

# **El rol de la fotodegradación en el reciclado del carbono en un ecosistema semiárido de la Patagonia, Argentina**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,  
Área Ciencias Agropecuarias*

**Paula Berenstecher**

Licenciada en Ciencias Ambientales - Universidad de Buenos Aires - 2013

Lugar de trabajo: IFEVA – Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires



**FAUBA** Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires





## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

**Amy T. Austin**

Bachelor of Arts, Environmental Sciences (Willamette University, EEUU)  
Doctor of Philosophy (Ph.D) Biological Sciences (Stanford University, EEUU)

Co-director

**Lucía Vivanco**

Licenciada en Ciencias Biológicas (UBA)  
Doctora en Ciencias Agropecuarias (UBA)







*Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.*



## ÍNDICE GENERAL

<b>Índice de cuadros</b> .....	vii
<b>Índice de figuras</b> .....	viii
<b>Abreviaturas</b> .....	xii
<b>Resumen</b> .....	xiv
<b>Abstract</b> .....	xvi
<b>1. Capítulo 1 - Introducción general</b> .....	1
1.1. Introducción .....	3
1.2. Controles del balance de carbono en ecosistemas terrestres .....	4
1.3. Controles alternativos en ecosistemas áridos y semiáridos.....	7
1.3.1. Efectos directos de la radiación solar sobre la descomposición: el proceso de fotodegradación.....	8
1.3.2. Efectos indirectos de la radiación solar sobre la descomposición biótica: la fotofacilitación .....	10
1.3.3. Efectos directos de la radiación solar sobre los microorganismos.....	12
1.4. Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis .....	16
<b>2. Capítulo 2 - Efectos de la radiación solar sobre la broza en pie y el suelo: una visión integrada del ecosistema</b> .....	19
2.1. Introducción .....	21
2.2. Objetivos e hipótesis .....	24
2.3. Materiales y métodos .....	25
2.4. Resultados .....	34
2.5. Discusión.....	42
2.5.1. La importancia de la radiación solar en el reciclado de C del ecosistema ....	42
2.5.2. Las interacciones entre la radiación solar y otros factores del ecosistema ...	45
2.6. Conclusiones .....	47
<b>3. Capítulo 3 - Importancia relativa de la radiación y la biota como controles de la descomposición de broza y su dinámica estacional</b> .....	49
3.1. Introducción .....	51
3.2. Objetivos e hipótesis .....	53
3.3. Materiales y métodos .....	54
3.4. Resultados .....	59
3.5. Discusión.....	70
3.5.1. Controles que varían con la estación.....	70

3.5.2. La fotoaceleración de la descomposición en el campo .....	72
3.5.3. Integrando la radiación y la biota.....	74
3.6. Conclusiones .....	77
<b>4. Capítulo 4 - Mecanismos de la fotofacilitación y sus consecuencias sobre el carbono del suelo: nuevos avances mediante el uso de isótopos estables .....</b>	<b>79</b>
4.1. Introducción .....	81
4.2. Objetivo e hipótesis.....	81
4.3. Materiales y Métodos.....	86
4.3.1. Experimento en condiciones controladas.....	86
4.3.2. Experimento en el campo.....	89
4.3.3. Análisis de los datos.....	94
4.4. Resultados .....	95
4.4.1. Experimento en condiciones controladas.....	95
4.4.2. Experimento en el campo.....	98
4.5. Discusión.....	104
4.5.10 La magnitud de la fotofacilitación .....	104
4.5.2. Dilucidando los mecanismos .....	106
4.5.3. Consecuencias sobre el carbono del suelo .....	108
4.6. Conclusiones .....	110
<b>5. Capítulo 5 – Síntesis y discusión general .....</b>	<b>113</b>
5.1. Síntesis de los principales resultados de la tesis .....	116
5.2. Contribuciones originales de la tesis.....	118
5.2.1. Contribuciones al conocimiento de los efectos bióticos y abióticos de la radiación solar .....	118
5.2.2. Otras contribuciones relevantes .....	120
5.3. Significado e implicancias de los resultados de la tesis.....	122
5.3.1. El alcance de los efectos de la radiación solar .....	122
5.3.2. Implicancias sobre el funcionamiento del ecosistema .....	123
5.3.3. La fotodegradación en un contexto de cambio global .....	126
5.4. Perspectivas futuras.....	128
5.5. Palabras finales .....	131
<b>Bibliografía .....</b>	<b>133</b>
<b>Anexo 1.....</b>	<b>155</b>
<b>Anexo 2.....</b>	<b>159</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 2.1.</b> Radiación (PAR, en $\mu\text{mol}$ , UV-B y UV-A, en watt) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) del suelo en superficie y en profundidad (0-10 cm) debajo de los filtros de los dos tratamientos (radiación reducida, R-, y total, R+) y control (sin filtro) medidas en dos fechas: al comienzo de la estación seca (diciembre 2015) y de la estación húmeda (mayo 2016). Se muestra la media y el error estándar ( $n=5$ ). Letras distintas indican diferencias significativas $p < 0,05$ .....	31
<b>Cuadro 2.2.</b> Contenido gravimétrico de agua (%) y materia orgánica del suelo (%) debajo de los filtros de los dos tratamientos de radiación (radiación reducida, R-, y total, R+) y en dos micrositios (debajo del arbusto y suelos desnudo). Se muestra la media y el error estándar ( $n=5$ ) para dos fechas de muestreo: mayo de 2016 (comienzo de la estación húmeda) y diciembre del mismo año (comienzo de la estación seca). Letras distintas indican diferencias significativas $p < 0,05$ .....	38
<b>Cuadro 3.1.</b> Características de la broza de las especies utilizadas en el experimento: materia orgánica (MO), peso foliar específico (PFE), lignina, nitrógeno (N) y relación carbono:nitrógeno (C:N). .....	55
<b>Cuadro 3.2.</b> Efecto del tratamiento de biocida sobre las variables del suelo medidas en mayo del segundo año del experimento. Se muestra el promedio, el error estándar ( $n=4-5$ ), y el valor $p$ resultado de una prueba de $t$ . .....	60
<b>Cuadro 3.3.</b> Resultado del ANOVA de dos factores correspondiente a los datos de la Figura 3.4. ....	65
<b>Cuadro 4.1.</b> Contenido de carbono (C), nitrógeno (N), relación C:N, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la lignina de la broza de <i>Pappostipa</i> spp. expuesta durante dos meses a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la media y el error estándar ( $n=8$ ). .....	98
<b>Cuadro 4.2.</b> Contenido de carbono (C), nitrógeno (N), relación C:N, $\delta^{13}\text{C}$ , $\delta^{15}\text{N}$ , lignina y carbohidratos lábiles de la broza de <i>Pappostipa</i> spp. y <i>Zea mays</i> expuesta durante cuatro meses a dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar ( $n=8$ ).. .....	100
<b>Cuadro 4.3.</b> Abundancia natural ( $\delta$ ) de $^{13}\text{C}$ (‰) en el suelo en parcelas control (sin agregado de broza) y en parcelas con agregado de broza de <i>Pappostipa</i> spp. y <i>Zea mays</i> con dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+) a los 0-2 y 0-5 cm de profundidad a los dos años y medio de iniciado el experimento. Se muestra la media y el error estándar ( $n=5$ ). .....	103

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Esquema de los efectos directos (líneas grises llenas) e indirectos (línea gris punteada) de la fotodegradación de la broza y sus consecuencias sobre la materia orgánica del suelo. Las cajas representan los distintos reservorios de C del ecosistema y las flechas negras, los flujos de C. .... 13
- Figura 2.1.** Precipitación (barras, mm) y temperatura media (línea negra, °C) mensual en la estación Salida Lago Meliquina y radiación media incidente (línea gris, MJ/m<sup>2</sup>\*día) en el sitio de estudio (40° 26'S 71° 13'O), Neuquén, Patagonia argentina, durante los dos años del experimento (diciembre 2014-noviembre 2016). Las líneas punteadas separan lo que se consideró estación seca y húmeda y corresponden a las fechas de muestreo. Fuentes: AIC (precipitación y temperatura) y NASA (radiación). 26
- Figura 2.2.** A) Filtros plásticos de 1,2 x 1,2 m instalados en el campo durante la estación seca para generar dos tratamientos de radiación: radiación reducida (R-, filtro naranja) y radiación total (R+, filtro transparente). Ver transmitancias en la Figura 2.3. Se mantuvieron en pie y tensionados mediante una estructura de caños de aluminio y nueces. B) Bolsas de descomposición de broza de *Pappostipa* spp. y *M. spinosum* simulan el material muerto en pie. .... 28
- Figura 2.3.** Transmitancias de los filtros utilizados en los dos tratamientos de radiación: radiación reducida (línea gris, R-) y radiación total (línea negra, R+). Las transmitancias de los filtros fueron medidas con un espectrofotómetro UV-VIS (Shimadzu Scientific Instruments). .... 28
- Figura 2.4.** Tasa de descomposición, k (año<sup>-1</sup>), de broza de *Pappostipa* spp. y *Mulinum spinosum* para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar (n=5). \*\*\*\* p < 0,0001, ns: diferencias no significativas. .34
- Figura 2.5.** Dinámica de la masa remanente (%) de broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B) en el tiempo para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar para cada fecha (n=5). \*\* p < 0,01, + diferencias marginalmente significativas (p = 0,06). La línea gris sobre el eje x muestra el cambio de estación a lo largo del tiempo: estación seca (línea llena) y estación húmeda (línea punteada). .... 35
- Figura 2.6.** Sacarificación (mg/gramo de broza seca) en broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B) al final de la estación seca y húmeda para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar para cada fecha (n=5). \*\* p < 0,01, ns: diferencias no significativas. .... 36
- Figura 2.7.** Actividad β-glucosidasa (A, B) y fenol-oxidasa (C, D) (μmol de producto/gramo de broza seca\*hora) en broza de *Pappostipa* spp. (A, C) y *Mulinum spinosum* (B, D) al final de la estación seca y húmeda durante los dos años del experimento para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar (n=3-5). \* p < 0,05, \*\*\*\* p < 0,0001, ns: diferencias no significativas. .... 37
- Figura 2.8.** Carbono orgánico extracelular (COE, μg C/gramo de suelo) (A), biomasa microbiana (μg C/gramo de suelo seco) (B) y respiración potencial en suelo (mg

CO<sub>2</sub>/gramo de suelo seco\*día) (C) en dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+) en dos fechas (mayo y diciembre) del segundo año del experimento y dos micrositios (debajo del arbusto y suelo desnudo). Se muestra la media y el error estándar (n=3-5). ..... 39

**Figura 2.9.** Actividad  $\beta$ -glucosidasa (A), fenol-oxidasa (B), fosfatasa (C) y glicin-aminopeptidasa (D) en el suelo ( $\mu$ mol de producto/gramo de suelo seco\*hora) en dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+) en dos fechas (mayo y diciembre) del segundo año del experimento y dos micrositios (debajo del arbusto y suelo desnudo). Se muestra la media y el error estándar (n=3-5). ..... 41

**Figura 3.1.** A) Cajas de descomposición de broza con dos tratamientos de radiación: radiación reducida (naranja, R-) y radiación total (transparente, R+). B) Cajas de descomposición en las parcelas delimitadas de a pares en el campo. .... 57

**Figura 3.2.** Unidades formadoras de colonias (UFC/mg de broza seca) de hongos (barras punteadas) y bacterias (barras rayadas) en la broza de las cuatro especies al final del experimento. Se muestra el promedio y el error estándar para los dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el resultado del ANOVA de dos factores (radiación y biota) para las UFC de hongos (subíndice H) y de bacterias (subíndice B). \* p < 0,05; \*\* p < 0,01. Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0,05) en las UFC de bacterias. .... 60

**Figura 3.3.** Pérdida de masa mensual (%) de broza de *Pappostipa* spp. (A), *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) durante la estación seca (izquierda) y húmeda (derecha) con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Los datos corresponden a la primera cosecha del experimento que empezó en la estación seca y del que empezó en la estación húmeda. Se muestra el promedio y el error estándar (n=5). Se muestran los valores p de los efectos de la radiación, la biota y su interacción para cada especie en ambas estaciones por separados. .... 62

**Figura 3.4.** Pérdida de masa (%) durante la estación húmeda cuando la broza había sido expuesta a la radiación en la estación seca previa (pre-expuesto, eje y) y cuando la broza comenzó su descomposición en la misma estación húmeda (no pre-expuesto, eje x). No se contabiliza la pérdida de masa en la estación seca previa. Se muestra el promedio y el error estándar (n=5) de cada una de las cuatro especies con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (panel de la izquierda) y total (panel de la derecha). La línea punteada muestra la relación 1:1. .... 64

**Figura 3.5.** Sacarificación (mg/g) en broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) al año de iniciado el experimento con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar (n=3-5). Se muestran los valores p de los efectos de la radiación, la biota y su interacción para cada especie por separado. .... 66

**Figura 3.6.** Actividad  $\beta$ -glucosidasa acumulada ( $\mu$ mol/g broza seca\*hora) en broza de *Pappostipa* spp. (A), *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) durante los dos años del experimento con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el

promedio y el error estándar (n=3-5). Se muestran los resultados de ANOVAs de dos factores (radiación y biota). \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001. .... 68

**Figura 3.7.** Constante de descomposición (k, año<sup>-1</sup>) de broza de *Pappostipa* spp. (A), *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) calculada con datos de dos años con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar (n=5). Se muestran los valores p de los efectos de la radiación, la biota y su interacción para cada especie por separado. .... 70

**Figura 4.1.** A) Exposición de la broza a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación azul y verde (AV+) y radiación total (R+) durante la primavera y el verano en el campo experimental de IFEVA/CONICET- FAUBA. B) Experimento de descomposición y agregados de broza en el sitio de estudio. .... 89

**Figura 4.2.** Pérdida de masa (%) durante la incubación de 37 días de la broza de *Pappostipa* spp. que había sido expuesta a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV+) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la media y el error estándar (n=8). .... 95

**Figura 4.3.** Contenido de lignina (%) (A) y  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) (B) de la broza de *Pappostipa* spp. expuesta durante dos meses a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV+) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la media y el error estándar (n=8). .... 96

**Figura 4.4.**  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) en función del contenido de lignina (%) de la broza de *Pappostipa* spp. expuesta durante dos meses a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV+) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la recta ajustada (p = 0,005, R<sup>2</sup> = 0,31, n=24). .... 97

**Figura 4.5.** Dinámica de la masa remanente (%) de broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Zea mays* (B) en el tiempo para los dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar para cada fecha (n=5). Las barras dentro de cada panel muestran la tasa de descomposición (k, año<sup>-1</sup>) calculada para cada especie y tratamiento de radiación. \* p < 0,05, \*\* p < 0,01, + diferencias marginalmente significativas (0,05 < p ≤ 0,08). .... 101

**Figura 4.6.** Cambio neto en la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{agregado}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{control}}$ , ‰) bajo los agregados de broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Zea mays* (B) a los 0-2 y 0-5 cm de profundidad para los dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+) a los dos años y medio de iniciado el experimento. Se muestra la media y el error estándar (n=5). \* p < 0,5; \*\*p<0,01 para una prueba de t para una media. .... 102

**Figura 4.7.** Carbono del suelo proveniente de la broza de *Zea mays* (g C<sub>nuevo</sub>/g suelo, %) a los 0-2 y 0-5 cm de profundidad para los dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+) a los 7 meses (A) y a los 2 años y medio (B) de iniciado el experimento. Se muestra la media y el error estándar para cada fecha (n=5). \* p < 0,5 para una prueba de t para una media. .... 104

**Figura 5.1.** Esquema de los efectos de la radiación solar sobre el ecosistema y los mecanismos involucrados según los principales resultados de esta tesis. Las cajas

representan los distintos reservorios de C del ecosistema y las flechas negras, los flujos de C. Las flechas grises llenas muestran los efectos directos y las punteadas, efectos indirectos. El grosor de las flechas indica la magnitud del efecto aproximado. Los efectos directos de la radiación solar ocurren en la estación seca mientras que en la estación húmeda se manifiestan los efectos de la biota. El carbono también se puede por lixiviación y fragmentación en forma de carbono orgánico disuelto (COD) y carbono orgánico particulado (COP). ..... 125

## ABREVIATURAS

AV	espectro azul y verde de la radiación solar (400-550 nm)
C	carbono
CH <sub>4</sub>	metano
cm	centímetros
C <sub>nuevo</sub>	C del suelo derivado de la broza de <i>Zea mays</i>
CO	monóxido de carbono
CO <sub>2</sub>	dióxido de carbono
COE	carbono orgánico extracelular
C <sub>p</sub>	proporción de C del suelo con agregado de broza
DA	densidad aparente
G	gramos
ha	hectáreas
kGy	kilogray (unidad de radiación ionizante)
L	litros
m	metros
mg	miligramos
MJ	Megajoules
ml	mililitros
mm	milímetros
MO	materia orgánica
N	nitrógeno
N <sub>2</sub> O	óxido nitroso
nm	nanómetros
P	profundidad
PFE	peso foliar específico
Pg	petagramos (10 <sup>15</sup> g)
PPNA	productividad primaria neta aérea
UFC	unidades formadoras de colonias
UV	radiación ultravioleta (200-400 nm)
UV-A	radiación ultravioleta A (315-400 nm)
UV-B	radiación ultravioleta B (280-315 nm)
δ <sup>13</sup> C	abundancia relativa <sup>13</sup> C/ <sup>12</sup> C
δ <sup>13</sup> C <sub>agregado</sub>	δ <sup>13</sup> C del suelo con agregado de broza
δ <sup>13</sup> C <sub>broza</sub>	δ <sup>13</sup> C inicial en la broza agregada
δ <sup>13</sup> C <sub>control</sub>	δ <sup>13</sup> C del suelo de las parcelas sin agregado de broza
δ <sup>15</sup> N	abundancia relativa <sup>15</sup> N/ <sup>14</sup> N
μg	microgramos
μmol	micromoles



## RESUMEN

### **El rol de la fotodegradación en el reciclado del carbono en un ecosistema semiárido de la Patagonia, Argentina**

La fotodegradación ha sido identificada recientemente como un mecanismo clave que controla las pérdidas de carbono (C) en ecosistemas áridos y semiáridos. Sin embargo, aún quedan muchas preguntas sin responder relacionadas con su importancia relativa con respecto a la descomposición biótica, su variación estacional y sus consecuencias sobre el C del suelo. En esta tesis se evaluó el rol de la fotodegradación como control de la descomposición de la broza y sus efectos sobre el suelo en un ecosistema semiárido de la Patagonia argentina con una marcada estacionalidad de la precipitación. Para esto se llevaron a cabo distintos experimentos de descomposición en el campo y en condiciones controladas, que permitieron cuantificar los patrones del reciclado de C e identificar los mecanismos subyacentes. Los resultados mostraron que la radiación solar acelera la descomposición de la broza aérea en pie y en la superficie del suelo. Se demostraron efectos diferenciales de la radiación solar y la biota sobre la descomposición según la estación. Pero integrando los dos años que duró el experimento la radiación solar fue el control más importante de la descomposición. Además, la exposición a la radiación solar durante la estación seca aceleró la descomposición en la estación húmeda siguiente. La fotodegradación de la lignina y la liberación de compuestos carbonados lábiles parece ser el principal mecanismo detrás de la fotofacilitación, aunque otros procesos abióticos también contribuirían. En conjunto, estos resultados sugieren que la fotodegradación acelera el reciclado de C en este ecosistema y que, por sus efectos directos e indirectos, el C de la broza es liberado a la atmósfera sin pasar por el reservorio de C del suelo. También sugieren que la

radiación solar podría ser un control importante de la descomposición, no sólo en zonas áridas, sino en cualquier ecosistema donde la radiación incidente es abundante.

**Palabras claves:** ciclo del carbono, fotodegradación, degradación microbiana, descomposición de broza, ecosistema semiárido, estacionalidad, fotofacilitación, lignina, Patagonia

## ABSTRACT

### **The role of photodegradation on carbon turnover in a semiarid ecosystem of Patagonia, Argentina**

Photodegradation has recently been identified as a key mechanism that controls carbon (C) turnover in arid and semiarid ecosystems. However, there remain many unanswered questions for its relative importance with respect to biotic decomposition, the consequences of climate seasonality, and effects on soil C. In this thesis, I evaluated photodegradation as a control on litter decomposition process and the consequences for soil C pools in a semiarid ecosystem of Patagonia, Argentina, with a marked seasonality of precipitation. For this, I conducted factorial manipulative decomposition experiments in the field and in under controlled conditions, which allowed to quantify patterns of carbon turnover and identifying the underlying mechanisms. Results showed that solar radiation accelerates aboveground litter decomposition both in standing litter and litter placed on the ground. I demonstrated differential effects of solar radiation and biota on decomposition in different seasons, but integrated over two years, solar radiation was the most important control on litter decomposition. Furthermore, exposure to solar radiation during the dry season accelerated decomposition in the following wet season, demonstrating strong photofacilitation effects under field conditions. Photodegradation of lignin and release of labile C compounds seem to be the main mechanism behind this photofacilitation, although other abiotic factors appear to contribute to increased aboveground decomposition. Taken together, these results suggest that photodegradation accelerates C turnover in this ecosystem and that, through direct and indirect effects on litter decomposition, litter C is released into the atmosphere without going through soil C pool. These results also suggest that solar radiation could be an

important control on decomposition, not only in aridlands, but in any terrestrial ecosystem where incident solar radiation is abundant.

**Keywords:** carbon cycle, photodegradation, microbial degradation, litter decomposition, semiarid ecosystem, seasonality, photofacilitation, lignin, Patagonia



## **1. Capítulo 1 - Introducción general**



## 1.1.Introducción

El contenido de carbono (C) de los ecosistemas está determinado por el balance entre la productividad y la descomposición (Chapin et al. 2002, Schlesinger y Bernhardt 2013). La productividad primaria determina la entrada de C al sistema mientras que la descomposición es una de las principales vías de liberación de C hacia la atmósfera desde ecosistemas naturales. Este ciclo cumple un rol clave en el flujo de energía y reciclado de nutrientes constituyendo el motor del funcionamiento de los ecosistemas.

La vida en la Tierra está basada en el C y la actividad humana está modificando su ciclo considerablemente (Vitousek et al. 1997). La quema de combustible fósil es la principal vía a través de la cual el hombre está aumentando las salidas de C desde los ecosistemas terrestres hacia la atmósfera. Parte de ese CO<sub>2</sub> es fijado por los bosques, pastizales y otros ecosistemas naturales que actúan como sumideros de C. Pero la actividad antrópica también está modificando estos flujos mediante los cambios en el uso del suelo. La deforestación y la degradación de bosques son las principales fuentes de emisiones de C por los cambios en el uso de la tierra (Pan et al. 2011). Por el contrario, el abandono de tierras agrícolas y la recuperación de bosques luego de ser deforestados compensan una parte importante de estas emisiones. Además, en los últimos 300 años la conversión de bosques y pastizales a la agricultura ha generado la disminución del C almacenado en los ecosistemas terrestres (Houghton 2007). Se estima que alrededor del 40% de la productividad primaria neta potencial de los ecosistemas terrestres es utilizada por el hombre (Vitousek et al. 1986). Por lo tanto, su impacto sobre el balance de C puede ser muy importante, aunque existe mucha incertidumbre al respecto.

Se estima que la liberación de CO<sub>2</sub> por la descomposición de los detritos vegetales, de aquí en adelante broza, y de la materia orgánica del suelo es diez veces mayor que las emisiones antropogénicas (Schlesinger 1997) e implica globalmente un flujo de 50-75 Pg de C por año (Crowther et al. 2015). Durante la descomposición, la materia orgánica es transformada química y físicamente resultando así en sus elementos inorgánicos constituyentes (Swift et al. 1979). A partir de este proceso los organismos descomponedores obtienen la energía, el C y los nutrientes necesarios para el mantenimiento de sus funciones metabólicas y su crecimiento (Paul y Clark 1996). Además, la descomposición provee los nutrientes inorgánicos necesarios para el crecimiento de las plantas en ecosistemas naturales (Adair et al. 2008).

En los últimos años se ha avanzado mucho en el conocimiento de las entradas de C a los ecosistemas a través de la productividad primaria, así como su cuantificación y modificación por la actividad humana. Sin embargo, a pesar del rol crítico de la descomposición en el balance de C, nuestro entendimiento sobre sus controles (factores ambientales bióticos y abióticos que regulan la velocidad del proceso) continúa siendo limitado (Adair et al. 2008). Surge entonces la necesidad de conocer los controles y los mecanismos involucrados en las pérdidas de C desde los ecosistemas naturales y transformados por la actividad humana.

## **1.2. Controles del balance de carbono en ecosistemas terrestres**

Entre los principales controles del ciclo del C puede mencionarse el clima (temperatura y precipitaciones). Se ha demostrado que el clima es un factor importante que afecta directamente la productividad primaria (Lieth 1975, Paruelo et al. 1998, Austin y Sala 2002, Jobbágy et al. 2002) y la descomposición en ecosistemas terrestres (Meentemeyer 1978, Austin y Vitousek 2000, Gholz et al. 2000, Adair et al. 2008). La

temperatura y la disponibilidad de agua regulan los procesos biológicos afectando tanto las entradas como las salidas de C del ecosistema (Vitousek et al. 1994).

En ecosistemas áridos y semiáridos en particular, la precipitación media anual, la estacionalidad de la misma y la interacción entre la temperatura y las precipitaciones son factores claves que explican una proporción importante de la productividad primaria neta aérea (PPNA, Sala et al. 1988, Austin y Sala 2002). En tanto, la relación entre la disponibilidad de agua y otros procesos del ecosistema es mucho menos clara (Austin 2011). Si bien varios trabajos muestran una estrecha relación entre la precipitación y la descomposición a través de gradientes amplios de precipitaciones (Meentemeyer 1978, Austin y Vitousek 2000, Schuur y Matson 2001), numerosos estudios en ecosistemas áridos y semiáridos no evidencian dicha correlación (Vanderbilt et al. 2008, Austin et al. 2009, Bontti et al. 2009). Por lo tanto, otros controles, distintos a la precipitación, estarían involucrados en el reciclado de C en estos ecosistemas. Los mismos serán discutidos más adelante.

La estructura y las características de la vegetación también influyen directamente sobre la productividad y el reciclado de C y nutrientes de los ecosistemas. Por ejemplo, determinan la capacidad de las plantas de producir hojas y raíces (Chapin 2003), y por lo tanto, la cantidad de broza. Al mismo tiempo, la composición química y las características físicas de las hojas afectan la descomposición y el reciclado de nutrientes porque determinan la calidad para los descomponedores (Cornelissen et al. 1999, Pérez-Harguindeguy et al. 2007, Cornwell et al. 2008). El área foliar específica, la lignina y la relación lignina:nutrientes han sido identificados como características claves que determinan la tasa de descomposición (Meentemeyer 1978, Melillo et al. 1982, Berg et al. 2000, Hättenschwiler et al. 2005, Cornwell et al. 2008). En general la descomposición de la broza está positivamente relacionada con el contenido de

nitrógeno (N) e inversamente relacionada con la proporción C:N y lignina:N (Hobbie 1992).

La descomposición también es controlada por la comunidad de organismos descomponedores (Swift et al. 1979), que incluye a la macro y mesofauna del suelo y a los microorganismos heterótrofos, los cuales se alimentan de la broza. La comunidad microbiana (hongos y bacterias) es un determinante clave de la descomposición. Los hongos y bacterias secretan enzimas extracelulares que les permiten degradar los tejidos vegetales y acceder a los compuestos a partir de los cuales obtienen energía y nutrientes (Allison y Vitousek 2005). La fauna del suelo involucra a una gran cantidad de organismos invertebrados que influyen sobre la descomposición a través de la fragmentación y transformación de la broza. Estos organismos también alteran la estructura del suelo y depredan las poblaciones de hongos y bacterias (Bradford et al. 2002).

Los distintos controles mencionados hasta aquí no son independientes sino que se encuentran interrelacionados. El clima influye en las formas de vida dominantes de la vegetación (Burke et al. 1997) y la calidad de la broza (Hobbie 1992, Aerts 1997) afectando también indirectamente el balance de C. Al mismo tiempo, la vegetación puede influenciar las condiciones microclimáticas y la actividad biótica del suelo. Por ejemplo, la arquitectura y el área foliar del dosel pueden determinar el albedo y modular así la temperatura del suelo y la humedad, la circulación del aire y la evapotranspiración (Chapin 2003, Licata et al. 2008). De este modo, la calidad de la broza, la estructura de la vegetación, la actividad biológica y el clima generan un conjunto particular de controles en cada ecosistema que va mucho más allá de los efectos directos de la precipitación (Hobbie 1992).

En tanto, la heterogeneidad espacial juega un papel fundamental en el balance de C, particularmente en ecosistemas áridos y semiáridos (Aguiar y Sala 1999). En estos sistemas, la cobertura vegetal discontinua genera un mosaico con dos tipos de parches. Por un lado, parches de suelo desnudo con muy baja actividad biótica (Gonzalez-Polo y Austin 2009), donde predominarían los controles abióticos sobre las tasas de reciclado de C y nutrientes. Por el otro, parches de vegetación donde la actividad biológica puede ser muy importante si hay agua disponible. En estos últimos las tasas de reciclado son comparables a las de ecosistemas húmedos (Collins et al. 2008, Gonzalez-Polo y Austin 2009). Este patrón de micrositios tan disímiles muestra un escenario mucho más complejo que la simple limitación de la actividad biótica por la disponibilidad de agua.

### **1.3. Controles alternativos en ecosistemas áridos y semiáridos**

En ecosistemas áridos y semiáridos la productividad primaria está limitada por la disponibilidad de agua (Noy-Meir 1973). La precipitación y los pulsos de agua también influyen fuertemente sobre las pérdidas de C y el flujo de nutrientes, principalmente a través de la regulación de la actividad biológica (Austin et al. 2004). Sin embargo, numerosos estudios no han podido explicar las altas tasas de descomposición encontradas a pesar de las escasas precipitaciones y la baja actividad biológica (Vanderbilt et al. 2008, Bontti et al. 2009). Al mismo tiempo, existe cada vez más evidencia de que otros controles, más allá de la disponibilidad de agua, están involucrados en los procesos que ocurren en estos ecosistemas (Austin 2011). Entre estos controles se encuentran la radiación solar y el viento. La radiación solar promueve la mineralización fotoquímica de la materia orgánica, proceso denominado fotodegradación (Austin y Vivanco 2006). El viento y, en menor medida, el agua generan la redistribución del suelo y, con éste, el movimiento de C y nutrientes (Barnes et al. 2012, Hewins et al. 2013). Como resultado, el suelo se mezcla con la broza

favoreciendo el contacto de ésta con los microorganismos (Throop y Archer 2007, Lee et al. 2014).

Es habitual que estos factores, de carácter abiótico, no sean tenidos en cuenta al estudiar los controles de los ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas terrestres. Esto podría deberse a que, en ecosistemas húmedos y subhúmedos, donde se desarrolló la mayor parte de la teoría, los efectos de estos factores no son tan importantes en comparación con los procesos bióticos. Sin embargo, en ecosistemas áridos y semiáridos los controles abióticos tienen un rol dominante. Además, las zonas áridas ocupan una gran proporción de la superficie terrestre y se están expandiendo, se estima que actualmente esta proporción es de 40% (Safriel et al. 2005). Al mismo tiempo, estos ecosistemas se encuentran entre los más vulnerables ante el impacto del cambio global (Schröter et al. 2005). Particularmente en la Patagonia, más del 90% de la superficie se clasifica como árida o semiárida (Paruelo et al. 1998). Por lo tanto, incorporar los procesos abióticos es crítico para entender la biogeoquímica en una extensa superficie de la Argentina y a escala global (Austin 2011).

### *1.3.1. Efectos directos de la radiación solar sobre la descomposición: el proceso de fotodegradación*

Se denomina fotodegradación a las reacciones fotoquímicas que resultan en la mineralización de los compuestos orgánicos de la broza. A partir de estas reacciones, independientes de la actividad microbiana (Austin y Vivanco 2006), se liberan a la atmósfera numerosos gases que incluyen CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, CO y N<sub>2</sub>O (Schade et al. 1999, Brandt et al. 2009, King et al. 2012, Lee et al. 2012). La fotodegradación es un proceso recientemente identificado que afecta las pérdidas de C en ecosistemas acuáticos (Zepp et al. 1998, Anesio et al. 1999) y terrestres (Austin y Vivanco 2006, Brandt et al. 2010,

Rutledge et al. 2010). La importancia de este proceso en el ciclo del C reside en que se establece así un “circuito corto”, donde una fracción importante del C fijado en la biomasa de las plantas se libera directamente hacia la atmosfera sin pasar por el reservorio de materia orgánica del suelo (Austin y Vivanco 2006).

A través de experimentos de atenuación de rangos específicos de la longitud de onda se ha analizado el rol de la radiación solar en la fotodegradación. A partir de estos experimentos, se demostró que tanto el ultravioleta (UV), UV-B (280-315 nm) y UV-A (315-400), como el espectro visible (400-700 nm) tienen un rol fundamental en este proceso (Brandt et al. 2009, Austin y Ballaré 2010). Un trabajo realizado en ecosistemas acuáticos mostró que la radiación UV explicaba alrededor del 56% de la formación de C inorgánico por fotodegradación (Granéli et al. 1998). Mientras que la radiación del espectro visible explicó el restante 44% de ese proceso. Esto señala que, aunque la radiación UV representa un rango muy pequeño del total de la energía del espectro solar (aproximadamente un 7%), tiene un rol muy importante en las reacciones fotoquímicas. Por otro lado, en ecosistemas terrestres se determinó que sólo el UV-B contribuye un 33% en las pérdidas de C debido a la fotodegradación de la broza y que el UV-A y el espectro visible también afectan este proceso (Austin y Vivanco 2006).

La fotodegradación ocurre a través de la mineralización fotoquímica de compuestos fotorreactivos, dentro de los cuales se ha identificado a la lignina. Debido a su capacidad de absorber luz en el rango del UV y del visible (Moorhead y Callaghan 1994), la lignina tiene un rol determinante en este proceso. Esto puede ser explicado por un mayor porcentaje de compuestos aromáticos en la lignina, que deriva en mayores tasas de absorción de luz. Algunos estudios demostraron una disminución en la concentración de lignina durante la exposición a la radiación UV-B (Rozema et al. 1997, Day et al. 2007, Henry et al. 2008), y que el contenido de lignina estaba

positivamente relacionado con la descomposición en condiciones de exposición a la radiación solar (Austin y Ballaré 2010). Curiosamente, este compuesto, conocido como inhibidor de la descomposición biótica en ecosistemas húmedos, actuaría como facilitador de las reacciones fotoquímicas incrementando las pérdidas de C en ecosistemas áridos y semiáridos (Austin y Ballaré 2010).

Se ha demostrado que la fotodegradación tiene un rol importante en ecosistemas áridos y semiáridos. Esto puede explicarse por tres razones. Primero, porque estos ecosistemas están sujetos a mayores intensidades de radiación solar, debido a una menor cantidad de días nublados y menores niveles de sombra que los ecosistemas más productivos (Pauli 1964). Segundo, la actividad microbiana en sistemas áridos se encuentra reducida, limitada por la disponibilidad de agua y C (Henry et al. 2008, King et al. 2012). Y tercero, en estos ecosistemas la broza permanece en pie durante largos períodos de tiempo (Austin y Vivanco 2006, Baker et al. 2015). Este material muerto en pie se encuentra expuesto a dosis altas de radiación solar sin estar en contacto con los microorganismos del suelo. Por lo tanto, la fotodegradación podría predominar por sobre la descomposición biótica. Sin embargo, muy pocos trabajos evaluaron los efectos de la radiación solar sobre la broza en pie (Henry et al. 2008, Lin y King 2014, Almagro et al. 2015, 2017, Erdenebileg et al. 2018).

### 1.3.2. Efectos indirectos de la radiación solar sobre la descomposición biótica: la fotofacilitación

Si bien la fotodegradación es un proceso fotoquímico (abiótico), estudios recientes han mostrado que también interactúa con la actividad de los microorganismos descomponedores. Esta interacción ocurre a través de cambios en la calidad de la broza inducidos por las reacciones fotoquímicas, que la hacen más fácilmente degradable por

los microorganismos (Gallo et al. 2009, Austin y Ballaré 2010, Brandt et al. 2010, Foereid et al. 2010, Austin et al. 2016). Este aumento de la descomposición biótica como consecuencia de la fotodegradación es denominado “fotofacilitación” o “fotopriming”, y podría ser importante cuando la broza muerta en pie cae y queda en contacto con los microorganismos del suelo (Bornman et al. 2015). Además, esta interacción entre la radiación solar y la biota también podría ser muy relevante en ecosistemas que presentan períodos de sequía en verano y precipitaciones abundantes en la estación húmeda, aunque casi no ha sido estudiada en experimentos a campo.

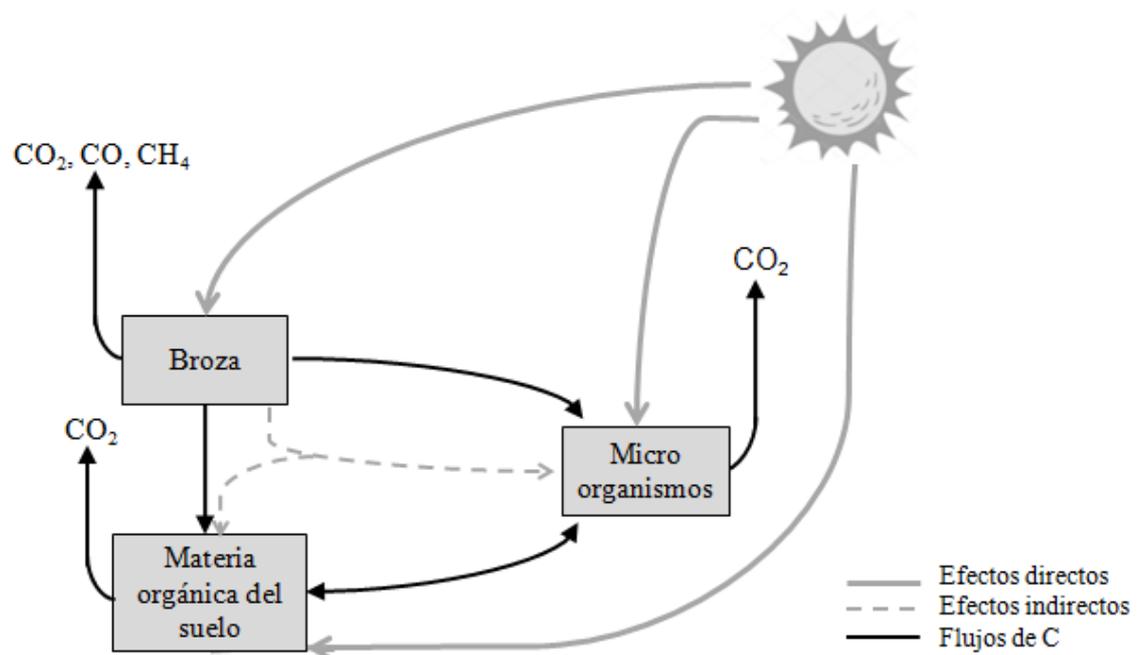
Hasta el momento, el mecanismo propuesto de la fotofacilitación consiste en que la lignina, que actúa como una barrera física para la acción de las enzimas celulolíticas (Himmel et al. 2007), es preferencialmente degradada por la radiación solar (Day et al. 2007, Austin y Ballaré 2010). Su degradación libera compuestos carbonados lábiles susceptibles de ser consumidos por la biota (Austin et al. 2016). Sin embargo, hasta el momento este mecanismo fue identificado sólo en condiciones controladas. Al mismo tiempo, en condiciones naturales en el campo algunos trabajos han mostrado que la actividad enzimática requerida para degradar el material vegetal era menor cuando la broza estaba expuesta a la radiación total (Gallo et al. 2009, Brandt et al. 2010, Baker et al. 2015). Esto indicaría que, cuando actúa la fotodegradación, se requiere menos energía para que la comunidad microbiana degrade un sustrato en particular. No obstante, el efecto de la radiación sobre la lignina ha sido muy discutido y los estudios que lo evaluaron en el campo han mostrado resultados contradictorios (Henry et al. 2008, Brandt et al. 2010, Dirks et al. 2010, Baker et al. 2015, Day et al. 2015, Lin et al. 2018).

### 1.3.3. Efectos directos de la radiación solar sobre los microorganismos

Además de los efectos directos (abióticos) e indirectos (bióticos) sobre la broza, la radiación solar también tiene efectos directos, generalmente negativos, sobre las comunidades microbianas, particularmente en el rango del UV-B. Estos efectos se manifiestan en una disminución del crecimiento, la supervivencia y la reproducción de los microorganismos, que puede repercutir en una disminución de la tasa de descomposición. Algunos trabajos han mostrado insensibilidad de ciertos grupos de bacterias y hongos a la radiación UV-B en ambientes extremos, aunque las diferentes especies de microorganismos varían en su sensibilidad a la radiación UV-B (Bornman et al. 2015). Esto sugiere que, ante la exposición a la radiación solar, la abundancia de especies más susceptibles disminuiría, mientras que la frecuencia de las especies tolerantes aumentaría (Pancotto et al. 2003). Además, si la tolerancia a la radiación implica un costo, también podría repercutir en la capacidad de los microorganismos de descomponer la materia orgánica. Por lo tanto, la exposición al UV-B tendría como resultado cambios en la abundancia y la composición de la comunidad microbiana, que podrían traducirse en una comunidad de organismos descomponedores menos eficiente.

A partir de lo expuesto hasta aquí se puede afirmar entonces que la radiación solar tiene múltiples efectos directos e indirectos sobre la descomposición de broza (Fig. 1.1). Estos efectos, positivos y negativos, aceleran o disminuyen, respectivamente, las tasas de este proceso. La dirección y la magnitud del efecto neto sobre la descomposición va a depender, entre otros factores, de la disponibilidad de agua (Song et al. 2012). En condiciones controladas se observó un aumento de la descomposición como resultado de la exposición a la radiación UV-B pero sólo cuando la disponibilidad de agua era

limitante (Smith *et al.* 2010). Esto es consistente con el rol preponderante de la fotodegradación en ecosistemas áridos y semiáridos. En cambio, en condiciones de humedad abundante las tasas de descomposición disminuyeron cuando la broza era expuesta a la radiación. En este último caso es que predominaría el efecto negativo de la radiación UV-B sobre la comunidad de microorganismos descomponedores. Sin embargo, la mayoría de los estudios que evaluaron la fotodegradación y sus consecuencias sobre la descomposición en el campo lo hicieron en ecosistemas con precipitaciones menores a 600 mm, y dentro de éstos en casi todos se registraban lluvias de 300 mm o menos. Por lo tanto, los efectos de la radiación solar sobre la descomposición de broza en ecosistemas con precipitaciones más abundantes se desconocen.



**Figura 1.1.** Esquema de los efectos directos (líneas grises llenas) e indirectos (línea gris punteada) de la fotodegradación de la broza y sus consecuencias sobre la materia orgánica del suelo. Las cajas representan los distintos reservorios de C del ecosistema y las flechas negras, los flujos de C.

Por otro lado, existe evidencia para suponer que los efectos abióticos y bióticos de la fotodegradación estarían separados en el tiempo (Henry et al. 2008). A escala diaria se propuso que la fotodegradación ocurre durante el día, mientras que la fotofacilitación biótica incrementa las pérdidas de carbono desde la broza por la noche (Gliksman et al. 2017), cuando la humedad relativa es mayor (Dirks et al. 2010). En una escala de tiempo mayor, estos procesos podrían ocurrir en distintos momentos del año, especialmente en ecosistemas con clima mediterráneo, en los cuales la estación seca ocurre en el verano y, por lo tanto, coincide con las mayores tasas de radiación. En estos ecosistemas la fotodegradación abiótica tendría lugar durante la estación seca, mientras que la descomposición biótica ocurriría en la estación húmeda. De este modo, la exposición de la broza a la radiación solar durante la estación seca actuaría como un tratamiento previo a la descomposición biótica, que ocurre en la siguiente estación húmeda (Foereid et al. 2010). Además, durante la estación cálida y seca, cuando las dosis de UV-B son mayores, tendrían lugar los efectos directos negativos sobre las comunidades microbianas. Por lo tanto, el resultado neto de la radiación solar sobre la descomposición de broza dependerá del balance entre los mecanismos bióticos y abióticos (directos e indirectos).

Por último, la radiación solar también podría tener efectos sobre el reservorio de C del suelo a través de diferentes vías (Fig. 1.1). Por un lado, la radiación solar podría tener efectos directos generando la mineralización fotoquímica de la materia orgánica del suelo. En los parches de suelo desnudo, que caracterizan a los ecosistemas áridos y semiáridos, la materia orgánica superficial se encuentra expuesta a la radiación solar y, por lo tanto, es susceptible a ser fotodegradada. Por otro lado, la radiación solar también podría tener efectos indirectos sobre la formación de la materia orgánica del suelo a través de los cambios en la calidad de la broza y sus consecuencias sobre la

descomposición. Estos cambios podrían repercutir en el reservorio de C del suelo debido a que su materia orgánica se forma a partir de la descomposición de broza (Paul 2006). Sin embargo, se sabe muy poco sobre los factores que controlan la proporción de C de la broza que se incorpora al suelo como materia orgánica (Prescott 2010). Se conoce que la calidad de la broza es un factor importante, aunque las teorías acerca de cómo este factor determina la cantidad de materia orgánica formada están cambiando (Parton et al. 1987, Cotrufo et al. 2013). Por lo tanto, podría esperarse que la disminución de la lignina y el aumento del carbono lábil en la broza producto de la fotodegradación tenga consecuencias sobre este reservorio de C. No obstante, hasta el momento el conocimiento acerca de cómo la fotodegradación podría afectar la formación de materia orgánica es nulo.

Conocer cómo la fotodegradación afecta los distintos reservorios de C (no sólo la broza) y sus flujos es esencial para evaluar el efecto neto de la radiación solar sobre los ecosistemas terrestres. Los suelos constituyen el mayor reservorio de C terrestre y contienen tres veces más C que la vegetación y dos veces más que la atmósfera (Cotrufo et al. 2011). Entender la biogeoquímica del suelo es fundamental para desarrollar prácticas de manejo que conserven los servicios ecosistémicos que éste provee, tales como fertilidad, resistencia a la erosión y mitigación del cambio climático (Schmidt et al. 2011). Los efectos de la radiación solar sobre el suelo casi no han sido estudiados (Rey 2015). Sin embargo, su conocimiento es crítico para predecir las consecuencias de la fotodegradación sobre el balance de C en los ecosistemas terrestres.

#### 1.4. Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis

El objetivo general de esta tesis es evaluar el rol de la fotodegradación de la broza aérea como control del proceso de descomposición y sus efectos sobre el suelo en un ecosistema semiárido de la Patagonia argentina con una marcada estacionalidad de la precipitación. La hipótesis general es que la fotodegradación de la broza acelera el reciclado de C en ecosistemas semiáridos. Sus principales efectos son la pérdida abiótica de masa y la facilitación al acceso de compuestos carbonados lábiles que acelera la entrada de C en el suelo. La importancia relativa de cada uno de estos efectos depende del clima, la biomasa aérea y la identidad de las especies del ecosistema.

En el capítulo 2 se evaluarán los efectos de la radiación solar sobre la broza en pie y el suelo y sus patrones estacionales. Las hipótesis asociadas a este capítulo son las siguientes:

*Hipótesis 1:* La radiación solar es un control importante de la descomposición del material vegetal muerto en pie durante la estación seca. En esta estación la irradiancia es máxima y las escasas precipitaciones limitan la actividad biótica.

*Hipótesis 2:* El efecto de la radiación solar sobre la descomposición del material vegetal muerto en pie en la estación seca depende de las características de la broza. Las características que promuevan la exposición de los compuestos fotoreactivos van a determinar la magnitud del efecto.

*Hipótesis 3:* La exposición a la radiación solar de la materia orgánica de los parches de suelo desnudo durante la estación seca acelera su descomposición.

En el capítulo 3 se cuantificará la importancia relativa de la radiación solar, la biota y su interacción como controles de la descomposición de broza aérea y se evaluará la dinámica estacional de estos controles y los mecanismos involucrados. Las hipótesis que se ponen a prueba en este capítulo son las siguientes:

*Hipótesis 1:* En un ecosistema con clima mediterráneo los controles de la descomposición varían a lo largo del año. Durante la estación cálida y seca el principal control de este proceso es la radiación solar, mientras que en la estación fría y húmeda es la biota.

*Hipótesis 2:* La previa exposición a la radiación solar durante la estación seca acelera la descomposición biótica en la siguiente estación húmeda (fotofacilitación). Esto ocurriría debido a un aumento en la accesibilidad de las enzimas microbianas a los compuestos carbonados de la broza fotodegradada.

*Hipótesis 3:* A una escala de varios años (cuando ya sucedieron algunos ciclos de estaciones secas y húmedas) la interacción entre la radiación y la biota es el principal control del proceso de descomposición.

En el capítulo 4 se profundizará en la evaluación de los mecanismos involucrados en la fotofacilitación y se cuantificará la contribución de la fotodegradación de la broza aérea al reservorio de carbono del suelo. Las hipótesis que se proponen en este capítulo son las siguientes:

*Hipótesis 1:* Los cambios en las características de la broza producto de la fotodegradación aceleran su posterior descomposición (fotofacilitación).

*Hipótesis 2:* La disminución preferencial de la lignina durante la exposición a la radiación solar genera un aumento en la abundancia natural de  $^{13}\text{C}$  de la broza, debido a que la lignina se encuentra disminuida en este isótopo.

*Hipótesis 3:* La broza fotodegradada aporta más carbono a la materia orgánica del suelo que la broza no fotodegradada, ya que debido a su mayor calidad promueve la formación de productos microbianos, precursores de la materia orgánica del suelo.

Finalmente, en el capítulo 5 se presentará una síntesis de los principales resultados de cada capítulo, se detallarán algunas contribuciones originales de esta tesis y se discutirán las implicancias de sus resultados y posibles líneas futuras de investigación.

**2. Capítulo 2 - Efectos de la radiación solar sobre la broza en pie y el suelo: una visión integrada del ecosistema**



## 2.1. Introducción

El conocimiento sobre el rol de la radiación solar como control del reciclado de carbono en ecosistemas terrestres aún es limitado debido, principalmente, a la complejidad de las interacciones que ocurren entre los factores bióticos (comunidad de descomponedores, calidad de broza) y abióticos (precipitaciones, temperatura, radiación, viento) (Yanni et al. 2015) y a su variabilidad espacial y temporal. La mayor parte de los trabajos que evaluaron la fotodegradación en el campo se enfocaron en la descomposición de la broza depositada sobre la superficie del suelo (Austin y Vivanco 2006, Brandt et al. 2007, Day et al. 2007, Gliksman et al. 2017, 2018). Sin embargo, en los ecosistemas áridos y semiáridos una fracción considerable de la broza se encuentra como material vegetal muerto en pie (broza unida a la planta original durante largos períodos de tiempo; Sala y Austin 2000). Además, estos ecosistemas se caracterizan por tener baja nubosidad, radiación incidente abundante y cobertura vegetal discontinua que genera condiciones de heterogeneidad espacial (Austin 2011). Todo esto genera un escenario donde otros reservorios de materia orgánica, además de la broza sobre el suelo, se encuentran expuestos a la radiación solar. La fotodegradación también podría ocurrir en estos otros componentes del ecosistema mucho menos estudiados, como la broza en pie y el suelo de los parches sin vegetación.

A pesar de que el material vegetal muerto en pie corresponde a una proporción importante del total de la broza (en un pastizal semiárido se estimó que era el 60%; Biondini et al. 1998), muy pocos estudios han evaluado su descomposición (Seastedt 1988, Newell et al. 1989, Kuehn et al. 2004, Liu et al. 2015, Wang et al. 2017a). El rol de la fotodegradación en este componente fue aún menos estudiado (Henry et al. 2008, Lin y King 2014, Almagro et al. 2015, 2017, Erdenebileg et al. 2018). Sin embargo, la broza en pie se encuentra expuesta a altas dosis de radiación solar durante el verano

(Almagro et al. 2017). Esto, sumado a que no está en contacto con la humedad y los microorganismos del suelo, sugiere que la fotodegradación directa podría ser el principal proceso que domina la descomposición de la broza en pie. Además, se conoce que la cantidad de superficie de la broza expuesta a la radiación solar, que se puede medir con el área foliar específica (área foliar/masa foliar), determina la importancia de la fotodegradación (King et al. 2012, Pan et al. 2015, Liu et al. 2018). Por lo tanto, si la fotodegradación domina la descomposición de broza en pie, su área foliar específica sería una característica de la calidad de la broza de gran interés. Sin embargo, otros aspectos de la calidad de la broza, como el contenido de lignina o la relación C:N, también podrían modular el efecto de la fotodegradación y su importancia relativa a la descomposición biótica, aunque el conocimiento al respecto es escaso.

Los efectos de la radiación solar sobre el suelo han sido aún menos estudiados que los de la broza (Rey 2015, Foereid et al. 2018). Existen evidencias de que la fotodegradación de la materia orgánica ocurre en una turbera sin vegetación (Rutledge et al. 2010). En ecosistemas áridos y semiáridos la materia orgánica de los parches de suelo desnudo se encuentra expuesta a la radiación solar. Algunos trabajos sugieren que la radiación solar podría tener distintos efectos sobre el carbono del suelo. Por un lado, en un pastizal semiárido se encontró que el CO<sub>2</sub> liberado en un suelo expuesto a la radiación solar era 1,3 veces mayor cuando se lo medía con cámaras transparentes que cuando se utilizaban cámaras opacas (Yanni et al. 2015). No obstante, las diferencias de temperatura entre las cámaras dificultan atribuir el aumento de las pérdidas de carbono exclusivamente a la radiación solar. Por otro lado, experimentos realizados en el laboratorio mostraron que la exposición a la radiación artificial aumentaba la solubilidad de la materia orgánica del suelo (Feng et al. 2011, Mayer et al. 2012),

aunque las implicancias de esto sobre el reciclado de carbono en los ecosistemas se desconocen.

En ecosistemas estacionales las variaciones en la temperatura y las precipitaciones a lo largo del año tienen importantes implicancias sobre los procesos que ocurren (Baldrian et al. 2013). Los efectos de la radiación solar sobre los distintos componentes del ecosistema también podrían depender de esta variación temporal. Particularmente, en ecosistemas mediterráneos, donde las altas temperaturas están acompañadas por períodos de sequía, los efectos positivos de la temperatura podrían ser contrarrestados por la disminución de la actividad biótica debido a la falta de agua (Baldrian et al. 2013). En concordancia, se encontró que en estos ecosistemas las pérdidas de carbono del suelo por respiración ocurren principalmente en la estación fría y húmeda y que en la estación cálida y seca este flujo se limita a pulsos de agua esporádicos (Austin et al. 2004, Xu y Baldocchi 2004, Tang y Baldocchi 2005). Del mismo modo, las mayores tasas de descomposición de broza se han registrado durante el invierno, cuando ocurren las precipitaciones (Hamadi et al. 2000), mientras que en el verano la pérdida de masa fue prácticamente nula (Steinberger y Whitford 1988). También sería esperable que la importancia de la fotodegradación varíe entre estaciones, ya que al igual que la temperatura y las precipitaciones la radiación solar fluctúa considerablemente a lo largo del año. En concordancia con esto, se estimó que en pastizales semiáridos las emisiones de CO<sub>2</sub> por fotodegradación abiótica son importantes, especialmente en la estación seca (Rutledge et al. 2010).

Conocer cómo la radiación solar influye en cada uno de los componentes del ecosistema, su dinámica temporal y heterogeneidad espacial constituye un avance importante hacia una visión más integrada del ecosistema. Los experimentos en condiciones controladas han comenzado a dilucidar cómo la intensidad y la calidad de

radiación interactúan con la calidad de la broza y la disponibilidad de agua y afectan la degradación de la materia orgánica y las pérdidas de carbono (Austin y Ballaré 2010, Foereid et al. 2010, Feng et al. 2011, Mayer et al. 2012, Lin et al. 2018). Sin embargo, es necesario avanzar en el entendimiento de la fotodegradación en condiciones naturales en el campo, donde las interacciones entre los distintos componentes, la variabilidad temporal y la heterogeneidad espacial propia de estos ecosistemas se manifiestan.

## **2.2. Objetivos e hipótesis**

### Objetivos

- 1) Evaluar la importancia de la fotodegradación en distintos componentes del ecosistema y sus patrones estacionales
- 2) Cuantificar los efectos de la radiación solar sobre la descomposición del material vegetal muerto en pie y evaluar la importancia de la calidad de la broza.
- 3) Explorar los efectos de la radiación solar sobre el reciclado de carbono en el suelo.

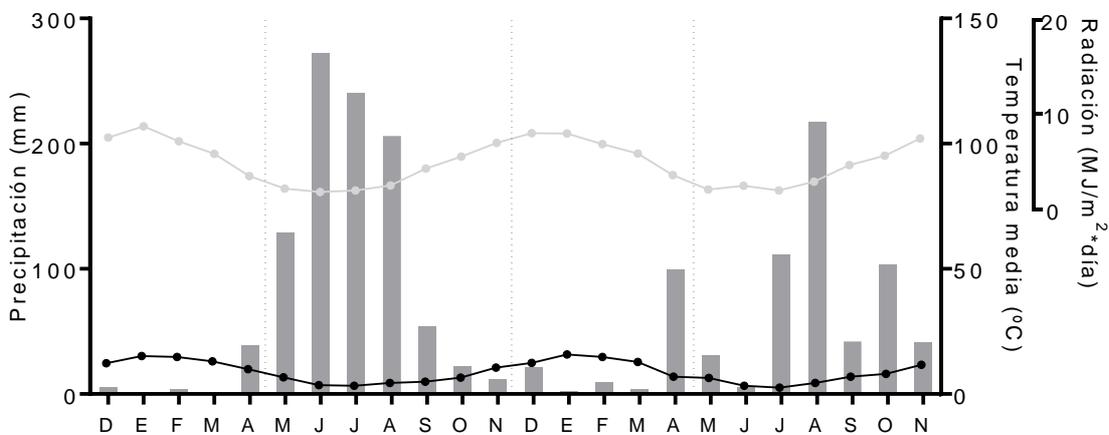
Hipótesis 1: La radiación solar es un control importante de la descomposición del material vegetal muerto en pie durante la estación seca. En esta estación la irradiancia es máxima y las escasas precipitaciones limitan la actividad biótica.

Hipótesis 2: El efecto de la radiación solar sobre la descomposición del material vegetal muerto en pie en la estación seca depende de las características de la broza. Las características que promuevan la exposición de los compuestos fotoreactivos van a determinar la magnitud del efecto.

Hipótesis 3: La exposición a la radiación solar de la materia orgánica de los parches de suelo desnudo durante la estación seca acelera su descomposición.

### 2.3. Materiales y métodos

El sitio de estudio (40° 26´S 71° 13´O) se localiza en las cercanías del lago Meliquina, a 40 km de la ciudad de San Martín de los Andes en la provincia de Neuquén, Patagonia argentina (Hess y Austin 2014, 2017, Araujo y Austin 2015, Berenstecher et al. 2017) a 906 m de altitud. La temperatura media es de 8,9 °C, con mínimas promedio de -0,9 °C en invierno y máximas promedio de 23 °C en verano (Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas, AIC). La precipitación media anual es de 1100 mm, donde más del 70% de la misma ocurre durante el otoño e invierno con largos períodos secos en verano. Aunque la precipitación anual supera los 1000 mm, el déficit hídrico que ocurre durante el verano permite clasificar a este sitio como semiárido (Paruelo et al. 1998). Durante los dos años del experimento la precipitación fue de 983 mm (2014-2015) y 685 mm (2015-2016), de los cuáles el 95% y el 80% ocurrieron en la estación húmeda en el primero y en el segundo año, respectivamente (Fig. 2.1). Los suelos son Molisoles de origen netamente volcánico modificados por el transporte y mezcla con arenas y limos fluviales (Etchevehere y Dimitri 1972) con un régimen xérico de humedad (Ferrer y Irrisarri 1990).



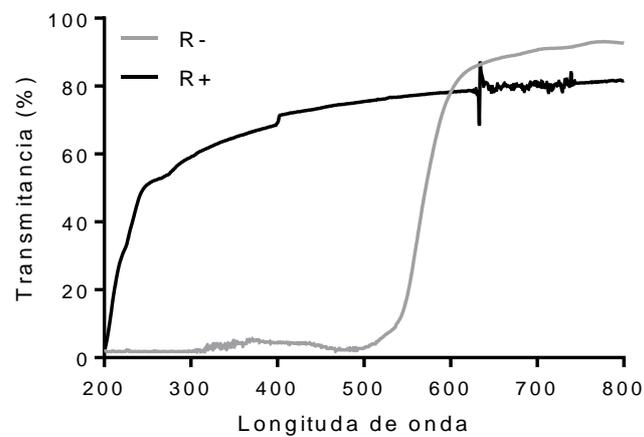
**Figura 2.1.** Precipitación (barras, mm) y temperatura media (línea negra, °C) mensual en la estación Salida Lago Meliquina y radiación media incidente (línea gris, MJ/m<sup>2</sup>\*día) en el sitio de estudio (40° 26´S 71° 13´O), Neuquén, Patagonia argentina, durante los dos años del experimento (diciembre 2014-noviembre 2016). Las líneas punteadas separan lo que se consideró estación seca y húmeda y corresponden a las fechas de muestreo. Fuentes: AIC (precipitación y temperatura) y NASA (radiación).

El sitio de estudio corresponde a la transición entre el bosque andino-patagónico y la estepa gramínea-arbustiva (Hess y Austin 2014, 2017, Araujo y Austin 2015, Berenstecher et al. 2017). La fisonomía de la vegetación se caracteriza por un matorral o bosque bajo y abierto de *Nothofagus antarctica* de estructura variable (arbustiva de 0,5 m de altura a arborescente), en algunos casos asociado a *Schinus patagonicus*, en una matriz de pastos y arbustos dominado por *Acaena* spp., *Mulinum spinosum*, *Pappostipa* spp. (principalmente *Pappostipa speciosa* y, en menor proporción, *Pappostipa humilis*) y *Festuca* spp. Una gran proporción de la vegetación natural del valle, aproximadamente 4800 ha, ha sido reemplazada por plantaciones forestales de especies exóticas (Gyenge et al. 2003, Licata et al. 2008).

Para evaluar los efectos de la fotodegradación sobre los distintos componentes del ecosistema (suelo y broza) se realizó un experimento en el campo en el cual se manipuló la radiación solar incidente. Para esto se colocaron en el campo filtros plásticos de 1,2 x 1,2 m al comienzo de la estación seca (diciembre) (Fig. 2.2). Los mismos se mantuvieron en pie y tensionados mediante una estructura de caños de aluminio y nueces. Se utilizaron filtros que atenuaron la radiación UV (UV-B y UV-A) y parte del espectro visible (tratamiento de radiación reducida: R-) y filtros transparentes con una transmitancia de toda la radiación solar (tratamiento de radiación total: R+, n=5). Mientras los segundos permitían la transmisión del 95% de la radiación solar (agroetileno, 50 µm de grosor, Agropol), los primeros atenuaban todas las longitudes de onda por debajo de 550 nm (Rosco® N°21 de Orange; Austin y Ballare 2010) (Fig. 2.3). Los filtros se colocaron con orientación Este – Oeste para asegurar que todos recibieran la radiación solar con el mismo ángulo y a 50 cm del suelo aproximadamente. Se seleccionaron parcelas homogéneas en cuanto a cobertura vegetal y composición florística, asegurando que la parcela debajo de cada filtro tuviera suelo desnudo y *Pappostipa* spp., la especie dominante de pastos en el sitio.



**Figura 2.2.** A) Filtros plásticos de 1,2 x 1,2 m instalados en el campo durante la estación seca para generar dos tratamientos de radiación: radiación reducida (R-, filtro naranja) y radiación total (R+, filtro transparente). Ver transmitancias en la Figura 2.3. Se mantuvieron en pie y tensionados mediante una estructura de caños de aluminio y nueces. B) Bolsas de descomposición de broza de *Pappostipa* spp. y *M. spinosum* simulan el material muerto en pie.



**Figura 2.3.** Transmitancias de los filtros utilizados en los dos tratamientos de radiación: radiación reducida (línea gris, R-) y radiación total (línea negra, R+). Las transmitancias de los filtros fueron medidas con un espectrofotómetro UV-VIS (Shimadzu Scientific Instruments).

Para evaluar el efecto de la fotodegradación en microsítios de *M. spinosum*, especie dominante de arbustos, se colocaron debajo de los filtros broza de esta especie simulando un arbusto muerto en pie. Para esto se construyeron esferas de broza de *M. spinosum* de 20 cm de diámetro aproximadamente, que se sujetaron al suelo con tanza y estacas. Se instaló una esfera debajo de cada uno de los filtros. También se colocaron bolsas de descomposición colgadas debajo de los filtros con 1,5 g de broza simulando la biomasa muerta en pie de *Pappostipa* spp. (se utilizaron las dos especies presentes en el sitio de estudio indistintamente) y *M. spinosum* (Fig. 2.2 B). Tanto *Pappostipa* spp. como *M. spinosum* se caracterizan por presentar una proporción importante de material vegetal muerto en pie. Esto nos permitió estimar qué fracción de la broza en pie se descompone antes de caer al suelo y cuál es la importancia de la fotodegradación en este proceso.

La broza utilizada en el experimento se recolectó en el mismo sitio de estudio durante el otoño (mayo) previo a la instalación del experimento (diciembre), cuando el material vegetal se encontraba recientemente senescido. Se recolectaron matas de *Pappostipa* spp. y *M. spinosum* con podadoras. Todo el material recolectado se secó a temperatura ambiente. En el laboratorio se separó el material amarillo (senescente) del verde y del gris que se descartaron. Se seleccionaron sólo las hojas enteras y sin daño con el fin de homogeneizar las condiciones iniciales de la broza. Con esta metodología se buscó que la broza utilizada representara la cohorte más joven, lo que permite evaluar la descomposición sobre los primeros estadios de degradación de la materia orgánica.

Al final de la estación seca (abril) se removieron los filtros para permitir que el agua llegue a las parcelas delimitadas debajo de los mismos. Los filtros fueron

colocados nuevamente al comienzo de la siguiente estación seca (diciembre) y se removieron al finalizar la misma (mayo). Es decir que durante la estación húmeda todas las parcelas estaban sujetas al total de la radiación y, por lo tanto, evaluamos el efecto de la radiación durante la estación seca. Estas fechas corresponden a la transición entre el período de sequía de verano (diciembre-abril) y la estación de lluvias de invierno (mayo-noviembre) y son importantes para evaluar la importancia de la estacionalidad climática en este sistema. Las fechas de transición entre estaciones se determinaron a partir de los registros de precipitaciones de los últimos 18 años (AIC).

En mayo y diciembre, durante los dos años que duró el experimento, se tomaron muestras de suelo (0-5 cm) en dos micrositios: suelo desnudo y debajo del arbusto (simulado con la esfera de broza de *M. spinosum* descrita arriba). También se cosechó en cada fecha una bolsa de descomposición de cada especie. Además, en las mismas fechas se realizaron mediciones de radiación solar (PAR, UV-B y UV-A) debajo de los filtros y la temperatura en la superficie del suelo y en profundidad (0-10 cm) al mediodía, cuando son máximas (Cuadro 2.1). La radiación se midió con un radiómetro (Skye SpectroSense2+), la temperatura en superficie, con un termómetro infrarrojo (Fluke 63 IR Thermometer) y la temperatura en los primeros 10 cm del suelo, con un termómetro digital (modelo 9841, Taylor Precision Products, Illinois, EEUU).

**Cuadro 2.1.** Radiación (PAR, en  $\mu\text{mol}$ , UV-B y UV-A, en watt) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) del suelo en superficie y en profundidad (0-10 cm) debajo de los filtros de los dos tratamientos (radiación reducida, R-, y total, R+) y control (sin filtro) medidas en dos fechas: al comienzo de la estación seca (diciembre 2015) y de la estación húmeda (mayo 2016). Se muestra la media y el error estándar ( $n=5$ ). Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ .

	R-	R+	Control
diciembre			
<b>radiación</b>			
PAR	571 $\pm$ 96 <b>a</b>	2.117 $\pm$ 52 <b>b</b>	2.327 $\pm$ 104 <b>b</b>
UV-A	0,28 $\pm$ 0,10 <b>a</b>	29,27 $\pm$ 0,44 <b>b</b>	32,81 $\pm$ 0,75 <b>c</b>
UV-B	0,01 $\pm$ 0,005 <b>a</b>	1,91 $\pm$ 0,031 <b>b</b>	2,15 $\pm$ 0,042 <b>c</b>
<b>temperatura</b>			
superficie	44,38 $\pm$ 0,86 <b>a</b>	57,71 $\pm$ 1,96 <b>b</b>	sd
profundidad	15,42 $\pm$ 0,45 <b>a</b>	15,37 $\pm$ 0,33 <b>a</b>	sd
mayo			
<b>radiación</b>			
PAR	218 $\pm$ 18 <b>a</b>	725 $\pm$ 60 <b>b</b>	938 $\pm$ 73 <b>c</b>
UV-A	0,23 $\pm$ 0,06 <b>a</b>	8,19 $\pm$ 0,43 <b>b</b>	10,44 $\pm$ 0,55 <b>c</b>
UV-B	0,01 $\pm$ 0,003 <b>a</b>	0,39 $\pm$ 0,020 <b>b</b>	0,48 $\pm$ 0,25 <b>c</b>
<b>temperatura</b>			
superficie	15,29 $\pm$ 1,03 <b>a</b>	16,35 $\pm$ 1,27 <b>a</b>	sd
profundidad	sd	sd	sd

Las muestras fueron conservadas en bolsas plásticas herméticamente cerradas y trasladadas refrigeradas al laboratorio en el IFEVA/CONICET Facultad de Agronomía, UBA. Una vez allí se conservaron en la heladera hasta su procesamiento que se realizó inmediatamente. En el suelo se midió contenido gravimétrico de agua, materia orgánica, respiración potencial (Robertson et al. 1999), biomasa microbiana, mediante el método de fumigación-extracción (Vance et al. 1987), y actividad potencial de enzimas extracelulares ( $\beta$ -glucosidasa, fenol-oxidasa, glicin-aminopeptidasa y fosfatasa; Sinsabaugh *et al.* 1999). Los métodos para medir respiración potencial, biomasa microbiana y enzimas extracelulares, que se detallan en el Anexo 1, fueron adaptados a la estepa y al bosque andino-patagónico (Gonzalez-Polo y Austin 2009).

El contenido de carbono en la muestra sin fumigar, obtenida en el procedimiento de medición de biomasa microbiana, representa la fracción más lábil de la materia orgánica del suelo y se lo denomina carbono orgánico extracelular (COE) (Hofman y Dušek 2003). El COE es utilizado como una medida del carbono que está disponible para los microorganismos y se encuentra estrechamente relacionado con su actividad y crecimiento. Las enzimas extracelulares son agentes próximos de la descomposición de la materia orgánica y la medición de su actividad puede ser usada como un indicador de la demanda microbiana de carbono y nutrientes (Sinsabaugh et al. 2008). Las enzimas  $\beta$ -glucosidasa y fenol oxidasa están involucradas en la degradación de carbono. La primera degrada celulosa (hidroliza celobiosa en glucosa) mientras que la segunda participa en la transformación de un amplio espectro de moléculas fenólicas, incluyendo la degradación de la lignina y el humus (Sinsabaugh et al. 2009). La enzima glicin-aminopeptidasa degrada proteínas, particularmente hidroliza glicina y otros aminoácidos simples. Por último, la enzima fosfatasa es de gran interés en la mineralización de fósforo a partir de ácidos nucleicos y fosfolípidos.

En la broza de las bolsas de descomposición se midió contenido hídrico, materia orgánica, actividad potencial de enzimas extracelulares ( $\beta$ -glucosidasa, fenol-oxidasa) y sacarificación mediante el análisis con celulasa, que es una medida de la cantidad de compuestos carbonados que están accesibles para los microorganismos (Miller 1959; Selig *et al.* 2008, Anexo 1). Además, se calculó la tasa de descomposición ( $k$ ) para los dos años que duró el experimento y los dos tratamientos: radiación reducida (R-) y radiación total (R+). Para esto se determinó el peso seco de la broza de las bolsas de descomposición cosechadas en cada fecha. Se utilizó un modelo exponencial simple cuya función linealizada es:

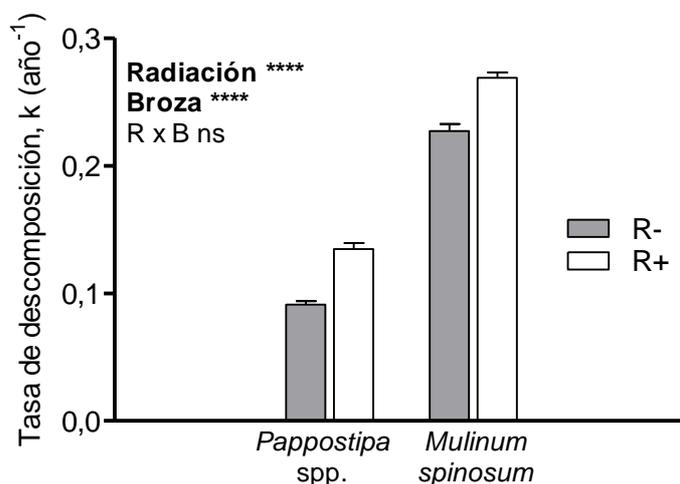
$$\ln (M_t/M_0) = -kt,$$

donde  $M_0$  es el peso seco inicial y  $M_t$  es el peso seco en el tiempo  $t$  y la tasa de descomposición  $k$ , es la pendiente (Swift et al. 1979). Si bien este modelo tiene limitaciones, es útil para realizar comparaciones entre tratamientos integradas a lo largo del tiempo. Para corregir el peso por la contaminación con partículas de suelo, se utilizó el peso seco libre de cenizas (Harmon et al. 1999). Para esto el material vegetal previamente molido con molinillo fue quemado en mufla a 500 °C durante 4 horas.

El análisis estadístico de los datos se realizó mediante análisis de la varianza (ANOVA) de uno o dos factores. En el segundo caso con un diseño de parcelas divididas en bloques, donde el factor radiación se aplicó a nivel de parcela principal y el tipo de broza, tiempo o micrositio (según sea broza o suelo) se aplicó a nivel de subparcela. La materia orgánica remanente y la sacarificación se analizaron con ANOVAs de un factor: radiación. La tasa de descomposición y actividad de enzimas extracelulares de la broza se analizaron con ANOVAs de dos factores: radiación y tipo de broza en el primer caso y radiación y tiempo en el segundo. Las variables del suelo se analizaron con ANOVAs de dos factores: radiación y micrositio. Además, se incluye un modelo de tres factores para incluir el factor estación en el análisis en los cuadros suplementarios (Anexo 2). Cuando las diferencias fueron significativas se realizaron comparaciones a posteriori con el test de Tukey. En caso de no cumplir los supuestos los datos fueron transformados. Se utilizó para todos los análisis el programa INFOSTAT/Profesional (versión 1,1 Universidad Nacional de Córdoba, Estadística y Diseño, F.C.A.; Di Rienzo *et al.* 2003).

## 2.4. Resultados

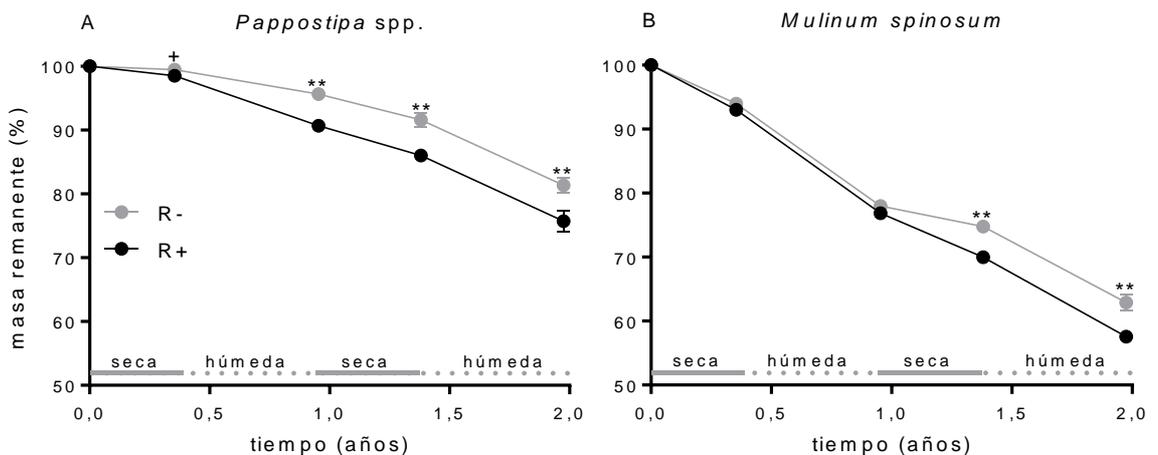
La radiación solar aumentó significativamente la descomposición de broza del pasto (*Pappostipa* spp.) y el arbusto (*M. spinosum*) dominante del sitio ( $p < 0,0001$ , Fig. 2.4). La tasa de descomposición de *Pappostipa* spp. fue 39% mayor cuando la broza estaba expuesta a la radiación total, mientras que la de *M. spinosum* fue 19% mayor. La identidad de la especie también tuvo un efecto significativo sobre la descomposición ( $p < 0,0001$ ). La tasa de descomposición de *M. spinosum* fue aproximadamente el doble que la de *Pappostipa* spp.



**Figura 2.4.** Tasa de descomposición, k (año<sup>-1</sup>), de broza de *Pappostipa* spp. y *Mulinum spinosum* para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar (n=5). \*\*\*\* p < 0,0001, ns: diferencias no significativas.

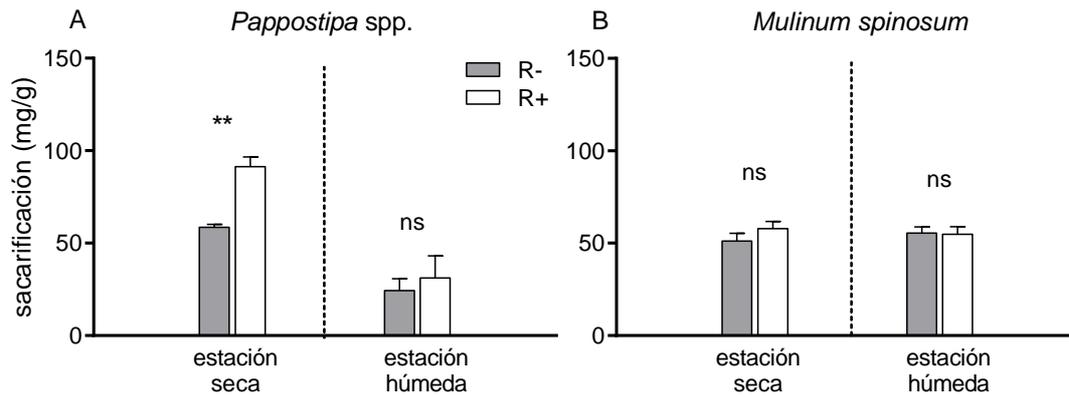
El efecto de la radiación solar sobre la descomposición se observó en distintos momentos según la especie. En la broza de *Pappostipa* spp. el efecto de la radiación sobre la materia orgánica remanente se evidenció a partir de la primera cosecha, a los 129 días de incubación (aunque fue marginalmente significativo,  $p = 0,06$ , Fig. 2.5 A). Pero el efecto más importante de la radiación en la broza de *Pappostipa* spp. se registró transcurrido un año, al final de la estación húmeda ( $p = 0,003$ ). En este período la

pérdida de masa mensual fue 110% mayor en la broza que había sido expuesta a la radiación total en la estación seca previa que la broza expuesta a la radiación reducida. En cambio, en la broza de *M. spinosum* el efecto de la radiación se manifestó al año y medio, al final de la segunda estación seca ( $p = 0,001$ , Fig. 2.5 B). En este caso, la magnitud del aumento fue similar (112%) a la de *Pappostipa* spp..



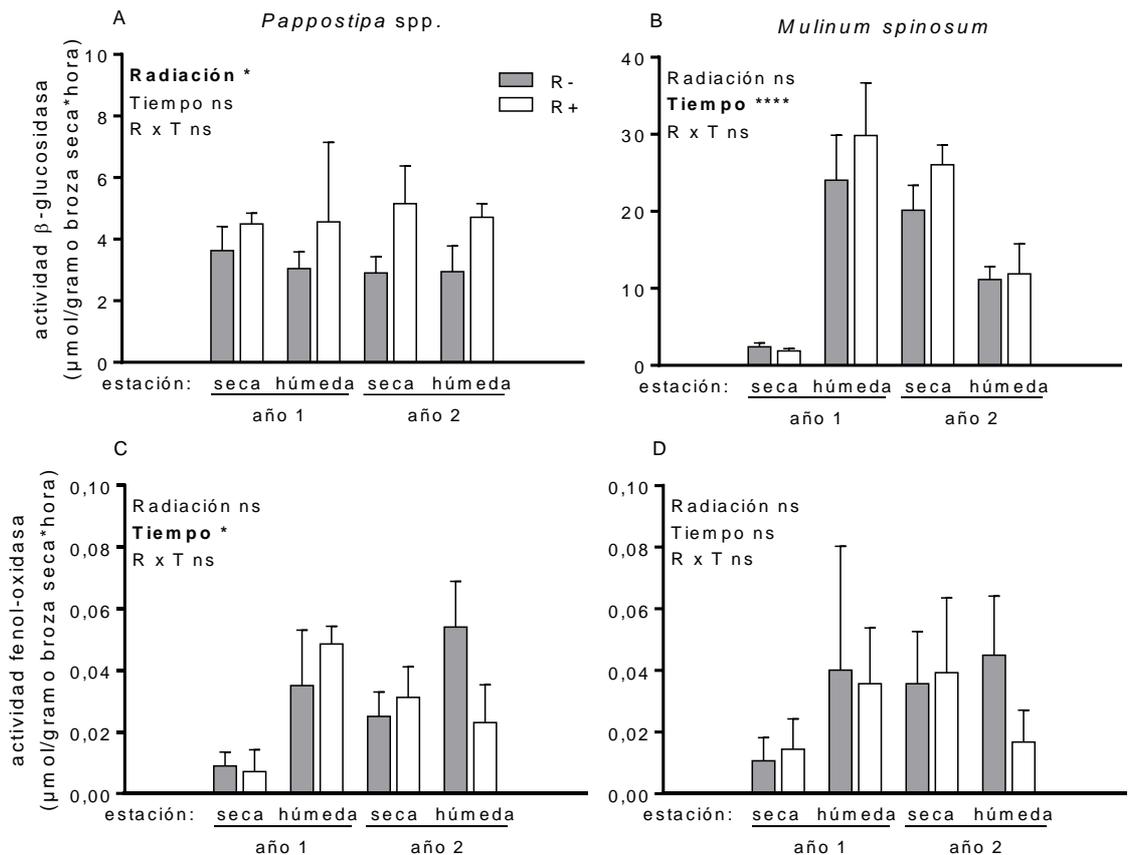
**Figura 2.5.** Dinámica de la masa remanente (%) de broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B) en el tiempo para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar para cada fecha ( $n=5$ ). \*\*  $p < 0,01$ , + diferencias marginalmente significativas ( $p = 0,06$ ). La línea gris sobre el eje x muestra el cambio de estación a lo largo del tiempo: estación seca (línea llena) y estación húmeda (línea punteada).

La radiación solar también tuvo efectos sobre la cantidad de compuestos carbonados accesibles y la actividad enzimática en la broza, aunque este efecto dependió de la especie y de la fecha. Al final de la estación seca la exposición a la radiación solar aumentó un 56% la accesibilidad a los compuestos carbonados en la broza de *Pappostipa* spp. ( $p = 0,0047$ , Fig. 2.6 A). Sin embargo, no se observaron efectos al finalizar la estación húmeda ( $p = 0,65$ ). En la broza de *M. spinosum* no se evidenciaron efectos de la radiación sobre la cantidad de compuestos carbonados accesibles en ninguna de las dos fechas (Fig. 2.6 B).



**Figura 2.6.** Sacarificación (mg/gramo de broza seca) en broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B) al final de la estación seca y húmeda para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar para cada fecha (n=5). \*\*  $p < 0,01$ , ns: diferencias no significativas.

La radiación solar aumentó la actividad  $\beta$ -glucosidasa en la broza de *Pappostipa* spp. ( $p = 0,026$ ) consistentemente en todas las estaciones (R x T  $p = 0,78$ , Fig. 2.7 A). En cambio, la actividad  $\beta$ -glucosidasa en la broza de *M. spinosum* no cambió con la radiación solar (Fig. 2.7 B). La actividad de esta enzima en *M. spinosum* aumentó un orden de magnitud entre la primera cosecha, a los 129 días, y las siguientes cosechas ( $p < 0,0001$ ). A partir de la segunda cosecha la actividad  $\beta$ -glucosidasa en *M. spinosum* fue casi un orden de magnitud mayor a la de *Pappostipa* spp. (Fig. 2.7 A y B). Por último, la actividad fenol-oxidasa no cambió con la radiación solar en ninguna de las dos especies y aumentó entre la primera cosecha y las siguientes (Fig. 2.7 C y D), aunque este efecto sólo fue significativo en *Pappostipa* spp.



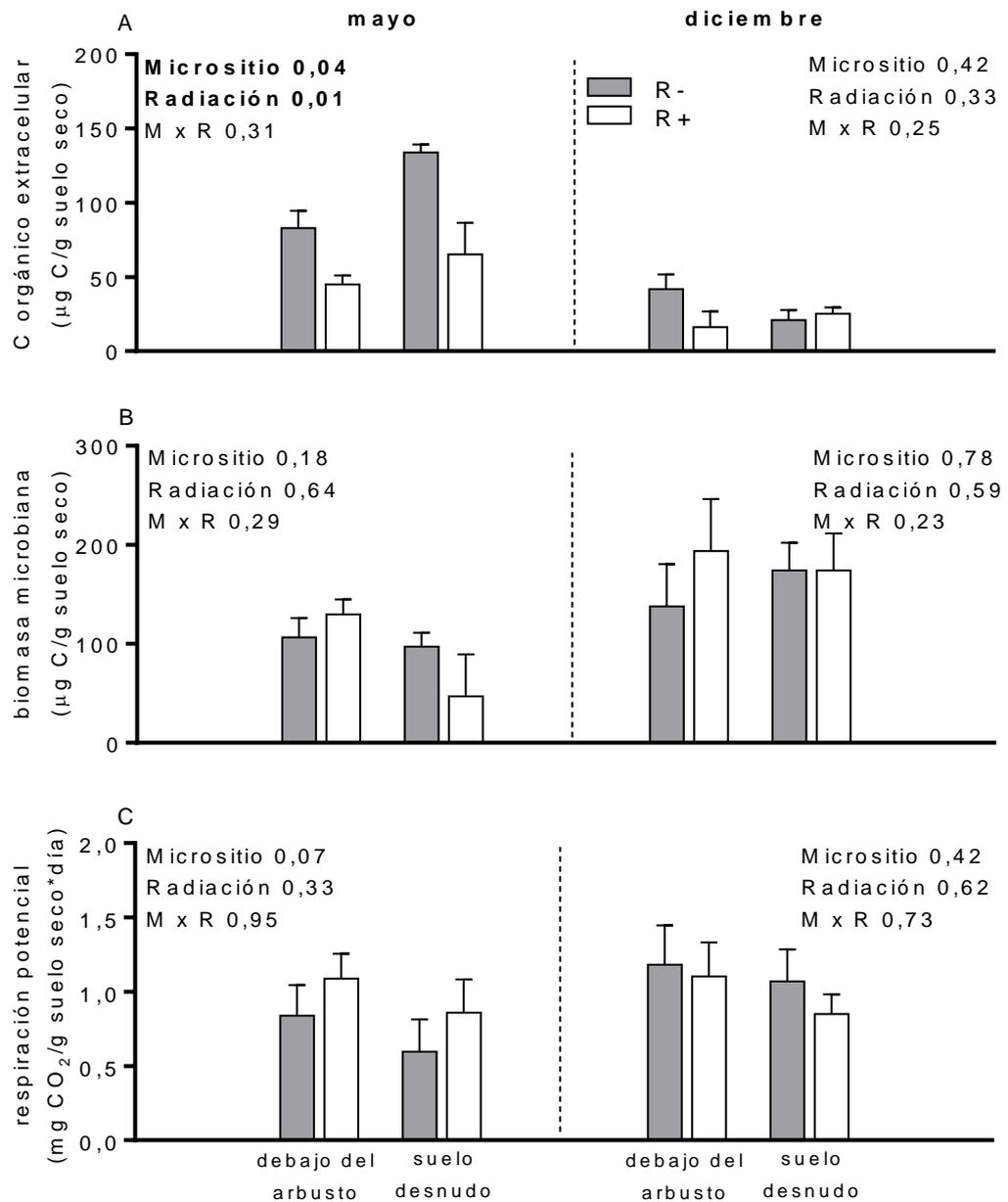
**Figura 2.7.** Actividad  $\beta$ -glucosidasa (A, B) y fenol-oxidasa (C, D) ( $\mu\text{mol}$  de producto/gramo de broza seca\*hora) en broza de *Pappostipa* spp. (A, C) y *Mulinum spinosum* (B, D) al final de la estación seca y húmeda durante los dos años del experimento para los dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar ( $n=3-5$ ). \*  $p < 0,05$ , \*\*\*\*  $p < 0,0001$ , ns: diferencias no significativas.

La exposición a la radiación solar durante la estación seca redujo el carbono orgánico extracelular del suelo (COE, Fig. 2.8 A) pero no modificó la biomasa microbiana y la respiración potencial del suelo (Fig. 2.8 B y C). El suelo expuesto a la radiación total al final de la estación seca (mayo) tenía un 50% menos de COE que el suelo expuesto a la radiación reducida en los dos micrositios evaluados ( $p = 0,011$ , Fig. 2.8 A). Si bien estadísticamente no fue significativa ( $p = 0,33$ ), la respiración potencial en esta misma fecha fue mayor cuando el suelo había estado expuesto a la radiación total, con aumentos de 34% y 41% debajo del arbusto y en el suelo desnudo,

respectivamente (Fig. 2.8 C). Además, al final de la estación seca el COE fue mayor en el micrositio de suelo desnudo ( $p = 0,036$ ). Al final de la estación húmeda (diciembre) esta variable disminuyó a un tercio del valor de mayo, mientras que la biomasa microbiana fue un 65% mayor que al final de la estación seca ( $p = 0,019$ , Fig. 2.8 B y Cuadro S2.1 B). No se encontraron diferencias en el contenido gravimétrico de agua y la materia orgánica del suelo entre tratamiento de radiación, aunque sí hubo algunas diferencias entre micrositios y estaciones (Cuadro 2.2).

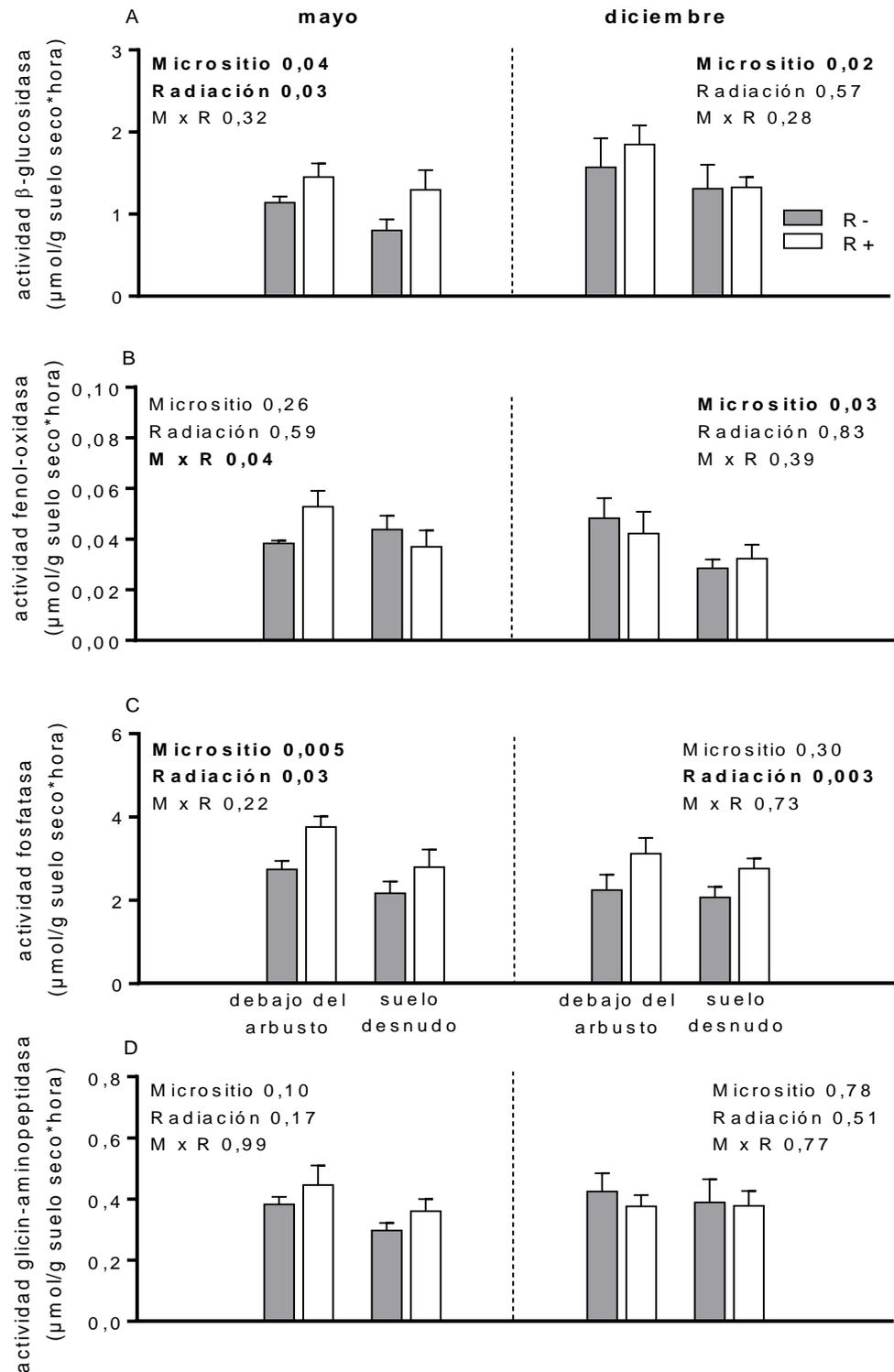
**Cuadro 2.2.** Contenido gravimétrico de agua (%) y materia orgánica del suelo (%) debajo de los filtros de los dos tratamientos de radiación (radiación reducida, R-, y total, R+) y en dos micrositios (debajo del arbusto y suelo desnudo). Se muestra la media y el error estándar ( $n=5$ ) para dos fechas de muestreo: mayo de 2016 (comienzo de la estación húmeda) y diciembre del mismo año (comienzo de la estación seca). Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ .

	debajo del arbusto		suelo desnudo	
	R-	R+	R-	R+
Mayo				
<b>contenido gravimétrico de agua (%)</b>	22,8 ± 1,9 <sup>a</sup>	22,9 ± 1,1 <sup>a</sup>	29 ± 1,3 <sup>b</sup>	28 ± 0,4 <sup>b</sup>
<b>materia orgánica (%)</b>	3,41 ± 0,43	3,63 ± 0,71	2,49 ± 0,49	3,03 ± 0,25
Diciembre				
<b>contenido gravimétrico de agua (%)</b>	2,30 ± 0,33	2,80 ± 0,51	2,56 ± 0,46	3,24 ± 0,34
<b>materia orgánica (%)</b>	4,06 ± 0,51	4,17 ± 0,52	4,21 ± 0,3	4,84 ± 0,4



**Figura 2.8.** Carbono orgánico extracelular (COE,  $\mu\text{g C/g}$  gramo de suelo) (A), biomasa microbiana ( $\mu\text{g C/g}$  gramo de suelo seco) (B) y respiración potencial en suelo ( $\text{mg CO}_2/\text{gramo de suelo seco} \cdot \text{día}$ ) (C) en dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+) en dos fechas (mayo y diciembre) del segundo año del experimento y dos micrositios (debajo del arbusto y suelo desnudo). Se muestra la media y el error estándar ( $n=3-5$ ).

La radiación solar también estimuló la actividad potencial de algunas enzimas extracelulares del suelo (Fig. 2.9 A, B y C). Al final de la estación seca la actividad enzimática potencial en el suelo expuesto a la radiación total fue entre 33 y 45% mayor que la del suelo expuesto a la radiación reducida. Esto se observó en la actividad  $\beta$ -glucosidasa ( $p = 0,026$ ), fosfatasa ( $p = 0,032$ ) y fenol-oxidasa, aunque en este último caso sólo debajo del arbusto ( $M \times R \ p = 0,035$ ). El aumento de la actividad fosfatasa en el suelo expuesto a la radiación total también se evidenció al final de la estación húmeda ( $p = 0,003$ ). En general, la actividad potencial de estas tres enzimas fue menor en el suelo desnudo que debajo de los arbustos. El efecto del micrositio fue significativo sólo en diciembre ( $p = 0,027$ ) en el caso de fenol oxidasa, sólo en mayo ( $p = 0,0045$ ) en el caso de la fosfatasa y en las dos estaciones para  $\beta$ -glucosidasa ( $p = 0,037$  y  $p = 0,019$ , para mayo y diciembre, respectivamente). Además, la actividad  $\beta$ -glucosidasa fue mayor al final de la estación húmeda ( $p = 0,02$ , Cuadro S2.2). La actividad glicin-aminopeptidasa, en cambio, no se vio afectada por ninguno de los factores evaluados (Fig. 2.9 D).



**Figura 2.9.** Actividad  $\beta$ -glucosidasa (A), fenol-oxidasa (B), fosfatasa (C) y glicin-aminopeptidasa (D) en el suelo ( $\mu\text{mol}$  de producto/gramo de suelo seco\*hora) en dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+) en dos fechas (mayo y diciembre) del segundo año del experimento y dos micrositos (debajo del arbusto y suelo desnudo). Se muestra la media y el error estándar ( $n=3-5$ ).

## 2.5. Discusión

### 2.5.1. La importancia de la radiación solar en el reciclado de C del ecosistema

La radiación solar en la estación seca tuvo múltiples efectos sobre distintos componentes del ecosistema. No sólo modificó la descomposición de la broza en pie, sino que también tuvo efectos sobre el carbono del suelo. La radiación solar aceleró considerablemente la descomposición de la broza de las dos especies evaluadas (Fig. 2.4), como se había propuesto en la hipótesis 1. El carbono lábil disponible para los microorganismos (COE) fue menor en el suelo expuesto a la radiación total durante la estación seca (Fig. 2.8 A). Todo esto sugiere que en la estación seca la radiación solar modifica sustancialmente el reciclado de carbono de este ecosistema.

El incremento observado en la tasa de descomposición de broza de *M. spinosum* fue similar a los reportados en algunos trabajos que también evaluaron el efecto de la radiación sobre la broza muerta en pie, ante a la exposición a la radiación solar (21-23%, (Lin y King 2014, Almagro et al. 2015). En la broza de *Pappostipa* spp., la magnitud del efecto de la radiación fue mayor (39%). La magnitud de este efecto podría deberse a dos razones. Por un lado, estos otros estudios, que también usaron broza de pastos (del género *Stipa* y *Bromus*), sólo evaluaron el efecto de la radiación UV y no consideraron la radiación del espectro visible, que sí se puso a prueba en este experimento y que se conoce que es importante (Austin y Ballaré 2010, Austin et al. 2016). Por otro lado, también podría deberse a que en estos otros estudios la broza se colocó debajo de filtros durante todo el experimento, a diferencia de éste en el cual se los retiró en la estación húmeda. Los filtros, aún perforados, interceptan una proporción importante de las lluvias y el rocío. Y sorprendentemente, el efecto de la radiación en la

broza de *Pappostipa* spp. se manifestó sobre todo en la estación húmeda (ver más abajo).

Las diferencias observadas entre las especies evaluadas en la magnitud del efecto de la radiación podrían deberse al área foliar específica de las especies. Esta característica está directamente relacionada con la exposición de los compuestos fotoreactivos a la radiación solar como se propuso en la hipótesis 2. *Pappostipa* spp. tiene el doble de superficie expuesta a la radiación con respecto a su masa que *M. spinosum*, 35,6 cm<sup>2</sup>/g y 17,9 cm<sup>2</sup>/g, respectivamente (datos adaptados del Cuadro 3.1 del capítulo 3). El efecto de la radiación sobre la tasa de descomposición también fue el doble en la broza de *Pappostipa* spp. con respecto a *M. spinosum*, 39 y 19%, respectivamente. Esto coincide con otros trabajos que encontraron que el área foliar específica era la principal característica que determinaba la contribución de la radiación al proceso de descomposición (King et al. 2012, Pan et al. 2015, Liu et al. 2018). Sin embargo, hay que considerar que las dos especies utilizadas en este experimento también difieren considerablemente en otros aspectos de su calidad foliar. Por ejemplo, *M. spinosum* tiene mayor contenido de lignina, de nitrógeno y de polifenoles que *Pappostipa* spp. (Cuadro 3.1 del capítulo 3, Austin et al. 2016). Todas estas características tienen efectos sobre la descomposición biótica y podrían también modificar la importancia relativa de fotodegradación. Más importante aún podrían ser otras características físicas, tales como la estructura tridimensional, la dureza, la presencia de cutículas, la orientación de sus superficies respecto a la acción de la radiación, la posesión de resinas, etc. Por lo tanto, no podemos afirmar que las diferencias observadas entre especies se deban sólo al área foliar expuesta. No obstante, es razonable postular que cuando la broza está en pie la fotodegradación predomina sobre la descomposición biótica, ya que en esta posición la exposición es máxima

mientras que el contacto con la humedad y los microorganismos del suelo es mínimo (Erdenebileg et al. 2018). En estos casos el área foliar específica adquiriría mayor relevancia que aquellas características relacionadas con la actividad de los microorganismos, tales como el contenido de lignina y la relación C:N.

La disminución en la disponibilidad de carbono lábil del suelo sugiere que la exposición a la radiación solar también acelera la descomposición de la materia orgánica del suelo, como se propuso en la hipótesis 3. Este aumento de la descomposición debido a la radiación solar podría ocurrir por al menos dos vías. Por un lado, el carbono del suelo superficial podría fotodegradarse (mineralización fotoquímica, Miller y Zepp 1995, Austin y Vivanco 2006, Brandt et al. 2009). Por el otro, la radiación solar también podría modificar la calidad del carbono del suelo haciéndolo más fácilmente degradable por los microorganismos (fotofacilitación, Feng *et al.* 2011; Mayer *et al.* 2012; Austin *et al.* 2016; Foereid *et al.* 2010). La disminución del carbono lábil del suelo también podría deberse a la mayor temperatura en el tratamiento de radiación total (Cuadro 2.1), un efecto indirecto de la radiación solar que podría provocar la degradación térmica (van Asperen et al. 2015). El aumento de la actividad enzimática (Fig. 2.9 A, B y C) y la tendencia al incremento en la respiración potencial (Fig. 2.8 D) con la radiación apoyarían la hipótesis de la fotofacilitación. Aunque probablemente todas las vías estén ocurriendo al mismo tiempo, y este experimento no permite separar mecanismos. Lo que sí demuestran estos resultados es que tanto la radiación solar como la disponibilidad de agua controlan fuertemente el reservorio de carbono disponible en el suelo.

### 2.5.2. Las interacciones entre la radiación solar y otros factores del ecosistema

Además de la radiación solar, la estacionalidad climática y la heterogeneidad espacial tuvieron implicancias en el reciclado de carbono en este ecosistema. La biomasa microbiana, la disponibilidad de carbono lábil y la actividad enzimática en el suelo difirieron entre estaciones y micrositios. Al mismo tiempo, los efectos de la radiación solar sobre la descomposición de broza se manifestaron en distintas estaciones según la especie (Fig. 2.5). Esto muestra que la radiación solar interactúa con la estacionalidad y la calidad de la broza. Además, sugiere que el mecanismo detrás de este efecto diferiría entre especies. En la broza de *M. spinosum* los efectos de la radiación solar se observaron durante la estación cálida y seca. Esto es consistente con las características ambientales de esta estación, donde la radiación solar es abundante y las escasas precipitaciones limitan la descomposición biótica. Además, estos efectos se evidenciaron en el segundo año del experimento. Esto sugiere que en etapas más avanzadas de la descomposición, cuando ya se perdió la mayor parte de los compuestos más solubles y lábiles (Coûteaux et al. 1998), la fotodegradación es más importante (Day et al. 2015, Liu et al. 2015, Adair et al. 2017).

En la broza de *Pappostipa* spp., en cambio, el efecto más importante de la radiación solar sobre la descomposición se manifestó en la estación húmeda (Fig. 2.5 A). Si bien en esta especie la radiación solar también aumentó la descomposición en la estación seca, la magnitud del efecto fue mucho mayor en la estación húmeda. En el primer año la radiación solar incrementó la descomposición un 112%. De este aumento sólo el 18% ocurrió en la estación seca y el 94%, en la estación húmeda. Es importante tener en cuenta que durante la estación húmeda los filtros que generaban los tratamientos de radiación eran retirados, por lo que toda la broza estaba expuesta a la

radiación total. Por lo tanto, los efectos de la radiación solar sobre la descomposición de broza de *Pappostipa* spp. durante la estación húmeda no pueden ser atribuidos a la acción directa de la radiación solar (fotodegradación), si no que podrían deberse a su interacción con la biota. Resultados similares fueron reportados en un experimento en el campo donde la exposición a la radiación durante la estación seca en micrositios abiertos aceleró la descomposición de *Avena sterilis* en la siguiente estación húmeda (Gliksman et al. 2018).

En conjunto, los resultados sugieren que la interacción entre la radiación solar y la biota es un control importante de los procesos biogeoquímicos en este ecosistema. Por un lado, como se mencionó arriba, los efectos de la radiación solar en la estación seca sobre la descomposición de la broza de *Pappostipa* spp. se evidenciaron en la siguiente estación húmeda, cuando no se manipulaba la radiación incidente. Por otro lado, se observó un aumento de la actividad enzimática en la broza de *Pappostipa* spp. (Fig. 2.7 A) y en el suelo (Fig. 2.9 A, B y C) por la exposición a la radiación solar. Otros trabajos ya habían reportados incrementos en la actividad potencial de distintas enzimas extracelulares en la broza debido a la radiación (Gallo et al. 2009, Baker et al. 2015) pero los efectos sobre el suelo se desconocían. Por último, los compuestos carbonados lábiles liberados en la broza de *Pappostipa* spp. en el tratamiento de radiación total durante la estación seca, podrían estar siendo consumidos por los microorganismos en la estación húmeda (Austin et al. 2016). Y esto explicaría la falta de diferencias entre tratamientos en esta estación (Fig. 2.6 A). Todas estas evidencias sugieren existe una interacción positiva entre la radiación y la biota, y que las fluctuaciones estacionales de la radiación y la precipitación cumplen un rol clave en esta interacción.

El reciclado de carbono del suelo en este ecosistema parece estar determinado por la estacionalidad y la heterogeneidad espacial, que en conjunto determinan el efecto de

la radiación, la biota y su interacción. Múltiples evidencias surgen en este experimento. Por un lado, la disminución del carbono orgánico extracelular en el suelo, junto con el aumento de la biomasa microbiana en la estación húmeda (Fig. 2.8 A y B), sugiere que los microorganismos utilizan este carbono para formar biomasa cuando el agua es abundante. Esto es consistente con el aumento de la actividad  $\beta$ -glucosidasa en esta estación (Fig. 2.9 A). Por otro lado, la actividad de varias enzimas extracelulares y el carbono orgánico extracelular del suelo también difirieron entre micrositios. Lo que sugiere que la heterogeneidad espacial modifica los recursos disponibles para los microorganismos y su actividad. Además, el efecto del micrositio también dependió de la estación. Por lo tanto, es el resultado de todas estas interacciones lo que determinará el reciclado de carbono en este ecosistema (Austin et al. 2009, Almagro et al. 2015, 2017).

## **2.6. Conclusiones**

En conclusión, la exposición a la radiación solar durante la estación seca modificó múltiples aspectos del reciclado de carbono en este ecosistema. La radiación solar incrementó la descomposición de la broza muerta en pie de las dos especies representativas de las formas de vida dominantes de este sitio (pastos y arbustos). El tamaño del efecto de la radiación y la estación en la que se manifestó difirió entre las especies evaluadas. La radiación solar también redujo el carbono orgánico lábil del suelo. Además, la estación, la heterogeneidad espacial de la vegetación y las interacciones entre estos factores determinaron el efecto de la radiación sobre el reciclado de carbono en el suelo. La disminución del carbono que llega al suelo (debido a que se pierde antes de que la broza caiga), junto con el aumento de las pérdidas de carbono lábil del suelo, sugiere que la radiación solar podría ser una de las causas de la

fuerte limitación por carbono registrada en ecosistemas semiáridos (Gonzalez-Polo y Austin 2009). En conjunto, los resultados de este capítulo evidencian que la radiación solar es un control predominante del reciclado de carbono, que interactúa con la estacionalidad climática y la heterogeneidad espacial propia de estos ecosistemas.

**3. Capítulo 3 - Importancia relativa de la radiación y la biota como controles de la descomposición de broza y su dinámica estacional**



### 3.1. Introducción

Como se mencionó en el capítulo anterior, en ecosistemas estacionales las variaciones en la temperatura y las precipitaciones a lo largo del año tienen implicancias importantes sobre los procesos que ocurren (Baldrian et al. 2013), ya que estos factores climáticos son los principales reguladores de la actividad biológica involucrada en dichos procesos (Chapin et al. 2002, Austin et al. 2004, Wall et al. 2008). Los ecosistemas con clima mediterráneo tienen la particularidad de que las mayores temperaturas coinciden con períodos de sequía mientras que las precipitaciones ocurren cuando las temperaturas son bajas. Por lo tanto, los organismos descomponedores estarían limitados por factores climáticos la mayor parte del año, ya sea por baja temperatura o humedad. Esta falta de sincronía entre temperaturas y precipitaciones pareciera ser un factor determinante de las tasas de descomposición en estos ecosistemas.

Sin embargo, pocos trabajos se han enfocado en evaluar las variaciones estacionales de la descomposición y sus controles en ecosistemas semiáridos con clima mediterráneo. Algunos estudios evidenciaron que la descomposición de broza en estos ecosistemas ocurre principalmente en la estación fría y húmeda (Steinberger y Whitford 1988, Hamadi et al. 2000). En la estación cálida y seca, en cambio, la pérdida de masa es prácticamente nula. Esto fue atribuido a que la broza en esta estación estaría demasiado seca y la actividad de los descomponedores se vería fuertemente limitada por la disponibilidad de agua (Whitford et al. 1981). Sin embargo, otros trabajos demostraron que la contribución de la pérdida de masa durante la estación seca a la descomposición anual era importante, particularmente en ambientes abiertos, sin cobertura vegetal (Dirks et al. 2010, Gliksman et al. 2018). Esto último podría sugerir

que en esta estación la descomposición estaría dominada por procesos abióticos y que la radiación solar podría ser un factor clave en impulsar estos procesos.

La radiación solar acelera la descomposición de la broza a través de diferentes vías (King et al. 2012, Erickson et al. 2015, Austin et al. 2016). Por un lado, la radiación solar tiene efectos directos que resultan en la mineralización fotoquímica de la materia orgánica (fotodegradación). A partir de estas reacciones, independientes de la actividad microbiana (Austin y Vivanco 2006), se liberan a la atmosfera distintos gases, que incluyen CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, CO y N<sub>2</sub>O (Schade et al. 1999, Brandt et al. 2009, King et al. 2012, Lee et al. 2012). Por otro lado, la radiación solar también tiene efectos indirectos sobre la descomposición biótica mediados por cambios en la calidad de la broza (fotofacilitación biótica). Estos efectos indirectos ocurren porque la lignina, que actúa como una barrera física para la acción de las enzimas celulolíticas (Himmel et al. 2007), es preferencialmente degradada por la radiación solar (Day et al. 2007, Austin y Ballaré 2010). Como resultado, quedan disponibles compuestos carbonados lábiles susceptibles a ser consumidos por la biota mediante la acción de sus enzimas extracelulares (Austin et al. 2016). Esta interacción entre la radiación solar y la biota podría ser particularmente importante en ecosistemas que presentan períodos de sequía en verano pero abundante precipitación en la estación húmeda.

La importancia de cada una de las vías por las cuales la radiación acelera la descomposición y su dinámica temporal raramente han sido cuantificadas en el campo. En un pastizal mediterráneo se demostró que una proporción importante de las pérdidas de carbono durante la estación seca se debía a la fotodegradación directa (Rutledge et al. 2010). Pero también se advirtió que sólo una pequeña parte del flujo anual correspondía a esta estación. Sin embargo, la exposición de la broza a las altas dosis de radiación solar durante la estación seca también podría manifestarse en la descomposición de la

estación húmeda siguiente, a través de la fotofacilitación (Henry et al. 2008, Foereid et al. 2010). Al mismo tiempo, la fotodegradación y la fotofacilitación también parecen estar separadas en el tiempo a escala diaria. Se propuso que la fotodegradación ocurre durante el día mientras que a la noche, cuando la humedad relativa es mayor, la fotofacilitación incrementa las pérdidas de carbono desde la broza (Gliksman et al. 2017). No obstante, la falta de un tratamiento sin biota, ya sea por esterilización o uso de biocidas, limita muchas de las conclusiones derivadas de experimentos realizados en el campo. Si bien la mayoría de los trabajos mostraron que la fotodegradación es relevante en estos ecosistemas, hay evidencias de que podría ser aún más importante de lo que creemos debido a sus efectos indirectos sobre la descomposición biótica. Por lo tanto, cuantificar la contribución de la interacción entre la radiación solar y la biota a las pérdidas de carbono es un aspecto fundamental para avanzar en el entendimiento del rol de la fotodegradación en los ecosistemas terrestres.

### **3.2. Objetivos e hipótesis**

#### Objetivos:

- 1) Cuantificar la importancia relativa de la radiación solar, la biota y su interacción como controles de la descomposición de broza aérea y estudiar su dinámica estacional
- 2) Evaluar los mecanismos por los cuales la radiación solar acelera la pérdida de masa (fotodegradación directa y fotofacilitación)

Hipótesis 1: En un ecosistema con clima mediterráneo los controles de la descomposición varían a lo largo del año. Durante la estación cálida y seca el principal

control de este proceso es la radiación solar, mientras que en la estación fría y húmeda es la biota.

Hipótesis 2: La previa exposición a la radiación solar durante la estación seca acelera la descomposición biótica en la siguiente estación húmeda (fotofacilitación). Esto ocurriría debido a un aumento en la accesibilidad de las enzimas microbianas a los compuestos carbonados de la broza fotodegradada.

Hipótesis 3: A una escala de varios años (cuando ya sucedieron algunos ciclos de estaciones secas y húmedas) la interacción entre la radiación y la biota es el principal control del proceso de descomposición.

### **3.3. Materiales y métodos**

Para evaluar la importancia relativa de la radiación solar y la biota sobre el reciclado de carbono se instaló un experimento de descomposición de broza en el sitio de estudio descrito en el capítulo 2. En el mismo se evaluó la descomposición de broza de tres especies: *Pappostipa* spp. (pasto), *M. spinosum* (arbusto) o *Nothofagus antarctica* (árbol). Las primeras dos especies son las mismas que se utilizaron en el experimento del capítulo 2, y junto con *Nothofagus antarctica* (ñire) corresponden a las tres especies más abundantes del sitio y, además, representan las tres formas de vida presentes. También se usó broza de *Populus nigra* (álamo) como sustrato ajeno al sitio de estudio (Vivanco y Austin 2008). La broza fue recolectada en el mismo sitio durante el otoño previo a la instalación del experimento (mayo de 2014). El método de recolección del material de *Pappostipa* spp. y *M. spinosum* fue descrito en el capítulo 2. La broza de *N. antarctica* se obtuvo sacudiendo las copas y recolectando las hojas que caían. El material de *P. nigra* se recolectó directamente del suelo, recogiendo sólo las hojas de la primera capa superficial. Toda la broza fue secada a temperatura

ambiente y seleccionada con el fin de homogeneizar las condiciones iniciales. En la Cuadro 3.1 se muestran algunas características importantes de la calidad de la broza de cada especie.

**Cuadro 3.1.** Características de la broza de las especies utilizadas en el experimento: materia orgánica (MO), peso foliar específico (PFE), lignina, nitrógeno (N) y relación carbono:nitrógeno (C:N).

	<i>Pappostipa</i> spp.	<i>Mulinum</i> <i>spinosum</i>	<i>Nothofagus</i> <i>Antarctica</i>	<i>Populus</i> <i>Nigra</i>
<b>MO (%)</b>	94,27 ± 0,27	96,81 ± 0,14	94,39 ± 0,06	80,04 ± 0,44
<b>PFE (g/m<sup>2</sup>)*</b>	281 ± 9,0	558 ± 31,8	58,1 ± 1,3	70,2 ± 3,3
<b>lignina (%)</b>	9,69 ± 0,45	15,93 ± 0,25	36,64 ± 0,37	22,04 ± 0,29
<b>N (%)**</b>	0,45 ± 0,01	0,75 ± 0,04	0,65 ± 0,01	0,61 ± 0,02
<b>C:N**</b>	92 ± 2,13	55 ± 3,27	74 ± 0,29	64 ± 4,62

\* Extraído de Austin *et al.* (2016); \*\*Extraído de Araujo y Austin (2015)

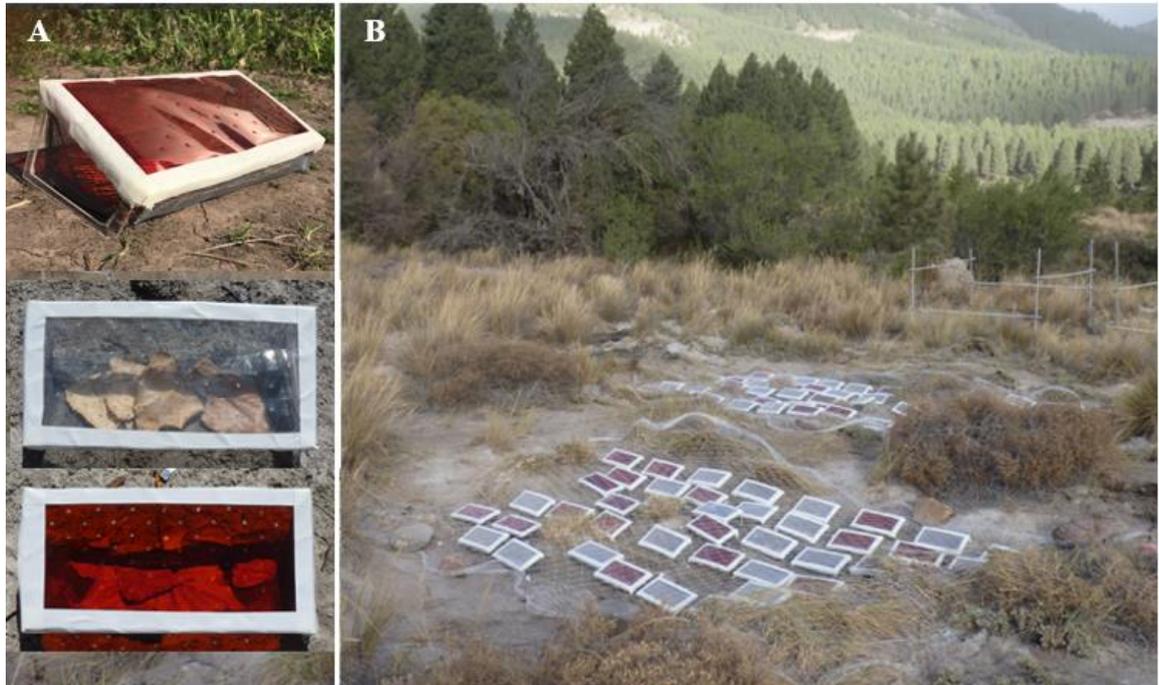
En este experimento, en lugar de usar las tradicionales bolsas de descomposición, se utilizaron lo que se denominó “cajas de descomposición” (Austin y Vivanco 2006). La ventaja de estas últimas es que permiten manipular la radiación que incide sobre la broza, al mismo tiempo que favorece el contacto del material con el suelo, el agua y el aire. Las cajas de descomposición consistieron en una estructura rígida con aristas de policarbonato de 20 x 10 x 8 cm con una malla de 2 mm en los laterales y la cara inferior y un filtro (naranja o transparente) en la cara superior, colocado con una inclinación de 45° con respecto a la superficie del suelo y mirando hacia el norte (Fig. 3.1 A). Este filtro permitió generar dos niveles de radiación: radiación reducida (R-) y radiación total (R+), respectivamente. Los materiales de los filtros fueron los mismos que se usaron en el experimento del capítulo 2 (Fig. 2.3). Los filtros fueron perforados para permitir la entrada de agua. Dentro de cada caja se colocaron 1 ó 1,5 g (según la especie) de broza. La mitad de las cajas tenían broza que había sido previamente

esterilizada con radiación gamma a una dosis de 20-25 kGy (Howard y Frankland 1974, Allison et al. 2013), para eliminar los microorganismos que estaban en la broza cuando fue cosechada. Se generaron así dos niveles de biota: biota reducida (biota-) y biota total (biota+). Esto hace un total de cuatro tratamientos evaluados: (1) biota reducida/radiación reducida (biota- R-), (2) biota reducida/radiación total (biota- R+), (3) biota total/radiación reducida (biota+ R-), y (4) biota total/radiación total (biota+ R+).

Las cajas se colocaron sobre el suelo desnudo en un total de 5 pares de parcelas de 1,70 x 2,70 m previamente delimitadas en el campo de a pares (Fig. 3.1 B). Antes de colocar las cajas, a una parcela de cada par ( $n = 5$ ) se le aplicó un tratamiento de biocida para disminuir la actividad biótica en el suelo. Las cajas con broza estéril se colocaron en las parcelas con biocida y las cajas con broza sin esterilizar, en las parcelas sin aplicación de biocida. El biocida consistió en 17,5 g/m<sup>2</sup> de fungicida (Captan, que contiene N-triclorometil-tiotetrahidroftalamida) y 15 g/m<sup>2</sup> de bactericida (Agrimicina, que contiene sulfato de estreptomicina y oxitetraciclina clorhidrato), ambos preparados con agua (2 L/m<sup>2</sup>), y 100 g/m<sup>2</sup> de naftalina, similar a Austin y Vivanco (2006) que resultó en la eliminación prácticamente total de la actividad biológica. La aplicación de biocida se repitió dos veces por año durante los dos años que duró el experimento. A la otra parcela del par se le aplicó agua en la misma cantidad.

Para evaluar la efectividad del tratamiento de biocida se cuantificaron las unidades formadoras de colonias (UFC) de hongos y bacterias en la broza de las cuatro especies y en los cuatro tratamientos al final del experimento. Para esto se colocó 0,1 ml de un extracto de solución salina y broza en placas de petri con agar malta y agar malta con estreptomicina (para cuantificar sólo los hongos, Austin y Vivanco 2006). Se cuantificaron las UFC en las placas luego de 48 y 72 horas. También se midió

respiración potencial, biomasa microbiana y enzimas extracelulares en el suelo de las parcelas.



**Figura 3.1.** A) Cajas de descomposición de broza con dos tratamientos de radiación: radiación reducida (naranja, R-) y radiación total (transparente, R+). B) Cajas de descomposición en las parcelas delimitadas de a pares en el campo.

En cada parcela se instalaron 32 cajas (4 especies x 2 tratamientos de radiación x 4 cosechas) al comienzo de la estación seca (diciembre de 2014) para ser cosechadas al final de la estación seca (mayo) y de la húmeda (diciembre) durante dos años consecutivos. Además, para evaluar la importancia de la estacionalidad en la descomposición se instaló un segundo experimento al comienzo de la estación húmeda (mayo de 2015), idéntico al anterior pero de menor duración (un año). Para esto se colocaron 16 cajas en cada parcela (4 especies x 2 tratamientos de radiación x 2 cosechas). Esta segunda instalación nos permitió separar los efectos de la radiación y la biota de la dinámica temporal propia del proceso de descomposición. En total se

instalaron 48 cajas por parcela, lo que hace un total de 480 cajas entre los dos experimentos.

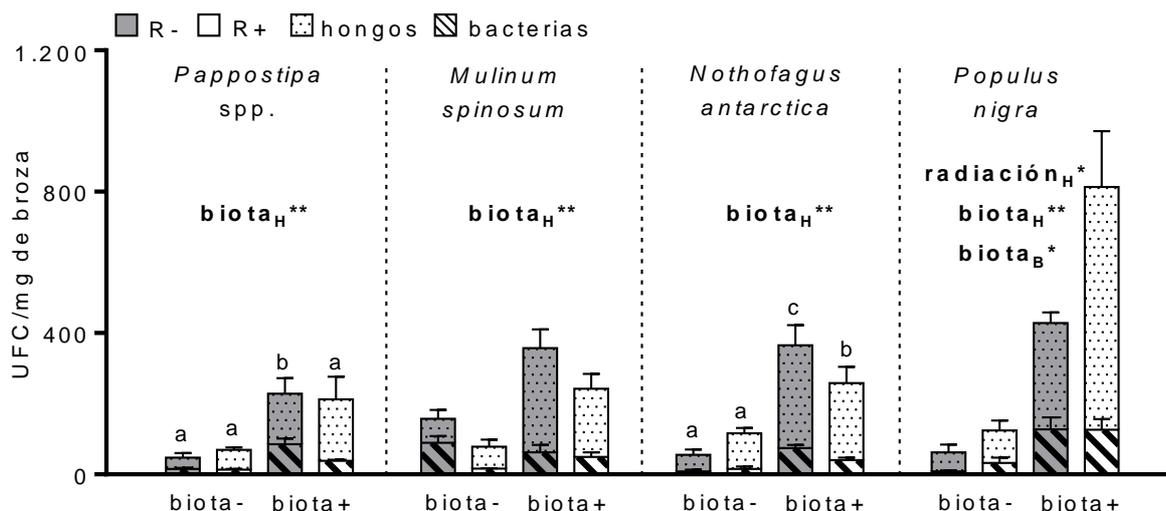
En cada cosecha también se midió la temperatura de la broza y del suelo debajo de la misma con un termómetro infrarrojo (Fluke 63 IR Thermometer). Las cajas fueron trasladadas al laboratorio del IFEVA/CONICET, Facultad de Agronomía, donde se realizaron los análisis de laboratorio. Se calculó la pérdida de masa en cada estación (corregida por el contenido de materia orgánica libre de cenizas) y la tasa de descomposición ( $k$ , año<sup>-1</sup>) para los cuatro tratamientos con el modelo descrito en el capítulo 2. Además, se midió el contenido hídrico de la broza, la cantidad de compuestos carbonados accesibles para los microorganismos (sacarificación) y la actividad potencial de la enzima  $\beta$ -glucosidasa, con los mismos métodos descritos en el capítulo 2 y en el Anexo 1.

Los análisis estadísticos de los datos se realizaron mediante análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores: radiación y biota. El diseño fue en parcelas divididas en bloques, donde el factor biocida se aplicó a nivel de parcela principal y la radiación, a nivel de subparcela. Para evaluar la fotofacilitación (hipótesis 2) se realizó un ANOVA de dos factores, con radiación y pre-exposición como factores. La pre-exposición tiene dos niveles que se relacionan con la fecha de inicio de la incubación: broza que comenzó su descomposición en la estación seca (pre-expuesto) y broza que comenzó la incubación en la estación húmeda (no pre-expuesto). Para la pérdida de masa mensual y la tasa de descomposición ( $k$ ) también se realizaron ANOVAS con cuatro y tres factores, respectivamente, donde se incluyeron la estación, en el primer caso, y el tipo de broza, en los dos casos (ver cuadros suplementarios, Anexo 2). Cuando las interacciones fueron significativas se realizaron comparaciones a posteriori con el test de Tukey. En caso de no cumplir los supuestos los datos fueron transformados. Para

todos los análisis se utilizó el programa INFOSTAT/Profesional (versión 1,1 Universidad Nacional de Córdoba, Estadística y Diseño, F.C.A.).

### 3.4. Resultados

Para evaluar la efectividad del tratamiento de biota (esterilización + biocida) se cuantificaron las unidades formadoras de colonias (UFC) en la broza y distintas variables en el suelo. El tratamiento de reducción de biota resultó en la disminución significativa de los hongos y las bacterias cultivables de la broza (Fig. 3.2). La disminución de las UFC de hongos fue, en promedio, del 78% y resultó ser estadísticamente significativa en las cuatro especies. Además, la broza de *P. nigra* expuesta a la radiación total presentó más UFC de hongos que la expuesta a la radiación reducida ( $p = 0,019$ ). La reducción en las UFC de bacterias en el tratamiento de biota reducida fue significativa en todas las especies, con excepción de *M. spinosum* ( $p = 0,976$ ). En la broza de *Pappostipa* spp. y *N. antarctica* las UFC de bacterias disminuyeron en el tratamiento de biota reducida pero esta disminución dependió de la radiación ( $R \times B_B p = 0,015$ ,  $R \times B_B p = 0,003$ , para *Pappostipa* spp. y *N. antarctica*, respectivamente). En el suelo, el tratamiento de radiación de biota también disminuyó la actividad de enzimas extracelulares, la respiración potencial y la biomasa microbiana (Cuadro 3.2). Aunque la disminución en las últimas dos variables fue marginalmente significativa. No hubo efecto de la radiación sobre el contenido hídrico y la temperatura de la broza de las cuatro especies (Cuadro S3.1).



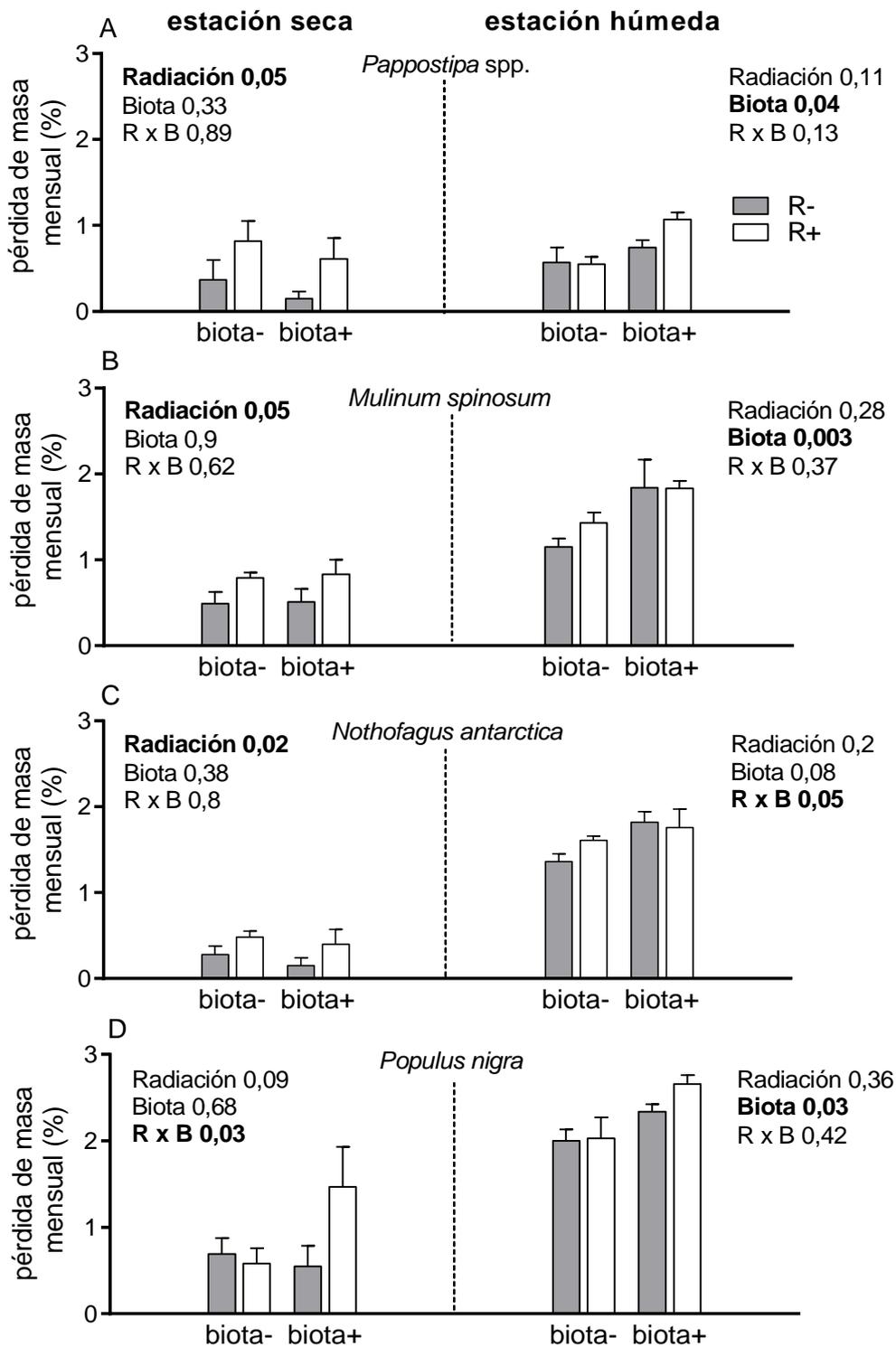
**Figura 3.2.** Unidades formadoras de colonias (UFC/mg de broza seca) de hongos (barras punteadas) y bacterias (barras rayadas) en la broza de las cuatro especies al final del experimento. Se muestra el promedio y el error estándar para los dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el resultado del ANOVA de dos factores (radiación y biota) para las UFC de hongos (subíndice H) y de bacterias (subíndice B). \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ . Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en las UFC de bacterias.

**Cuadro 3.2.** Efecto del tratamiento de biocida sobre las variables del suelo medidas en mayo del segundo año del experimento. Se muestra el promedio, el error estándar ( $n=4-5$ ) y el valor  $p$  resultado de una prueba de  $t$ .

	biota-	biota+	valor p
<b>Contenido gravimétrico de agua</b> (%)	17,6 ± 0,4	17,5 ± 0,7	0,63
<b>Respiración potencial</b> (mg C/día*g suelo seco)	0,356 ± 0,144	1,009 ± 0,429	0,079
<b>Biomasa microbiana</b> (µg C/g suelo seco)	28,3 ± 28,3	92,1 ± 18,5	0,066
<b>Actividad β-glucosidasa</b> (µmol/g suelo seco*hora)	0,655 ± 0,097	1,096 ± 0,131	0,001
<b>Actividad fenol-oxidasa</b> (µmol/g suelo seco*hora)	0,023 ± 0,009	0,055 ± 0,006	0,008

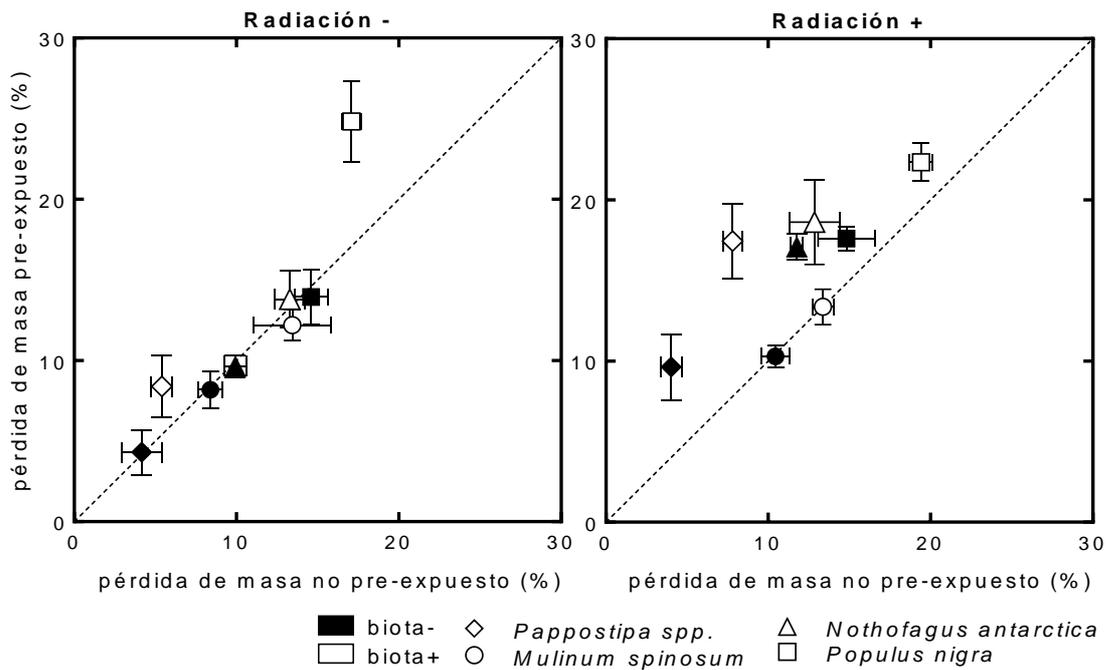
Durante los primeros meses del experimento la descomposición de la broza de las cuatro especies fue mayor en el tratamiento de radiación y biota total. Sin embargo, los efectos de la radiación y la biota se manifestaron en distintas estaciones. En general, la

radiación tuvo efectos significativos en la estación seco (excepto en *P. nigra* cuando se disminuyó la biota) y la biota los tuvo en la estación húmeda (Fig. 3.3). En la estación seca la pérdida de masa mensual fue en promedio 102% mayor cuando estaba expuesta a la radiación total. El tamaño del efecto fue mayor en la broza de *Pappostipa* spp. ( $p = 0,05$ ) y *N. antarctica* ( $p = 0,02$ ), donde la radiación solar aumentó la descomposición 175% y 104% respectivamente (Fig. 3.3 A y C, panel izquierdo). En la broza de *P. nigra* el efecto de la radiación solar sobre la pérdida de masa sólo se manifestó cuando la biota estaba presente (R x B  $p = 0,03$ , Fig. 3.3 D, panel izquierdo). En la estación húmeda la biota aumentó la descomposición en promedio 34%. Al contrario de lo observado con la radiación, el tamaño del efecto de la biota fue mayor en la broza de *M. spinosum* ( $p = 0,003$ ), donde la biota aumentó un 57% la pérdida de masa (Fig. 3.3 B, panel derecho). En *N. antarctica* el efecto de la biota sólo fue significativo cuando la radiación era reducida (R x B  $p = 0,05$ , Fig. 3.3 C, panel derecho). Además, la descomposición de broza de *M. spinosum*, *N. antarctica* y *P. nigra* fue contundentemente mayor durante la estación húmeda (120%, 307% y 174% respectivamente, Cuadro S3.2 A).



**Figura 3.3.** Pérdida de masa mensual (%) de broza de *Pappostipa* spp. (A), *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) durante la estación seca (izquierda) y húmeda (derecha) con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Los datos corresponden a la primera cosecha del experimento que empezó en la estación seca y del que empezó en la estación húmeda. Se muestra el promedio y el error estándar (n=5). Se muestran los valores p de los efectos de la radiación, la biota y su interacción para cada especie en ambas estaciones por separados.

La pérdida de masa durante la estación húmeda fue mayor cuando la broza había sido expuesta a la radiación solar durante la estación seca previa (Fig. 3.4, panel derecho). En el tratamiento de radiación total la pérdida de masa de la broza que había comenzado la descomposición en la estación seca (pre-expuesta) fue mayor a la del material que empezó la incubación en la estación húmeda (símbolos arriba de la línea 1:1). Esto se observó en ambos tratamientos de biota y fue consistente entre especies, a excepción de *M. spinosum* ( $p = 0,957$ , Cuadro 3.3). La exposición a la radiación solar en la estación seca no modificó la descomposición de la broza de esta última especie (círculos sobre la línea 1:1). En cambio, en el tratamiento de radiación reducida la pérdida de masa de casi todas las especies cuando la descomposición empezó en la estación seca fue similar a cuando comenzó en la estación húmeda (Fig. 3.4, panel izquierdo). En este caso, sólo *P. nigra* en el tratamiento de biota total mostró mayor pérdida de masa cuando comenzó su descomposición en la estación seca ( $B \times P p = 0,033$ , Cuadro 3.3).



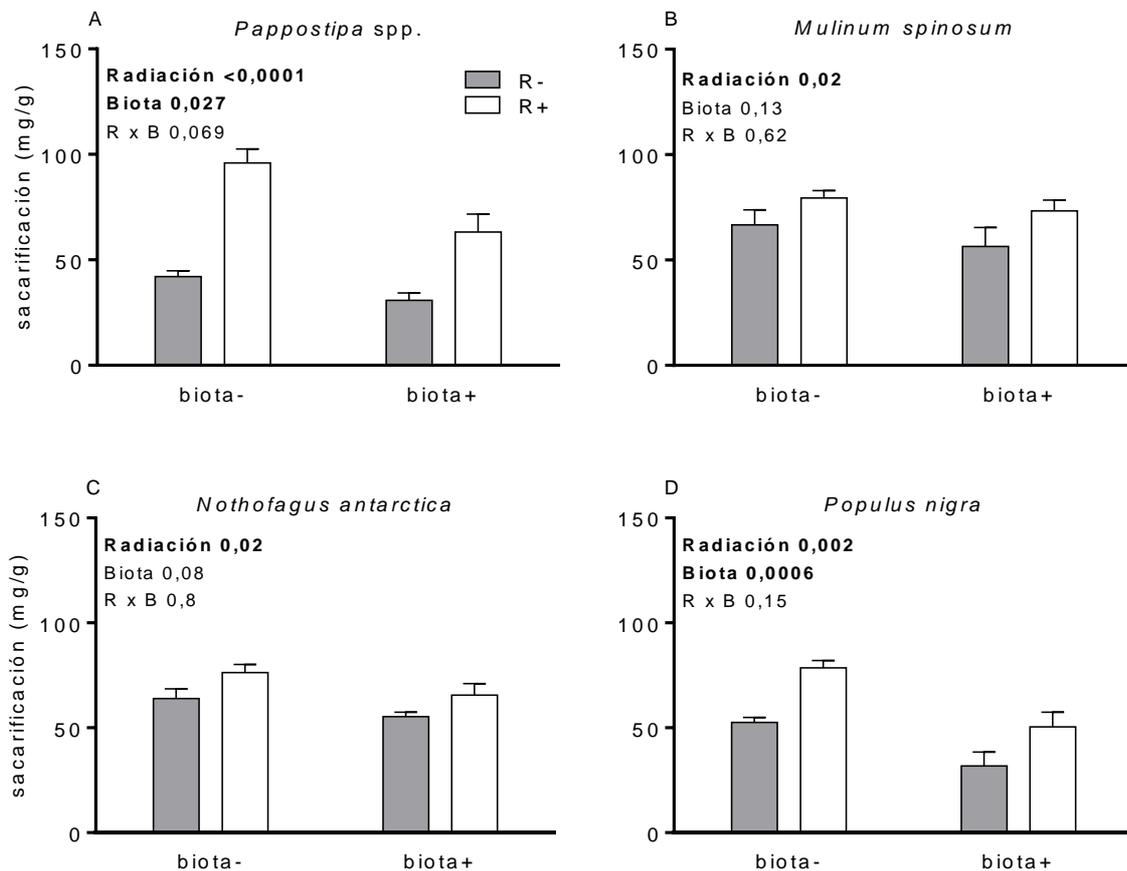
**Figura 3.4.** Pérdida de masa (%) durante la estación húmeda cuando la broza había sido expuesta a la radiación en la estación seca previa (pre-expuesto, eje y) y cuando la broza comenzó su descomposición en la misma estación húmeda (no pre-expuesto, eje x). No se contabiliza la pérdida de masa en la estación seca previa. Se muestra el promedio y el error estándar (n=5) de cada una de las cuatro especies con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (panel de la izquierda) y total (panel de la derecha). La línea punteada muestra la relación 1:1.

**Cuadro 3.3.** Resultado del ANOVA de dos factores correspondiente a los datos de la Figura 3.4.

	Radiación -		Radiación +	
	F	valor p	F	valor p
<i>Pappostipa</i> spp.				
biota	2,17	0,215	12,74	<b>0,023</b>
pre-exposición	1,53	0,251	15,65	<b>0,004</b>
B x P	1,24	0,297	1,02	0,343
<i>Mulinum spinosum</i>				
biota	34,87	<b>0,004</b>	19,65	<b>0,011</b>
pre-exposición	0,31	0,591	0,003	0,957
B x P	0,17	0,694	0,01	0,920
<i>Nothofagus antarctica</i>				
biota	8,84	<b>0,041</b>	0,62	0,477
pre-exposición	0,02	0,899	12,24	<b>0,008</b>
B x P	0,17	692	0,0003	0,986
<i>Populus nigra</i>				
biota	39,14	0,003	26,39	<b>0,007</b>
pre-exposición	3,72	0,090	5,24	<b>0,050</b>
B x P	6,65	<b>0,033</b>	0,003	0,959

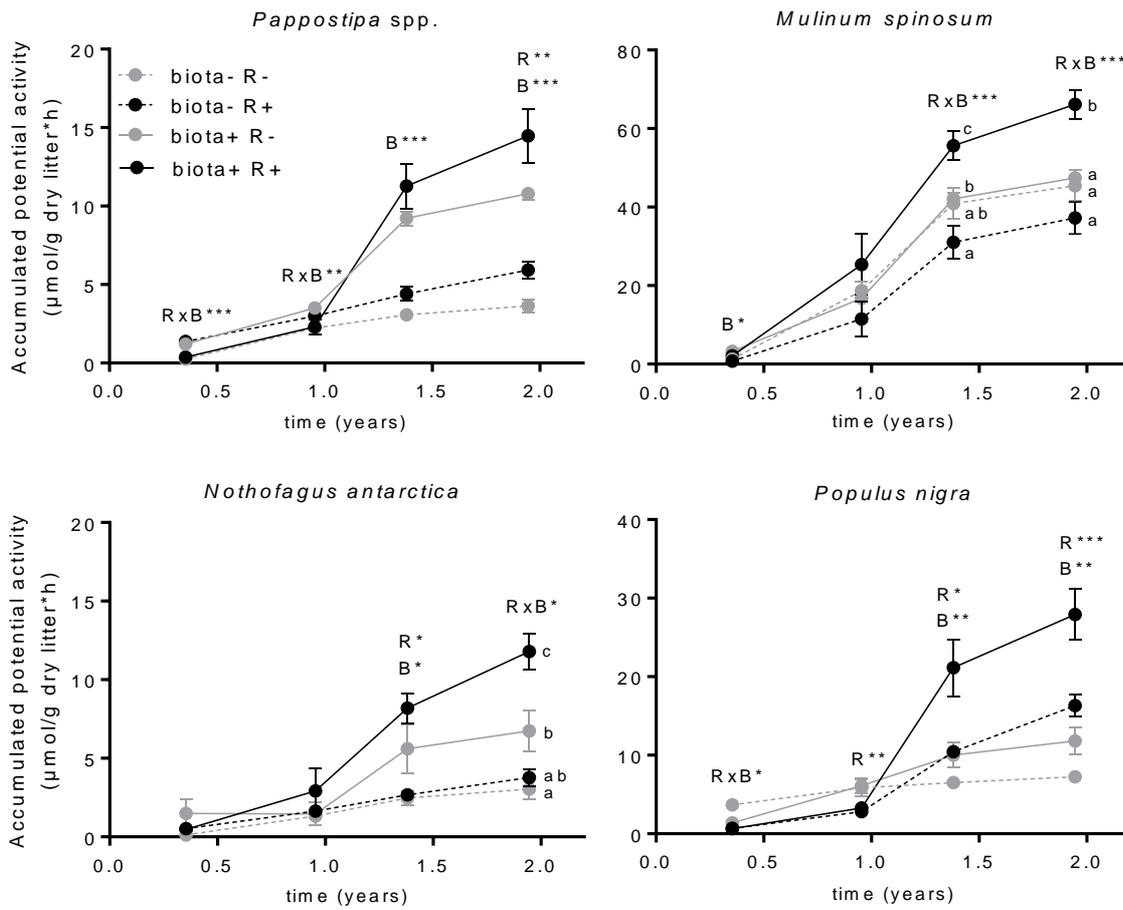
La cantidad de compuestos carbonados accesibles en la broza de las cuatro especies fue mayor en el tratamiento de radiación total (Fig. 3.5). Sin embargo, la magnitud del efecto de la radiación sobre la cantidad de compuestos carbonados difirió entre las especies. En la broza de *Pappostipa* spp. la sacarificación fue 118% mayor cuando estaba expuesta a la radiación total (Fig. 3.5 A). En cambio, en las otras especies el efecto de la radiación sobre esta variable fue menor. Se registraron aumentos del 53%, 24% y 19% en la broza de *P. nigra*, *M. spinosum* y *N. antarctica*, respectivamente (Fig. 3.5 B, C y D). La cantidad de compuestos carbonados accesibles se redujo en el tratamiento de biota total, aunque esta reducción fue significativa sólo en la broza de *Pappostipa* spp. ( $p = 0,027$ ) y *P. nigra*. ( $p = 0,0006$ ). En estas dos especies en el tratamiento de biota total se redujo la sacarificación un 32% y 37%, respectivamente.

En ninguna especie hubo interacción entre los efectos de la radiación y la biota sobre esta variable no interactuaron.



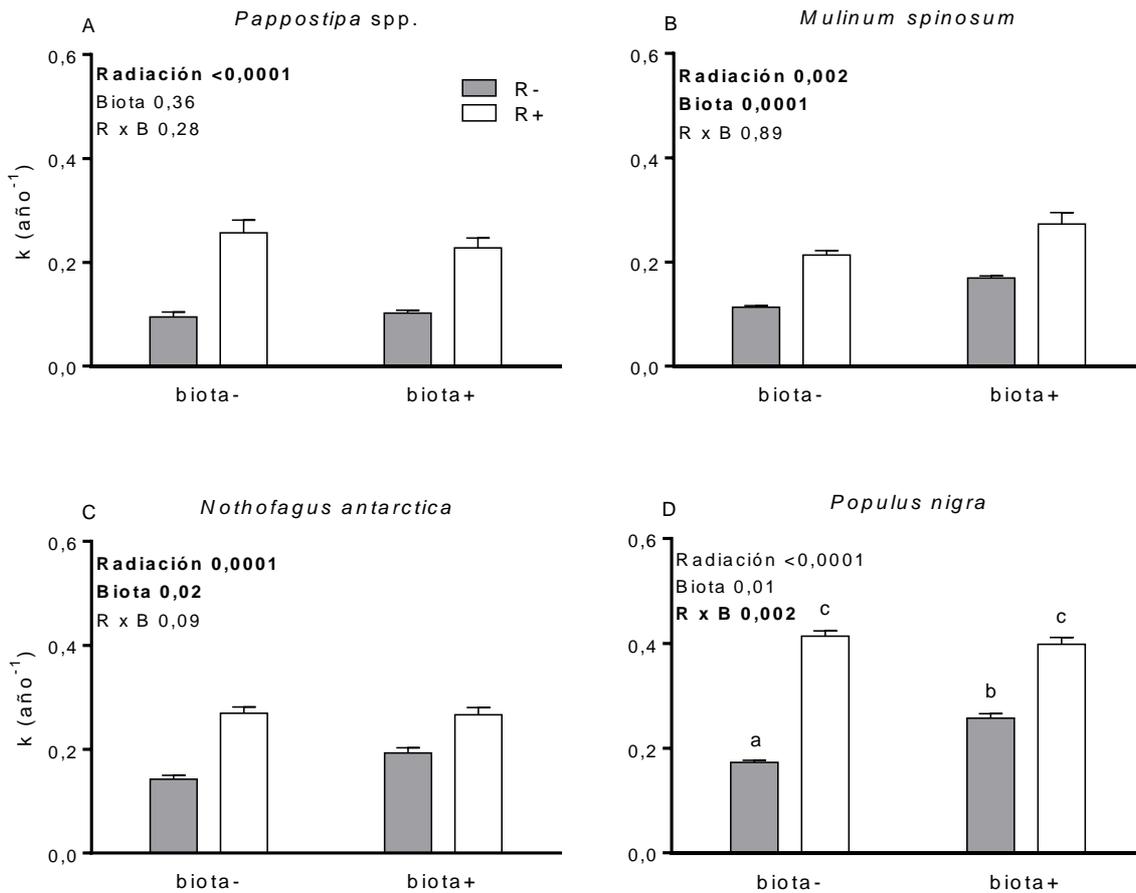
**Figura 3.5.** Sacarificación (mg/g) en broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) al año de iniciado el experimento con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar (n=3-5). Se muestran los valores p de los efectos de la radiación, la biota y su interacción para cada especie por separado.

La actividad potencial  $\beta$ -glucosidasa acumulada a los dos años en la broza fue mayor en el tratamiento de radiación total en las cuatro especies (Fig. 3.6). Además, el tratamiento de biota reducida resultó en una disminución significativa de la actividad potencial de esta enzima. En la broza de *M. spinosum* y *N. antarctica* el efecto de la radiación dependió de la biota. La actividad  $\beta$ -glucosidasa acumulada fue mayor en el tratamiento de radiación total solo cuando la biota estaba presente (R x B  $p = 0,0003$  y R x B  $p = 0,019$ , para *M. spinosum* y *N. antarctica* respectivamente, Fig. 3.6 B y C). En la broza de *Pappostipa* spp. y *P. Nigra*, en cambio, los efectos de la radiación y la biota no interactuaron. La radiación aumentó la actividad  $\beta$ -glucosidasa ( $p = 0,009$  y  $p = 0,0007$ , *Pappostipa* spp. y *P. Nigra* respectivamente), mientras que la biota la disminuyó ( $p = 0,0006$  y  $p = 0,003$ , *Pappostipa* spp. y *P. Nigra* respectivamente, Fig. 3.6 A y D). Asimismo, el efecto de la radiación sobre la actividad enzimática se manifestó a partir del año y medio. En esta fecha se observó un marcado aumento de la actividad de esta enzima. Durante el primer año, en cambio, la actividad  $\beta$ -glucosidasa fue muy baja, con excepción de *M. spinosum*. En esta primera etapa del experimento, además, no se encontró un patrón claro de los efectos de la radiación y la biota sobre esta variable.



**Figura 3.6.** Actividad  $\beta$ -glucosidasa acumulada ( $\mu\text{mol/g}$  broza seca $\cdot$ hora) en broza de *Pappostipa* spp. (A), *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) durante los dos años del experimento con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota+); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar ( $n=3-5$ ). Se muestran los resultados de ANOVAs de dos factores (radiación y biota). \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

En el período de dos años que duró el experimento la descomposición de las cuatro especies fue considerablemente mayor cuando estuvo expuesta a la radiación total (Fig. 3.7 y S3.1). Además, la magnitud del efecto de la radiación solar fue mayor a la del efecto de la biota. El efecto de la radiación solar fue más importante en la broza de *Pappostipa* spp. La tasa de descomposición de esta especie fue 146% mayor en el tratamiento de radiación total ( $p < 0,0001$ , Fig. 3.7 A). La tasa de descomposición de *M. spinosum* y *N. antarctica* se incrementó un 72% y 60%, respectivamente, en el tratamiento de radiación total (Fig. 3.7 B y C). En cambio, en la broza de *P. nigra* el efecto de la radiación solar dependió de la presencia de la biota ( $R \times B p = 0,002$ , Fig. 3.7 D). En el tratamiento de biota total la tasa de descomposición fue 55% mayor cuando la broza estaba expuesta a la radiación total, mientras que en el tratamiento de biota reducida este incremento fue del 140% (magnitud similar a la de *Pappostipa* spp.). El efecto de la biota sobre la descomposición fue significativo sólo en la broza de *M. spinosum* y *N. antarctica* ( $p = 0,0001$  y  $p = 0,02$ , respectivamente). En estos dos casos la tasa de descomposición fue 36% y 12% mayor, para *M. spinosum* y *N. antarctica* respectivamente, en el tratamiento de biota total. En el tratamiento de radiación y biota total, la tasa de descomposición no difirió entre las tres especies nativas (*Pappostipa* spp., *M. spinosum* y *N. antarctica*), mientras que la de *P. nigra* fue significativamente mayor a la de estas tres (Cuadro S3.3).



**Figura 3.7.** Constante de descomposición ( $k$ ,  $\text{año}^{-1}$ ) de broza de *Pappostipa* spp. (A), *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) calculada con datos de dos años con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar ( $n=5$ ). Se muestran los valores  $p$  de los efectos de la radiación, la biota y su interacción para cada especie por separado.

### 3.5. Discusión

#### 3.5.1. Controles que varían con la estación

Los efectos de la radiación solar y la biota sobre la descomposición de la broza se manifestaron en distintas estaciones (Fig. 3.3). Como se postuló en la hipótesis 1, durante la estación seca la exposición a la radiación solar fue el factor principal que aceleró la descomposición, mientras que en la estación húmeda la biota fue el principal control de este proceso. En este ecosistema la falta de sincronía entre las precipitaciones

y la temperatura genera un escenario donde la importancia relativa de los controles varía a lo largo del año. A partir de esto surgen dos aspectos importantes para destacar. Por un lado, esto se opone al paradigma clásico de las zonas áridas, en el cual se postula que todos los procesos están controlados por la disponibilidad de agua (Noy-Meir 1973). Por el otro, esta falta de sincronía entre precipitaciones y temperatura podría ser la principal razón por la cual la fotodegradación se ha hecho más evidente en ecosistemas con clima mediterráneo que en otros ecosistemas (Henry et al. 2008, Rutledge et al. 2010, Almagro et al. 2015, 2017, Gliksman et al. 2017)

La pérdida de masa durante toda la estación seca fue de 2-6%. Estos valores son similares a los de otros trabajos que también evaluaron la descomposición en esta estación en ecosistemas con clima mediterráneo (Dirks et al. 2010, Almagro et al. 2015, 2017, Gliksman et al. 2018). Sin embargo, otros estudios no detectaron pérdida de masa en la estación seca (Steinberger y Whitford 1988, Hamadi et al. 2000), lo que podría deberse a que utilizaron bolsas de descomposición con mallas muy cerradas, que probablemente bloquearon gran parte de la radiación solar incidente. Además, en este experimento, la ausencia de efecto de la biota sobre la pérdida de masa y la actividad enzimática durante la estación seca sugieren que el principal mecanismo que explica la descomposición de las especies nativas (*Pappostipa* spp., *M. spinosum*, y *N. antarctica*) en esta estación es la fotodegradación directa. Otro experimento realizado en la estepa patagónica mostró la misma tendencia, donde la radiación solar, y no la biota, fue el principal control del proceso de descomposición pero a lo largo de todo el año (Austin y Vivanco 2006).

En la estación húmeda la pérdida de masa mensual fue mayor que durante la estación seca (1,55% vs. 0,57% en promedio en la estación húmeda y seca, respectivamente). El mismo patrón ha sido reportado en otros trabajos que evaluaron la

pérdida de masa en cada estación en sistemas mediterráneos (Steinberger y Whitford 1988, Hamadi et al. 2000, Gliksman et al. 2018). Además, el efecto de la biota (21-57%) en la estación húmeda fue menor que el efecto de la radiación en la estación seca (60-146%). Por lo tanto, una proporción considerable de la descomposición en el período húmedo podría deberse a otros procesos de carácter abiótico, tales como la lixiviación y la fragmentación física generadas por las lluvias, el viento, los cambios de temperatura y los ciclos de congelamiento y derretimiento (Throop y Archer 2009). Otros trabajos han sugerido que dichos procesos son particularmente importantes en ecosistemas áridos y semiáridos (Steinberger y Whitford 1988), aunque nunca fueron cuantificados. También podría deberse a que el tratamiento de reducción de biota no fue suficientemente efectivo. Sin embargo, de acuerdo a los resultados obtenidos esto podría descartarse. El tratamiento de reducción de biota resultó en una disminución considerable y significativa de las unidades formadoras de colonias de hongos y bacterias en la broza y de la actividad biológica del suelo (Fig. 3.2, Cuadro 3.2).

### 3.5.2. La fotoaceleración de la descomposición en el campo

La exposición a la radiación solar durante la estación seca aceleró la descomposición en la siguiente estación húmeda (Fig. 3.4), como se propuso en la hipótesis 2. La broza que ya había comenzado su incubación en diciembre perdió más materia orgánica en la estación húmeda que la broza recién instalada en el campo. Esto contrasta fuertemente con los modelos tradicionales de descomposición, los cuales predicen menor pérdida de masa a medida que transcurre el tiempo (Wieder y Lang 1982). Algunos estudios ya habían evidenciado la aceleración de las pérdidas de carbono debido a la previa exposición de la broza a la radiación (fotoaceleración) en condiciones controladas (Foereid et al. 2010, Austin et al. 2016, Lin et al. 2018).

Además, recientemente se demostró que la fotoaceleración ocurre a escala diaria en el laboratorio (Lin et al. 2018) y en el campo (Gliksman et al. 2017). Es decir, que la exposición de la broza a la radiación solar durante períodos cortos (1 o 2 días) acelera la posterior descomposición biótica. Los resultados de esta tesis muestran que la fotoaceleración también ocurriría a escala estacional (Gliksman et al. 2018) y en distintas especies.

Hasta ahora el mecanismo propuesto que explicaría la fotoaceleración es el de fotofacilitación biótica. Este mecanismo consiste en la reducción de la barrera impuesta por la lignina, que es fotodegradada, y el mayor acceso de las enzimas microbianas a los carbohidratos lábiles de la broza (Austin et al. 2016). Es decir, que cuando se fotodegrada la lignina los compuestos carbonados, que de otra forma estarían inaccesibles, quedan disponibles para ser consumidos por la biota. En este experimento se encontraron al menos tres evidencias que apoyan este mecanismo. Primero, la actividad  $\beta$ -glucosidasa fue mayor cuando la broza estaba expuesta a la radiación solar (Fig. 3.6). Segundo, la disminución de la lignina en la broza de *Pappostipa* spp. fue el doble en el tratamiento de radiación total (Fig. S3.2 A). Y tercero, la cantidad de compuestos carbonados accesibles para los microorganismos aumentó considerablemente con la radiación en las brozas de *Pappostipa* spp. y *P. nigra* (Fig. 3.5). Además, este incremento no se observó en la broza de *Pappostipa* spp. que comenzó su incubación en la misma estación húmeda (Fig. S3.2 B). Por lo tanto, el consumo por parte de la biota de los carbohidratos liberados por la exposición a la radiación solar podría ser el mecanismo que explica la fotoaceleración observada.

La interacción significativa entre la radiación y la biota en la descomposición de broza de *P. nigra* (Fig. 3.3 D y Cuadro 3.3) reafirma que la fotofacilitación biótica es un

mecanismo clave que determina la pérdida de masa. Además, en esta especie también se observó un aumento de la abundancia de hongos en la broza expuesta a la radiación total (Fig. 3.2). En las otras especies, en cambio, la falta de efectos significativos de la biota sugiere que otros mecanismos de carácter abiótico explicarían la fotoaceleración evidenciada en este experimento. Por ejemplo, los carbohidratos lábiles podrían perderse por lixiviación (Gallo et al. 2006, Wang et al. 2015, 2017a, 2017b, Lin et al. 2018) si no son consumidos por la biota. Este mecanismo podría ocurrir en la broza de *Pappostipa* spp., donde las bacterias parecen haber sido perjudicadas por la radiación solar (Fig. 3.2) (Bornman et al. 2015). En este caso los efectos positivos de la radiación sobre los carbohidratos lábiles se suprimirían con los efectos negativos sobre las comunidades microbianas, dando como resultado un efecto neto nulo en la actividad biológica.

### 3.5.3. Integrando la radiación y la biota

Al final del experimento la radiación solar fue el factor más importante que determinó la descomposición de la broza de las cuatro especies evaluadas (Fig. 3.7). Los resultados sugieren además múltiples mecanismos a través de los cuáles la radiación acelera este proceso, entre los cuales se encuentran la fotodegradación directa y diversos efectos indirectos. Hasta el momento, los efectos indirectos de la radiación solar habían sido atribuidos solo a la interacción con la biota. La falta de evidencia a favor de otros efectos, distintos a la fotofacilitación biótica, podría deberse a que no suelen separarse los factores bióticos y abióticos aplicando tratamientos de biocida y/o esterilización, especialmente en el campo. Si bien en este experimento se evidenciaron los efectos de la fotofacilitación biótica, la interacción entre la radiación y la biota no fue el principal control de la descomposición, como se había enunciado en la hipótesis

3. Por ende, a la fotofacilitación biótica podría sumarse la fotofacilitación abiótica, a través de la cuál la radiación facilitaría otros procesos abióticos, como la lixiviación de compuestos carbonados que no son consumidos por la biota y la fragmentación física, que acelerarían la descomposición. Ya sea a través de la fotodegradación directa, de la fotofacilitación biótica o abiótica, o más probablemente la suma de todas, la radiación solar parece ser el control más importante de la descomposición en este ecosistema semiárido mediterráneo.

La dominancia de la radiación como control de la descomposición coincide con los resultados de un estudio similar realizado en la estepa patagónica, donde la estacionalidad es similar pero la precipitación es mucho menor que el sitio de esta tesis. En ese experimento tampoco se encontró efecto de la biota sobre la pérdida de masa aun cuando se había logrado una eliminación casi total de la misma (Austin y Vivanco 2006). Sorprendentemente, las tasas de descomposición de broza de pastos calculadas en ese trabajo (con ambos niveles de biota y radiación) fueron muy parecidas a las de *Pappostipa* spp., aunque el sitio de estudio era considerablemente más árido (152 mm vs. 1100 mm de precipitación media anual para la estepa y el sitio de este experimento, respectivamente). Esto confirma que no es la cantidad de agua lo que limitaría la descomposición biótica en ecosistemas con clima mediterráneo (Steinberger y Whitford 1988, Hamadi et al. 2000) sino la falta de sincronía entre precipitaciones y temperatura. En este contexto, sin duda, la radiación solar desempeña un papel fundamental en el reciclado de carbono.

La radiación solar aumentó las tasas de descomposición entre un 146 y 60% dependiendo de la especie. Estas magnitudes son mayores a las encontradas en la mayoría de los estudios realizados en el campo (Brandt et al. 2010, Lin y King 2014,

Almagro et al. 2015, 2017, Gliksman et al. 2018). Las causas de estas discrepancias podrían ser varias. Por un lado, en los experimentos se suelen utilizar bolsas de descomposición con malla fina (1,5-2 mm) que bloquea una parte considerable de la radiación. Por el otro, la mayoría de estos trabajos evalúan sólo el efecto del UV (y en muchos casos sólo el UV-B), cuando se conoce que el espectro visible es importante tanto en la fotodegradación (Austin y Ballaré 2010) como en la fotofacilitación (Austin et al. 2016). Por último, la duración de los experimentos suele ser igual o menor a un año, y los trabajos que evaluaron períodos de tiempo parecidos a los de este experimento encontraron efectos más similares (46-111%, Gallo et al. 2009, Brandt et al. 2010, Wang et al. 2017b). Durante el primer año de este experimento la importancia relativa de la radiación y la biota variaron según la especie y la estación (Fig. 3.3 y Fig. S3.3), pero a los dos años el efecto de la radiación fue contundente. Esto evidencia que a medida que avanza el proceso de descomposición la importancia relativa de la fotodegradación aumenta al mismo tiempo que la de la degradación biótica disminuye (Day et al. 2015, Adair et al. 2017).

A los dos años la tasa de descomposición con radiación y biota total fue muy similar entre tipos de brozas, especialmente si se consideran las especies nativas (0,23-0,27 año<sup>-1</sup>). Esto es llamativo si tenemos en cuenta que sus calidades son muy diferentes (Cuadro 3.1). Además, a diferencia de lo observado en el capítulo 2, la magnitud del efecto de la radiación no se relacionó con el área foliar específica. Esto podría deberse a que la broza sobre el suelo, en contraste con la broza en pie, es susceptible de ser enterrada por las partículas de suelo, disminuyendo el efecto de la radiación y aumentando el de la descomposición biótica (Barnes et al. 2012, Hewins y Throop 2016).

En conjunto, los resultados de esta tesis sugieren que la relación entre la calidad de la broza y la pérdida de masa podría ser aún más compleja en sistemas donde tanto la radiación como la biota controlan la descomposición. Por un lado, el efecto de la calidad de la broza sobre la descomposición parece ser distinto según se trate de fotodegradación directa o descomposición biótica. Por ejemplo, la concentración de lignina redujo la descomposición biótica pero aumentó linealmente la fotodegradación (Austin y Ballaré 2010). Por el otro, la descomposición modifica la calidad de la broza en sentidos opuestos según si el proceso está mediado por la radiación o por la biota. Por ejemplo, durante la descomposición en la estación húmeda la concentración de lignina aumentó mientras que disminuyó en la estación seca, cuando domina la fotodegradación (Hamadi et al. 2000). A esto se suma que la importancia relativa de la biota y la radiación varía en el tiempo y según la especie. Por lo tanto, en ecosistemas donde estos dos controles son relevantes los mecanismos bióticos y abióticos, directos e indirectos, podrían equipararse. De este modo, las diferencias en la calidad de la broza no se traducirían necesariamente en distintas tasas de descomposición.

### **3.6. Conclusiones**

En conclusión, los efectos de la radiación solar y la biota sobre la descomposición de broza se manifestaron en distintas estaciones, como se propuso en la hipótesis 1. Durante la estación seca la radiación solar aceleró la descomposición mientras que en la estación húmeda la biota fue el principal control de este proceso. La exposición a la radiación solar durante la estación seca aceleró la descomposición en la estación húmeda posterior. Además, el aumento en la actividad enzimática y la cantidad de compuestos carbonados accesibles para los microorganismos evidencian que la fotofacilitación biótica es un mecanismo importante que acelera la descomposición de la broza, como se enunció en la hipótesis 2. Sin embargo, también se manifestaron

mecanismos de facilitación de carácter abiótico. En contraste con la hipótesis 3, a los dos años la radiación solar fue el factor más importante que determinó la descomposición de la broza de todas las especies evaluadas. Ya sea a través de la fotodegradación directa, de la fotofacilitación biótica o abiótica, o de la suma de todas, la radiación solar parece ser el control más importante de la descomposición en este ecosistema.

**4. Capítulo 4 - Mecanismos de la fotofacilitación y sus consecuencias sobre el carbono del suelo: nuevos avances mediante el uso de isótopos estables**



#### 4.1. Introducción

En el capítulo anterior se demostró que la fotofacilitación es un proceso importante que acelera la liberación de carbono del ecosistema. Además, se encontró que la biota interviene en este proceso pero que también estarían involucrados otros mecanismos de carácter abiótico. En el campo la fotodegradación y la fotofacilitación ocurren simultáneamente. Separarlas es crítico para evaluar algunos aspectos interesantes de la fotofacilitación que todavía se desconocen. En este sentido el diseño experimental propuesto en el capítulo anterior, aunque imita lo que ocurre en el campo, presenta algunas limitaciones para dilucidar la importancia relativa de la fotodegradación y la fotofacilitación. Por lo tanto, es necesario recurrir a otros acercamientos complementarios para avanzar en el conocimiento de la fotofacilitación. Estos nos permitirán cuantificar su importancia en el campo, dilucidar los mecanismos subyacentes y evaluar sus consecuencias sobre el carbono del suelo.

La disminución de la lignina y un acceso mayor a los carbohidratos lábiles parece ser el mecanismo que explica el aumento de la descomposición biótica de la broza fotodegradada (Austin et al. 2016). La lignina, un grupo de polímeros aromáticos complejos presente en la pared celular de las plantas, actúa como una barrera física y enzimática que disminuye la capacidad de los microorganismos de degradar el carbono de la broza (Sinsabaugh et al. 1991, Himmel et al. 2007). Por esta razón, se la considera un compuesto recalcitrante cuya concentración aumenta durante la descomposición biótica, debido a la degradación preferencial de compuestos lábiles (Melillo et al. 1989). Sin embargo, la lignina, que posee compuestos que absorben luz en un amplio espectro de longitud de onda, es degradada durante la exposición a la radiación solar (Austin y Ballaré 2010). La fotodegradación preferencial de la lignina eliminaría el mayor

obstáculo para la degradación microbiana y aumentaría la accesibilidad de sus enzimas a los carbohidratos lábiles de la broza.

La fotodegradación de la lignina podría haber sido desestimada por gran parte de los trabajos que sólo evaluaron los efectos de la radiación UV en sus experimentos. Por razones históricas, vinculadas a la necesidad de conocer el impacto de la disminución del ozono estratosférico, la mayoría de los trabajos que estudiaron el efecto de la radiación solar sobre la descomposición se enfocaron en la radiación UV (200-400 nm), y particularmente en el UV-B (280-315 nm) (Brandt et al. 2010, Kirschbaum et al. 2011, Uselman et al. 2011, Wang et al. 2015). Sin embargo, la porción de la radiación visible que corresponde al azul y al verde (400-550 nm) parece tener un impacto muy importante en la reducción de la lignina (Austin et al. 2016). Esto es consistente con que la lignina posee compuestos que absorben en esta longitud de onda, a diferencia de la celulosa, otro de los compuestos mayoritarios de la broza, cuya absorción se restringe a la región UV-B del espectro (Austin y Ballaré 2010). Por lo tanto, los estudios que sólo evaluaron la radiación UV o UV-B podrían estar subestimando la magnitud de la fotofacilitación y, al mismo tiempo, limitando la posibilidad de identificar sus mecanismos.

Los cambios en la calidad de la broza por la exposición a la radiación solar podrían tener consecuencias sobre la formación de la materia orgánica del suelo. Dado que la materia orgánica del suelo se forma a partir de la descomposición de la broza (Paul 2006), podría esperarse que cambios en la velocidad de descomposición repercutan en la formación de la materia orgánica. Históricamente se asumía que la broza más recalcitrante era la que contribuía a la formación de la materia orgánica (Parton et al. 1987), que debido a su resistencia a la degradación se acumulaba en el suelo. En cambio, los componentes más lábiles eran rápidamente mineralizados por los microorganismos y

liberados a la atmósfera en forma de CO<sub>2</sub>. Sin embargo, en los últimos años se demostró, principalmente a través de la utilización de isótopos estables, que puede ocurrir lo contrario. Los compuestos lábiles son degradados más rápido pero con mayor eficiencia y acumulación de productos microbianos, que son los principales precursores de la materia orgánica (Knicker 2011). La broza más recalcitrante se descompone más lento pero con menor eficiencia (Cotrufo et al. 2013), y por lo tanto, contribuye menos a la formación de materia orgánica. De este modo, si la fotodegradación repercute en broza más susceptible a ser degradada por los microorganismos, podría esperarse que tenga efectos positivos sobre la formación de la materia orgánica del suelo.

Estos avances en el conocimiento sobre la formación de la materia orgánica del suelo han sido posibles debido a la incorporación de nuevas técnicas basadas en isótopos estables. Los isótopos son formas diferentes de un mismo elemento químico que difieren en el número de neutrones presentes en su núcleo y, por lo tanto, en su masa (Hoefs 1980). Los isótopos ocurren naturalmente en los sistemas, pero los isótopos más livianos ocurren en mayor proporción que los más pesados. Por ejemplo, el carbono tiene dos isótopos estables, el <sup>12</sup>C, más liviano, y el <sup>13</sup>C, más pesado, aunque de todo el carbono natural de la Tierra solo el 1,1% es <sup>13</sup>C, mientras que el 98,9% es <sup>12</sup>C. En particular, los isótopos estables son una herramienta extremadamente útil para dilucidar los mecanismos involucrados en los procesos biológicos que suceden a diferentes escalas (Dawson et al. 2002).

La utilidad de los isótopos estables se basa en que durante los procesos físicos (evaporación y difusión), químicos y biológicos (síntesis y degradación de compuestos) ocurre fraccionamiento, o discriminación, en contra del isótopo más pesado (Blair et al. 1985, Bergamino et al. 2017). Por ejemplo, durante la fotosíntesis las plantas discriminan en contra del <sup>13</sup>C, aunque el grado de discriminación depende de la vía fotosintética que

utilicen (Farquhar et al. 1989). Las plantas con metabolismo C4 discriminan menos y, por lo tanto, sus tejidos tienen mayor proporción de  $^{13}\text{C}$  que las plantas con metabolismo C3. A su vez, el fraccionamiento durante la descomposición es pequeño, en consecuencia, la composición isotópica de la materia orgánica del suelo se parece a la de la vegetación de la cual deriva (Dawson et al. 2002). De este modo, la abundancia natural de  $^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) nos permite evaluar aspectos relacionados con la asimilación de carbono de las plantas y la incorporación de los residuos vegetales a la materia orgánica del suelo, entre otros, inabordable con otros métodos (Ehleringer y Osmond 2000, Cotrufo et al. 2015).

Hasta el momento las técnicas basadas en isótopos estables casi no han sido aplicadas al estudio de la fotodegradación. Sin embargo, existe un gran potencial debido a que la lignina difiere de otros compuestos carbonados en su composición isotópica de carbono. Debido al fraccionamiento en contra del isótopo de C más pesado que ocurre durante la síntesis de los aminoácidos aromáticos precursores de la lignina, este compuesto se encuentra disminuido en  $^{13}\text{C}$  en un 2-6 ‰ en relación a la broza completa (Benner et al. 1987). La degradación diferencial de la lignina durante la exposición a la radiación solar podría reflejarse entonces en cambios en la composición de isótopos de carbono de la broza. Por lo tanto, esta podría ser una herramienta útil para identificar los compuestos que absorben luz y, de esta forma, esclarecer los mecanismos involucrados en la fotofacilitación.

La incorporación de los isótopos estables al estudio de la fotodegradación también permitiría evaluar sus consecuencias sobre el carbono del suelo. Hasta el momento se demostró que la radiación solar acelera las pérdidas de carbono del ecosistema. Además, se postuló que por la fotodegradación directa el carbono de la broza es liberado hacia la atmósfera sin pasar por el reservorio de carbono del suelo (Austin y

Vivanco 2006). Sin embargo, esto nunca ha sido cuantificado y mucho menos se sabe sobre el destino del carbono que se pierde por fotofacilitación. Resulta fundamental avanzar en este conocimiento, ya que el suelo constituye el mayor reservorio de carbono terrestre (Jobbágy y Jackson 2000, Cotrufo et al. 2011). Conocer las consecuencias de la fotofacilitación sobre el carbono del suelo, así como esclarecer sus mecanismos con nuevas herramientas, aportará un nuevo punto de vista a nuestro entendimiento del rol de la radiación solar en el reciclado de carbono en los ecosistemas terrestres.

#### **4.2. Objetivo e hipótesis**

##### Objetivos:

- 1) Evaluar los mecanismos involucrados en la fotofacilitación y sus consecuencias sobre las pérdidas de carbono del ecosistema
- 2) Cuantificar la contribución de la fotodegradación de la broza aérea al reservorio de carbono del suelo

Hipótesis 1: Los cambios en las características de la broza producto de la fotodegradación aceleran su posterior descomposición (fotofacilitación).

Hipótesis 2: La disminución preferencial de la lignina durante la exposición a la radiación solar genera un aumento en la abundancia natural de  $^{13}\text{C}$  de la broza, debido a que la lignina se encuentra disminuida en este isótopo.

Hipótesis 3: La broza fotodegradada aporta más carbono a la materia orgánica del suelo que la broza no fotodegradada, ya que debido a su mayor calidad promueve la formación de productos microbianos, precursores de la materia orgánica del suelo.

### 4.3. Materiales y Métodos

Para separar los efectos directos de la fotodegradación de los efectos indirectos de fotofacilitación se realizaron experimentos en dos etapas. La primera etapa consistió en la exposición de la broza a distintos tratamientos de radiación en condiciones de mínima actividad biótica, para se evita el contacto de la broza con el agua y el suelo. La segunda etapa consistió en la descomposición de la broza de la etapa anterior en condiciones propicias para la actividad biótica y sin manipular la radiación. De esta forma, en la primera etapa se evalúan los efectos directos de la radiación solar a través de la fotodegradación y en la segunda, los efectos indirectos mediados por la biota y otros procesos abióticos. Este diseño en etapas se utilizó en dos experimentos independientes en los cuales la segunda etapa de incubación se realizó en condiciones controladas en cámara o en el campo, donde la amplitud térmica, la radiación, el viento, etc. cumplen un rol importante en la descomposición.

#### 4.3.1. Experimento en condiciones controladas

En este experimento, broza de *Pappostipa* spp. fue expuesta a distintos tratamientos de radiación durante la primavera-verano en el campo experimental de IFEVA/CONICET Facultad de Agronomía, en Buenos Aires, Argentina (Austin y Ballaré 2010). La broza de *Pappostipa* spp. fue recolectada en otro sitio de la zona, Pampa Chichahuay (40° 15' S, 70° 48' O, Araujo y Austin 2015). El material fue secado y seleccionado como se describió en el capítulo 2, Para la exposición se lo colocó en bandejas de plástico debajo de techos transparentes (que permiten la transmisión del 95% de la radiación solar) para evitar la entrada de agua y el contacto con el suelo, y por consiguiente la descomposición biótica (Fig. 4.1 A). A una parte del material se le colocó un filtro naranja para atenuar la radiación solar (radiación reducida) y a otra

parte, un filtro transparente (radiación total). Los materiales que se utilizaron para generar los tratamientos de radiación reducida y total fueron los descritos en el capítulo 2, también utilizados en el capítulo 3. Además, se agregó un tercer tratamiento en el cual se atenuó toda la radiación ultravioleta (UV-A y UV-B) dejando pasar sólo parte del espectro visible correspondiente al azul y verde (AV+). Para esto se utilizó un filtro que bloquea la radiación entre los 280 y los 400 nm (Costech 226 UV equivalente al filtro UV Rosco, Austin et al. 2016). La importancia de este tercer tratamiento reside en que la mayoría de los estudios que evaluaron fotodegradación lo hicieron bloqueando la radiación UV, con un tratamiento control de radiación total. Sin embargo, se conoce que la radiación azul y verde también participa en la fotodegradación (Austin y Ballare 2010) y que su efecto sobre la fotofacilitación difiere con respecto al UV (Austin et al. 2016).

Luego de dos meses de exposición se midió el contenido de lignina,  $\delta^{13}\text{C}$  en la broza y en la lignina,  $\delta^{15}\text{N}$ , C (%) y N (%) en la broza expuesta a los tres tratamientos de radiación. El contenido de lignina se determinó mediante el análisis de fibra (Van Soest 1963) utilizando un analizador de fibra Ankom 220 (Ankom Technology, Anexo 1). Los valores obtenidos se expresaron en forma relativa al contenido de C (%) total. Las demás variables,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , C (%) y N (%), fueron medidas con un analizador elemental/espectrómetro de masas de relaciones isotópicas de flujo de continuo (IRMS) (ANCA/SL Finnigan MAT Delta PlusXL IRMS) en el centro de Biogeoquímica de Isótopos Estables en la Universidad de California, Berkeley, Estados Unidos.

Para cuantificar los efectos de la fotofacilitación se evaluó la descomposición de esta broza, previamente expuesta a los tres tratamientos de radiación, en una incubación sobre el suelo en oscuridad y bajo condiciones controladas. Para esto, la broza

previamente expuesta a los tres tratamientos de radiación fue colocada en bolsas de descomposición. Un total de 24 bolsas (3 tratamientos x 8 réplicas), se instalaron en bandejas con una mezcla de suelo orgánico y arena. En cada bandeja de 45 x 35 x 10 cm (largo x ancho x altura) se instaló una bolsa de cada tratamiento de radiación previa. Las bandejas permanecieron en una cámara en oscuridad a 23°C durante 37 días. Se regaron las bandejas cinco veces a la semana para asegurar la disponibilidad de agua y con esto la descomposición biótica. Al finalizar la incubación se cosecharon las bolsas de descomposición. Se retiró el exceso de suelo de las mismas y se las secó en la estufa a 60 °C durante 48 horas. Finalmente, se calculó la pérdida de masa (corregida por el contenido de materia orgánica libre de cenizas) como se describió en los capítulos anteriores.



**Figura 4.1.** A) Exposición de la broza a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación azul y verde (AV+) y radiación total (R+) durante la primavera y el verano en el campo experimental de IFEVA/CONICET- FAUBA. B) Experimento de descomposición y agregados de broza en el sitio de estudio.

#### 4.3.2. Experimento en el campo

Para este experimento la broza de dos especies fue expuesta a dos tratamientos de radiación durante cuatro meses, de la misma forma que se describió en el experimento en condiciones controladas (Fig. 4.1 A). En este caso sólo se expuso la broza a los tratamientos de radiación reducida (R-) y total (R+), los mismos tratamientos de los capítulos 2 y 3. Se utilizó broza de *Pappostipa* spp., recolectada en el sitio de estudio donde se instalaron los experimentos del capítulo 2 y 3, y de *Zea mays* (maíz), que se cosechó en el campo experimental de la Facultad de Agronomía, UBA. Estas dos especies tienen una firma contrastante de  $\delta^{13}\text{C}$ . *Pappostipa* spp., que es una especie  $\text{C}_3$ ,

tiene valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de alrededor de  $-27\text{‰}$  y *Z. mays*, que es una especie  $\text{C}_4$ , se caracteriza por poseer valores de  $-12\text{‰}$ , aproximadamente. Además, la composición isotópica de la materia orgánica del suelo se parece a la de la vegetación de la cual deriva. Entonces, cuando introducimos vegetación  $\text{C}_4$  en un ecosistema con vegetación original  $\text{C}_3$ , o viceversa, las técnicas basadas en isótopos estables permiten identificar la materia orgánica del suelo derivada de residuos vegetales (Bernoux et al. 1998). Esto se debe a que a medida que el nuevo material vegetal se incorpora a la materia orgánica del suelo, la composición isotópica de la materia orgánica se modifica volviéndose más similar a la del material que se está incorporando. Es decir, si en un ecosistema compuesto por especies  $\text{C}_3$ , como el sitio de estudio de esta tesis, se introduce una especie  $\text{C}_4$ , cuya  $\delta^{13}\text{C}$  es mayor, la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo aumentará cuando el material vegetal nuevo se incorpore a la materia orgánica. Cuanto mayor sea la proporción de C del material vegetal introducido que se incorpora al suelo, mayor será el aumento en la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo. A partir de esto, se puede obtener una cuantificación precisa del origen de la materia orgánica del suelo, determinada por el sentido del cambio en la  $\delta^{13}\text{C}$ , y su velocidad de formación, dada por la magnitud del cambio en un periodo de tiempo conocido (Dawson et al. 2002).

En el mismo sitio donde se desarrollaron los experimentos del capítulo 2 y 3 se instaló un experimento con el fin de evaluar el efecto de la fotodegradación previa sobre las transformaciones de carbono del ecosistema. Este experimento consistió, por un lado, en bolsas de descomposición para evaluar la pérdida de masa y, por el otro, en “agregados” de broza sobre el suelo para cuantificar el aporte de la broza al carbono del suelo. En las bolsas de descomposición se introdujeron 1,5 g de broza expuesta a los distintos tratamientos de radiación. De esta forma había bolsas con material previamente expuesto a la radiación reducida (R-) y bolsas con material expuesto a

radiación total (R+) de las dos especies. Las bolsas se instalaron al comienzo de la estación húmeda. Se colocaron sobre la superficie del suelo desnudo un total de 80 bolsas (2 especies x 2 tratamientos de radiación x 4 cosechas x 5 réplicas). Se cosecharon las bolsas al comienzo de la estación seca y húmeda durante dos años. Se determinó la pérdida de masa de la broza de cada bolsa de descomposición (corregida por el contenido de materia orgánica libre de cenizas). Se calculó la tasa de descomposición (k) con los datos de dos años para los dos tratamientos de radiación y las dos especies con el modelo utilizado en los capítulos 2 y 3.

Para los agregados de broza se colocó el material vegetal de las dos especies previamente expuesto a los dos tratamientos de radiación (reducida y total) sobre el suelo desnudo en parcelas de 0,25 m<sup>2</sup> (Fig. 4.1 B). Se lo cubrió con una malla (antigranizo) para evitar que se vuele pero que no bloqueó la mayor parte de la radiación solar incidente. Las parcelas se organizaron en bloques (n=5) previamente delimitados. De este modo había parcelas con broza de a) *Pappostipa* spp. expuesta a radiación reducida (R-), b) *Pappostipa* spp. expuesta a la radiación total (R+), c) *Z. mays* (R-) y d) *Z. mays* (R+). Para cada uno de los cuatro tratamientos se colocaron 24 g de broza, que equivale al doble de la PPNA de pastos del sitio (Araujo 2012). Además, se delimitó una parcela de la misma dimensión en cada bloque donde no se agregó broza de ningún tipo (parcelas control). Al igual que las bolsas de descomposición, los agregados de broza se instalaron al comienzo de la estación húmeda. Luego de dos años, cuando casi no quedaba material senescente en las parcelas, se repitió el procedimiento de agregar broza en las parcelas con el fin de sostener en el tiempo el tratamiento de agregado de broza. Además, se instaló otro juego de bolsas de descomposición para evaluar las pérdidas de masa.

Se tomaron muestras de suelo debajo de los agregados de broza y de las parcelas control con un cilindro de 10 cm de diámetro a distintas profundidades (0-2 y 0-5 cm). Las fechas de muestreo fueron al inicio del experimento y al final de la estación húmeda y seca durante dos años y 7 meses. Las muestras de suelo se trasladaron al laboratorio en IFEVA/CONICET Facultad de Agronomía, donde se midió el contenido gravimétrico de agua y la materia orgánica del suelo. Además, se realizaron análisis de abundancia natural de isótopos de C ( $\delta^{13}\text{C}$ ) en el suelo y de C ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y N ( $\delta^{15}\text{N}$ ) en la broza inicial. Para esto, submuestras secadas a 60 °C y 100 °C (para la broza y el suelo respectivamente) y molidas fueron trasladadas al Centro de Biogeoquímica de Isótopos Estables en la Universidad de California, Berkeley (Estados Unidos), donde se llevaron a cabo todos los análisis correspondientes. Los isótopos de C ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y N ( $\delta^{15}\text{N}$ ) fueron medidos con un analizador elemental/espectrómetro de masas de relaciones isotópicas de flujo de continuo (IRMS) (ANCA/SL Finnigan MAT Delta PlusXL IRMS).

Los valores de abundancia natural ( $\delta$ ) de los isótopos de C y N, tanto en la broza como en el suelo, se calculan en función de las cantidades relativas del isótopo más pesado y más liviano (R) según la siguiente ecuación:

$$\delta X = (R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}} - 1) \times 10^3,$$

donde X es  $^{13}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}$  y R es la proporción  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  en la muestra ( $R_{\text{muestra}}$ ) y en el estándar ( $R_{\text{estándar}}$ , Belemnita de Viena Pee-Dee para los isótopos de C y nitrógeno atmosférico para los de N) y se expresa en partes por mil (‰). Por lo tanto, un aumento en la  $\delta X$  significa un aumento relativo del isótopo más pesado (menos abundante,  $^{13}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}$ ) con respecto al más liviano (más abundante,  $^{12}\text{C}$  o  $^{14}\text{N}$ ). Por definición, el estándar tiene un valor de  $\delta$  igual a 0‰. Valores positivos en la  $\delta$  indican que la muestra contiene más del isótopo pesado que el estándar, mientras que valores negativos indican que la

muestra contiene menos que el estándar (Dawson et al. 2002). Esto explica los valores negativos de  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo y la broza. A partir de esto, podría esperarse mayor proporción de  $^{13}\text{C}$ , es decir una  $\delta^{13}\text{C}$  menos negativa, en el suelo con influencia de una especie  $\text{C}_4$  en comparación con un suelo bajo influencia de una  $\text{C}_3$ . Además, si el ecosistema estuvo conformado históricamente por especies  $\text{C}_3$ , la adición de broza de una especie  $\text{C}_4$  modificará la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo en una magnitud mucho mayor que la de una especie  $\text{C}_3$ .

El análisis de isótopos estables de la materia orgánica del suelo nos permitió cuantificar el efecto de la fotodegradación sobre la entrada de carbono al suelo, utilizando como marcador el material de *Z. mays* y modelos de mezclado isotópico. El hecho de que la composición isotópica de C de *Z. mays* sea tan diferente a la de la materia orgánica del suelo del sitio, permite particionar las fuentes de las que proviene el C del suelo ( $\text{C}_{\text{nuevo}}$  o C formado a partir de la vegetación original). Para esto se puede utilizar un modelo matemático simple, denominado modelo de mezclado isotópico, que, como su nombre lo indica, calcula la contribución proporcional de los elementos (por ejemplo, C) de dos fuentes a una mezcla, que en este caso corresponde al suelo debajo de los agregados de broza luego de la incubación. El porcentaje de  $\text{C}_{\text{nuevo}}$  (g C/g suelo, %), C derivado de la broza de *Z. mays* agregada, se calculó como:

$$\% \text{C}_{\text{nuevo}} = C_p \times (\delta^{13}\text{C}_{\text{agregado}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{control}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{broza}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{control}}),$$

donde  $C_p$  es la proporción de C del suelo con agregado de broza luego de la incubación,  $\delta^{13}\text{C}_{\text{agregado}}$  es la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo con agregado de broza,  $\delta^{13}\text{C}_{\text{control}}$  es la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo de las parcelas sin agregado de broza y  $\delta^{13}\text{C}_{\text{broza}}$  es la  $\delta^{13}\text{C}$  inicial en la broza agregada.

La cantidad de C (g C/m<sup>2</sup>) en el suelo derivado de la broza agregada de *Z. mays* se calculó como:

$$g C_{\text{nuevo}} = \% C_{\text{nuevo}} \times P \times DA \times 100,$$

donde P es la profundidad (en cm) a la que se tomó la muestra y DA es la densidad aparente, que se calculó según la siguiente ecuación, adaptada de Post y Kwon (2000) por Hess y Austin (2014):

$$DA = 100 / [(\%MO/0,244) + (100-\%MO) \times (1,64)],$$

donde MO es el porcentaje de materia orgánica de la muestra de suelo.

Además, este experimento formó parte de otra tesis doctoral en la cual se midieron otras variables de interés que complementaron la información generada en este capítulo (Méndez 2018). Estas variables incluyen respiración potencial y biomasa microbiana en suelo, enzimas extracelulares en suelo y broza, accesibilidad de nutrientes en broza mediante el análisis con celulosa y lignina.

#### 4.3.3. Análisis de los datos

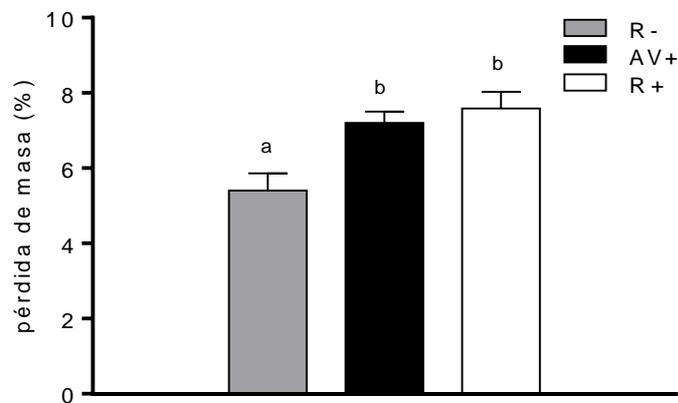
Los análisis estadísticos de los datos se realizaron mediante análisis de la varianza (ANOVA) con la radiación como único factor. En el experimento manipulativo el factor radiación tenía tres niveles: radiación reducida (R-), azul y verde (AV+) y total (R+). En el experimento en el campo, en cambio, la radiación tenía dos niveles: radiación reducida (R-) y total (R+). Se hizo un análisis por cada fecha. Se realizaron comparaciones a posteriori con el test de Tukey para detectar diferencias significativas entre tratamientos de radiación ( $p < 0,05$ ). El efecto del agregado de broza sobre la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo se analizó calculando el cambio neto con respecto al control ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{agregado}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{control}}$ ). El cambio neto en la  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) y el carbono nuevo del suelo (%) se analizaron con pruebas de t para una media con el fin de determinar si las magnitudes eran significativamente menores o mayores a cero. En caso de no cumplir los supuestos

del ANOVA los datos fueron transformados. Para todos los análisis se utilizó el programa INFOSTAT/Profesional (versión 1,1 Universidad Nacional de Córdoba, Estadística y Diseño, F.C.A.).

#### 4.4. Resultados

##### 4.4.1. Experimento en condiciones controladas

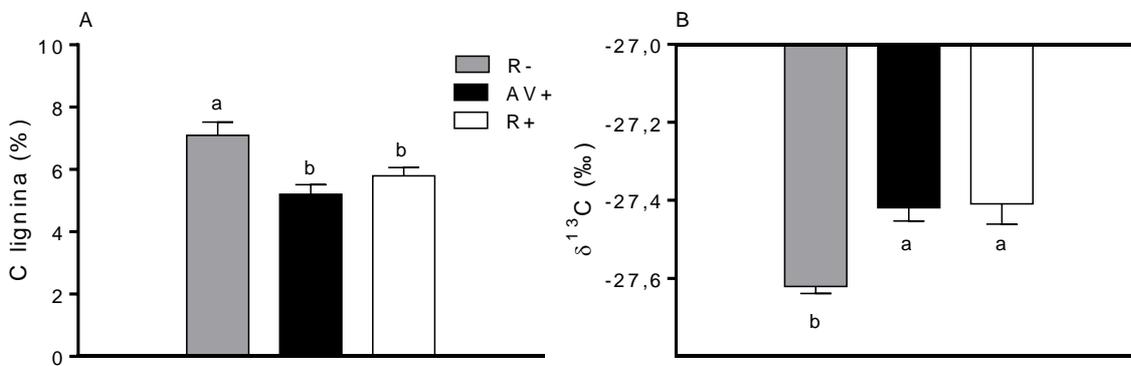
La broza que había sido expuesta a la radiación, azul y verde y total (AV+ y R+), se descompuso significativamente más rápido que la broza expuesta a la radiación reducida, luego de la incubación biotica de 37 días (R-, Fig. 4.2). El efecto de la pre-exposición a la radiación azul verde y a la radiación total sobre la pérdida de masa fue similar y en promedio aceleró la descomposición un 37%.



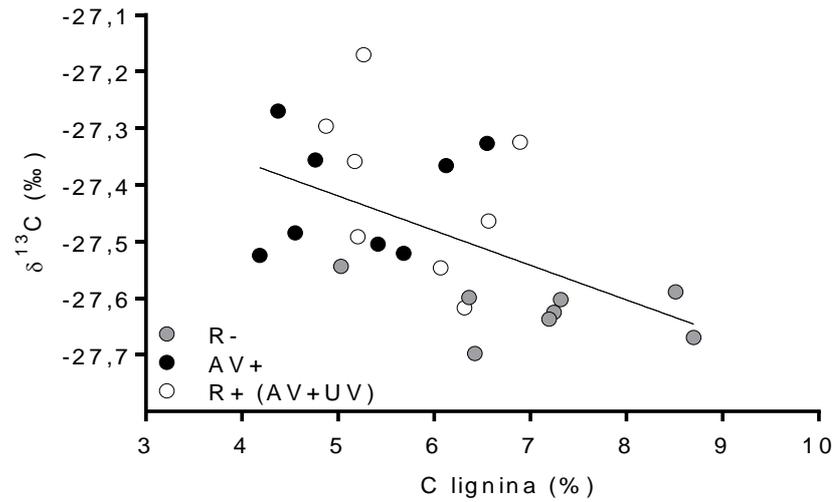
**Figura 4.2.** Pérdida de masa (%) durante la incubación de 37 días de la broza de *Pappostipa* spp. que había sido expuesta a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV+) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la media y el error estándar (n=8).

La broza de *Pappostipa* spp. expuesta a la radiación solar (AV+ y R+) tuvo un menor contenido de lignina y esta disminución estuvo asociada con la  $\delta^{13}\text{C}$  de la misma broza (Fig. 4.3 y 4.4). La disminución de la lignina como resultado de la radiación, que en promedio fue del 22,5%, no difirió entre la radiación total y la espectro azul y verde

(Fig. 4.3 A). El mismo patrón se observó en la  $\delta^{13}\text{C}$ , que aumentó en promedio 0,21‰ cuando la broza fue expuesta a la radiación total y a la radiación azul y verde (Fig. 4.3 B). Además, el cambio en el contenido de lignina explicó el 31% de la variación de la  $\delta^{13}\text{C}$  de la broza ( $p = 0,005$ , Fig. 4.4). No hubo diferencias entre tratamientos de radiación en las otras variables medidas en la broza de *Pappostipa* spp., con excepción de la relación C:N que fue significativamente menor sólo cuando la broza había sido expuesta a la radiación total ( $p = 0,05$ , Cuadro 4.1).



**Figura 4.3.** Contenido de lignina (%) (A) y  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) (B) de la broza de *Pappostipa* spp. expuesta durante dos meses a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV+) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la media y el error estándar (n=8).



**Figura 4.4.**  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) en función del contenido de lignina (%) de la broza de *Pappostipa* spp. expuesta durante dos meses a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV+) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la recta ajustada ( $p = 0,005$ ,  $R^2 = 0,31$ ,  $n=24$ ).

**Cuadro 4.1.** Contenido de carbono (C), nitrógeno (N), relación C:N,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de la lignina de la broza de *Pappostipa* spp. expuesta durante dos meses a tres tratamientos de radiación: radiación reducida (R-), radiación del espectro azul y verde (AV) y radiación total (AV más radiación UV, R+). Se muestra la media y el error estándar (n=8).

	R-	AV+	R+
<b>C (%)</b>	46,3 ± 0,1	46,2 ± 0,1	46,0 ± 0,1
<b>N (%)</b>	0,30 ± 0,01	0,32 ± 0,01	0,34 ± 0,01
<b>C:N</b>	154 ± 5a	145 ± 2ab	137 ± 5b
<b><math>\delta^{15}\text{N}</math> (‰)</b>	4,09 ± 0,16	3,90 ± 0,07	3,99 ± 0,14
<b><math>\delta^{13}\text{C}</math> lignina (‰)</b>	-29,34 ± 0,17	-29,11 ± 0,09	-29,55 ± 0,13

#### 4.4.2. Experimento en el campo

La radiación solar disminuyó el contenido de lignina y aumentó la  $\delta^{13}\text{C}$  de la broza de *Pappostipa* spp. y *Z. mays* que se utilizó en el experimento en el campo (Cuadro 4.2), al igual que la broza del experimento en condiciones controlada. Además, la exposición previa a la radiación solar durante cuatro meses aceleró la descomposición de la broza de las dos especies en el campo (Fig. 4.5). Las mayores diferencias entre tratamientos de radiación fueron observadas al finalizar la primera estación húmeda (primera cosecha, 215 días). En esta fecha la materia orgánica remanente de broza de *Pappostipa* spp. fue 11% menor cuando había sido expuesta a la radiación total y la de *Z. mays*, 33%. Esto es equivalente a aumentos en la pérdida de masa del 114% y 91% para *Pappostipa* spp. y *Z. mays*, respectivamente, debido a la exposición previa a la radiación solar.

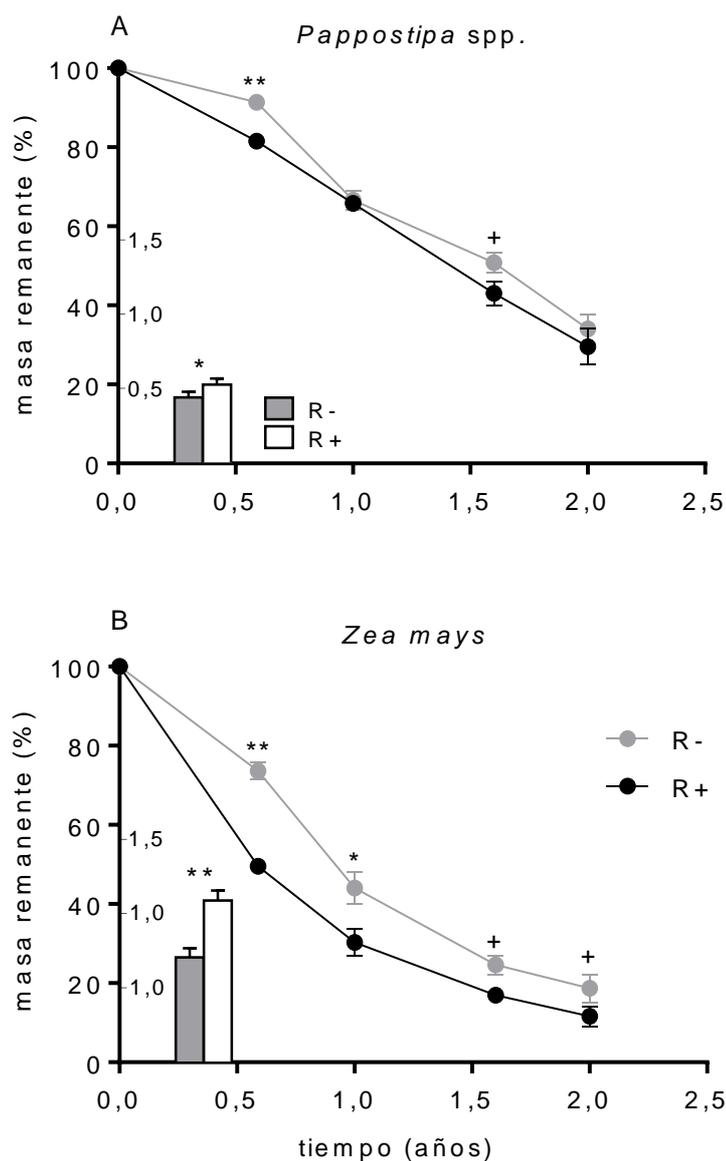
Durante el transcurso del experimento estas diferencias en la descomposición entre la broza pre-expuesta y no pre-expuesta se fueron reduciendo hasta hacerse nulas o muy pequeñas según la especie (Fig. 4.5). En el caso de *Pappostipa* spp. los efectos de la previa exposición a la radiación fueron significativos sólo en la primera cosecha ( $p = 0,002$ ), aunque después de la segunda estación húmeda la radiación tuvo un efecto

marginalmente significativo ( $p = 0,06$ ). En esta especie no hubo diferencias entre tratamientos luego de las dos estaciones secas que transcurrieron durante el experimento. En cambio, los efectos de la exposición previa a la radiación en la pérdida de masa de broza de *Z. mays* fueron significativos durante todo el primer año (al final de la estación húmeda y de la seca,  $p = 0,002$  y  $p = 0,037$  respectivamente). En el segundo año, los efectos sólo fueron marginalmente significativos ( $p = 0,06$  y  $p = 0,08$ , al final de la estación húmeda y de la seca respectivamente). Las tasas de descomposición también difirieron entre tratamientos, pero estas diferencias fueron mayores en la broza de *Z. mays*. En esta especie la exposición previa a la radiación total aumentó 54% la tasa de descomposición mientras que en *Pappostipa* spp. este aumento fue del 20%.

**Cuadro 4.2.** Contenido de carbono (C), nitrógeno (N), relación C:N,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , lignina y carbohidratos lábiles de la broza de *Pappostippa* spp. y *Zea mays* expuesta durante cuatro meses a dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar (n=8).

	R-	R+
<i>Pappostippa</i> spp.		
<b>C (%)</b>	45,13 ± 0,05 <b>b</b>	44,30 ± 0,03 <b>a</b>
<b>N (%)</b>	0,49 ± 0,02	0,48 ± 0,02
<b>C:N</b>	93,8 ± 3,8	94,3 ± 4,0
<b><math>\delta^{13}\text{C}</math> (‰)</b>	-26,48 ± 0,09 <b>a</b>	-26,13 ± 0,11 <b>b</b>
<b><math>\delta^{15}\text{N}</math> (‰)</b>	0,36 ± 0,09	0,34 ± 0,09
<b>lignina (%)*</b>	10,3 ± 0,6 <b>b</b>	7,0 ± 0,8 <b>a</b>
<b>carbohidratos lábiles*</b> (mg/g)	175 ± 6 <b>a</b>	295 ± 5 <b>b</b>
<i>Zea mays</i>		
<b>C (%)</b>	37,08 ± 0,46	37,14 ± 0,26
<b>N (%)</b>	1,18 ± 0,05	1,16 ± 0,01
<b>C:N</b>	32,1 ± 1,6	32,1 ± 0,4
<b><math>\delta^{13}\text{C}</math> (‰)</b>	-12,63 ± 0,05 <b>a</b>	-12,30 ± 0,09 <b>b</b>
<b><math>\delta^{15}\text{N}</math> (‰)</b>	9,26 ± 0,32	8,31 ± 0,31
<b>lignina (%)*</b>	7,0 ± 0,4 <b>b</b>	3,6 ± 0,4 <b>a</b>
<b>carbohidratos lábiles*</b> (mg/g)	256 ± 3 <b>a</b>	388 ± 6,1 <b>b</b>

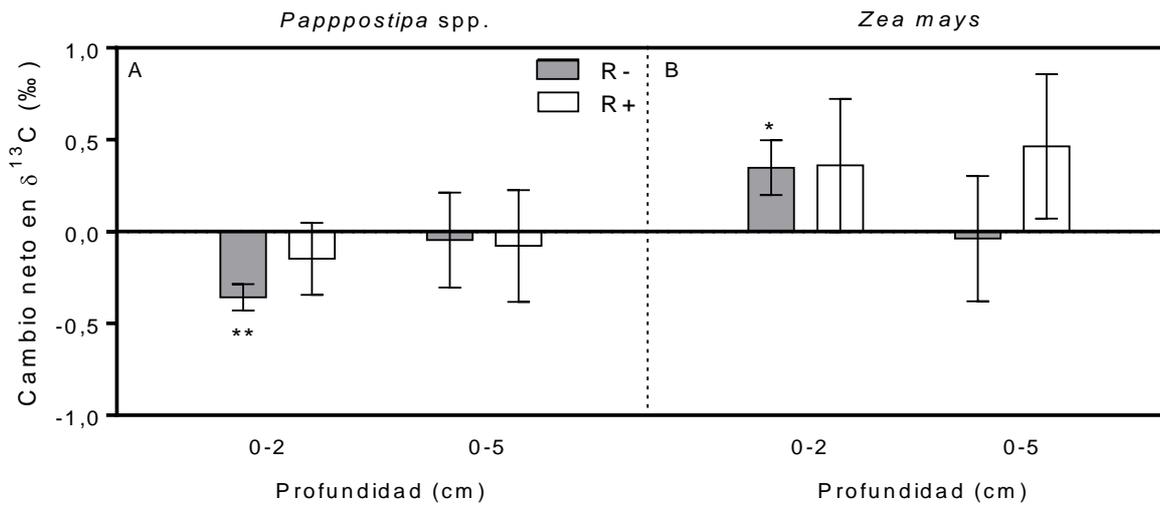
\* extraído de Méndez 2018 (n=5)



**Figura 4.5.** Dinámica de la masa remanente (%) de broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Zea mays* (B) en el tiempo para los dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+). Se muestra la media y el error estándar para cada fecha (n=5). Las barras dentro de cada panel muestran la tasa de descomposición (k, año<sup>-1</sup>) calculada para cada especie y tratamiento de radiación. \* p < 0,05, \*\* p < 0,01, + diferencias marginalmente significativas (0,05 < p ≤ 0,08).

A los dos años y medio los agregados de broza modificaron la  $\delta^{13}\text{C}$  en los primeros 2 cm del suelo, pero el efecto sólo fue significativo cuando la broza había sido expuesta a la radiación reducida (Fig. 4.6). A esta profundidad el agregado de broza de *Pappostipa* spp. expuesta a la radiación reducida disminuyó 0,358% la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo

con respecto al control (Fig. 4.6 A, Cuadro 4.3), mientras que la broza de *Z. mays* del mismo tratamiento aumentó la  $\delta^{13}\text{C}$  en una magnitud similar (0,348‰, Fig. 4.6 B, Cuadro 4.3). A los 5 cm de profundidad los efectos sobre la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo no fueron significativamente distintos de cero.

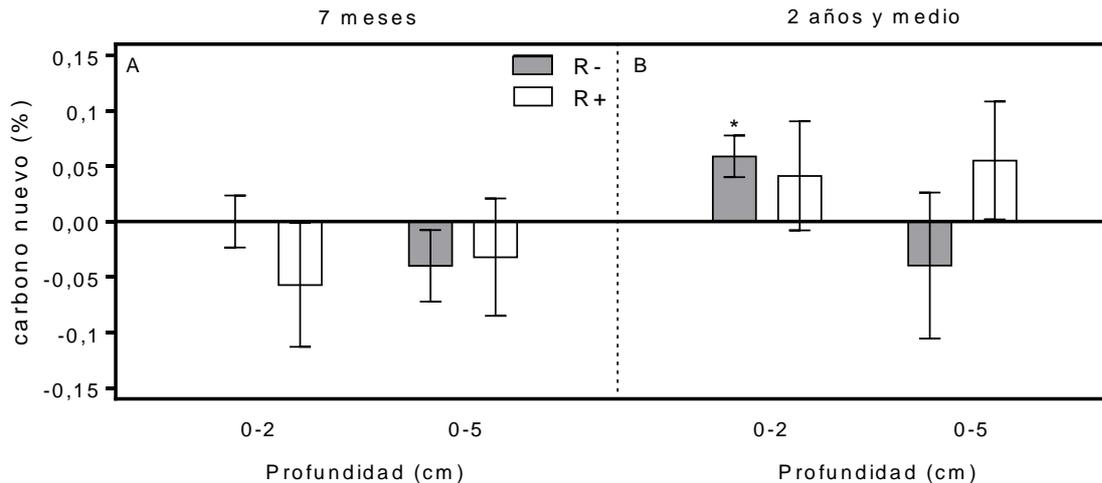


**Figura 4.6.** Cambio neto en la  $\delta^{13}\text{C}$  del suelo ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{agregado}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{control}}$ , ‰) bajo los agregados de broza de *Pappostipa spp.* (A) y *Zea mays* (B) a los 0-2 y 0-5 cm de profundidad para los dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+) a los dos años y medio de iniciado el experimento. Se muestra la media y el error estándar (n=5). \* p < 0,5; \*\*p < 0,01 para una prueba de t para una media.

**Cuadro 4.3.** Abundancia natural ( $\delta$ ) de  $^{13}\text{C}$  (‰) en el suelo en parcelas control (sin agregado de broza) y en parcelas con agregado de broza de *Pappostipa* spp. y *Zea mays* con dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+) a los 0-2 y 0-5 cm de profundidad a los dos años y medio de iniciado el experimento. Se muestra la media y el error estándar (n=5).

		R-	R+
<b>0-2 cm</b>			
control	-26,69 ± 0,20		
<i>Pappostipa</i> spp.		-27,05 ± 0,24	-26,84 ± 0,32
<i>Zea mays</i>		-26,34 ± 0,14	-26,33 ± 0,38
<b>0-5 cm</b>			
control	-26,48 ± 0,28		
<i>Pappostipa</i> spp.		-26,53 ± 0,30	-26,56 ± 0,35
<i>Zea mays</i>		-26,52 ± 0,20	-26,02 ± 0,33

Los resultados del modelo de mezclado isotópico mostraron que después de 7 meses de iniciado el experimento no se detectó C en el suelo proveniente de la broza de *Z. mays* agregada (Fig. 4.7 A). En cambio, luego de 2 años y medio 0,059% del suelo en los primeros 2 cm era C que provenía de la broza de *Z. mays* que había sido expuesta a la radiación reducida (Fig. 4.7B). Este porcentaje, significativamente mayor a cero ( $p = 0,018$ ), corresponde al 2,36% del C total y equivale a 6,71 g C/m<sup>2</sup> (9,43% del carbono de la broza que se había agregado). Cuando la broza había sido expuesta a la radiación total el porcentaje de C proveniente de la misma fue en promedio similar pero la variabilidad fue muy grande, por lo que no se detectaron diferencias significativas con respecto al cero ( $p = 0,23$ ). Lo mismo ocurrió a los 5 cm de profundidad.



**Figura 4.7.** Carbono del suelo proveniente de la broza de *Zea mays* ( $g C_{nuevo}/g$  suelo, %) a los 0-2 y 0-5 cm de profundidad para los dos tratamientos de radiación previos: reducida (R-) y total (R+) a los 7 meses (A) y a los 2 años y medio (B) de iniciado el experimento. Se muestra la media y el error estándar para cada fecha (n=5). \*  $p < 0,5$  para una prueba de t para una media.

## 4.5. Discusión

### 4.5.1. La magnitud de la fotofacilitación

La exposición previa a la radiación solar aceleró la descomposición de la broza, como se enunció en la hipótesis 1. Esto ocurrió tanto en el campo como en condiciones controladas (Fig. 4.2 y 4.5), aunque la magnitud del efecto fue mucho mayor en el primero. En el campo, el aumento de la descomposición durante la estación húmeda debido a la exposición previa a la radiación solar fue de 114% y 91% para *Pappostipa* spp. y *Z. mays*, respectivamente. Estas magnitudes superaron considerablemente los valores de fotofacilitación reportados en otros trabajos. En un estudio donde también se evaluó la fotofacilitación de broza de *Pappostipa* spp. y *Z. mays* pero en un sistema subhúmedo, se reportaron efectos de la exposición previa a la radiación sobre la descomposición biótica de 68% y 23%, respectivamente (Austin et al. 2016). Al mismo tiempo, en un ecosistema mediterráneo el aumento de la descomposición en la estación

húmeda debido a la exposición a la radiación durante la estación seca previa fue de 0-20%, dependiendo de la especie y del micrositio (Gliksman et al. 2018). Hay que considerar que en ese estudio las precipitaciones durante la estación húmeda fueron aproximadamente la mitad (507 mm) de las del sitio de esta tesis (933 mm). La disponibilidad de agua podría ser importante en determinar la magnitud de la fotofacilitación por vías bióticas y abióticas. Por otro lado, en este experimento las diferencias entre tratamientos previos de radiación se fueron diluyendo en el tiempo. Esto puede explicarse porque, una vez en el campo, la broza de ambos tratamientos recibía la radiación incidente.

La magnitud de la fotofacilitación en el campo, mucho mayor a la reportada en otros trabajos, podría deberse a que en condiciones de campo, y en particular en este ecosistema, ocurren procesos bióticos y abióticos que podrían favorecer la fotofacilitación. Entre estos procesos se encuentra la redistribución del suelo y el enterramiento de la broza, que son generados por el agua y el viento y favorecen el contacto de los microorganismos con el material vegetal, sumados a la lixiviación, la fragmentación y la abrasión de la misma broza (Throop y Archer 2007, Barnes et al. 2012, Hewins et al. 2013, Lee et al. 2014). La broza previamente expuesta a la radiación parece ser más susceptible a la degradación por estos procesos bióticos y abióticos. En el ecosistema estudiado, por ser de clima mediterráneo, coinciden distintas características que en conjunto favorecerían la fotofacilitación. Por un lado, la broza está expuesta a la radiación en la estación seca. Por el otro, las lluvias, abundantes en la estación húmeda, y el viento, que moviliza el suelo de los parches sin cobertura, favorecerían los procesos que aceleran la subsecuente descomposición. Por lo tanto, la fotofacilitación parece ser especialmente importante en ecosistemas donde la broza está

expuesta a dosis altas de radiación solar pero las precipitaciones son abundantes, al menos durante algún período del año.

#### 4.5.2. Dilucidando los mecanismos

El cambio en la calidad de la broza a través de la fotodegradación de la lignina y la liberación de compuestos carbonados lábiles parece ser el principal mecanismo detrás la fotofacilitación, como se postuló en la hipótesis 2 (Austin *et al.* 2016). De todas las variables evaluadas sólo el contenido de lignina, la cantidad de compuestos carbonados lábiles y la  $\delta^{13}\text{C}$  se vieron afectadas por la exposición a la radiación solar en todas las brozas. La radiación solar (UV, azul y verde) también disminuyó la relación C:N pero sólo en el caso de la broza de *Pappostipa* spp. y en el experimento en condiciones controladas (Cuadro 4.1). Además, la radiación azul y verde resultó ser el principal factor que interviene en la degradación de la lignina y también en la descomposición (Fig. 4.2 y Fig. 4.3). Hasta el momento el efecto de la radiación sobre la lignina ha sido muy discutido y los estudios que lo evaluaron han mostrado resultados contradictorios (Henry *et al.* 2008, Brandt *et al.* 2010, Dirks *et al.* 2010, Baker *et al.* 2015, Day *et al.* 2015, Lin *et al.* 2018). Sin embargo, en los experimentos de esta tesis la fotodegradación preferencial de la lignina fue contundente, incluso sólo a los dos meses de exposición, y consistente entre especies.

La radiación solar disminuyó considerablemente el contenido de lignina de la broza en las dos especies evaluadas. Luego de dos meses de exposición (experimento en condiciones controladas) la lignina se redujo 22,5% (Fig. 4.3) y a los cuatro meses (experimento en el campo), 32 % y 49% en *Pappostipa* spp. y *Z. mays*, respectivamente (Cuadro 4.2). Pueden destacarse dos aspectos de los experimentos presentados en este capítulo que contribuyeron a entender los resultados contradictorios frecuentemente

encontrados en otros trabajos sobre los efectos de la radiación solar en la lignina: 1) la separación de la fotodegradación y la descomposición biótica en el tiempo; y 2) la evaluación de la radiación azul y verde. El primero es importante porque la fotodegradación y la descomposición biótica tienen efectos opuestos sobre el contenido de lignina y al evaluarlos juntos podrían contrarrestarse (Austin y Ballaré 2010). Por este motivo, los dos experimentos planteados en este capítulo constaron de dos etapas, una primera de fotodegradación, donde se minimizó la actividad microbiana evitando el contacto de la broza con el agua y el suelo, y otra de incubación biótica, donde no se manipuló la radiación. El segundo aspecto reside en que la mayoría de los estudios compararon un tratamiento de reducción del UV con un control que transmitía toda la radiación, similar a los tratamientos AV+ y R+ de este trabajo. La ausencia de un tratamiento que bloquea la radiación azul y verde no permite evaluar su efecto sobre la lignina. Sin embargo, debido a que la lignina posee compuestos que absorben radiación en el espectro visible (Austin y Ballaré 2010), y a la mayor irradiancia del espectro azul y verde de la radiación solar con respecto al UV (Austin et al. 2016), es fundamental evaluar la radiación de esta porción del espectro.

La asociación entre la  $\delta^{13}\text{C}$  y el contenido de lignina de la broza expuesta a los distintos tratamientos de radiación (Fig. 4.4) confirma que la lignina es preferencialmente degradada por la radiación solar. Como se había reportado en otros trabajos la lignina extraída resultó estar disminuida en  $^{13}\text{C}$ , aproximadamente un 2‰ con respecto a la broza (Benner et al. 1987). Además, la exposición a la radiación solar no modificó la  $\delta^{13}\text{C}$  de la lignina (Cuadro 4.1). Por lo tanto, es razonable que la disminución de la lignina durante la exposición a la radiación solar resulte en una broza con mayor contenido relativo de  $^{13}\text{C}$ , tal como se observó en los experimentos. Estos resultados, entonces, sugieren que la  $\delta^{13}\text{C}$  puede ser una herramienta útil para identificar

los compuestos que absorben luz y, en consecuencia, que son degradados durante la exposición a la radiación solar.

Una relación similar entre el contenido de lignina y el  $\delta^{13}\text{C}$  ya había sido reportada en otros estudios (Benner et al. 1987, Osono et al. 2008). Sin embargo, el mecanismo propuesto detrás de la misma era totalmente diferente. En esos trabajos, a medida que aumentaba el tiempo de descomposición biótica se incrementaba la concentración de lignina en la broza y disminuía la  $\delta^{13}\text{C}$ . En uno de los estudios, además, se evaluó la descomposición en anaerobiosis en la cual la degradación de la lignina es nula. En concordancia con esos y otros trabajos se postularon cuatro mecanismos que explicaban la dinámica de isótopos estables de carbono en la broza. Estos incluyen: 1) la preservación selectiva de compuestos recalcitrantes con menor contenido de  $^{13}\text{C}$ , tales como la lignina, 2) el uso preferencial del  $^{12}\text{C}$  en la respiración de los descomponedores, 3) la incorporación de materia orgánica exógena en la biomasa, y 4) el movimiento de materia orgánica disuelta en el perfil del suelo (Blair et al. 1985, Benner et al. 1987, Melillo et al. 1989, Wedin et al. 1995, Osono et al. 2008). A partir de los resultados de este experimento se puede proponer un nuevo mecanismo que interviene en la dinámica del  $^{13}\text{C}$  en la broza: la disminución preferencial de la lignina debido a la fotodegradación.

#### 4.5.3. Consecuencias sobre el carbono del suelo

La broza previamente expuesta a la radiación total no aportó carbono al reservorio del suelo mientras que sí se detectó carbono proveniente de la broza expuesta a la radiación reducida (Fig. 4.6 y 4.7). Esto contradice la hipótesis 3, basada en la teoría actual sobre la formación de materia orgánica. En esta se postula que la mayor parte de la misma son productos microbianos que provienen de broza más lábil (Cotrufo et al.

2013). Por lo tanto, la broza más lábil con menor contenido de lignina y mayor cantidad de compuestos carbonados lábiles, como la fotodegradada, formaría más materia orgánica que la broza de descomposición más lenta. En ecosistemas donde la mayor parte de la materia orgánica se encuentra asociada a los minerales del suelo, principalmente arcillas, el mecanismo microbiano de formación de la materia orgánica podría ser muy relevante. Efectivamente, los componentes más lábiles de la broza y los productos microbianos derivados de su descomposición se encuentran en suelos con alto contenido de arcillas (Cotrufo et al. 2013). Sin embargo, en suelos arenosos proveniente de cenizas volcánicas (Etchevehere y Dimitri 1972) y con poca cantidad de arcillas, como los de este sitio de estudio, la materia orgánica derivada de productos microbianos podría ser muy poca. Por último, hay que tener en cuenta también que la heterogeneidad ambiental entre los distintos micrositos del suelo resultó muy importante. Esta parece ser la causa de la gran variabilidad encontrada, que limitó la posibilidad de encontrar efectos significativos.

La broza que no había sido fotodegradada, con mayor contenido de lignina y descomposición más lenta, aportaría carbono a la materia orgánica particulada. A diferencia de la materia orgánica asociada a los minerales derivada de productos microbianos, la materia orgánica particulada consiste en fragmentos de broza menores a 2 mm (Cambardella y Elliot 1992), que no se degradaron durante la descomposición. En un estudio en condiciones controladas se determinó que la materia orgánica particulada se formaba en etapas avanzadas de la descomposición (varios años, Cotrufo et al. 2015). En cambio, en los primeros estadios de la descomposición (pocos meses) se formaba materia orgánica asociada a los minerales a partir de la broza más lábil. Esto es consistente con los resultados de este experimento, donde recién a los dos años y medio se pudo detectar carbono de la broza en el suelo y, además, este provenía de la broza de

descomposición más lenta. En conjunto todo esto sugiere que en este sitio la broza de descomposición más lenta, a través de la transferencia física de fragmentos desde la superficie hacia el suelo, aportaría carbono a la materia orgánica particulada.

La broza que no había sido expuesta a la radiación total aportó carbono al suelo en una proporción muy pequeña. Este porcentaje fue similar al de otros estudios que también cuantificaron el aporte de residuos aéreos a la materia orgánica del suelo *in situ* mediante isótopos estables (Kong y Six 2010; Ghafoor *et al.* 2017; Mazzilli *et al.* 2015; Austin *et al.* 2017). Los resultados de este experimento evidencian que el aporte de la broza aérea al reservorio de C del suelo es muy pequeño (Jackson *et al.* 2017). A partir de esto sería razonable proponer que en este ecosistema la mayor parte de la materia orgánica del suelo derivaría de la broza de la raíces (Wedin *et al.* 1995). Al mismo tiempo, también sugieren que la fotodegradación jugaría un papel importante controlando el tamaño de este flujo. Ya se había propuesto que la fotodegradación, a través de las pérdidas de carbono directas, generaba un cortocircuito en el ciclo del carbono, donde una parte importante del carbono de la broza era liberado a la atmósfera sin pasar por el reservorio de carbono del suelo (Austin y Vivanco 2006). Además, ahora podría agregarse que la fotofacilitación también contribuiría a este cortocircuito, liberando carbono de la broza a la atmósfera a tasas aún mayores.

#### **4.6. Conclusiones**

En conclusión, la exposición previa a la radiación solar aceleró la descomposición de la broza tanto en el campo como en condiciones controladas, como se enunció en la hipótesis 1. Además, la magnitud de la fotofacilitación en el campo resultó ser mucho mayor a la esperada. El cambio en la calidad de la broza a través de la fotodegradación de la lignina y la liberación de compuestos carbonados lábiles parece ser el principal

mecanismo detrás la fotofacilitación, como se postuló en la hipótesis 2 (Austin *et al.* 2016). La radiación solar, principalmente en el espectro del azul y verde, disminuyó considerablemente el contenido de lignina de la broza de las dos especies. El contenido de lignina, además, estuvo asociado con la  $\delta^{13}\text{C}$  en la broza. Esta relación confirma que la lignina es preferencialmente degradada durante la exposición a la radiación solar y demuestra que la  $\delta^{13}\text{C}$  puede ser una herramienta útil para identificar los mecanismos involucrados en la fotofacilitación. En contraste con la hipótesis 3, la broza previamente expuesta a la radiación solar no aportó carbono al reservorio del suelo. En cambio, sí se detectó carbono proveniente de la broza expuesta a la radiación reducida. Esto refuerza la idea de que la radiación solar genera un cortocircuito en el ciclo del carbono, donde una parte importante del carbono de la broza es liberada a la atmósfera sin pasar por el reservorio de C del suelo. Este cortocircuito no sólo ocurriría como consecuencia de las pérdidas directas por fotodegradación, sino que la fotofacilitación también tendría un rol muy importante.



## **5. Capítulo 5 – Síntesis y discusión general**



El ciclo del C cumple un rol fundamental en el flujo de energía y en el reciclado de nutrientes y constituye así el motor del funcionamiento de los ecosistemas. La vida en la Tierra está basada en el C y la actividad humana está modificando su ciclo considerablemente (Vitousek et al. 1997), aunque existe mucha incertidumbre acerca de su impacto. En consecuencia, surge la necesidad de conocer los controles de los distintos procesos que determinan el balance de C en los ecosistemas terrestres. En los últimos años se ha avanzado mucho en el conocimiento sobre las entradas de C a los ecosistemas a través de la productividad primaria, su cuantificación y modificación por la actividad humana. Sin embargo, nuestro entendimiento sobre los controles de las salidas de C por descomposición continúa siendo limitado (Adair et al. 2008). Recientemente se identificó a la fotodegradación como un mecanismo clave que controla las pérdidas de C en ecosistemas áridos y semiáridos (Austin y Vivanco 2006). No obstante, su importancia relativa con respecto a la descomposición biótica, su variación estacional y sus consecuencias sobre el reservorio de C del suelo aún se desconocen. Conocer estos y otros aspectos de la fotodegradación es esencial para mejorar nuestro entendimiento sobre la biogeoquímica de los ecosistemas áridos y semiáridos. Esto permitirá predecir las consecuencias de la actividad humana y otros componentes del cambio global sobre el ciclo del C.

En esta tesis se evaluó el rol de la fotodegradación en el proceso de descomposición de broza aérea y sus efectos sobre el suelo en un ecosistema semiárido de la Patagonia argentina con una marcada estacionalidad de la precipitación. Para esto, se llevaron a cabo distintos experimentos factoriales de descomposición en el campo y en condiciones controladas, que permitieron cuantificar los patrones del reciclado de C e identificar los mecanismos subyacentes. En este capítulo se presenta una síntesis de los principales resultados de cada capítulo, se detallan algunas contribuciones originales

de esta tesis y se discuten las implicancias de sus resultados y posibles líneas futuras de investigación.

### **5.1. Síntesis de los principales resultados de la tesis**

En el capítulo 2 se evaluaron los efectos de la radiación solar sobre la descomposición de la broza en pie y el suelo, así como sus patrones estacionales. Los resultados de este capítulo mostraron que la radiación modifica múltiples aspectos del reciclado de carbono en este ecosistema. La radiación solar incrementó la descomposición de la broza muerta en pie de las dos especies representativas de las formas de vida dominantes de este sitio (pastos y arbustos). Sin embargo, el tamaño del efecto de la radiación y la estación en la que se manifestó difirió entre las especies evaluadas. La radiación solar también redujo el contenido de carbono orgánico lábil del suelo. Además, la estación, la heterogeneidad espacial de la vegetación y las interacciones entre estos factores determinaron el efecto de la radiación sobre el reciclado de carbono en el suelo. La disminución del carbono que llega al suelo (debido a que se pierde antes de que la broza caiga), junto con el aumento de las pérdidas de carbono lábil del suelo, sugiere que la radiación solar podría ser una de las causas de la fuerte limitación por carbono registrada en ecosistemas semiáridos (Gonzalez-Polo y Austin 2009). En conjunto, los resultados de este capítulo evidenciaron que la radiación solar es un control predominante del reciclado de carbono que interactúa con la estacionalidad climática y la heterogeneidad espacial propia de estos ecosistemas.

En el capítulo 3 se cuantificó la importancia relativa de la radiación solar, la biota y su interacción como controles de la descomposición de broza aérea, y se evaluó la dinámica estacional de estos controles y los mecanismos involucrados. En ese capítulo se demostró que los efectos de la radiación solar y la biota sobre la descomposición de

broza en este ecosistema se manifiestan en distintas estaciones. Durante la estación seca, la radiación solar aceleró la descomposición, mientras que en la estación húmeda la biota fue el principal control de este proceso. Sin embargo, a los dos años, cuando ya habían sucedido algunos ciclos de estaciones secas y húmedas, la radiación solar fue el factor más importante que determinó la descomposición de la broza de todas las especies evaluadas. Además, la exposición a la radiación solar durante la estación seca aceleró la descomposición en la estación húmeda posterior. El aumento en la actividad enzimática y la cantidad de compuestos carbonados accesibles para los microorganismos evidenciaron que la fotofacilitación biótica es un mecanismo importante que acelera la descomposición. Sin embargo, otros mecanismos de carácter abiótico también parecen contribuir a la fotofacilitación. Ya sea a través de la fotodegradación directa, de la fotofacilitación biótica o abiótica, o la suma de todas, la radiación solar parece ser el control más importante de la descomposición en este ecosistema.

En el capítulo 4 se profundizó en la evaluación de los mecanismos de la fotofacilitación y se cuantificó la contribución de la fotodegradación de la broza aérea al reservorio de carbono del suelo. Los resultados de ese capítulo mostraron que la exposición previa a la radiación solar acelera la descomposición de la broza, lo cual se evidenció tanto en el campo como en condiciones controladas. Además, la magnitud de la fotofacilitación en el campo resultó ser mucho mayor a lo esperado. El cambio en la calidad de la broza a través de la fotodegradación de la lignina y la liberación de compuestos carbonados lábiles parece ser el principal mecanismo detrás de la fotofacilitación (Austin *et al.* 2016). La radiación solar, principalmente en el espectro del azul y verde, disminuyó considerablemente el contenido de lignina de la broza de las dos especies. El contenido de lignina, además, estuvo asociado con la  $\delta^{13}\text{C}$  en la broza.

Esta relación sugiere que la  $\delta^{13}\text{C}$  puede ser una herramienta útil para identificar los mecanismos involucrados en la fotofacilitación. En contraste con la hipótesis propuesta, la broza previamente expuesta a la radiación solar no aportó C al reservorio del suelo. En cambio, sí se detectó C proveniente de la broza expuesta a la radiación reducida. Esto refuerza la idea de que la radiación solar genera un cortocircuito en el ciclo del C, donde una parte importante del C de la broza es liberada a la atmósfera sin pasar por el reservorio de C del suelo. Este cortocircuito no sólo ocurriría producto de las pérdidas directas por fotodegradación, sino que la fotofacilitación también tendría un rol muy importante.

## **5.2. Contribuciones originales de la tesis**

### 5.2.1. Contribuciones al conocimiento de los efectos bióticos y abióticos de la radiación solar

El principal desafío que se presenta en el estudio la fotodegradación y sus consecuencias sobre las pérdidas de carbono a nivel de ecosistema es la separación de los efectos bióticos y abióticos de la radiación solar. La fotodegradación es un proceso abiótico que consiste en la mineralización fotoquímica de la materia orgánica (Austin y Vivanco 2006). Además, tiene efecto sobre la subsecuente descomposición biótica y, tal como se mostró en esta tesis, sobre procesos de degradación abióticos. Por lo tanto, cuantificar la fotodegradación, particularmente en condiciones naturales, conlleva algunas dificultades. En realidad, los estudios que sólo manipulan la radiación solar no evalúan la fotodegradación sino todos los efectos bióticos y abióticos, directos e indirectos, de la radiación, entre los cuales se encuentra la fotodegradación. Es necesario entonces recurrir a nuevos métodos que permitan manipular otros factores, para así poder separar los efectos bióticos y abióticos de la radiación solar.

Separar los efectos bióticos y abióticos de la radiación solar en el tiempo fue fundamental para arribar a las conclusiones más novedosas de esta tesis. Entre éstas se destaca que la exposición de la broza a la radiación solar durante la estación seca acelera la descomposición en la estación húmeda siguiente. Además, las magnitudes de la fotofacilitación fueron mucho mayores a las reportadas hasta ahora. También se identificó a la lignina como el principal compuesto que es fotodegradado, en consistencia con el mecanismo de la fotofacilitación descrito hasta ahora en condiciones controladas. Esto fue posible gracias a tres métodos originales que se desarrollaron en esta tesis con el objetivo de separar los distintos efectos de la radiación solar. Primero, la alternancia de tratamientos con y sin filtros en las distintas estaciones utilizada en el experimento del capítulo 2 permitió manipular la radiación en la estación cálida y seca sin anular los efectos de las precipitaciones en la estación fría y húmeda. Segundo, las cajas de descomposición utilizadas en el experimento del capítulo 3 presentan algunas ventajas con respecto a las tradicionales bolsitas de descomposición. Las cajas permiten la manipulación de la radiación sin que la broza esté en contacto directo con el filtro, al mismo tiempo que minimizan la interceptación de las lluvias y posibilitan la mezcla de la broza con el suelo. El tercer método que se utilizó en esa tesis fue el de realizar experimentos en dos etapas secuenciales en distintas condiciones, como se detalló en el capítulo 4. Esto resultó ser muy efectivo para separar los efectos directos e indirectos en el tiempo (Austin et al. 2016).

La separación de los efectos bióticos y abióticos mediante el uso de biocidas y la esterilización de la broza permitió además identificar la fotofacilitación abiótica. Hasta el momento, los efectos indirectos de la radiación solar sobre las pérdidas de carbono habían sido atribuidos a la facilitación de la descomposición biótica. Aunque se postuló que los procesos abióticos, como la fragmentación y la lixiviación, son importantes en

la descomposición, particularmente en ecosistemas áridos y semiáridos (Steinberger y Whitford 1988), frecuentemente son ignorados. Esto podría deberse a las limitaciones experimentales que surgen al intentar separarlos de los efectos bióticos, especialmente en el campo, donde eliminar la biota no es una tarea sencilla. Sin embargo, manipular la biota es necesario para cuantificar la importancia de los factores abióticos e identificar los mecanismos involucrados. Si bien el tratamiento de biocida y esterilización que se utilizó en el capítulo 3 no resultó en la eliminación total de la biota, generó una reducción significativa y suficiente para detectar efectos en su función a través de la pérdida de masa y la actividad enzimática. Más importante aún es que este tratamiento posibilitó la identificación de efectos indirectos de la radiación solar de carácter abiótico (fotofacilitación abiótica).

#### 5.2.2. Otras contribuciones relevantes

Además del avance en el conocimiento de los efectos bióticos y abióticos de la radiación solar, en esta tesis se evaluaron otros aspectos que resulta importante destacar. Por un lado, se evaluó no sólo el efecto de la radiación UV, sino también el de la radiación del espectro azul y verde. Por razones históricas, relacionadas con el estudio de los efectos de la disminución del ozono estratosférico sobre la radiación UV-B (Ballaré et al. 2011, Williamson et al. 2014), se ha hecho mucho énfasis en evaluar los efectos de la radiación UV (200-400 nm) y, particularmente, del UV-B (280-315 nm), en la descomposición de broza. Por esta razón, casi ningún trabajo ha evaluado los efectos de la radiación del espectro azul y verde. Sin embargo, esta porción de la radiación visible es fundamental tanto en la fotodegradación directa (Day et al. 2007, Brandt et al. 2009, Austin y Ballaré 2010, Austin et al. 2016) como en la fotofacilitación (Austin et al. 2016). Además, los resultados del capítulo 4 de esta tesis confirmaron que la radiación azul y verde es el principal factor que interviene en la degradación de la

lignina. Por lo tanto, la evaluación de la radiación de esta porción del espectro es esencial para dilucidar los mecanismos involucrados en la fotofacilitación, la cual resultó muy importante en su magnitud.

Por otro lado, en esta tesis se evaluó el efecto de la radiación solar sobre otros componentes del ecosistema mucho menos estudiados. En los sistemas semiáridos la radiación solar incidente es muy abundante debido a la baja nubosidad y la cobertura vegetal discontinua (Austin 2011). En estos ecosistemas, la broza -que permanece en pie durante largos períodos de tiempo- y la materia orgánica del suelo desnudo se encuentran expuestas a altas dosis de radiación solar durante el verano. Muy pocos trabajos evaluaron el efecto de la radiación sobre la descomposición de la broza en pie (Henry et al. 2008, Lin y King 2014, Almagro et al. 2015, 2017, Erdenebileg et al. 2018). Además, estos experimentos colocaron el material en posición horizontal, es decir, de la misma forma que la broza que está sobre el suelo pero suspendida en el aire. Esto es útil para comparar posiciones (sobre el suelo y en pie) pero podría modificar la radiación que incide en la broza. En el experimento del capítulo 2, en cambio, la broza se colocó en posición vertical, imitando la broza en pie en matas de pastos y arbustos del sitio. De esta forma, se propone una forma más realista de estudiar la descomposición de broza en pie, que además podría capturar mejor los efectos de factores abióticos, como el ángulo de incidencia de la radiación solar y la abrasión provocada por el suelo que es movilizado por el viento (Lin y King 2014, Erdenebileg et al. 2018).

Por último, los análisis de abundancia natural de isótopos estables de C que se realizaron en el capítulo 4 resultaron ser una herramienta útil para explorar dos aspectos que hasta el momento nunca habían sido estudiados. Por un lado, permitieron evaluar los efectos indirectos de la radiación sobre el suelo mediados por los cambios en la

calidad de la broza. El uso de una especie  $C_4$  como *Zea mays*, con una firma isotópica muy diferente a la del sitio de estudio, con todas especies  $C_3$ , junto con los modelos de mezclado isotópico, permitió cuantificar el aporte de C de la broza a la materia orgánica del suelo (Dawson et al. 2002). Por otro lado, la  $\delta^{13}C$  en la broza expuesta a distintos tratamientos de radiación permitió también confirmar que la lignina es preferencialmente degradada durante la exposición a la radiación solar (Austin y Ballaré 2010). Por lo tanto, resultó ser una herramienta valiosa para identificar los mecanismos involucrados en la fotofacilitación. En conjunto, esto resalta la importancia de incorporar herramientas novedosas para avanzar en el entendimiento del rol de la fotodegradación en los ecosistemas terrestres.

### **5.3. Significado e implicancias de los resultados de la tesis**

#### 5.3.1. El alcance de los efectos de la radiación solar

Los resultados de esta tesis sugieren que la radiación solar es un control importante de la descomposición en un rango mayor de ecosistemas del que pensábamos originalmente. Inicialmente se postuló que la fotodegradación era un mecanismo importante que aceleraba las pérdidas de C en ecosistemas áridos y semiáridos (Austin y Vivanco 2006). Por este motivo, casi todos los trabajos que evaluaron los efectos de la radiación solar sobre la descomposición lo hicieron en sitios con precipitaciones menores a 600 mm (y en la mayoría las lluvias eran de alrededor de 300 mm o menos). Sin embargo, el efecto tan importante de la radiación solar en el capítulo 3 y la magnitud de la fotofacilitación en el capítulo 4 evidenciaron que, en este ecosistema, donde las precipitaciones son más abundantes, la radiación tiene un efecto enorme sobre las pérdidas de C. A partir de esto surgen dos aspectos importantes para destacar. Por un lado, la falta de sincronía entre las precipitaciones y la temperatura, que

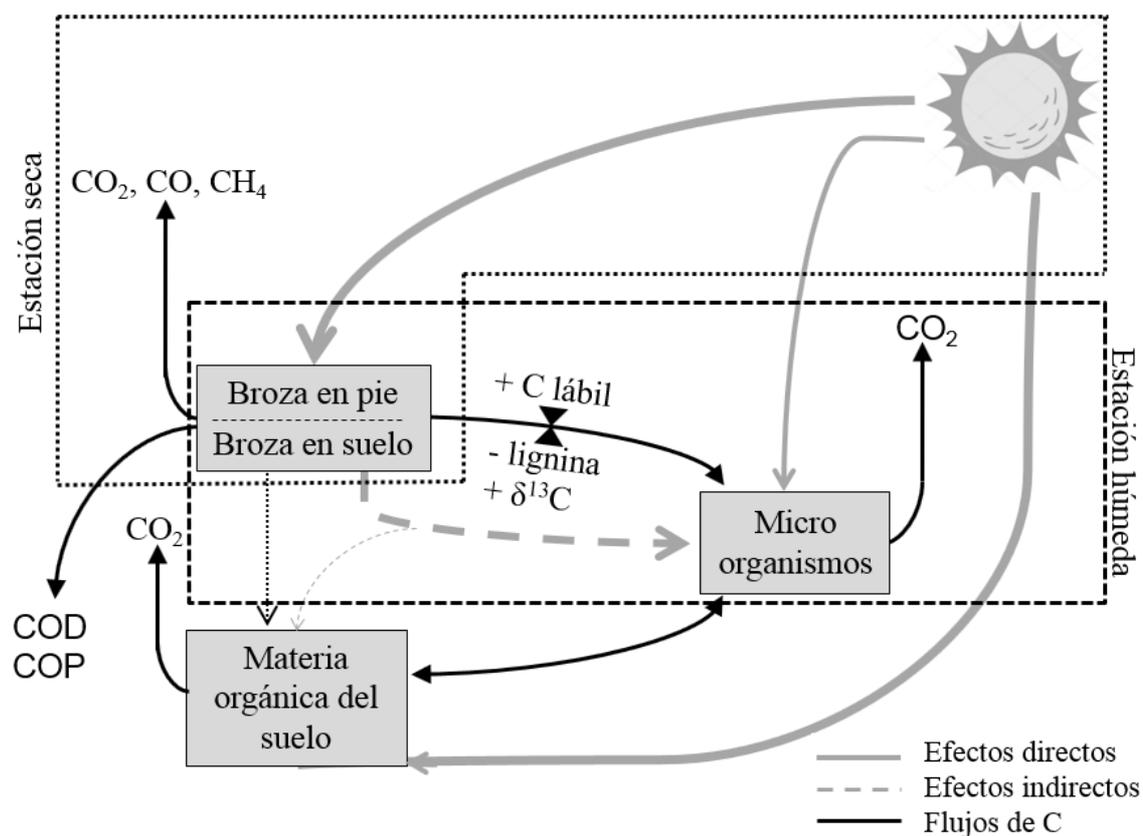
limita la actividad biótica, podría ser la principal razón por la cual la fotodegradación se ha hecho más notoria en ecosistemas con clima mediterráneo (Henry et al. 2008, Rutledge et al. 2010, Almagro et al. 2015, 2017, Gliksman et al. 2017). El otro aspecto para resaltar es que la radiación solar podría ser muy importante en las pérdidas de C en cualquier ecosistema donde la radiación incidente es abundante, no sólo en ecosistemas áridos y semiáridos. Entre estos podrían incluirse pastizales, sabanas, tundra, turberas, bosques deciduos cuando pierden sus hojas, áreas afectadas por fuegos y agroecosistemas, especialmente durante los períodos de barbecho (Rutledge et al. 2010, Austin et al. 2016).

Además, la radiación solar no sólo controla las pérdidas de C en la estación seca, sino que también tiene un rol importante en la estación húmeda. En un pastizal con clima mediterráneo en California se estimó que la fotodegradación contribuía un 60% a las pérdidas de CO<sub>2</sub> durante la estación seca (Rutledge et al. 2010). Pero también se advirtió que en términos absolutos este flujo podía ser mucho menor que el de la estación húmeda, asumiendo que este último estaría controlado por la biota. Sin embargo, la importancia de la fotofacilitación, que se evidenció en todos los capítulos de esta tesis, sugiere que las pérdidas de C en la estación húmeda también estarían fuertemente influidas por los efectos de la exposición a la radiación solar durante la estación seca previa.

### 5.3.2. Implicancias sobre el funcionamiento del ecosistema

La radiación solar modifica la dinámica del C tanto en la broza como en el suelo (Fig. 5.1). Además de aumentar las pérdidas de C desde la broza, en pie y sobre la superficie del suelo, la radiación solar disminuyó el contenido de carbono lábil (capítulo 2) y la formación de materia orgánica del suelo (capítulo 4). Ya se había propuesto que

la fotodegradación generaba un cortocircuito en el ciclo del carbono, donde una parte importante del carbono de la broza era liberado a la atmósfera sin pasar por el reservorio de C del suelo (Austin y Vivanco 2006), y que reducía la acumulación de materia orgánica en el suelo y la retención de nutrientes (Gallo et al. 2009, Asao et al. 2018). Aunque hasta el momento no había evidencia empírica que apoyara estas hipótesis. Según los resultados de esta tesis la radiación solar afectaría la acumulación de carbono en el suelo por distintas vías. En primer lugar, disminuye la cantidad de broza que llega al suelo ya que una proporción considerable se pierde cuando está en pie. En segundo lugar, una vez que esta broza llega al suelo, el C que se pierde durante su descomposición no estaría ingresando al suelo. En tercer lugar, la radiación solar también disminuye la cantidad de carbono disponible para ser utilizado por los microorganismos. En conjunto, esto evidencia que la radiación solar es un control fundamental de las salidas de C desde este ecosistema.



**Figura 5.1.** Esquema de los efectos de la radiación solar sobre el ecosistema y los mecanismos involucrados según los principales resultados de esta tesis. Las cajas representan los distintos reservorios de C del ecosistema y las flechas negras, los flujos de C. Las flechas grises llenas muestran los efectos directos y las punteadas, efectos indirectos. El grosor de las flechas indica la magnitud del efecto aproximado. Los efectos directos de la radiación solar ocurren en la estación seca mientras que en la estación húmeda se manifiestan los efectos de la biota. El carbono también se puede por lixiviación y fragmentación en forma de carbono orgánico disuelto (COD) y carbono orgánico particulado (COP).

Todo esto tiene importantes implicancias sobre el balance de C, debido a que los controles de la productividad y la descomposición son fundamentalmente distintos en ecosistemas áridos y semiáridos (Austin 2002; Austin 2011). En estos ecosistemas las entradas de C a través de la productividad primaria neta se encuentran fuertemente limitadas por la disponibilidad de agua (Lal 2004). En cambio, las salidas por descomposición son menos dependientes de este factor (Collins et al. 2008) y aumentan con la exposición a la radiación solar, que es abundante. Esta discrepancia entre productividad y descomposición limitaría la acumulación de C en estos ecosistemas. Por lo tanto, no sólo las bajas precipitaciones sino también las altas dosis de radiación

solar tienen un rol fundamental en la limitación por C reportada en los ecosistemas áridos y semiáridos (Gonzalez-Polo y Austin 2009).

La radiación solar también podría tener consecuencias importantes sobre el ciclo del nitrógeno (N). Durante la fotodegradación, al mismo tiempo que se pierde C, también se libera N de la broza (Parton et al. 2007, Chen et al. 2016). La liberación de N en los períodos secos, cuando la fotodegradación es importante, podría ser la causa del desacople entre la disponibilidad de N y la demanda de los microorganismos y las plantas que caracteriza a los ecosistemas áridos y semiáridos, y que resulta en pérdidas de este nutriente (Austin et al. 2004, Yahdjian et al. 2006). También se propuso que la radiación solar, a través del incremento de la temperatura del suelo, es la principal causa de las pérdidas de N en el desierto de Mojave, Estados Unidos, ya que provoca la formación abiótica de gases de N (McCalley y Sparks 2009). Todo esto sugiere que el ciclo del N también se vería fuertemente afectado por la radiación solar, aunque hasta el momento el conocimiento es muy limitado. Además, debido a que la descomposición mediada por factores abióticos, como la fotodegradación, parece tener una dinámica de nutrientes diferente a la descomposición biótica (Liu et al. 2015), es necesario evaluar qué ocurre con el N en estos contextos. Conocer las tasas de liberación de N por fotodegradación y sus destinos es fundamental para entender las implicancias de la radiación solar sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

### 5.3.3. La fotodegradación en un contexto de cambio global

El conocimiento de los principales controles de la descomposición es crítico para predecir cómo el cambio global impactará sobre los ecosistemas terrestres. La elevada concentración de CO<sub>2</sub>, las deposiciones de N, las modificaciones en el clima (temperatura, precipitaciones y nubosidad) y los cambios en el uso del suelo, entre

otros, son alteraciones que están ocurriendo como consecuencia de la actividad humana (Vitousek et al. 1997). Particularmente, las modificaciones en la radiación incidente debido a la reducción de la nubosidad, la disminución del ozono o los cambios en la cobertura vegetal podrían afectar considerablemente las pérdidas de C en ecosistemas áridos y semiáridos (Austin y Vivanco 2006). Las proyecciones climáticas anuncian aumentos en las temperaturas y en las condiciones de aridez de los ecosistemas terrestres (Ganguly et al. 2009, Huang et al. 2016). A partir de esto, podría esperarse que la fotodegradación tome mayor relevancia dominando las pérdidas de carbono en ecosistemas cada vez más áridos (Austin y Ballaré 2010, Erickson et al. 2015, Adair et al. 2017). Sin embargo, no sabemos cómo estos cambios podrían modificar la importancia de la fotofacilitación y, por lo tanto, el efecto total sobre la descomposición. Para esto, no sólo es importante considerar los cambios en la radiación incidente, sino también la variación en las precipitaciones y, al mismo tiempo, conocer los efectos de las interacciones entre estos factores.

Los cambios en el uso del suelo también pueden alterar la importancia relativa de la fotodegradación a través de cambios en la radiación incidente y en la calidad de la broza (Araujo y Austin 2015). Por ejemplo, el pastoreo, que es el principal uso del suelo en las zonas áridas (Lal 2004), disminuye la cobertura vegetal y genera cambios en la composición de especies. Según los resultados de esta tesis, los cambios en la composición de especies no necesariamente modificarían las salidas de carbono, aunque la disminución de la cobertura vegetal podría tener implicancias importantes sobre la descomposición mediante el aumento de la radiación incidente. Al mismo tiempo, las forestaciones, que particularmente en la Patagonia argentina han sido una práctica muy extendida (Laclau 2003, Licata et al. 2008), también modifican drásticamente la estructura de la vegetación. Se ha demostrado que estos cambios impactan en las tasas

de descomposición, las cuales disminuyeron más de un 50% en sitios semiáridos, y que esta disminución estuvo correlacionada con la radiación incidente (Araujo y Austin 2015). Estos resultados evidencian que los controles de la descomposición son sustancialmente alterados por este cambio en el uso del suelo y advierten acerca de sus consecuencias sobre el balance de C en los ecosistemas transformados.

En un contexto de cambio global, la adopción de prácticas de manejo que aumenten (o que al menos no disminuyan) el almacenaje de C en los ecosistemas terrestres es fundamental por dos razones. La primera es que constituye una herramienta importante para mitigar el aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico (Jackson et al. 2017). El otro fundamento es que permitirán mantener la productividad y la provisión de otros servicios ecosistémicos en el largo plazo (Schmidt et al. 2011). Para esto es importante tener en cuenta que los procesos que determinan el balance de C en ecosistemas terrestres podrían responder diferente a los distintos componentes del cambio global. Esto se debe a que, tal como se mencionó arriba, los controles de la productividad y la descomposición son fundamentalmente distintos en ecosistemas áridos y semiáridos. La radiación solar parece ser un factor crítico a la hora de evaluar la capacidad de los ecosistemas terrestres como sumideros de carbono y su susceptibilidad a los distintos componentes del cambio global.

#### **5.4. Perspectivas futuras**

Los resultados de esta tesis ayudan a entender el rol de la fotodegradación de la broza aérea en un ecosistema semiárido de la Patagonia argentina y sus consecuencias sobre la descomposición biótica y la materia orgánica del suelo. Sin embargo, al mismo tiempo también surgen nuevos aspectos interesantes para ser investigados. Entre estos puede mencionarse la interacción de la fotodegradación con otros procesos de carácter

abiótico. En esta tesis se demostró que la exposición a la radiación solar durante la estación seca acelera la descomposición en la estación húmeda siguiente. Aunque se esperaba que este aumento estuviera mediado por la biota, se evidenció que una parte importante de esta aceleración ocurría también por vías abióticas. Si bien históricamente siempre se mencionó que la fragmentación y la lixiviación eran procesos abióticos relevantes durante la descomposición (Chapin et al. 2002), en especial en ecosistemas semiáridos (Steinberger y Whitford 1988), su importancia nunca fue cuantificada. La interacción de estos procesos con la fotodegradación plantea un panorama más complejo, con una mayor diversidad de mecanismos actuando simultáneamente e interactuando. También propone un nuevo desafío en el estudio de la radiación solar como control de la descomposición, que requiere nuevas metodologías y aproximaciones para separar cada uno de sus efectos.

Otro aspecto que no se abordó en esta tesis es el estudio de los procesos que ocurren durante la fotofacilitación. Los resultados del capítulo 3 y 4 confirmaron que el mecanismo más probable detrás de la fotofacilitación es la disminución de la lignina y, con ésta, un aumento en la accesibilidad a los compuestos carbonados lábiles (Austin et al. 2016). Sin embargo, este parece no ser el único mecanismo involucrado. Sería interesante entonces estudiar qué ocurre con los distintos compuestos de la broza durante la descomposición cuando ésta fue expuesta a diferentes tratamientos de luz. Además, conocer si estos procesos difieren si la broza es expuesta a la radiación azul y verde o al UV, o si la descomposición está mediada por la biota o por factores abióticos, podrían ser aspectos claves para terminar de dilucidar los mecanismos involucrados en la fotofacilitación. Los análisis de isótopos estables resultaron ser una herramienta útil para identificar los compuestos que son degradados por la luz debido a su diferente composición isotópica (Benner et al. 1987). Esto, sumado a que los organismos

detritívoros consumen preferentemente la celulosa (Swift et al. 1979), sugiere que los isótopos estables también podrían ser una aproximación útil para esclarecer los compuestos degradados durante la descomposición.

Por último, incluir los efectos de la radiación solar sobre las pérdidas de C en los modelos de simulación a escala global es fundamental para predecir escenarios en el contexto del cambio global. Mediante estos modelos se postuló que los ecosistemas semiáridos son importantes para determinar la tendencia y la variabilidad interanual del flujo neto de C a escala global, y que la productividad es el principal factor que determinaba este flujo (Ahlström et al. 2015). El rol de la descomposición y sus controles es mucho más incierto. Ya se han hecho algunos intentos de incluir la fotodegradación de la broza debida a la radiación UV en modelos de simulación (Foereid et al. 2011, Chen et al. 2016, Adair et al. 2017, Asao et al. 2018), que han mejorado considerablemente las predicciones de la dinámica de la descomposición en algunas zonas áridas (Adair et al. 2017). Sin embargo, también se concluyó que la fotodegradación es importante a escala local pero no a escala global, debido a que la productividad afectada por este proceso es muy baja en términos relativos (Foereid et al. 2011). Como se mencionó en la sección anterior, la radiación solar podría ser un control importante de la descomposición casi en cualquier ecosistema donde la radiación es abundante (al menos en algún período del año), no únicamente en ecosistemas poco productivos. Además, a partir de los resultados de esta tesis también surge la importancia de incluir los efectos de la radiación azul y verde, particularmente a través de su impacto sobre la disminución de la lignina y sus consecuencias sobre la fotofacilitación. Este parece ser un punto crítico tanto para evaluar la importancia de la radiación a escala global como para mejorar las proyecciones de la dinámica del C y N en los ecosistemas terrestres y en el clima futuro.

## 5.5. Palabras finales

A modo de cierre, resulta interesante realizar algunas reflexiones sobre el término “fotodegradación” y su uso en el estudio de la ecología de ecosistemas. Es usual encontrar en la bibliografía trabajos que manipulan en el campo la radiación incidente sobre la broza y evalúan sus efectos sobre la descomposición. La mayoría de estos le confirieron a la fotodegradación las diferencias encontradas en la pérdida de masa entre tratamientos. La fotodegradación es, en rigor, la mineralización fotoquímica de la materia orgánica (Austin y Vivanco 2006) y, por lo tanto, es un proceso meramente abiótico. Sin embargo, en el campo están ocurriendo al mismo tiempo otros procesos bióticos y abióticos que, como se observó en esta tesis, interactúan con la fotodegradación. La suma de todos estos procesos y sus interacciones determinan el efecto neto de la radiación solar sobre la descomposición.

Debido a la dificultad de cuantificar la fotodegradación en el campo, en esta tesis se remite con mayor frecuencia al efecto de la radiación solar sobre la descomposición que a la fotodegradación propiamente dicha. Aunque la fotodegradación fue el proceso que impulsó las preguntas de esta tesis, como su título lo indica, no se debería perder de vista que es un mecanismo más que impulsa la descomposición. Parece ser el mecanismo principal que domina las pérdidas de C en ecosistemas áridos y semiáridos, pero no sólo por sus efectos directos sino también por su interacción con la descomposición biótica y con otros procesos abióticos. Identificar los mecanismos es esencial para entender el funcionamiento de los ecosistemas y predecir las consecuencias de distintas prácticas de manejo. Sin embargo, es importante no perder la perspectiva del proceso que se está estudiando. La importancia de la fotodegradación reside, no por el mecanismo en sí, sino por sus enormes efectos sobre el proceso de

descomposición de broza aérea y sus implicancias sobre el funcionamiento de los ecosistemas terrestres.

## Bibliografía

Adair, E. C., W. J. Parton, S. J. Del Grosso, W. L. Silver, M. E. Harmon, S. A. Hall, I.

C. Burke, y S. C. Hart. 2008. Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. *Global Change Biology* 14:2636-2660.

Adair, E. C., W. J. Parton, J. Y. King, L. A. Brandt, y Y. Lin. 2017. Accounting for photodegradation dramatically improves prediction of carbon losses in dryland systems. *Ecosphere* 8.

Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*:439-449.

Aguiar, M. R., y O. E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:273-277.

Ahlström, A., M. R. Raupach, G. Schurgers, B. Smith, A. Arneth, M. Jung, M.

Reichstein, J. G. Canadell, P. Friedlingstein, A. K. Jain, y others. 2015. The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO<sub>2</sub> sink. *Science* 348:895-899.

Allison, S. D., Y. Lu, C. Weihe, M. L. Goulden, A. C. Martiny, K. K. Treseder, y J. B.

H. Martiny. 2013. Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change. *Ecology*.

Allison, S. D., y P. M. Vitousek. 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry* 37:937-944.

Almagro, M., F. T. Maestre, J. Martínez-López, E. Valencia, y A. Rey. 2015. Climate

change may reduce litter decomposition while enhancing the contribution of photodegradation in dry perennial Mediterranean grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 90:214-223.

- Almagro, M., J. Martínez-López, F. T. Maestre, y A. Rey. 2017. The Contribution of Photodegradation to Litter Decomposition in Semiarid Mediterranean Grasslands Depends on its Interaction with Local Humidity Conditions, Litter Quality and Position. *Ecosystems* 20:527-542.
- Anesio, A. M., L. J. Tranvik, y W. Granéli. 1999. Production of inorganic carbon from aquatic macrophytes by solar radiation. *Ecology* 80:1852-1859.
- Araujo, P. I., y A. T. Austin. 2015. A shady business: Pine afforestation alters the primary controls on litter decomposition along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 103:1408-1420.
- Asao, S., W. J. Parton, M. Chen, y W. Gao. 2018. Photodegradation accelerates ecosystem N cycling in a simulated California grassland. *Ecosphere* 9:e02370.
- van Asperen, H., T. Warneke, S. Sabbatini, G. Nicolini, D. Papale, y J. Notholt. 2015. The role of photo- and thermal degradation for CO<sub>2</sub> and CO fluxes in an arid ecosystem. *Biogeosciences* 12:4161-4174.
- Austin, A. T. 2011. Has water limited our imagination for aridland biogeochemistry. *Trends in Ecology and Evolution* 26:229-235.
- Austin, A. T., P. I. Araujo, y P. E. Leva. 2009. Interaction of position, litter type, and water pulses on decomposition of grasses from the semiarid Patagonian steppe. *Ecology* 90:2642-2647.
- Austin, A. T., y C. L. Ballaré. 2010. Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:4618-4622.
- Austin, A. T., M. S. Méndez, y C. L. Ballaré. 2016. Photodegradation alleviates the lignin bottleneck for carbon turnover in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*:201516157.

- Austin, A. T., y O. E. Sala. 2002. Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13:351-360.
- Austin, A. T., y P. M. Vitousek. 2000. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawai'i. *Journal of Ecology* 88:129-138.
- Austin, A. T., y L. Vivanco. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442:555-558.
- Austin, A. T., L. Yahdjian, J. M. Stark, J. Belnap, A. Porporato, U. Norton, D. A. Ravetta, y S. M. Schaeffer. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141:221-235.
- Austin, E. E., K. Wickings, M. D. McDaniel, G. P. Robertson, y A. S. Grandy. 2017. Cover crop root contributions to soil carbon in a no-till corn bioenergy cropping system. *GCB Bioenergy*.
- Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas (AIC). 2014. Informe hidrometeorológico de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro. Informes mensuales.
- Baker, N. R., S. D. Allison, y S. D. Frey. 2015. Ultraviolet photodegradation facilitates microbial litter decomposition in a Mediterranean climate. *Ecology* 96.
- Baldrian, P., J. Šnajdr, V. Merhautová, P. Dobiášová, T. Cajthaml, y V. Valášková. 2013. Responses of the extracellular enzyme activities in hardwood forest to soil temperature and seasonality and the potential effects of climate change. *Soil Biology and Biochemistry*.
- Ballare, C. L., M. M. Caldwell, S. D. Flint, S. A. Robinson, y J. F. Bornman. 2011. Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochemical &*

Photobiological Sciences 10:226-241.

Barnes, P. W., H. L. Throop, D. B. Hewins, M. L. Abbene, y S. R. Archer. 2012. Soil Coverage Reduces Photodegradation and Promotes the Development of Soil-

Microbial Films on Dryland Leaf Litter. *Ecosystems* 15:311-321.

Benner, R., M. L. Fogel, E. K. Sprague, y R. E. Hodson. 1987. Depletion of  $^{13}\text{C}$  in lignin and its implication for stable carbon isotope studies. *Nature* 329:708-710.

Berenstecher, P., D. Gangi, A. González-Arzac, M. L. Martínez, E. J. Chaves, E. A. Mondino, y A. T. Austin. 2016. Litter microbial and soil faunal communities stimulated in the wake of a volcanic eruption in a semi-arid woodland in Patagonia, Argentina. *Functional Ecology*.

Berg, B., M.-B. Johansson, y V. Meentemeyer. 2000. Litter decomposition in a transect of Norway spruce forests: substrate quality and climate control. *Canadian Journal of Forest Research* 30:1136-1147.

Bergamino, L., A. Tudurí, C. Bueno, E. Brugnoli, L. O. Valenzuela, A. Martínez, L. Perez Becoña, y F. Scarabino. 2017. Aplicación de isótopos estables como indicadores de flujos de energía en ambientes costeros de Uruguay.

Bernoux, M., C. C. Cerri, C. Neill, y J. F. de Moraes. 1998. The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. *Geoderma* 82:43-58.

Biondini, M. E., B. D. Patton, y P. E. Nyren. 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications* 8:469-479.

Blair, N., a Leu, E. Muñoz, J. Olsen, E. Kwong, y D. Des Marais. 1985. Carbon isotopic fractionation in heterotrophic microbial metabolism. *Applied and environmental microbiology*.

Bontti, E. E., J. P. Decant, S. M. Munson, M. A. Gathany, A. Przeszlowska, M. L.

- Haddix, S. Owens, I. C. Burke, W. J. Parton, y M. E. Harmon. 2009. Litter decomposition in grasslands of Central North America (US Great Plains). *Global Change Biology* 15:1356-1363.
- Bornman, J. F., P. W. Barnes, S. A. Robinson, C. L. Ballaré, S. D. Flint, y M. M. Caldwell. 2015. Solar ultraviolet radiation and ozone depletion-driven climate change: effects on terrestrial ecosystems. *Photochemical & photobiological sciences : Official journal of the European Photochemistry Association and the European Society for Photobiology* 14:88-107.
- Bradford, M. A., G. M. Tordoff, T. Eggers, T. H. Jones, y J. E. Newington. 2002. Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos* 99:317-323.
- Brandt, L. A., C. Bonnet, y J. Y. King. 2009. Photochemically induced carbon dioxide production as a mechanism for carbon loss from plant litter in arid ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 114:1-13.
- Brandt, L. A., J. Y. King, S. E. Hobbie, D. G. Milchunas, y R. L. Sinsabaugh. 2010. The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient. *Ecosystems* 13:765-781.
- Brandt, L. A., J. Y. King, y D. G. Milchunas. 2007. Effects of ultraviolet radiation on litter decomposition depend on precipitation and litter chemistry in a shortgrass steppe ecosystem. *Global Change Biology* 13:2193-2205.
- Burke, I. C., W. K. Lauenroth, y W. J. Parton. 1997. Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. *Ecology* 78:1330-1340.
- Cambardella, C. A., y E. T. Elliot. 1992. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Science Society of America Journal* 56:777-

783.

- Chapin, F. S. 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: A conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany* 91:455-463.
- Chapin, F. S., P. a Matson, y H. a Mooney. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Páginas System.
- Chen, M., W. J. Parton, E. C. Adair, S. Asao, M. D. Hartman, y W. Gao. 2016. Simulation of the effects of photodecay on long-term litter decay using DayCent. *Ecosphere* 7:e01631.
- Collins, S. L., R. L. Sinsabaugh, C. Crenshaw, L. Green, A. Porras-Alfaro, M. Stursova, y L. H. Zeglin. 2008. Pulse dynamics and microbial processes in aridland ecosystems. *Journal of Ecology* 96:413-420.
- Cornelissen, J. H. C., N. Pérez-Harguindeguy, S. Díaz, J. P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, F. Vendramini, y B. Cerabolini. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191-200.
- Cornwell, W. K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Pérez-Harguindeguy, H. M. Quested, L. S. Santiago, D. A. Wardle, I. J. Wright, R. Aerts, S. D. Allison, P. Van Bodegom, V. Brovkin, A. Chatain, T. V. Callaghan, S. Díaz, E. Garnier, D. E. Gurvich, E. Kazakou, J. A. Klein, J. Read, P. B. Reich, N. A. Soudzilovskaia, M. V. Vaieretti, y M. Westoby. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11:1065-1071.
- Cotrufo, M. F., R. T. Conant, y K. Paustian. 2011. Soil organic matter dynamics: Land

- use, management and global change. *Plant and Soil* 338:1-3.
- Cotrufo, M. F., J. L. Soong, A. J. Horton, E. E. Campbell, M. L. Haddix, D. H. Wall, y W. J. Parton. 2015. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience* 8:776-779.
- Cotrufo, M. F., M. D. Wallenstein, C. M. Boot, K. Deneff, y E. Paul. 2013. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology* 19:988-995.
- Coûteaux, M. M., K. B. McTiernan, B. Berg, D. Szuberla, P. Dardenne, y P. Bottner. 1998. Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*.
- Crowther, T. W., S. M. Thomas, D. S. Maynard, P. Baldrian, K. Covey, S. D. Frey, L. T. A. van Diepen, y M. A. Bradford. 2015. Biotic interactions mediate soil microbial feedbacks to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*:201502956.
- Dawson, T. D., S. Mambelli, A. H. Plamboek, P. H. Templer, y K. P. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:507-559.
- Day, T. A., R. Guénon, y C. T. Ruhland. 2015. Photodegradation of plant litter in the Sonoran Desert varies by litter type and age. *Soil Biology and Biochemistry* 89.
- Day, T. A., E. T. Zhang, y C. T. Ruhland. 2007. Exposure to solar UV-B radiation accelerates mass and lignin loss of *Larrea tridentata* litter in the Sonoran Desert. *Plant Ecology* 193:185-194.
- Dirks, I., Y. Navon, D. Kanas, R. Dumbur, y J. M. Grünzweig. 2010. Atmospheric water vapor as driver of litter decomposition in Mediterranean shrubland and grassland during rainless seasons. *Global Change Biology* 16.

- Ehleringer, J. R., y C. B. Osmond. 2000. Stable isotopes. Páginas 281-300 *Plant physiological ecology*. Springer.
- Erdenebileg, E., X. Ye, C. Wang, Z. Huang, G. Liu, y J. H. C. Cornelissen. 2018. Positive and negative effects of UV irradiance explain interaction of litter position and UV exposure on litter decomposition and nutrient dynamics in a semi-arid dune ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 124:245-254.
- Erickson, D. J., B. Sulzberger, R. G. Zepp, y A. T. Austin. 2015. Effects of stratospheric ozone depletion, solar UV radiation, and climate change on biogeochemical cycling: interactions and feedbacks. *Photochemical & Photobiological Sciences* 14:127-148.
- Etchevehere, P., y M. Dimitri. 1972. Los suelos de la región andinopatagónica. Sinopsis General. Colección Científica del INTA Buenos Aires (ed. M. Dimitri), pp. 83–95. INTA, Buenos Aires.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer, y K. T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology* 40:503-537.
- Feng, X., K. M. Hills, A. J. Simpson, J. K. Whalen, y M. J. Simpson. 2011. The role of biodegradation and photo-oxidation in the transformation of terrigenous organic matter. *Organic Geochemistry*.
- Ferrer, J. A., y J. A. Irrisarri. 1990. Atlas de suelos de la República Argentina. Provincia de Neuquén. Escala 1:1.000.000, pp. 161–213. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD 85/019. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Centro de Investigaciones de Recursos Natu.
- Foereid, B., J. Bellarby, W. Meier-Augenstein, y H. Kemp. 2010. Does light exposure make plant litter more degradable? *Plant and Soil* 333:275-285.
- Foereid, B., M. J. Rivero, O. Primo, y I. Ortiz. 2011. Modelling photodegradation in the

- global carbon cycle. *Soil Biology and Biochemistry* 43:1383-1386.
- Foereid, B., E. A. Zarov, I. M. Latysh, I. V. Filippov, y E. D. Lapshina. 2018. Photoexposure affects subsequent peat litter decomposition. *Geoderma* 315:104-110.
- Frouz, J., T. Cajthaml, y O. Mudrak. 2011. The effect of lignin photodegradation on decomposability of *Calamagrostis epigeios* grass litter. *Biodegradation* 22:1247-1254.
- Gallo, M. E., A. Porras-Alfaro, K. J. Odenbach, y R. L. Sinsabaugh. 2009. Photoacceleration of plant litter decomposition in an arid environment. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1433-1441.
- Gallo, M. E., R. L. Sinsabaugh, y S. E. Cabaniss. 2006. The role of ultraviolet radiation in litter decomposition in arid ecosystems. *Applied Soil Ecology* 34:82-91.
- Ganguly, A. R., K. Steinhaeuser, D. J. Erickson, M. Branstetter, E. S. Parish, N. Singh, J. B. Drake, y L. Buja. 2009. Higher trends but larger uncertainty and geographic variability in 21st century temperature and heat waves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:15555-15559.
- Ghafoor, A., C. Poeplau, y T. Katterer. 2017. Fate of straw- and root-derived carbon in a Swedish agricultural soil. *Biology and Fertility of Soils*.
- Gholz, H. L., D. A. Wedin, S. M. Smitherman, M. E. Harmon, y W. J. Parton. 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: Toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* 6:751-765.
- Gliksman, D., S. Haenel, y J. M. Grunzweig. 2018. Biotic and abiotic modifications of leaf litter during dry periods affect litter mass loss and nitrogen loss during wet periods. *Functional Ecology*.
- Gliksman, D., A. Rey, R. Seligmann, R. Dumbur, O. Sperling, Y. Navon, S. Haenel, P. De Angelis, J. A. Arnone, y J. M. Grunzweig. 2016. Biotic degradation at night,

abiotic degradation at day: Positive feedbacks on litter decomposition in drylands. *Global Change Biology*:1-11.

Gonzalez-Polo, M., y A. T. Austin. 2009. Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1348-1351.

Granéli, W., M. Lindell, B. M. de Faria, y F. de Assis Esteves. 1998. Photoproduction of dissolved inorganic carbon in temperate and tropical lakes—dependence on wavelength band and dissolved organic carbon concentration. *Biogeochemistry* 43:175-195.

Gyenge, J. E., M. E. Fernández, y T. M. Schlichter. 2003. Water relations of ponderosa pines in Patagonia Argentina: Implications for local water resources and individual growth. *Trees - Structure and Function* 17:417-423.

Hamadi, Z., Y. Steinberger, P. Kutiel, H. Lavee, y G. Barnes. 2000. Decomposition of *Avena sterilis* litter under arid conditions. *Journal of Arid Environments*.

Harmon, M., K. Nadelhoffer, y J. Blair. 1999. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. Páginas 202-240 *en* G. Robertson, D. Coleman, C. Bledsoe, y P. Sollins, editores. *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press, Oxford.

Hättenschwiler, S., A. V. Tiunov, y S. Scheu. 2005. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:191-218.

Henry, H. A. L., K. Brizgys, y C. B. Field. 2008. Litter decomposition in a California annual grassland: Interactions between photodegradation and litter layer thickness. *Ecosystems* 11:545-554.

Hess, L. J. T., y A. T. Austin. 2014. *Pinus ponderosa* alters nitrogen dynamics and

- diminishes the climate footprint in natural ecosystems of Patagonia. *Journal of Ecology* 102:610-621.
- Hess, L. J. T., y A. T. Austin. 2017. Pine afforestation alters rhizosphere effects and soil nutrient turnover across a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Plant and Soil*.
- Hewins, D. B., S. R. Archer, G. S. Okin, R. L. McCulley, y H. L. Throop. 2013. Soil-Litter Mixing Accelerates Decomposition in a Chihuahuan Desert Grassland. *Ecosystems*.
- Hewins, D. B., y H. L. Throop. 2016. Leaf litter decomposition is rapidly enhanced by the co-occurrence of monsoon rainfall and soil-litter mixing across a gradient of coppice dune development in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*.
- Himmel, M. E., S.-Y. Ding, D. K. Johnson, W. S. Adney, M. R. Nimlos, J. W. Brady, y T. D. Foust. 2007. Biomass recalcitrance: engineering plants and enzymes for biofuels production. *science* 315:804-807.
- Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in ecology & evolution* 7:336-9.
- Hoefs, J. 1980. *Stable isotope geochemistry*. Springer.
- Hofman, J., y L. Dušek. 2003. Biochemical analysis of soil organic matter and microbial biomass composition—a pilot study. *European Journal of Soil Biology* 39:217-224.
- Houghton, R. A. 2007. Balancing the Global Carbon Budget. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci* 35:313-47.
- Howard, P. J. A., y J. C. Frankland. 1974. Effects of certain full and partial sterilization treatments on leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry* 6:117-123.

- Huang, J., H. Yu, X. Guan, G. Wang, y R. Guo. 2016. Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change* 6.
- Jackson, R. B., K. Lajtha, S. E. Crow, G. Hugelius, y M. G. Kramer. 2017. The Ecology of Soil Carbon: Pools, Vulnerabilities, and Biotic and Abiotic Controls. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 48:419-445.
- Jobbágy, E. G., y R. B. Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological applications* 10:423-436.
- Jobbágy, E. G., O. E. Sala, y J. M. Paruelo. 2002. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83:307-319.
- King, J. Y., L. A. Brandt, y E. C. Adair. 2012. Shedding light on plant litter decomposition: Advances, implications and new directions in understanding the role of photodegradation. *Biogeochemistry* 111:57-81.
- Kirschbaum, M. U. F., S. M. Lambie, y H. Zhou. 2011. No UV enhancement of litter decomposition observed on dry samples under controlled laboratory conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 43:1300-1307.
- Kong, A. Y. Y., y J. Six. 2010. Tracing root vs. residue carbon into soils from conventional and alternative cropping systems. *Soil Science Society of America Journal* 74:1201-1210.
- Kuehn, K. A., D. Steiner, y M. O. Gessner. 2004. Diel mineralization patterns of standing-dead plant litter: implications for CO<sub>2</sub> flux from wetlands. *Ecology* 85:2504-2518.
- Laclau, P. 2003. Biomass and carbon sequestration of ponderosa pine plantations and native cypress forests in northwest Patagonia. *Forest Ecology and Management* 180:317-333.

- Lal, R. 2004. Carbon sequestration in dryland ecosystems. *Environmental management* 33:528-544.
- Lee, H., J. Fitzgerald, D. B. Hewins, R. L. McCulley, S. R. Archer, T. Rahn, y H. L. Throop. 2014. Soil moisture and soil-litter mixing effects on surface litter decomposition: A controlled environment assessment. *Soil Biology and Biochemistry* 72:123-132.
- Lee, H., T. Rahn, y H. Throop. 2012. An accounting of C-based trace gas release during abiotic plant litter degradation. *Global Change Biology* 18:1185-1195.
- Licata, J. A., J. E. Gyenge, M. E. Fernández, T. M. Schlichter, y B. J. Bond. 2008a. Increased water use by ponderosa pine plantations in northwestern Patagonia, Argentina compared with native forest vegetation. *Forest Ecology and Management*.
- Licata, J. A., J. E. Gyenge, M. E. Fernández, T. M. Schlichter, y B. J. Bond. 2008b. Increased water use by ponderosa pine plantations in northwestern Patagonia, Argentina compared with native forest vegetation. *Forest Ecology and Management* 255:753-764.
- Lieth, H. 1975. Modeling the primary productivity of the world. Páginas 237-263 *Primary productivity of the biosphere*. Springer.
- Lin, Y., S. D. Karlen, J. Ralph, y J. Y. King. 2018. Short-term facilitation of microbial litter decomposition by ultraviolet radiation. *Science of the Total Environment*.
- Lin, Y., y J. Y. King. 2014. Effects of UV Exposure and Litter Position on Decomposition in a California Grassland. *Ecosystems* 17:158-168.
- Liu, G., W. K. Cornwell, X. Pan, D. Ye, F. Liu, Z. Huang, M. Dong, y J. H. C. Cornelissen. 2015. Decomposition of 51 semidesert species from wide-ranging phylogeny is faster in standing and sand-buried than in surface leaf litters:

implications for carbon and nutrient dynamics. *Plant and Soil*.

Liu, G., L. Wang, L. Jiang, X. Pan, Z. Huang, M. Dong, y J. H. C. Cornelissen. 2018.

Specific leaf area predicts dryland litter decomposition via two mechanisms.

*Journal of Ecology*.

Mayer, L. M., K. R. Thornton, L. L. Schick, J. D. Jastrow, y J. W. Harden. 2012.

Photodissolution of soil organic matter. *Geoderma* 170:314-321.

Mazzilli, S. R., A. R. Kemanian, O. R. Ernst, R. B. Jackson, y G. Piñeiro. 2015. Greater

humification of belowground than aboveground biomass carbon into particulate

soil organic matter in no-till corn and soybean crops. *Soil Biology and*

*Biochemistry* 85:22-30.

McCalley, C. K., y J. P. Sparks. 2009. Abiotic Gas Formation Drives Nitrogen Loss

from a Desert Ecosystem. *Science* 326:837-840.

Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates.

*Ecology* 59:465-472.

Melillo, J. M., J. D. Aber, A. E. Linkins, A. Ricca, B. Fry, y K. J. Nadelhoffer. 1989.

Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil

organic matter. *Plant and Soil*.

Melillo, J. M., J. D. Aber, y J. F. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of

hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621-626.

Mendez, M. S. 2018. La fotodegradación en ecosistemas terrestres: procesos y

mecanismos que afectan el reciclado de carbono y nutrientes. Tesis para optar por

el título de Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires.

Miller, G. L. 1959. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing

sugar. *Analytical chemistry* 31:426-428.

Miller, W. L., y R. G. Zepp. 1995. Photochemical production of dissolved inorganic

carbon from terrestrial organic matter: Significance to the oceanic organic carbon cycle. *Geophysical Research Letters*.

Moorhead, D. L., y T. Callaghan. 1994. Effects of increasing ultraviolet B radiation on decomposition and soil organic matter dynamics: a synthesis and modelling study. *Biology and Fertility of Soils* 18:19-26.

NASA. (s. f.). (National Aeronautics and Space Administration) Prediction Of Worldwide Energy Resources (POWER) Data Access Viewer.  
<https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>.

Newell, S. Y., R. D. Fallon, y J. D. Miller. 1989. Decomposition and microbial dynamics for standing, naturally positioned leaves of the salt-marsh grass *Spartina alterniflora*. *Marine Biology* 101:471-481.

Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-51.

Osono, T., H. Takeda, y J. I. Azuma. 2008. Carbon isotope dynamics during leaf litter decomposition with reference to lignin fractions. *Ecological Research*.

Pan, X., Y.-B. Song, G.-F. Liu, Y.-K. Hu, X.-H. Ye, W. K. Cornwell, A. Prinzing, M. Dong, y J. H. C. Cornelissen. 2015. Functional traits drive the contribution of solar radiation to leaf litter decomposition among multiple arid-zone species. *Scientific reports* 5:13217.

Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch, y D. Hayes. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science (New York, N.Y.)* 333:988-93.

Pancotto, V. A., O. E. Sala, M. Cabello, N. I. López, T. M. Robson, C. L. Ballaré, M.

- M. Caldwell, y A. L. Scopel. 2003. Solar UV-B decreases decomposition in herbaceous plant litter in Tierra del Fuego, Argentina: Potential role of an altered decomposer community. *Global Change Biology* 9:1465-1474.
- Parton, W. J., D. S. Schimel, C. V Cole, y D. S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands 1. *Soil Science Society of America Journal* 51:1173-1179.
- Parton, W., W. L. Silver, I. C. Burke, L. Grassens, M. E. Harmon, W. S. Currie, J. Y. King, E. C. Adair, L. A. Brandt, S. C. Hart, y B. Fasth. 2007. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*.
- Paruelo, J. M., A. Beltran, E. Jobbagy, O. E. Sala, y R. A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecologia Austral*.
- Paul, E. A., y F. E. Clark. 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. 2nd edición. San Diego, California: Academic Press.
- Pauli, F. 1964. Soil fertility problem in arid and semi-arid lands. *Nature* 204:1286.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, F. Vendramini, D. E. Gurvich, A. M. Cingolani, M. A. Giorgis, y M. Cabido. 2007. Direct and indirect effects of climate on decomposition in native ecosystems from central Argentina. *Austral Ecology* 32:749-757.
- Post, W. M., y K. C. Kwon. 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: Processes and potential. *Global Change Biology* 6:317-327.
- Rey, A. 2015. Mind the gap: Non-biological processes contributing to soil CO<sub>2</sub> efflux.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada, y C. W. Robledo. 2003. Infostat statistical software.
- Robertson, G. P., D. C. Coleman, P. Sollins, C. S. Bledsoe, y others. 1999. Standard soil

- methods for long-term ecological research. Oxford University Press on Demand.
- Rozema, J., M. Tosserams, H. J. M. Nelissen, L. Van Heerwaarden, R. A. Broekman, y N. Flierman. 1997. Stratospheric ozone reduction and ecosystem processes: enhanced UV-B radiation affects chemical quality and decomposition of leaves of the dune grassland species *Calamagrostis epigeios*. *Plant Ecology* 128:285-294.
- Rutledge, S., D. I. Campbell, D. Baldocchi, y L. A. Schipper. 2010. Photodegradation leads to increased carbon dioxide losses from terrestrial organic matter. *Global Change Biology* 16:3065-3074.
- Safriel, U., Z. Adeel, D. Niemeijer, J. Puigdefabregas, R. White, R. Lal, M. Winslow, J. Ziedler, S. Prince, E. Archer, C. King, B. Shapiro, K. Wessels, T. Nielsen, B. Portnov, I. Reshef, J. Thonell, E. Lachman, y D. McNab. 2005. Dryland Systems. *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends: Findings of the Condition and Trends Working Group*.
- Sala, O. E., y A. T. Austin. 2000. Methods of Estimating Aboveground Net Primary Productivity. Páginas 31-43 en O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, y R. W. Howarth, editores. *Methods in Ecosystem Science*. Springer New York, New York, NY.
- Sala, O. E., W. J. Parton, L. A. Joyce, y W. K. Lauenroth. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69:40-45.
- Schade, G. W., R.-M. Hofmann, y P. J. Crutzen. 1999. CO emissions from degrading plant matter: (I). Measurements. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology* 51:889-908.
- Schlesinger, W. H. 1997. *Biogeochemistry: an analysis of global change -- 2nd ed.* Academic Press, San Diego.
- Schlesinger, W. H., y E. S. Bernhardt. 2013. *Biogeochemistry: an analysis of global*

change. Academic press.

- Schmidt, M. W. I., M. S. Torn, S. Abiven, T. Dittmar, G. Guggenberger, I. a. Janssens, M. Kleber, I. Kögel-Knabner, J. Lehmann, D. a. C. Manning, P. Nannipieri, D. P. Rasse, S. Weiner, y S. E. Trumbore. 2011. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* 478:49-56.
- Schröter, D., W. Cramer, R. Leemans, C. I. Prentice, M. B. Araújo, N. W. Arnell, A. Bondeau, H. Bugmann, T. R. Carter, C. A. Gracia, y others. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *science*.
- Schuur, E. A., y P. A. Matson. 2001. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128:431-442.
- Seastedt, T. R. 1988. Mass, nitrogen, and phosphorus dynamics in foliage and root detritus of tallgrass prairie. *Ecology* 69:59-65.
- Selig, M., N. Weiss, y Y. Ji. 2008. Enzymatic Saccharification of Lignocellulosic Biomass: Laboratory Analytical Procedure (LAP): Issue Date, 3/21/2008. National Renewable Energy Laboratory.
- Sinsabaugh, R. L., R. K. Antibus, y A. E. Linkins. 1991. An enzymic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 34:43-54.
- Sinsabaugh, R. L., B. H. Hill, y J. J. Follstad Shah. 2009. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature*.
- Sinsabaugh, R. L., B. H. Hill, y J. J. F. Shah. 2010. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature* 468:122.
- Sinsabaugh, R. L., M. J. Klug, H. P. Collins, P. E. Yeager, y S. . Petersen. 1999. Characterizing soil microbial communities. Páginas 318-348 *en* G. P. Robertson,

- D. C. Coleman, C. S. Bledsoe, y P. Sllins, editores. Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Sinsabaugh, R. L., C. L. Lauber, M. N. Weintraub, B. Ahmed, S. D. Allison, C. Crenshaw, A. R. Contosta, D. Cusack, S. Frey, M. E. Gallo, T. B. Gartner, S. E. Hobbie, K. Holland, B. L. Keeler, J. S. Powers, M. Stursova, C. Takacs-Vesbach, M. P. Waldrop, M. D. Wallenstein, D. R. Zak, y L. H. Zeglin. 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale.
- Smith, W. K., W. Gao, H. Steltzer, M. D. Wallenstein, y R. Tree. 2010. Moisture availability influences the effect of ultraviolet-B radiation on leaf litter decomposition. *Global Change Biology* 16:484-495.
- Van Soest, P. J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous foods. II. A rapid method for the determination of fibre and lignin. *Journal of the Association of the Official Analytical Chemists*.
- Song, X. Z., H. L. Zhang, S. X. Chang, H. Jiang, C. H. Peng, y S. Q. Yu. 2012. Elevated UV-B radiation increased the decomposition of *Cinnamomum camphora* and *Cyclobalanopsis glauca* leaf litter in subtropical China. *Journal of Soils and Sediments* 12:307-311.
- Steinberger, Y., y W. G. Whitford. 1988. Decomposition process in Negev ecosystems. *Oecologia*.
- Swift, M. J., O. W. Heal, y J. M. Anderson. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems.
- Tang, J., y 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*.
- Throop, H. L., y S. R. Archer. 2007. Interrelationships among shrub encroachment, land

management, and litter decomposition in a semidesert grassland. *Ecological Applications* 17:1809-1823.

Throop, H. L., y S. R. Archer. 2009. Resolving the Dryland Decomposition Conundrum: Some New Perspectives on Potential Drivers. *Progress in Botany*.

Uselman, S. M., K. A. Snyder, R. R. Blank, y T. J. Jones. 2011. UVB exposure does not accelerate rates of litter decomposition in a semi-arid riparian ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*.

Vance, E. D., P. C. Brookes, y D. S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*.

Vanderbilt, K. L., C. S. White, O. Hopkins, y J. A. Craig. 2008. Aboveground decomposition in arid environments: Results of a long-term study in central New Mexico. *Journal of Arid Environments* 72:696-709.

Vitousek, P. M., P. R. Ehrlich, A. H. Ehrlich, y P. A. Matson. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience* 36:368-373.

Vitousek, P. M., H. a Mooney, J. Lubchenco, y J. M. Melillo. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277:494-499.

Vitousek, P. M., D. R. Turner, W. J. Parton, y R. L. Sanford. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 75:418-429.

Vivanco, L., y A. T. Austin. 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96:727-736.

Wall, D. H., M. A. Bradford, M. G. St. John, J. A. Trofymow, V. Behan-Pelletier, D. E. Bignell, J. M. Dangerfield, W. J. Parton, J. Rusek, W. Voigt, V. Wolters, H. Z. Gardel, F. O. Ayuke, R. Bashford, O. I. Beljakova, P. J. Bohlen, A. Brauman, S.

- Flemming, J. R. Henschel, D. L. Johnson, T. H. Jones, M. Kovarova, J. M. Kranabetter, L. Kutny, K. C. Lin, M. Maryati, D. Masse, A. Pokarzhevskii, H. Rahman, M. G. Sabar??, J. A. Salamon, M. J. Swift, A. Varela, H. L. Vasconcelos, D. White, y X. Zou. 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology* 14:2661-2677.
- Wang, J., L. Liu, X. Wang, y Y. Chen. 2015. The interaction between abiotic photodegradation and microbial decomposition under ultraviolet radiation. *Global Change Biology* 21.
- Wang, J., L. Liu, X. Wang, S. Yang, B. Zhang, P. Li, C. Qiao, M. Deng, y W. Liu. 2017a. High night-time humidity and dissolved organic carbon content support rapid decomposition of standing litter in a semi-arid landscape. *Functional Ecology* 31.
- Wang, J., S. Yang, B. Zhang, W. Liu, M. Deng, S. Chen, y L. Liu. 2017b. Temporal dynamics of ultraviolet radiation impacts on litter decomposition in a semi-arid ecosystem. *Plant and Soil*.
- Wedin, D. A., L. L. Tieszen, B. Dewey, y J. Pastor. 1995. Carbon isotope dynamics during grass decomposition and soil organic matter formation. *Ecology*.
- West, J. B., G. J. Bowen, T. E. Cerling, y J. R. Ehleringer. 2006. Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology & Evolution* 21:408-414.
- Whitford, W. G., D. W. Freckman, N. Z. Elkins, L. W. Parker, R. Parmalee, J. Phillips, y S. Tucker. 1981. Diurnal migration and responses to simulated rainfall in desert soil microarthropods and nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* 13:417-425.
- Wider, R. K., y G. E. Lang. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63:1636-1642.

- Williamson, C. E., R. G. Zepp, R. M. Lucas, S. Madronich, A. T. Austin, C. L. Ballaré, M. Norval, B. Sulzberger, A. F. Bais, R. L. McKenzie, y others. 2014. Solar ultraviolet radiation in a changing climate. *Nature Climate Change* 4:434.
- Xu, L., y D. D. Baldocchi. 2004. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*.
- Yahdjian, L., O. E. Sala, y A. T. Austin. 2006. Differential controls of water input on litter decomposition and nitrogen dynamics in the patagonian steppe. *Ecosystems* 9:128-141.
- Yanni, S. F., E. C. Suddick, y J. Six. 2015. Photodegradation effects on CO<sub>2</sub> emissions from litter and SOM and photo-facilitation of microbial decomposition in a California grassland. *Soil Biology and Biochemistry*.
- Zepp, R. G., T. V. Callaghan, y D. J. Erickson. 1998. Effects of enhanced solar ultraviolet radiation on biogeochemical cycles. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 46:69-82.

## **Anexo 1**

### **Métodos utilizados en la medición de variables bioquímicas**

#### Respiración potencial (Robertson et al. 1999)

La respiración potencial del suelo se midió mediante la incubación de 30 g de suelo fresco en frascos de vidrio en oscuridad. Se ajustó la humedad a capacidad de campo, y se incubó el suelo con una trampa de NaOH (0,3 N) por 4 días a temperatura ambiente. Finalizada la incubación, se retiró la trampa de NaOH y se colocó una nueva. Esto se repitió otras dos veces. Es decir que la incubación fue de 12 días en total. La concentración de carbonatos en las trampas de NaOH se determinó con la titulación de doble punto final de Warder (HCl 0,025 M).

#### Biomasa microbiana (Vance et al. 1987)

La biomasa microbiana se evaluó mediante el método de fumigación-extracción. Para esto se fumigaron 40 g de suelo con cloroformo durante 24 hs. Se extrajo el carbono agitando las muestras con una solución de  $K_2SO_4$  0,5M durante 1 hora y luego se filtraron con filtros de papel Whatman (Schleicher y Schuell, Alemania). Se realizó el mismo procedimiento de extracción de carbono con 40 g de suelo sin fumigar. Se analizó el carbono total de las dos extracciones (con y sin fumigar) mediante una digestión con  $K_2S_2O_8$ . Por último, se tituló con el método de doble punto final de Warder (HCl 0,025 M). El carbono extraído en la muestra sin fumigar se lo denominó carbono orgánico extracelular (COE). El carbono de la biomasa microbiana se calculó como el carbono de la muestra fumigada menos el carbono de la muestra sin fumigar. El resultado se expresó en  $\mu$ gramos de carbono/gramo de suelo seco.

Actividad enzimática en broza y suelo (Sinsabaugh et al. 1999)

Para evaluar la actividad enzimática en broza se colocó 0,1 g de broza en 10 ml de buffer acetato (50 mM, pH 5). Para medir la actividad  $\beta$ -glucosidasa se tomó 1 ml de esta solución y se agregó 1 ml de sustrato (*4-Nitrophenyl  $\beta$ -D glucopyranoside*, N7006, Sigma-Aldrich, 10mM). Para medir la actividad fenoloxidasa se tomaron 2 ml de solución y se utilizó el sustrato 3,4-Dihydroxy-L-phenylalanine (D9628 Sigma-Aldrich, 12,5 mM). Además, se realizaron dos tipos de controles, uno con broza y buffer y otro con sustrato y buffer, que luego se restaron a la muestra. Se incubó durante 3 horas a 24°C en un agitador orbital. Finalizada la incubación, se tomó 1 ml (para  $\beta$ -glucosidasa se agregó 0,2 ml de NaOH, 1 N, para terminar la reacción y que desarrolle color) y se determinó la densidad óptica del producto de la reacción a 410 nm para  $\beta$ -glucosidasa y a 460 nm para fenol-oxidasa con espectrofotómetro (Spectronic Instruments, VWR, Boston, Mass. USA). La actividad enzimática se expresó en  $\mu$ mol de producto/gramo de broza seca\*hora.

Para evaluar la actividad enzimática en suelo se homogeneizaron 5 g de suelo fresco y con 25 ml de agua destilada. Se tomaron alícuotas de 1 o 2 ml (según la enzima) para medir la actividad siguiendo la misma metodología descrito para la broza. Para la actividad  $\beta$ -glucosidasa y fenoloxidasa se utilizaron los mismos sustratos descritos en el párrafo anterior, pero la concentración en este caso fue de 5 mM. Para la actividad glicin-aminopeptidasa se utilizó el sustrato Glycine p-nitroanilide (G4254, Sigma-Aldrich) y para la actividad fosfatasa, 4-Nitrophenyl phosphate (N2765, Sigma-Aldrich) en la misma concentración (5mM). Se incubó durante 2 horas. Finalizada la incubación, se los centrifugó, se tomó 1 ml (para  $\beta$ -glucosidasa y fosfatasa se agregó 0,2 ml de NaOH, 1 N) y se determinó la densidad óptica del producto de la reacción a 410 nm

para  $\beta$ -glucosidasa, glicin-amonipeptidasa y fosfatasa y a 460 nm para fenol-oxidasa. La actividad enzimática se expresó en  $\mu\text{mol}$  de producto/gramo de suelo seco\*hora.

Sacarificación: accesibilidad de nutrientes en broza mediante el análisis con celulasa

(Miller 1959; Selig et al. 2008)

Mediante este análisis se evaluó la cantidad de compuestos carbonados que se encuentran disponibles para los microorganismos. Para esto se pesaron 50 mg de broza molida y secada en estufa a 60°C en tubos de ensayos de vidrio. Se agregaron 9 ml de buffer acetato (50 mM, pH 5,5) y 1 ml de enzima. La enzima se preparó disolviendo de enzima celulasa de *Trichoderma* spp. (C1794, Sigma-Aldrich) en buffer acetato.

Además, se hicieron dos tipos de controles, uno con 9 ml de buffer y 1 ml de enzima y otro con 10 ml de buffer y 50 mg de broza de cada muestra. Se agregaron 0,2 ml de tolueno, se los tapó y se los incubó durante 72 horas a 50 °C en un agitador orbital. Al finalizar la incubación, se transfirió 1 ml de sobrenadante a tubos de ensayo de vidrio, se agregó 2 ml de agua destilada y 3 ml de reactivo DNS (ácido dinitrosalicílico: 1 gramo de ácido dinitrosalicílico, 200mg de sulfito sódico y 50 mg de fenol disueltos en 100 ml de NaOH 1%. Se los incubó nuevamente durante 5 minutos a 100°C y luego se les agregó 1 ml de sal de Rochelle 40%. Se los dejó enfriar y se leyó la absorbancia a 575 nm con espectrofotómetro (Spectronic Instruments, VWR, Boston, Mass. USA). La sacarificación se expresó en mg de producto/gramo de broza seca.

Lignina (Van Soest 1963)

Se realizó una extracción secuencial de hemicelulosa, celulosa y lignina con un analizador de fibra automatizado Ankom 220. Para esto se pesaron 0,5 g de broza molida y secada en la estufa a 60°C. Se colocó el material en bolsitas (F57 Filter Bags, Ankom) previamente pesadas. En la primera extracción las bolsitas se incubaron con

detergente ácido (ácido sulfúrico al 2.9% más 10 g de cetrimida) a 102°C durante una hora y se lavaron tres veces con agua caliente 89,2°C en el analizador Ankom y posteriormente dos veces con acetona. Se secaron las bolsitas en la estufa a 100°C durante al menos 2 horas y se pesaron. El material perdido son los carbohidratos solubles y la hemicelulosa. Luego, en la segunda extracción, se incubaron las bolsitas con ácido sulfúrico 72% durante 3 horas, se lavaron tres veces con agua caliente a 89,2°C y dos veces con acetona. Se secaron las bolsitas en la estufa a 100°C y se pesaron. El material perdido en este paso corresponde a la celulosa, lo que queda es lignina y cenizas. Finalmente, las bolsitas se quemaron a 500°C en una mufla durante 3 horas, se dejaron reposar y se pesaron. El material remanente corresponde a las cenizas. Se calculó el porcentaje de lignina por diferencia de peso con respecto al paso anterior.

## Anexo 2

### Cuadros y figuras suplementarios

#### Capítulo 2

**Cuadro S2.1.** A) Resultado del ANOVA de tres factores: radiación, micrositio y estación para el carbono orgánico extracelular (A), biomasa microbiana (B) y respiración potencial (C) del suelo. Los datos corresponden a la Figura 2.8. Se muestra el test de Tukey de la interacción significativa.

A

	F	valor p
radiación	18,02	0,013
micrositio	6,74	0,019
estación	20,72	0,0003
R x M	0,03	0,861
R x E	4,02	0,061
<b>M x E</b>	<b>4,88</b>	<b>0,041</b>
R x M x E	4,00	0,062

micrositio	estación	media	
suelo desnudo	diciembre	23,2	a
debajo del arbusto	diciembre	29,1	a
debajo del arbusto	mayo	64,0	a
suelo desnudo	mayo	99,6	b

B

	F	valor p
radiación	0,03	0,873
micrositio	0,48	0,499
<b>estación</b>	<b>9,85</b>	<b>0,007</b>
R x M	1,59	0,226
R x E	0,51	0,485
M x E	0,69	0,420
R x M x E	0,08	0,781

C

	F	valor p
radiación	0,06	0,816
micrositio	3,14	0,089
estación	3,25	0,085
R x M	0,06	0,814
R x E	3,03	0,095
M x E	0,04	0,839
R x M x E	0,13	0,722

**Cuadro S2.2.** A) Resultado del ANOVA de tres factores: radiación, micrositio y estación para la actividad  $\beta$ -glucosidasa (A), fenol oxidasa (B), glicin-aminopeptidasa (C) y fosfatasa (D). Los datos corresponden a la Figura 2.9.

A

	F	valor p
radiación	6,30	0,066
<b>micrositio</b>	<b>5,49</b>	<b>0,028</b>
<b>estación</b>	<b>6,27</b>	<b>0,020</b>
R x M	0,02	0,892
R x E	0,87	0,361
M x E	0,29	0,598
R x M x E	0,66	0,426

B

	F	valor p
radiación	0,06	0,813
micrositio	7,22	0,013
estación	1,93	0,178
R x M	0,61	0,444
R x E	0,44	0,512
M x E	1,68	0,208
<b>R x M x E</b>	<b>4,44</b>	<b>0,046</b>

C

	F	valor p
radiación	0,22	0,664
micrositio	2,2	0,151
estación	0,36	0,556
R x M	0,07	0,79
R x E	1,81	0,191
M x E	0,98	0,331
R x M x E	0,07	0,788

D

	F	valor p
<b>radiación</b>	<b>22,47</b>	<b>0,009</b>
<b>micrositio</b>	<b>8,79</b>	<b>0,007</b>
estación	3,34	0,08
R x M	0,64	0,432
R x E	0,01	0,9177
M x E	2,07	0,163
R x M x E	0,09	0,768

### Capítulo 3

**Cuadro S3.1.** Contenido hídrico (%) y temperatura (°C) de la broza de las cuatro especies para dos tratamientos de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar (n=4-5). No hubo diferencias entre tratamiento de radiación en ninguna de las dos variables para las cuatro especies ( $p > 0,05$ ).

	R-	R+	valor p
<b>mayo</b>			
<b>contenido hídrico (%)</b>			
<i>Pappostipa</i> spp.	11,32 ± 0,25	10,87 ± 0,28	0,390
<i>Mulinum spinosum</i>	13,00 ± 0,12	12,32 ± 0,45	0,137
<i>Nothofagus antarctica</i>	12,92 ± 0,21	13,33 ± 0,36	0,207
<i>Populus nigra</i>	10,78 ± 0,18	11,10 ± 0,43	0,577
<b>temperatura (°C)</b>			
<i>Pappostipa</i> spp.	20,30 ± 1,26	20,33 ± 2,03	0,990
<i>Mulinum spinosum</i>	20,33 ± 0,93	20,73 ± 1,20	0,537
<i>Nothofagus antarctica</i>	20,53 ± 1,76	21,47 ± 0,35	0,520
<i>Populus nigra</i>	20,03 ± 0,79	21,37 ± 1,70	0,385
<b>diciembre</b>			
<b>contenido hídrico (%)</b>			
<i>Pappostipa</i> spp.	6,43 ± 0,37	7,02 ± 0,25	0,242
<i>Mulinum spinosum</i>	7,81 ± 0,40	9,20 ± 0,94	0,100
<i>Nothofagus antarctica</i>	6,76 ± 0,17	6,69 ± 0,23	0,729
<i>Populus nigra</i>	7,36 ± 0,35	6,98 ± 0,42	0,572
<b>temperatura (°C)</b>			
<i>Pappostipa</i> spp.	58,63 ± 3,14	56,30 ± 4,32	0,654
<i>Mulinum spinosum</i>	57,33 ± 2,05	53,90 ± 3,78	0,142
<i>Nothofagus antarctica</i>	60,32 ± 4,58	61,98 ± 3,72	0,636
<i>Populus nigra</i>	53,38 ± 1,45	56,46 ± 3,00	0,780

**Cuadro S3.2.** A) Resultado del ANOVA de cuatro factores: radiación, biota (B), broza (L) y estación. Los datos corresponden a la pérdida de masa mensual en primera cosecha del experimento que empezó en la estación seca y del que empezó en la estación húmeda (Fig. 3.3). Las interacciones triples y la cuádruple no fueron significativas y no aparecen en el cuadro. B y C) Test de Tukey de las interacciones significativa.

A

	F	valor p
radiación	17,18	0,0001
biota	6,14	0,068
broza	39,68	<0,0001
estación	254,16	<0,0001
R x B	1,66	0,200
R x L	0,3	0,829
R x E	3,16	0,078
B x L	1,99	0,119
<b>B x E</b>	<b>10,31</b>	<b>0,002</b>
<b>L x E</b>	<b>19,41</b>	<b>&lt;0,0001</b>

B

broza	estación	media	
<i>Nothofagus antarctica</i>	seca	0,33	a
<i>Pappostipa</i> spp.	seca	0,49	a b
<i>Mulinum spinosum</i>	seca	0,66	a b
<i>Pappostipa</i> spp.	húmeda	0,73	b
<i>Populus nigra</i>	seca	0,82	b
<i>Mulinum spinosum</i>	húmeda	1,56	c
<i>Nothofagus antarctica</i>	húmeda	1,64	c
<i>Populus nigra</i>	húmeda	2,26	d

C

biota	estación	media	
biota-	seca	0,56	a
biota+	seca	0,58	a
biota-	húmeda	1,34	b
biota+	húmeda	1,76	c

**Cuadro S3.3.** A) Resultado del ANOVA de tres factores: radiación (R), biota (B) y broza (L). Los datos corresponden a la constante de descomposición ( $k$ , año<sup>-1</sup>) calculada con los datos de dos años (Fig. 3.7). B, C y D) Test de Tukey de las interacciones significativa.

A

	F	valor p
radiación	522,1	<0,0001
biota	216,7	0,0001
broza	100,8	<0,0001
<b>R x B</b>	<b>19,8</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>R x L</b>	<b>8,36</b>	<b>0,0001</b>
<b>B x L</b>	<b>6,04</b>	<b>0,001</b>
R x B x L	2,15	0,104

B

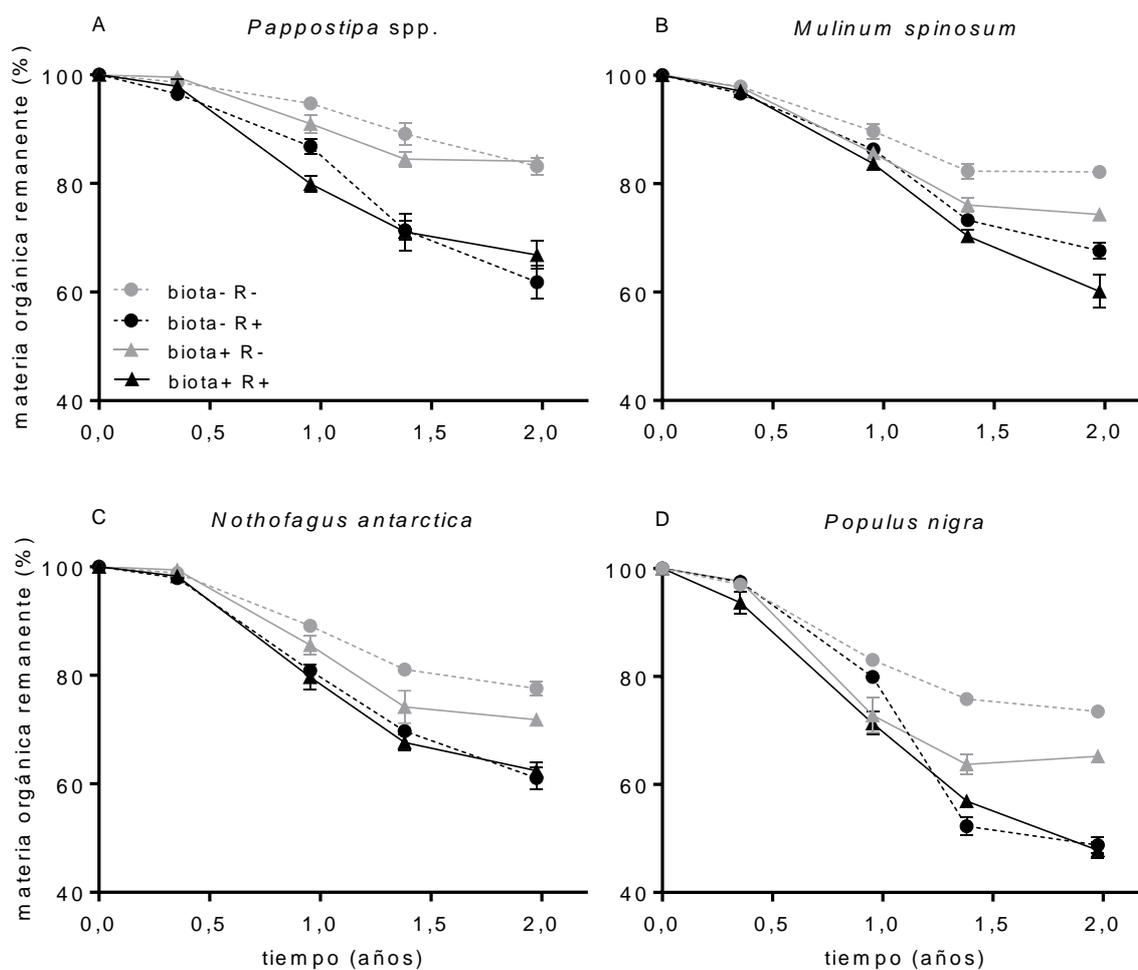
radiación	biota	media	
R-	biota-	0,131	a
R-	biota+	0,180	b
R+	biota-	0,288	c
R+	biota+	0,291	c

C

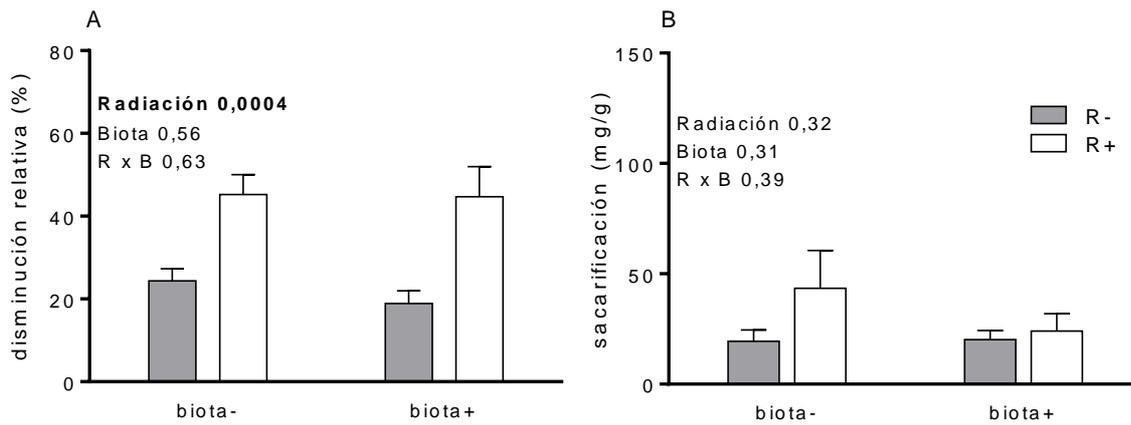
radiación	broza	media	
R-	<i>Pappostipa</i> spp.	0,099	a
R-	<i>Mulinum spinosum</i>	0,141	b
R-	<i>Nothofagus antarctica</i>	0,167	b
R-	<i>Populus nigra</i>	0,215	c
R+	<i>Pappostipa</i> spp.	0,242	c d
R+	<i>Mulinum spinosum</i>	0,243	c d
R+	<i>Nothofagus antarctica</i>	0,268	d
R+	<i>Populus nigra</i>	0,406	e

D

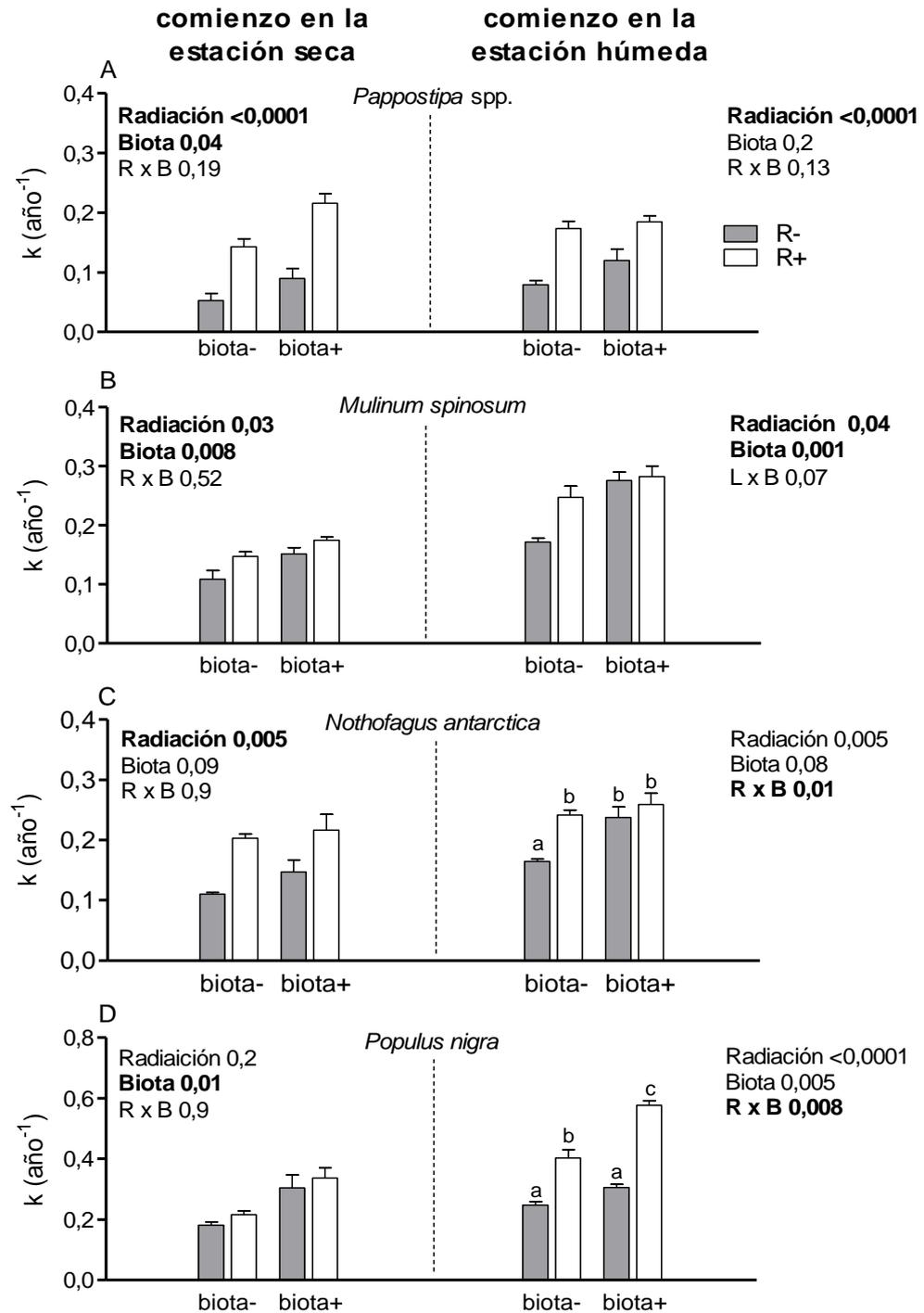
biota	broza	media	
biota-	<i>Mulinum spinosum</i>	0,163	a
biota+	<i>Pappostipa</i> spp.	0,165	a
biota-	<i>Pappostipa</i> spp.	0,176	a
biota-	<i>Nothofagus antarctica</i>	0,206	b
biota+	<i>Mulinum spinosum</i>	0,221	b
biota+	<i>Nothofagus antarctica</i>	0,229	b
biota-	<i>Populus nigra</i>	0,294	c
biota+	<i>Populus nigra</i>	0,328	c



**Figura S3.1.** Dinámica de la materia orgánica remanente (%) de broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) con dos niveles de biota: reducida (biota-, línea punteada) y total (biota +, línea llena); y de radiación: reducida (R-, gris) y total (R+, negro). Se muestra el promedio y el error estándar (n=5) para cada tratamiento en cada fecha.



**Figura S3.2.** A) Disminución relativa del contenido de lignina\* (%) de broza de *Pappostipa* spp. al final de la estación húmeda del experimento iniciado en mayo; y B) sacarificación (mg/g) en broza de *Pappostipa* spp. al año de iniciado el experimento con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota +); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar (n=3-5). \*el contenido de lignina se determinó con el método de detergente ácido según Van Soest (1963).



**Figura S3.3.** Constante de descomposición ( $k$ , año<sup>-1</sup>) de broza de *Pappostipa* spp. (A) y *Mulinum spinosum* (B), *Nothofagus antarctica* (C) y *Populus nigra* (D) calculada con datos de un año cuando la descomposición comenzó en la estación seca (izquierda) y en la estación húmeda (derecha) con dos niveles de biota: reducida (biota-) y total (biota+); y de radiación: reducida (R-) y total (R+). Se muestra el promedio y el error estándar ( $n=5$ ).