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn y Fe por absorción atómica. Todos los análisis de nutrientes fueron realizados y certificados por el Laboratorio de Suelos del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

2.5. Análisis de datos:

La necromasa total sobre el suelo del SAC y BS fueron comparadas con prueba *t-Student* ($\alpha= 0.05$) y gráficos de densidad de probabilidad de distribución de las mediciones de necromasa (permite describir la distribución normal de los datos y ver el posible efecto de alguna otra variable no considerada). Se comparó el peso seco de los tipos de necromasa (materia fina <5mm, hojas, madera y frutos) entre los dos tipos ecosistemas (SAC y BS), a través de análisis de varianza de dos vía (ANOVA, $\alpha= 0.05$) y prueba *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$). Además, se comparó el peso seco de los tipos de necromasa de hojas, madera y frutos, por especie (café y poró) en el SAC, mediante ANOVA de dos vía y prueba *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$).

En el SAC se analizó la distribución espacial por gráficos de interpolaciones espacial de la hojarasca de poró (medida y estimada por el modelo empírico descrito anteriormente), necromasa total y contenido total del nitrógeno en la necromasa.

Los contenidos de nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn y Fe) para los diferentes tipos de necromasa en el suelo del SAC y BS (hojas, frutos y madera, con excepción de

materia fina <5mm, ya que no debe ser comparado por ser una mezcla principalmente hojarasca triturada y suelo), fueron analizados mediante ANOVA de dos días y prueba *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$). Además, se aplicó ANOVA de dos días y prueba *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$) para los contenidos de nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn y Fe) para los diferentes tipos de necromasa (hojas, frutos y madera, con excepción de materia fina <5mm) y especie de árbol en SAC (café y poró).

Asimismo, *k* de todos los tratamientos de hojarasca (CF, CV, PV, CF+CV, CV+PV, CV(+PV) y PV(+CV)), en sus dos posiciones (sombra y pleno sol) fueron analizadas con ANOVA de dos días y pruebas *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$). Las concentraciones de nutrientes iniciales (C, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn y Fe) para los tipos de hojarasca CF, CV y PV fueron analizadas con ANOVA de una vía y pruebas *a posteriori* de LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$).

Se correlacionó el %N de la biomasa remanente a los 27 días de descomposición de los tratamientos CF, CV y PV con su respectiva *k*. Además, se relacionó el %N en el tiempo para los tres tipos de hojarasca (CF, CV y PV) por posición (sombra y pleno sol). Por último, para poder describir la liberación de los nutrientes de los tratamientos de (CF, CV, PV, CF+CV, CV+PV, CV(+PV) y PV(+CV)) en sus dos posición (sombra y pleno sol), se calcularon y graficaron todos los promedios de las concentraciones de nutrientes de la biomasa remanente en los tiempo 0 (inicial), 27, 82, 139 días.

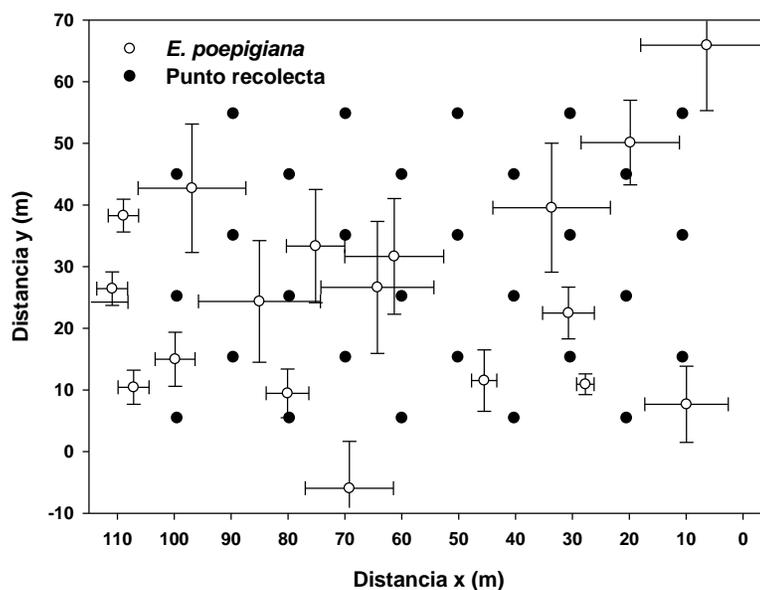


Fig. 1. Parcela de recolección de necromasa en el sistema agroforestal de café. **Círculos cerrados:** distribución de los árboles *E. poepigiana*, las barras representa el radio de la copa. **Círculos abiertos:** puntos de muestreo de necromasa.

3. RESULTADOS

3.1. Necromasa en el SAC y BS:

El sistema agroforestal de café (SAC) presentó el doble (1.06 kg m^{-2}) de necromasa que el bosque secundario (BS, Fig. 2), todo parece indicar que la mayor presencia de materia fina ($<5\text{mm}$, constituida principalmente hojas trituradas) y hojarasca en la necromasa del suelo del SAC son las principales responsables de la diferencia encontrada entre los ecosistemas (Fig. 3: A), ya que la madera y frutos encontrados en la necromasa sobre suelo no fue significativamente diferente entre los sitios (Fig. 3: A). Además, en el SAC se encontró que la necromasa de la hojarasca, madera y frutos de *C. arabica* (café) fueron significativamente mayores que *E. poepigiana* (poró) (Fig. 3: B).

Encontramos que los patrones de distribución de la necromasa de hojarasca de poró esta relacionada con la ubicación espacial de los árboles de poró (Fig. 4). Asimismo, si usamos la velocidad del viento con un agente dispersor de la hojarasca de poró, encontramos que la distribución de la hojarasca de poró puede ser relacionada con este agente dispersor (Fig. 4).

La distribución de la necromasa total del suelo en el SAC mostro un valor promedio de 1.06 kg m^{-2} ($\pm 0.06 \text{ EE}$, Fig. 1, 5: A) y el contenido de nitrógeno de $33.2 \text{ g}_N \text{ m}^{-2}$ ($\pm 1.66 \text{ EE}$) (sumatoria a partir del contenido de N de cada tipo de necromasa de café y poró: hojas, frutos, madera, materia fina $<5\text{mm}$, Fig. 5: B). La comparación entre ambos patrones de distribución (necromasa total y N total en la necromasa) mostraron una correspondencia entre si. Sin embargo, no fue posible relacionar con el patrón de distribución de la hojarasca de poró.

Todas las concentraciones de nutrientes en el tipo de necromasa hojarasca fueron más altos en el SAC que en el BS, con excepción de %Ca (mayor en el BS) y %K (no hubo diferencia) (Fig. 6). Igualmente todos los nutrientes en el tipo de necromasa frutos fueron más altos en el SAC que el BS, con excepción de %Ca (mayor en el BS) y Mn (no hubo diferencia) (Fig. 6). El %N, %Mg y Mn (mg kg^{-1}) para el tipo de necromasa madera fue mayor para el SAC en comparación al BS, los demás nutriente no mostraron diferencias significativas (Fig. 6).

3.2. Tasas de descomposición (k) y liberación de nutrientes de la hojarasca en SAC:

Las tasas de descomposición (k) promedio de la hojarasca fue mayor bajo sombra de los árboles de poró que en pleno sol (Fig. 7: A). Sin embargo, al nivel de tipo de hojarasca solo la hojarasca de café viejo (CV) en combinación de poró viejo (PV) mostraron diferencias entre sombra y sol (CV+PV, CV(+PV) y PV(+CV), Fig. 7: A). La menor k fue encontrada en CV(+PV) en sol y la mayor en PV(+CV) en sombra. Al comparar k de los datos conjuntos de sol y sombra de las hojas de café fresco (CF), CV y PV no se encontró diferencias significativas (Fig. 8), a pesar de las diferencias encontradas en el contenido de

nutrientes de inicial de CF, CV y PV (Fig. 8). Sin embargo, si observamos al nivel descriptivo la relación de los promedios de los contenidos de nutrientes y k , encontramos que la baja concentración de nutrientes inicial de N, P, Cu y Zn, describieron a CV con una baja k , y el resultado opuesto para CF y PV, los cuales presentaron una alta k y una mayor concentración de inicial de N, P, Cu y Zn (Fig. 8).

Encontramos una correlación positiva entre k de CV y el %N en las muestras remanente a los 27 días de descomposición (Fig. 9). Sin embargo, CF y PV no evidenciaron correlación con el %N en las muestras, quizás la alta variación encontrada en la k , atribuyó a ninguna relación entre las variables (Fig. 9). No obstante, describimos la mayor liberación de N en PV, seguido por CF y por último en CV (Fig. 10: A y B y Fig. 11), la combinación CV+CF y CV+PV presentaron una liberación de nitrógeno intermedio (Fig. 10: A y B). El nutriente que fue mayormente liberado al ambiente fue el K (en promedio para todos los tipos de hojarasca, el 95% del contenido inicial, Fig. 12: A), seguido por P (en promedio para todos los tipos de hojarasca, el 60% del contenido inicial, Fig. 12: B). Ca, Mg y Mn fueron los nutrientes menormente liberados al ambiente (Fig. 12: C, D, y E).

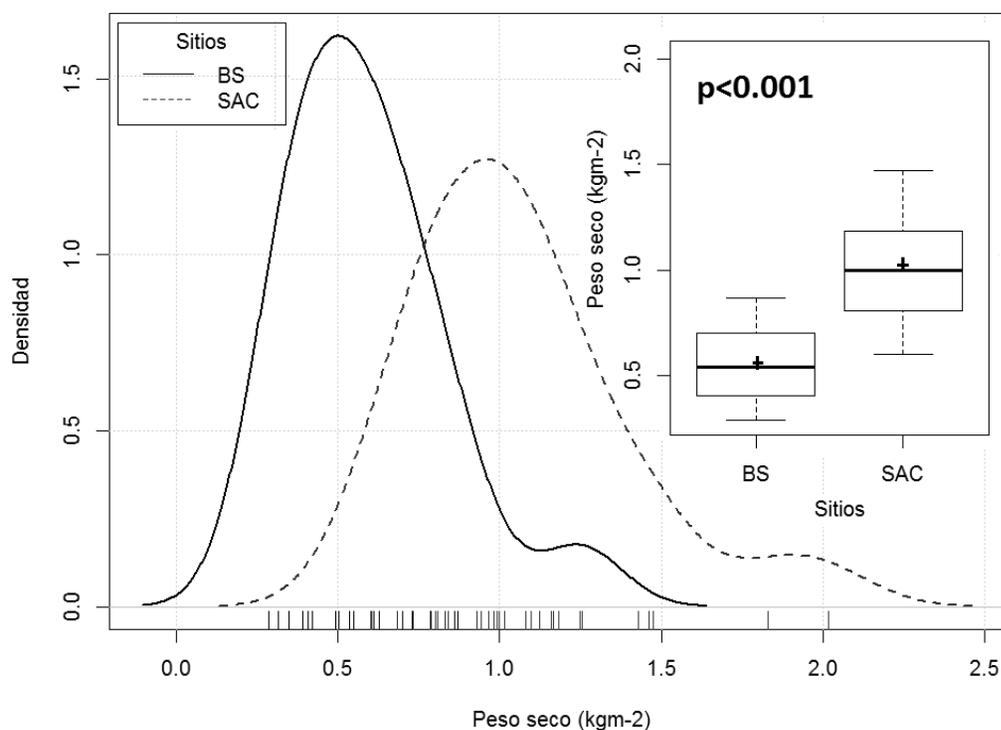


Fig. 2. Densidad de distribución de las mediciones de necromasa ($k \text{ gm}^{-2}$) entre un bosque secundario y un sistema agroforestal de café (SAC). Sub-figura comparación entre ecosistemas: prueba t- Student, $\alpha = 0.05$, símbolo de cruz: media, caja: contiene el 50% observaciones, línea en caja: mediana, intervalo inferior y superior: valor mínimo y máximo, respectivamente.

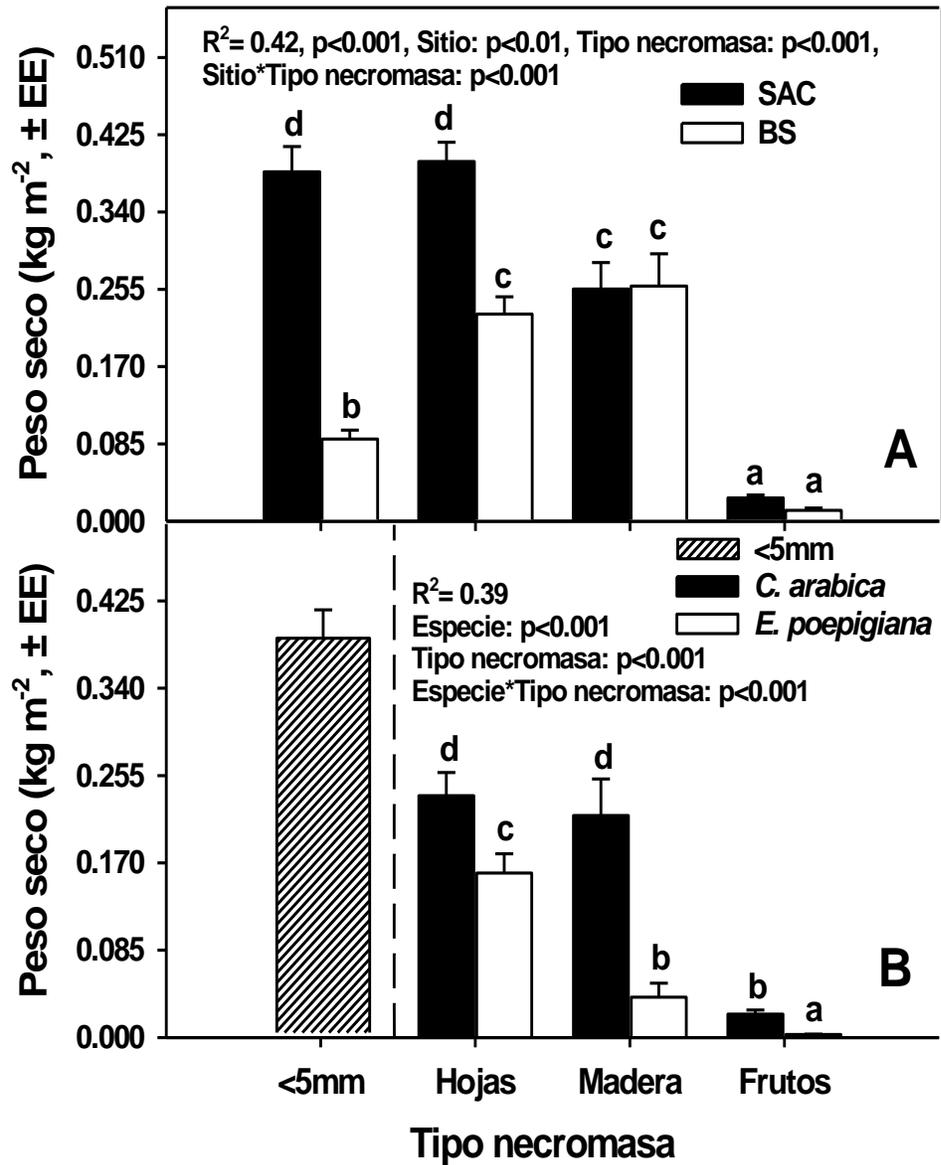


Fig. 3. Comparación del peso seco del tipo de necromasa (materia fina <5mm, hojas, madera y frutos) entre dos tipos ecosistemas (A; SAC: sistema agroforestal de café y BS: bosque secundario), y dos especie en el SAC (B; *C. arabica* y *E. poeppigiana*). R²: coeficiente determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0.05$. EE: error estándar.

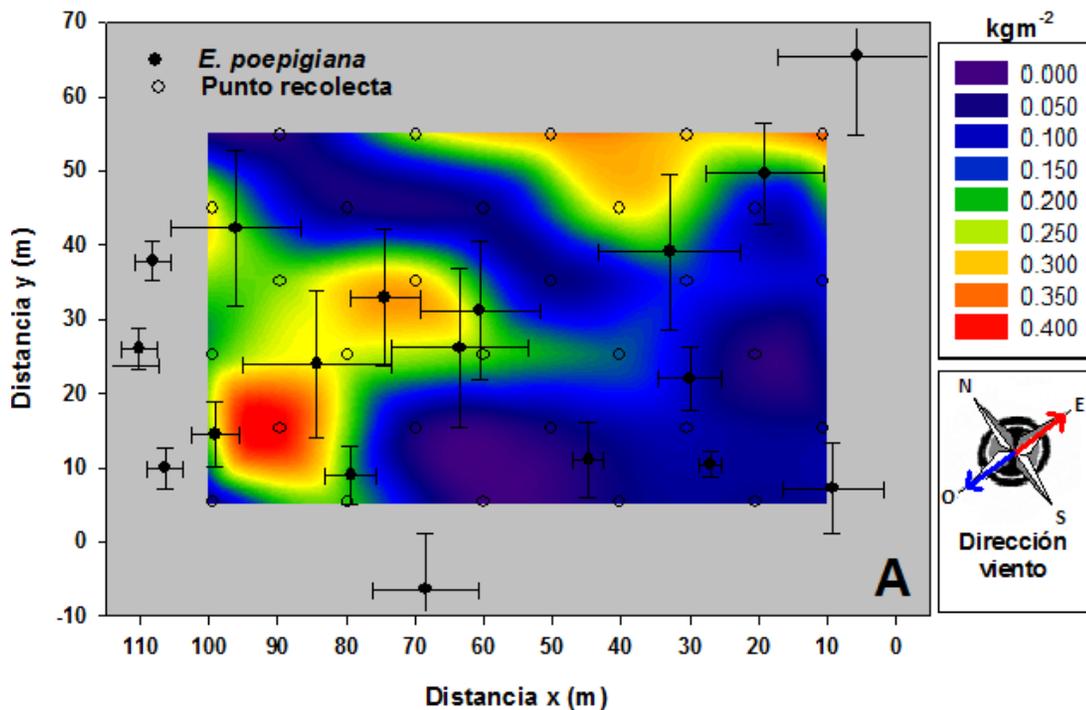


Fig. 4. Distribución del peso seco de la necromasa de hojarasca de *E. poepigiana* (kg m^{-2}) medido en un sistema agroforestal de café. Círculos rellenos: distribución de los árboles *E. poepigiana*, las barras representa el radio de la copa. Círculos abiertos: puntos de muestreo de necromasa. Área gris: zona de amortiguamiento, describir el posible efecto de los árboles alrededor de la parcela. En la rosa de puntos cardinales, flecha azul: dirección del viento con la mayor velocidad, baja frecuencia, dominante durante el día, flecha roja: mayor frecuencia de viento pero con baja velocidad, dominante durante la noche.

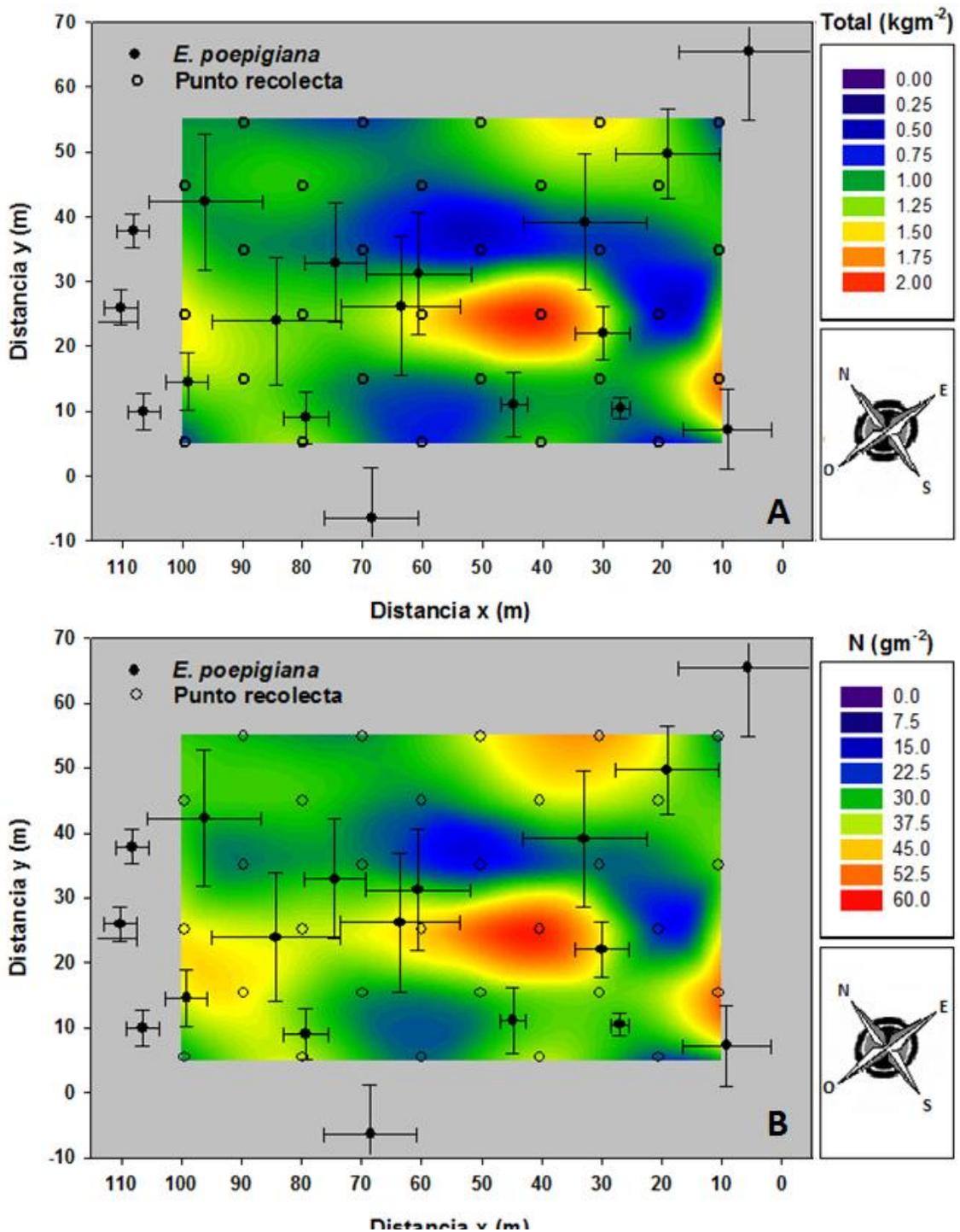


Fig. 5. Distribución de la necromasa total (A, peso seco de café y poro) y nitrógeno total (B) en la necromasa sobre el suelo en un sistema agroforestal de café. Área gris: zona de amortiguamiento, describir el posible efecto de los árboles alrededor de la parcela. Círculos rellenos: distribución de los árboles *E. poepigiana*, las barras representa los radios de la copa. Círculos abiertos: puntos de muestreo de necromasa.

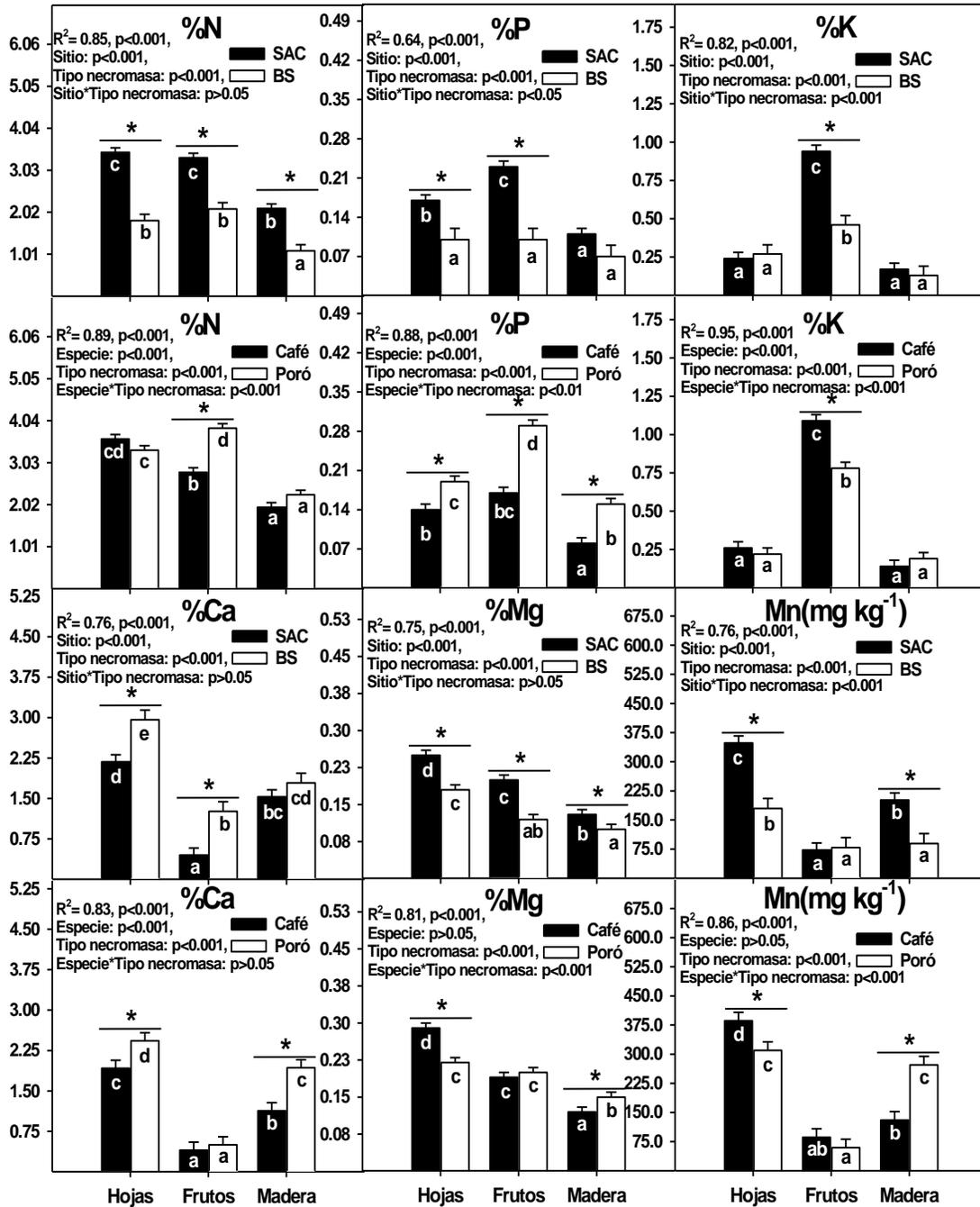


Fig. 6. Comparación del contenido de nutrientes (se muestran únicamente los nutrientes con diferencia significativa entre tratamiento) para tres tipos de necromasa (hojas, frutos y madera) entre dos tipos de ecosistemas (SAC: sistema agroforestal de café y BS: bosque secundario), y dos especie en el SAC (*C. arabica* y *E. poepigiana*). R²: coeficiente determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0.05$. Asteriscos: resaltan diferencias significativas entre los tratamientos por tipo de ecosistema o especies, según corresponda. EE: error estándar.

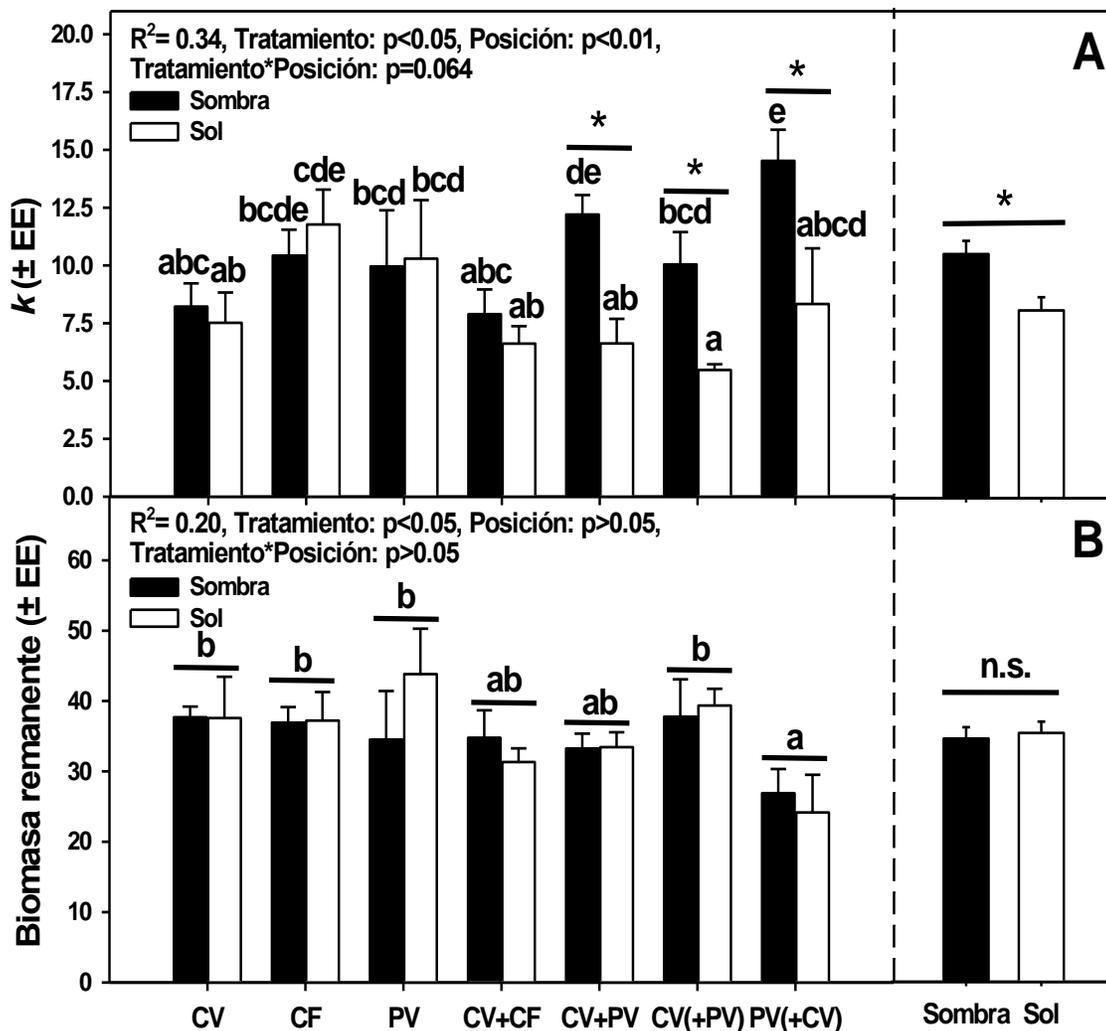


Fig. 7. Comparación de la tasa de descomposición (k) (A) y biomasa remanente (B) para distintas combinaciones de hojas de *C. arabica* (café) y *E. poepigiana* (poró) (CV: hojas viejas de café, CF: hojas frescas de café, PV: hojas viejas de poró, CV(+PV): hojas viejas de café en presencia de hojas viejas de poró, PV(+CV): hojas viejas de poró en presencia de hojas viejas de café, CV+CF y CV+PV: combinación de los distintos tipos de hojas) y dos posición (bajo sombra del árbol de *E. poepigiana* y en pleno sol) en un sistema agroforestal de café. R^2 : coeficiente determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0.05$. Asteriscos: resaltan diferencias significativas entre los tratamientos por posición (sombra y sol). EE: error estándar.

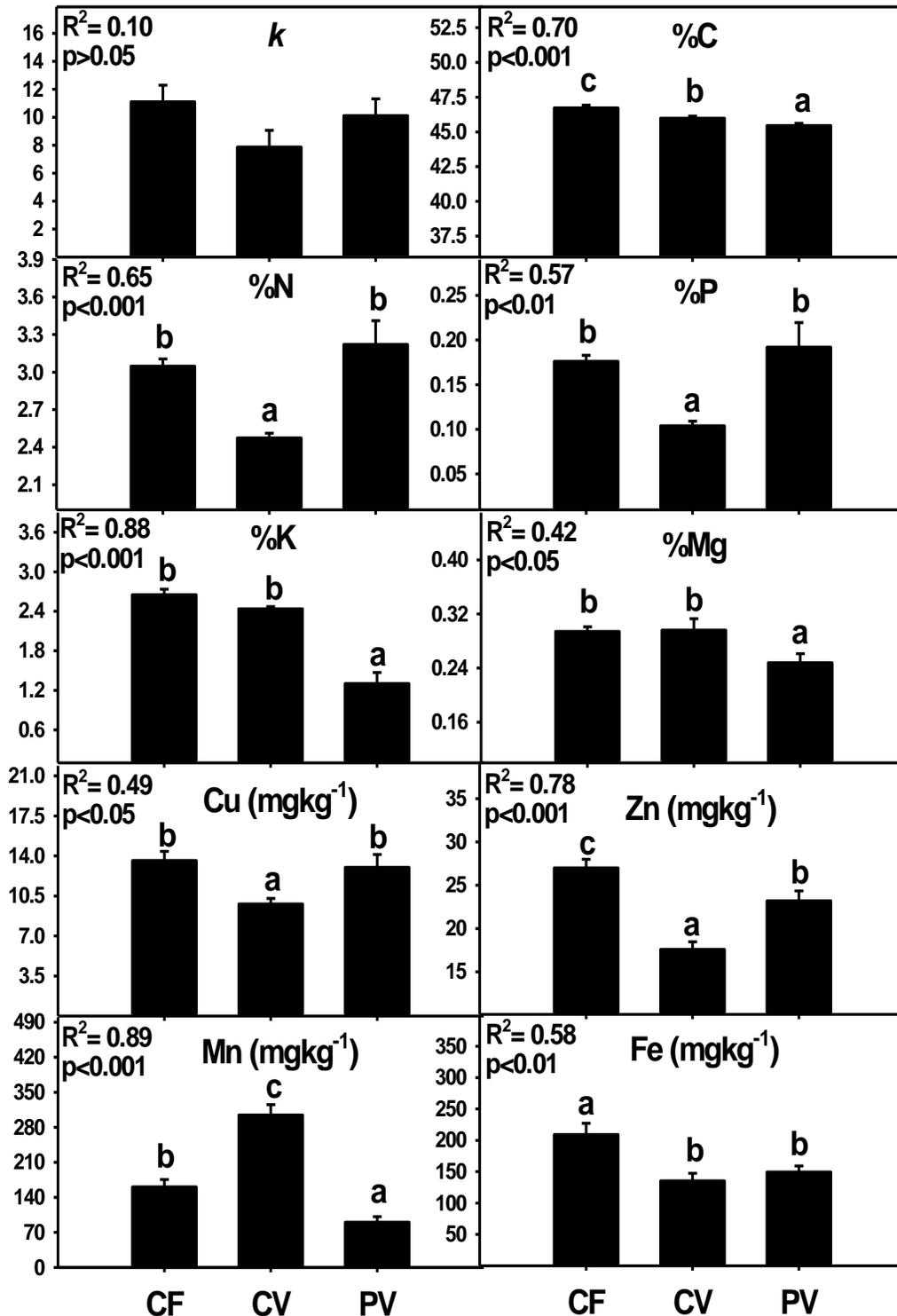


Fig. 8. Comparación de la tasa de descomposición (*k*) y concentración de nutrientes de las hojas frescas de café (CF) y viejas de café (CV) y poró (PV). R²: coeficiente de determinación, comparación de letras iguales indican que no son significativamente diferentes, prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0.05$. EE: error estándar.

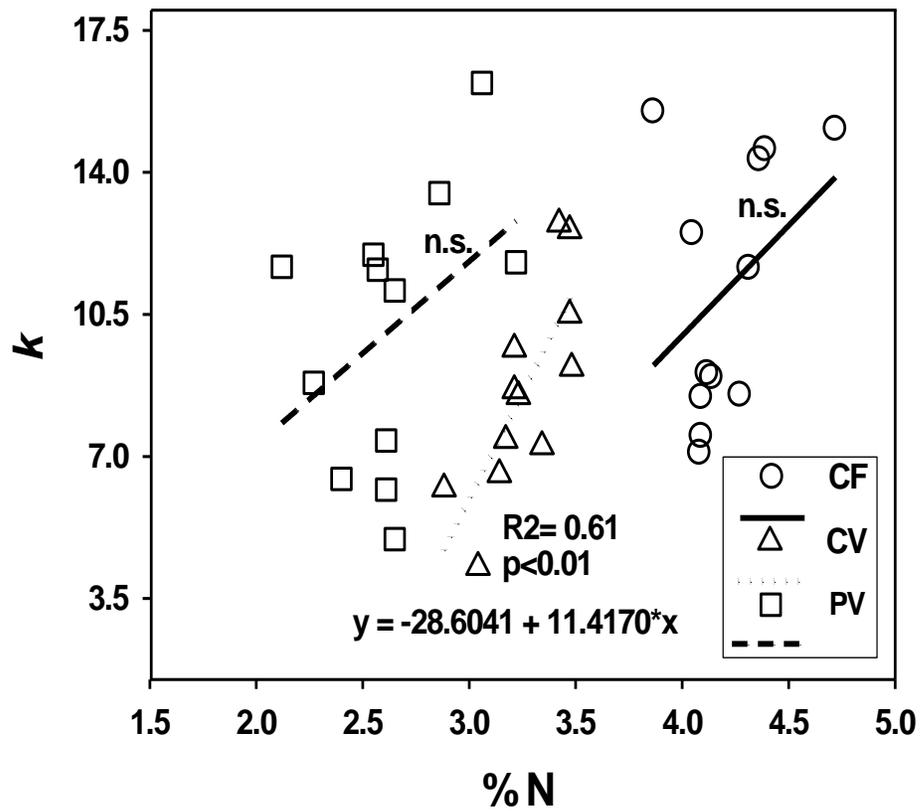


Fig. 9. Relación entre las tasas de descomposición (CF: hojas fresca de café, CV: hojas viejas de café y PV: hojas viejas de poró) y el porcentaje de nitrógeno (a los 27 días de descomposición). R2: coeficiente determinación, n.s.: relación no significativa.

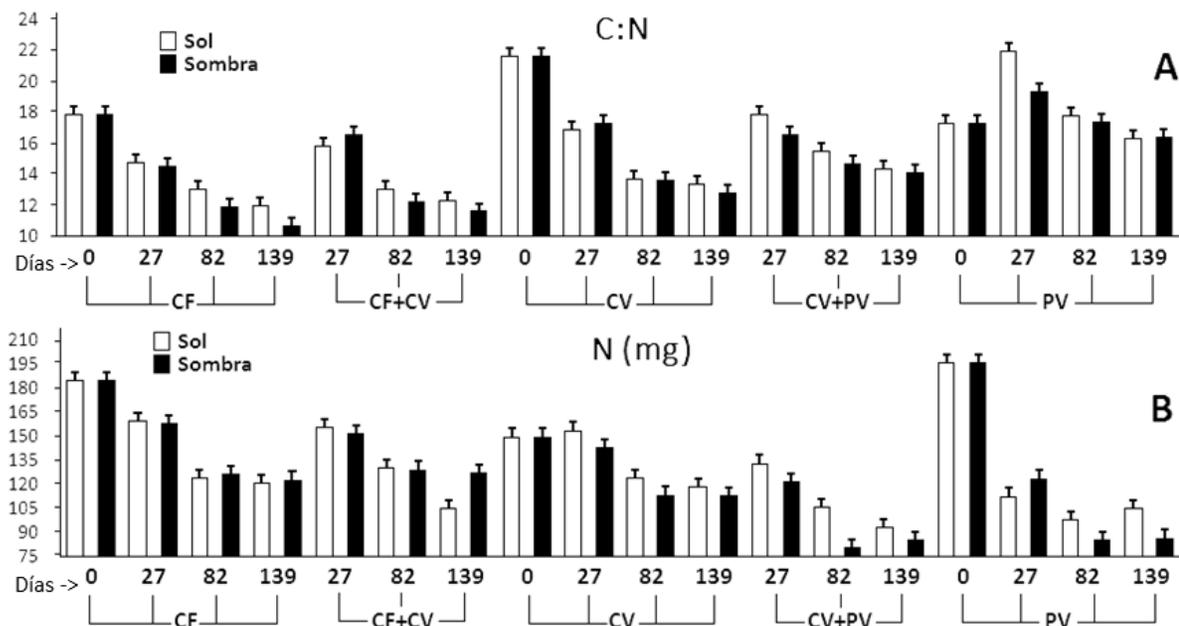


Fig. 10. Comparación de C:N (A) y contenido de N (B) en diferentes tiempo de descomposición (0, 27, 82, 139 días) para cinco tipos distintos de combinaciones de hojas de *C. arabica* (café) y *E. poepigiana* (poró) (CV: hojas viejas de café, CF: hojas frescas de café, PV: hojas viejas de poró, CV(+PV): hojas viejas de café en presencia de hojas viejas de poró, PV(+CV): hojas viejas de poró en presencia de hojas viejas de café, CF+CV y CV+PV: combinación de los distintos tipos de hojas) y dos posición (bajo sombra del árbol de *E. poepigiana* y en pleno sol) en un sistema agroforestal de café. Barras: error estándar.

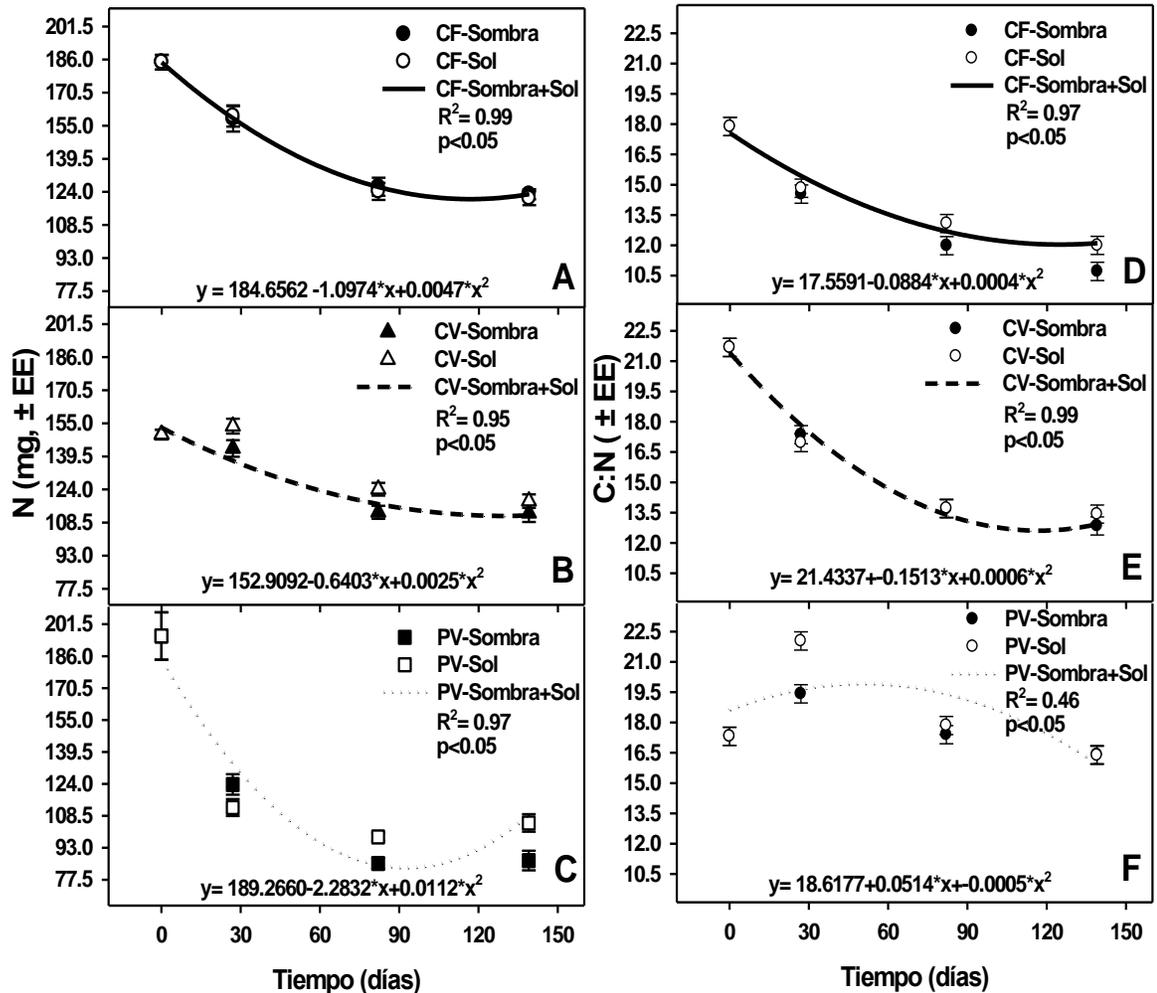


Fig. 11. Relación del contenido de nitrógeno (A, B y C) y C:N (D, E y F) en el tiempo de descomposición para tres tipos de hojas (CF: hojas frescas de café, CV: hojas viejas de café, y PV: hojas viejas de poró) en dos posiciones (bajo sombra del árbol de *E. poeppigiana* y en pleno sol). Líneas curvas representa ajuste polinomial de los datos combinados de sombra y sol. R2: coeficiente determinación, EE: error estándar.

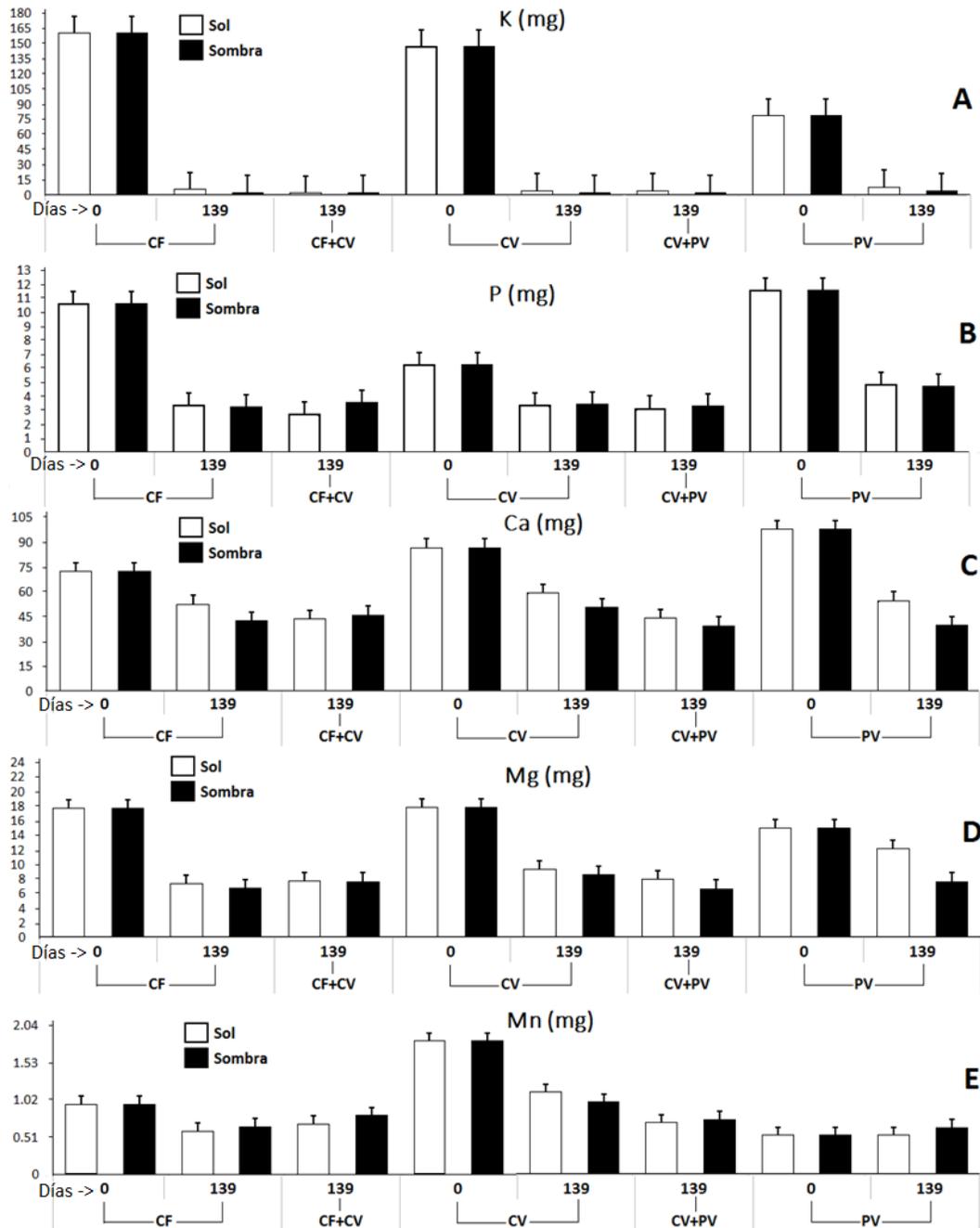


Fig. 12. Comparación del contenido de P (A), K (B), Ca (C), Mg (D) y Mn (E), a diferentes tiempos de descomposición (0 y 139 días) para cinco tipos distintos de combinaciones de hojas de *C. arabica* (café) y *E. poepigiana* (poró) (CV: hojas viejas de café, CF: hojas frescas de café, PV: hojas viejas de poró, CV(+PV): hojas viejas de café en presencia de hojas viejas de poró, PV(+CV): hojas viejas de poró en presencia de hojas viejas de café, CF+CV y CV+PV: combinación de los distintos tipos de hojas) y dos posición (bajo sombra del árbol de *E. poepigiana* y en pleno sol) en un sistema agroforestal de café. Barras: error estándar.

4. DISCUSIÓN

4.1. Necromasa sobre el suelo en el SAC y BS:

En SAC se encontró el doble de la necromasa que en el BS, la diferencia entre los sitios esta determinada prioritariamente por la necromasa de materia fina <5mm y hojarasca. La materia fina fue tres veces superior en el SAC en comparación al BS. Esta materia fina la constituye principalmente hojarasca triturada de partículas <5mm en descomposición, lo que podría estar relacionado con k mayor en el SAC en comparación al BS. En consecuencia, materia fina en el suelo del SAC es el producto de la mayor trituración de la hojarasca por fragmentadores descomponedores (macroinvertebrados) en comparación al BS, lo que conlleva a su acumulación en el suelo del SAC. Además, nosotros esperaríamos menor k de hojarasca en el BS, que podría estar relacionada con la calidad de nutrientes, ya que la calidad de la hojarasca en el suelo del BS presento los porcentajes de N, P, Mg y Mn (mgkg^{-1}) más bajos que el SAC. De este modo, los aspectos de la calidad de la hojarasca desempeñan funciones en el control de las tasas inmediatas de la descomposición, donde la concentración de N (o relaciones C/N), lignina y polifenoles ha sido los rasgos mayormente controladores de k (Giller 2000, Schrot 2003). Por lo tanto, hojarasca con contenido de C/N baja (<25, considerado de alta calidad por Palm & Sanchez 1991, valor registrado en la hojarasca vieja de café y poró) ingresa en la fase de trituración por macroinvertebrados fragmentadores más rápido, resultado observado en la necromasa de hojarasca en el SAC.

Asimismo, la menor necromasa de la hojarasca de poró en comparación al café en el SAC podría ser atribuida a una mayor k del poró, lo cual está relacionado a su mayor concentración de nutrientes medido a lo largo de este estudio. Debido a su alto contenido de N, hojarasca de los árboles leguminosos en su mayoría se descomponen rápidamente (por ejemplo, *E. poeppigiana*, *Gliricidia sepium* y *Leucaena leucocephala*) (Handayanto 1994), además en general la hojarasca de árboles no leguminosos (por ejemplo, café) poseen una concentración de lignina >20% que los árboles leguminosos de *Erythrina sp.* (45% de lignina en hojas de *C. arabica* y 34% en hojas de *E. poeppigiana*, Munguía *et al.* 2004), la cual se espera que se descomponen más lentamente (Hairiah *et al.* 2006). Resultado informado por Munguía *et al.* (2004), demuestran k mayores de poró en comparación a café, los cuales fueron explicados por la mayor concentración de nutrientes en el poró.

4.2. Distribución de la necromasa:

Encontramos que los patrones de distribución de la necromasa de hojarasca de poró esta relacionada con la ubicación espacial de los árboles de poró. Además, encontramos que la dirección y velocidad del viento medido podría ser considerada como un agente disperso clave para explicar los patrones de distribución de la hojarasca de poró. Viento caracterizado por la mayor velocidad, baja frecuencia y dominante durante el día, explica la distribución hacia el Oeste de la hojarasca de poró, y viento con mayor frecuencia pero con baja velocidad, dominante durante la noche explica la distribución hacia el Este. En este

contexto, dada la importancia de los árboles de poró como agente auto-fertilizadores del cultivo (Sánchez 1995, Romero 2006, Mendonça & Stott 2003), se debe tener en cuenta para optimizar la distribución natural de la hojarasca de poró, los aspectos de distribución espacial, la altura y volumen de copa de los árboles y características del viento en los sistemas agroforestales.

Nuestros resultados de distribución del contenido de nitrógeno para la necromasa total sobre el suelo muestran una distribución no coincidente con la distribución de la hojarasca de poró. La acelerada k de la hojarasca de poró podría causar que el nitrógeno distribuido por la hojarasca de poró dentro de la parcela sea rápidamente transmitido al suelo, lo que causa que no sea medida en la necromasa total sobre el suelo. Gutierrez (2002) ha informado un 10% mayor el contenido de nitrógeno en el suelo de SAC con *E. poepigiana* (sombra) que en cafetales sin árboles (en pleno sol), por lo cual no podemos negar el aspecto que la distribución de la hojarasca de poró representa un factor clave de auto-fertilización de N del ecosistema.

4.3. Tasa de liberación de nutrientes de la hojarasca en el SAC:

Las tasas de descomposición (k) promedio de la hojarasca fue mayor bajo sombra de los árboles de poró que en pleno sol. Las condiciones microclimáticas de mayor humedad y menor temperatura bajo sombra de los árboles de poró parece establecer las condiciones ideales para la diferencia medida en k (Pande 1999). Munguía *et al.* (2004), encontraron en un SAC que la velocidad de descomposición fue del doble en comparación a un cafetal sin árboles (pleno sol). Estos investigadores llegaron a la conclusión que las mejores condiciones del suelo (desarrollada en el SAC) y de sombra proyectada por los árboles, podría establecer en consecuencia mayor humedad en la capa de hojarasca, favoreciendo el proceso de descomposición.

Al nivel de tipo de hojarasca solo la hojarasca de café viejo (CV) en combinación de poró viejo (PV) mostraron mayor k en sombra que en pleno sol (CV+PV, CV(+PV) y PV(+CV)). Todo parece indicar que PV incrementa su k en sombra si esta en presencia de CV, asimismo esto marca el contraste entre las mediciones de k de la posición sombra y pleno sol. En la investigación de Munguía *et al.* (2004), se determinó que la mezcla de hojarasca de poró y el café se obtuvieron biomasa remanente menores (medición conjunto) en que comparación a la hojarasca de café sola. En nuestra investigación logramos medir la k de hojarasca por separado (café y poró) cuando ambas hojarasca estaban juntas en descomposición. En estas circunstancias, encontramos que el responsable de la mayor tasa de descomposición es por la mayor liberación de biomasa de poró cuando ambas hojarasca (café y poró) están juntas.

Al comparar k de los datos conjuntos de sol y sombra de las hojas de café fresco (CF), CV y PV no se encontró diferencias significativas, a pesar de las diferencias encontradas en el contenido de nutrientes inicial de CF, CV y PV, pero al nivel descriptivo si relacionamos los promedios de k y contenidos de nutrientes, encontramos que la baja concentración de

nutrientes inicial de N, P, Cu y Zn, describieron a CV con una baja k , y el resultado opuesto para CF y PV, los cuales presentaron una alta k y una mayor concentración de inicial de N, P, Cu y Zn. Esto podría indicar que las concentraciones de nutrientes en estos tipos de hojarasca (café y poró), podrían ser considerados como controladores de los promedios de k de la hojarasca.

La concentración de K no mostró una correspondencia con el patrón promedios de k de CF, CV y PV, es probable que la alta liberación de este nutriente (95% en solo 139 días) determine la causa. Este resultado ha sido encontrado por Munguía *et al.* (2004), donde alta tasa de liberación de K ha sido medido para la hojarasca de café y poró dentro SAC. Además, encontramos una mayor liberación de N y P en la hojarasca de PV, seguido por CF y por último en CV, la combinación CV+CF y CV+PV presentaron liberación intermedio. Duarte *et al.* (2013), encontraron que la dinámica de la liberación de N fue similar a la de P, que se esperaba debido a que el comportamiento de N y P son controlados por procesos similares. Por lo tanto, la calidad de nutrientes en la hojarasca de CF, CV y PV es el factor clave en la liberación N, P y K (Palm & Sánchez 1990).

Por otra parte, Ca, Mg y Mn fueron los nutrientes menormente liberados al ambiente. Misma tendencia de liberación ha sido encontradas por Munguía *et al.* (2004). El calcio y el magnesio participan en la construcción de la lámina media de la pared celular vegetal, lo que lo convierte en uno de los compuestos más recalcitrantes en las células vegetales (Vitti *et al.* 2006). Quizá esto permita explicar por qué la liberación de Ca y Mg resultaron ser tan bajas para todos los distintos tipos de hojarasca, al igual que en Duarte *et al.* (2013).

El nutriente mayormente liberado de todos fue el K (95% en tan solo 139 días). K es un elemento activo en la planta. Existe en una forma iónica y se libera fácilmente (Duarte *et al.* 2013). Este nutriente ha sido informado como el elemento potencialmente limitante y el de mayor exportación a través de la cosecha en SAC (Romero 2006). Lo que se concluye que en condiciones de baja intensidad de manejo o cese de entrada de fertilización, este es el elemento prioritario de fertilizar. Las consecuencias esperadas a corto plazo, serían el agotamiento de las reservas del suelo y la eminente disminución en la productividad del SAC. Por estas razones se considera a los SAC con leguminosas mayormente resistente y eficiente en mantener la productividad de cultivo por lapsos más prolongados de baja o cese de fertilización (Romero 2006).

Encontramos una correlación positiva entre k de CV y el %N en las muestras remanente a los 27 días de descomposición. Sin embargo, CF y PV no evidenciaron correlación con el %N en las muestras, quizás la alta variación encontrada en la k y una liberación importante del nitrógeno inicial en la hojarasca de PV (en 27 días una liberación de 22% de N) y una ganancia del nitrógeno en el CF (en 27 días una ganancia de 30% de N, debido al posible crecimiento de hongos y bacterias, Aerts 1997), atribuyen a la no relación entre las variables. La correlación positiva entre k y %N ha sido frecuentemente informada para los bosques tropicales, ya que el nitrógeno representa un nutriente limitante dentro de estos ecosistemas (Aerts 1997, Wieder *et al.* 2009). Igualmente, se ha informado

correlación positiva de k y %N en los SAC (Munguía *et al.* 2004), el cual representa un nutriente clave en la productividad de estos sistemas agrícolas.

4.5. Conclusiones

Las condiciones microclimáticas de mayor humedad y menor temperatura bajo sombra de los árboles de poró parece establecer las condiciones favorable para una mayor k de la hojarasca de hojas en comparación a pleno sol a condición que haya mezcla entre hojas de poro y de café. Esto evidencia un aspecto positivo de los SAC sobre los cultivos no forestales.

Los aspectos de la calidad de la hojarasca desempeñan funciones en el control de las tasas inmediatas de la descomposición, donde la concentración de N (o relaciones C/N), P, lignina y polifenoles podría ser considerados los rasgos mayormente controladores de k en SAC.

El fósforo y potasio fueron los nutrientes mayormente liberado durante la descomposición de la hojarasca. Estos nutrientes han sido informados como los elementos potencialmente limitantes y los de mayor exportación a través de la cosecha en SAC.

Por último, el conocimiento de la distribución natural de la hojarasca, la descomposición y la dinámica de liberación de nutrientes de las especies en los SAC, pueden contribuir a la toma de decisiones para el diseño de sistema agroforestal más eficiente que puedan optimizar la distribución de la hojarasca (importante para una mejor protección del suelo y la formación de materia orgánica) y su descomposición con especies de rápida descomposición (lo cual es importante para la liberación más rápida de nutrientes).

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto de investigación fue financiado por Ministerio de Ciencia y Tecnología de Costa Rica (MICIT), Consejo Nacional para Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Costa Rica (CONICIT), Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE, Costa Rica) y el Centro de Cooperación Internacional en Investigación Agronómica para el Desarrollo (CIRAD, Francia). Los proyectos SOERE F-ORE-T, ANR-Ecosfix y AIRD-SAFSE permitieron financiar las investigaciones de campo. Se agradece a Patricia Leandro del Laboratorio de Suelos del CATIE por su colaboración en los análisis de nutrientes. Pablo Siles por las revisiones y comentarios hechos a este manuscrito. Alejandro Barquero, Álvaro Barquero y Alejandra Barquero por su apoyo en la recolecta de datos.

RESUMEN

La necromasa en sistemas agroforestales de café (SAC) es clave para la protección del suelo, formación de materia orgánica, e incorporación de nutrientes al suelo. Esta investigación tuvo como objetivos (i) comparar la composición de la necromasa sobre el suelo y concentraciones de nutrientes entre un SAC y un bosque secundario de origen y (ii) evaluar las tasas de descomposición (k) y liberación de nutrientes de la hojarasca de C. y poró según sus estados (fresco o viejo), sus mezcla (pura o mezclada entre café y poro) y su lugar de descomposición (bajo sombra de poró y pleno sol). La evaluación de la necromasa sobre el suelo en el SAC y BS fue realizada en abril (época seca) y agosto (época húmeda) de 2013 para tener dos extremos. Se realizaron análisis de concentración de C, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn y Fe a seis muestras compuestas de cada tipo de necromasa inicial y remanente del experimento de descomposición para diferentes tiempos de recolecta. SAC presentó el doble de necromasa que el BS. SAC se encontró que la necromasa de la hojarasca y madera de café fueron significativamente mayores que poró. Encontramos que los patrones de distribución de la necromasa de hojarasca de poró esta relacionada con la ubicación espacial de los árboles de poró, la cual fue posible estimar a partir de un modelo empírico que considera la ubicación espacial, la altura y volumen de la copa de los árboles de poró. La distribución de la necromasa total del suelo en el SAC mostro un promedio de 1.06kg m^{-2} y el N de 33.2g m^{-2} . Todas las concentraciones de nutrientes en el tipo de necromasa hojarasca fueron más altos en el SAC que en el BS, con excepción de %Ca y %K. Igualmente todos los nutrientes en el tipo de necromasa frutos fueron más altos en el SAC que el BS, con excepción de %Ca y Mn. %N, %Mg y Mn(mgkg^{-1}) para el tipo de necromasa madera fue mayor para el SAC en comparación al BS. La tasa de descomposición k de la hojarasca de hojas fue mayor bajo sombra que en pleno sol en SAC. Las condiciones microclimáticas de mayor humedad bajo sombra de los árboles de poró parece establecer las condiciones favorable para una mayor k de la hojarasca en comparación a pleno sol, pero solo cuando las hojas estan mezcladas entre especies. k de los datos conjuntos de sol y sombra de las CF, CV y PV no se encontró diferencias significativas, a pesar de las diferencias encontradas en el contenido de nutrientes inicio. Encontramos correlación positiva entre k de CV y %N (remanente 27 días de descomposición). El nutriente que fue mayormente liberado al ambiente fue el K (95%), seguido por P(60%). Ca, Mg y Mn fueron los nutrientes menormente liberados al ambiente. Por último, el conocimiento de la distribución natural de la hojarasca, la descomposición y la dinámica de liberación de nutrientes de las especies en los SAC, pueden contribuir a la toma de decisiones para el diseño de sistema agroforestal más eficiente que puedan optimizar la distribución de la hojarasca y su descomposición con especies de rápida descomposición.

Palabras claves: *Coffea arabica*, *Erythrina poeppigiana*, necromasa, descomposición de hojarasca, liberación de nutrientes.

REFERENCIAS

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- Benegas, L., U. Ilstedt, O. Roupsard, J.R. Jones, A. Malmer. 2013. The effects of trees on infiltrability and preferential flow in a coffee plantation and in pastures: two contrasting agrosilvopastoral systems in Central America. *Agric. Ecos. Envir.* In Press.
- Berg, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22.
- Cannavo, P., J.-M. Harmand, B. Zeller, P. Vaast, J.E. Ramírez, E. Dambrine. 2013. Low nitrogen use efficiency and high nitrate leaching in a highly fertilized *Coffea Arabica*-*Inga densiflora* agroforestry system: a ¹⁵N labeled fertilizer study. *Nutr Cycl Agroecosyst* 95:377-394.
- Charbonnier, F., G. le Maire, E. Dreyer, F. Casanoves, M. Christina, J. Dauzat, J.U.H. Eitel, P. Vaast, L.A. Vierling, O. Roupsard, 2013. Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. *Agricultural and Forest Meteorology* 181, 152-169.
- Duarte, E.M.G., I.M. Cardoso, T. Stijnen, M.A. Mendonça, M.S. Coelho, R.B. Cantarutti, T.W. Kuyper E.M.A. Villani, E.S. Mendonça. 2013. Decomposition and nutrient release in leaves of Atlantic Rainforest tree species used in agroforestry systems. *Agroforest. Syst* 87: 835-847.
- Giller, K.E. 2000. View point translating science into action for agricultural development in the tropics: an example from decomposition studies. *Appl. Soil Ecol.* 14: 1-3.
- Gomez-Delgado, F., O. Roupsard, G. le Maire, S. Taugourdeau, A. Perez, M. Van Oijen, P. Vaast, B. Rapiel, J.M. Harmand, M. Voltz, J.M. Bonnefond, P. Imbach, R. Moussa. 2011. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. *Hydrology and Earth System Sciences* 15: 369-392.
- Gutiérrez, M.C. 2002. Disponibilidad y dinámica de nitrógeno en el suelo bajo especies maderables y leguminosas usadas como sombra en sistemas de café, en la subcuenca de Río Grande del General. CATIE. Tesis M.Sc. 78pág.
- Hairiah, K., H. Sulistyani, D. Suprayogo, Widiyanto, P. Purnomosidhi, R.W. Harto, M. Van Noordwijk. 2006. Litter layer residence time in forest and coffee agroforestry systems in Sumberjaya, West Lampung. *Forest Ecology and Management* 224: 45-57.
- Handayanto, E. 1994. Nitrogen mineralization from legume tree prunings of different quality. *Ph.D. thesis*, University of London, 230 pp.
- Levillain, J., A.T. M'Bou, P. Deleporte, L. Saint-Andre, C. Jourdan. 2011. Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in Eucalyptus forest plantations? *Annals of Botany* 108, 221-230.
- Mendonça, E.S., & D.E. Stott. 2003. Characteristics and decomposition rates of pruning residues from a shaded coffee system in Southeastern Brazil. *Agroforestry Systems* 57: 117-125.

- Moorhead, D.L., W.S. Currie, E.B. Rastetter, W.J. Parton, M.E. Harmon. 1999. Climate and litter quality controls on decomposition: an analysis of modeling approaches. *Global Biogeochemical Cycles* 13: 575-589.
- Munguía, R., J. Beer, J-M. Harmand, J. Hagggar. 2004. Tasas de descomposición y liberación de nutrientes de la hojarasca de *Eucalyptus deglupta*, *Coffea arabica* y hojas verdes de *Erythrina poeppigiana*, solas y en mezclas. *Agroforestería en las Américas* 41: 62-68.
- Palm, C. 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. *Agrofor Syst* 30(1): 105-124.
- Palm, C.A. & P.A. Sanchez. 1991. Nitrogen release from some tropical legumes as affected by lignin and polyphenol contents. *Soil Biol. Biochem.* 23: 83-88.
- Palm, C.A., & P.A. Sánchez. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three legumes. *Biotropica* 22: 330-338.
- Pande, P.K. 1999. Litter decomposition in tropical plantations: impact of climate and substrate quality. *The Indian Forester* 125: 599-608.
- Peel, M.C., B.L. Finlayson, T.A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sc.* 11: 1633-1644.
- Pérez-Molina, J.P. 2013. Descomposición vegetal en tres coberturas forestales de alturas media en Costa Rica. UNA. Tesis Licenciatura en Manejo de Recursos Naturales. 42pág.
- Romero, S.L. 2006. Aporte de biomasa y reciclaje de nutrientes en seis sistemas agroforestales de café (*Coffea arabica* var. Caturra), con tres niveles de manejo. CATIE Tesis de M.Sc. 110pág.
- Saint-Andre, L., A.T. M'Bou, A. Mabilia, W. Mouvondy, C. Jourdan, O. Roupsard, P. Deleporte, O. Hamel, Y. Nouvellon. 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a *Eucalyptus* hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* 205: 199-214.
- Sanchez, P.A. 1995. Science in agroforestry. *Agroforestry Systems* 30: 5-55.
- Satakhun, D., F. Gay, N. Chairungsee, P. Kasemsap, P. Chantuma, S. Thanisawanyangkura, P. Thaler, D. Epron. 2013. Soil CO₂ efflux and soil carbon balance of a tropical rubber plantation. *Ecol Res*: DOI 10.1007/s11284-013-1079-0.
- Schrot, G. 2003. Decomposition and nutrient supply from biomass. *In*: Schrot, G., Sinclair, F.L. (Eds.), *Trees, Crops and Soil Fertility: Concepts and Research Methods*. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 131–150.
- Taugourdeau, S., Roupsard, O., Avelino, J., Charbonnier, F., Gomez Delgado, F., Harmand, J.M., Jones, J.R., Ramirez, L.G., Rapidel, B., Vaast, P., Le Maire, G., 2013. Leaf Area Index as an indicator of Ecosystem Services and management practices in a coffee agroforestry farm. *Agric. Ecos. Envir.*(submitted march 2013).
- Vitti, G.C., E. Lima, F. Cicarone. 2006. Cálcio, Magnésio e Enxofre. *In*: Fernandes MS (ed) *Nutrição Mineral de Plantas*. Sociedade Brasileira de Ciencia do Solo, Viçosa, 299-325 pp.
- Wieder, W.R.; Cleveland, C.C.; Townsend, A.R. 2009. Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. *Ecology* 90(12): 3333-3341.

Anexo 1

Necromasa (peso seco) y contenido de nutrientes de materia fina <5mm, hojas, madera y frutos, en dos tipos ecosistemas (SAC: sistema agroforestal de café y BS: bosque secundario)

Sitio	Tipo de necromasa	Necromasa total (Tonelada/ha)	C (kg/ha)	N (kg/ha)	P (kg/ha)	K (kg/ha)	Ca (kg/ha)	Mg (kg/ha)	Mn (kg/ha)	Cu (kg/ha)	Zn (kg/ha)	Fe (kg/ha)
SAC	Frutos café	0.143	68.178	4.009	0.239	1.558	0.573	0.277	12.313	2.935	2.319	164.246
	Frutos poró	0.018	8.746	0.699	0.053	0.142	0.091	0.036	1.078	0.239	0.713	5.572
	Hojas café	1.484	673.866	53.367	2.102	3.858	28.514	4.254	572.992	37.589	66.771	3760.928
	Hojas poró	1.008	443.503	33.582	1.916	2.219	24.522	2.185	312.622	26.220	48.809	2704.347
	Madera café	1.362	648.913	26.694	1.044	1.907	15.435	1.589	177.278	32.232	35.955	1023.488
	Madera poró	0.247	116.781	5.587	0.358	0.478	4.759	0.375	67.371	8.035	13.598	758.388
	<5mm	2.421	673.493	55.153	6.738	4.317	28.000	5.850	1364.899	209.395	207.377	45114.682
BS	Frutos	0.074	34.208	1.563	0.071	0.338	0.938	0.088	5.871	1.201	1.177	66.317
	Hojas	1.435	602.438	26.142	1.435	3.803	42.167	2.511	257.832	24.157	47.835	2806.020
	Madera	1.629	763.749	17.703	1.140	2.036	29.161	1.575	145.533	26.337	38.827	931.030
	<5mm	0.570	138.879	7.566	0.845	1.016	9.247	1.025	433.090	37.594	40.632	11784.757

