

Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

**Efecto de las propiedades edáficas y la composición vegetal sobre los patrones de
emisión de N₂O, CH₄ y CO₂ en el Parque Nacional Palo Verde**

Tesis para optar por el grado de Licenciatura en Biología con énfasis en Ecología de los
bosques tropicales

Erika Kristel Salas Hernández
B05720
Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
2018

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Cristina Chinchilla Soto, Ph.D.

Directora de tesis

Daniel Briceño Lobo, M.Sc.

Presidente del Tribunal Examinador

Andrea Vincent Rossi, Ph.D.

Lectora de tesis

Eduardo Chacón Madrigal, Ph.D.

Miembro del Tribunal Examinador

Roberto Cordero Solórzano, Ph.D.

Lector de tesis

Erika Kristel Salas Hernández

Postulante

*“Una vez que estuviste en el espacio,
aprecias lo pequeña y frágil que es la Tierra.”*

Valentina Tereshkova

AGRADECIMIENTOS

Agradezco primero a Dios y a mi familia por todo el apoyo incondicional y los momentos de motivación que fueron necesarios para poder concluir este largo proceso de arduo trabajo y enseñanza.

En especial agradecimiento a mi tutora, Cristina, por el apoyo y trabajo que hemos compartido desde hace varios años en el inicio del proyecto. Todo lo que me ha enseñado, en especial el valor de la disciplina durante el trabajo, no tiene precio. De igual manera agradezco a Andrea Vincent y a Roberto Cordero por sus aportes durante la realización de este trabajo, tanto en el campo como durante la escritura.

Agradezco a todo el personal de la Estación Biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales, en especial al Dr. Mahmood Sassa y Davinia Vieto por su colaboración con la logística en el campo. Al personal del Área de Conservación Arenal-Tempisque por su asistencia en la logística dentro del Parque Nacional Palo Verde.

A todas las personas que colaboraron en las giras de campo, en especial a Giovanni Mora, Marcela Mora, Dyan Morales, María José Gómez y Szabrina Kornyei, por su ayuda durante los muestreos. A Dania Herrena y Dayana Vega por su contribución en el análisis de datos y ayuda en las figuras. A Paul Esker por su gran ayuda en el análisis estadístico.

Al personal del Centro de Investigación en Contaminación Ambiental (CICA) de la Universidad de Costa Rica (UCR), en especial al Laboratorio de Gases de Efecto Invernadero y Captura de Carbono por su contribución en el análisis de muestras. A Ana Gabriela Pérez y Ronny Barboza por su aporte en el análisis de datos. A José Manuel Monge, Mayela Monge, Leonel Bustamante, y Juan Sebastián Hernández por su ayuda en la preparación de las muestras. Al Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la UCR por su apoyo en el análisis de muestras de suelo.

A Braulio Vílchez por establecer y facilitar los datos de las parcelas establecidas en el proyecto del cual forma parte esta investigación. A Jennifer Powers por facilitarnos el uso de las parcelas en Palo Verde para la realización de este proyecto. Al Consejo Nacional de Rectores (CONARE) por la aprobación de los proyectos FEES (UCR VI 802-B5-652 y 111-B7-651) que permitieron la realización de esta investigación.

Finalmente, agradezco a todas las personas que contribuyeron de alguna manera en la finalización de este largo proyecto. Esta investigación está dedicada a todos nosotros.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
MARCO TEÓRICO	2
1. Antecedentes	2
2. Justificación	9
OBJETIVOS	11
Objetivo General	11
Objetivos Específicos	11
MATERIALES Y MÉTODOS	12
RESULTADOS	24
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIONES	45
BIBLIOGRAFÍA	47
ANEXO	59

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Principales características de las parcelas de estudio en el Parque Nacional Palo Verde (Datos facilitados por Jennifer Powers, Braulio Vílchez y German Vargas).....	14
Cuadro 2. Caracterización física del suelo (primeros 15 cm de profundidad) en las parcelas utilizadas para el muestreo de gases de efecto invernadero en el Parque Nacional Palo Verde. Las muestras de suelo fueron recolectadas en mayo 2015.....	26
Cuadro 3. Caracterización química del suelo (primeros 15 cm de profundidad) en las parcelas utilizadas para el muestreo de gases de efecto invernadero en el Parque Nacional Palo Verde. Las muestras de suelo fueron recolectadas en mayo 2015 y octubre 2016.....	26
Cuadro 4. Modelos estadísticos seleccionados del efecto de factores edáficos y climáticos sobre las emisiones de N ₂ O, CH ₄ y CO ₂	35
Cuadro 5. Área basal relativa y contenido de N en hojas determinados para las parcela del sitio de estudio.....	36
Cuadro A. 1 Modelos utilizados para la selección del modelo ideal del efecto de los factores edáficos sobre las emisiones de N ₂ O, CO ₂ y CH ₄	60
Cuadro A. 2 Probabilidad asociada a cada factor en los modelos seleccionados de cada gas.....	62

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de tipos de suelo y ubicación de parcelas en el Parque Nacional Palo Verde. Las letras indican el estado de sucesión del bosque, Y indica estado joven y M indica estado tardío.....	13
Figura 2. Cámaras utilizadas en el muestreo de gases de efecto invernadero. Las dimensiones de las tapas son 0.5 m de largo, 0.3 m de ancho y 0.1 m de alto.....	16
Figura 3. Precipitación total diaria (barras azules) y temperatura promedio (línea negra), máxima y mínima (líneas grises) del aire durante el período de estudio. Datos obtenidos de la estación meteorológica en la Estación Biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales (9° 56' 23.6" N, 84° 2' 35.7" O).....	24
Figura 4. Temperatura del suelo durante el período de muestreo para parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Líneas verticales corresponden al error estándar.....	27
Figura 5. Espacio poroso lleno de agua (EPLA) en el suelo durante el período de muestreo para parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Líneas verticales corresponden al error estándar.....	28
Figura 6. Nitrógeno (N) disponible en el suelo ($N-NO_3^- + N-NH_4^+$) durante el período de muestreo para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa.....	30
Figura 7. Flujos promedio mensuales de N_2O del suelo en el Parque Nacional Palo Verde para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Las barras verticales indican error estándar.....	31
Figura 8. Flujos promedio mensuales de CH_4 del suelo en el Parque Nacional Palo Verde para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los flujos positivos indican emisión y los negativos indican captura. Los bloques azules indican la estación lluviosa. Las barras verticales indican error estándar.	32

Figura 9. Flujos promedio mensuales de CO₂ del suelo en el Parque Nacional Palo Verde para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Las barras verticales indican error estándar.....33

Figura A 1. Concentración de CO₂ dentro de las cámaras a lo largo del tiempo a partir del cierre de éstas. Las mediciones fueron realizadas en diciembre 2015 en una parcela de suelo tipo Entisol (Y_15_ent).....59

Figura A. 2 Flujos de N₂O medido durante 24 horas en una parcela de suelo Entisol (Y_15_ent) en octubre 2015. La línea roja indica el flujo promedio medido en las tres cámaras durante las 24 horas de muestreo.....59

RESUMEN

El cambio climático actual generado por procesos antropogénicos ha afectado las emisiones de gases de efecto invernadero. Los pocos estudios realizados en el bosque tropical seco han propuesto que las emisiones naturales de estos gases se ven afectadas principalmente por la disponibilidad de agua en el suelo, por características edáficas (textura, densidad aparente, porosidad, contenido de nutrientes) y por características bióticas (composición vegetal) que determinan la cantidad de nutrientes.

Se propuso caracterizar patrones temporales de gases de efecto invernadero como óxido nitroso (N_2O), metano (CH_4) y dióxido de carbono (CO_2) en un bosque tropical seco estacional en el Parque Nacional Palo Verde en Guanacaste, Costa Rica. En este estudio se utilizó el método de cámaras estáticas para el muestreo de gases de efecto invernadero. Se caracterizaron las propiedades edáficas y la composición vegetal, y se utilizaron modelos de regresión lineal y modelos lineales mixtos para evaluar el efecto de estos factores y la lluvia sobre los flujos de gases.

Se obtuvo que los flujos de N_2O , CH_4 y CO_2 del suelo siguieron el patrón estacional de las lluvias, fenómeno que ha sido observado anteriormente en bosques tropicales secos. Las propiedades edáficas medidas como el espacio poroso lleno de agua (EPLA), el porcentaje de arcilla en el suelo, los nitratos disponibles y la temperatura, tuvieron efectos diversos sobre los flujos de los gases. Para los tres gases, la interacción entre la humedad del suelo, medido como EPLA, y el porcentaje de arcillas fue un factor importante en la determinación de los flujos del suelo. Contrario a lo esperado, no se encontró una relación entre la vegetación (determinada por área basal total) o el área basal relativa de leguminosas y los flujos de los gases medidos.

Los resultados demostraron la importancia de las características edáficas para modular el efecto de la lluvia y el tiempo de permanencia en condiciones óptimas para determinar el comportamiento de los diversos flujos. Estos datos sugieren que estudios a plazos más largos podrían permitir establecer cómo variaciones en los patrones de lluvia en diferentes escalas temporales pueden determinar el funcionamiento del bosque como un emisor o un sumidero de gases con efecto invernadero.

MARCO TEÓRICO

1. Antecedentes

Cambio climático y gases de efecto invernadero

El cambio climático se define como las alteraciones identificables estadísticamente en los promedios y variaciones de propiedades climáticas que persisten durante largos períodos de tiempo, usualmente décadas (IPCC, 2013). Este cambio en el clima está dado a partir de procesos naturales inherentes del planeta o por cambios persistentes antropogénicos en la composición atmosférica (IPCC, 2013). Aunque los cambios en el clima se pueden dar por procesos naturales, el cambio climático global actual es causado principalmente por aumentos en las concentraciones atmosféricas de ciertos gases de efecto invernadero (GEI), como óxido nitroso (N_2O), metano (CH_4) y dióxido de carbono (CO_2) debido a las actividades humanas (IPCC, 2013).

La capacidad relativa de un GEI para retener energía en forma de calor se conoce como potencial de calentamiento, el cual es de 1 para el CO_2 , 28 para el CH_4 y 265 para el N_2O (IPCC, 2014). Estos gases, principalmente el N_2O , CH_4 y CO_2 tienen una larga vida en la atmósfera y, por lo tanto, cuando son acumulados se altera la concentración natural en ésta (Hansen & Sato 2004, Prather et al. 2012), causando un forzamiento radiativo positivo en el planeta y, por ende, calentamiento. Muchos de estos GEI son producidos principalmente por el cambio en el uso del suelo (Pielke et al., 2002), en los campos agrícolas mediante el uso de fertilizantes (Snyder et al., 2009) y en las zonas industriales por la contaminación del aire (Ramanathan & Feng, 2009). Desde 1750 se ha observado un incremento en las concentraciones atmosféricas de N_2O , CH_4 y CO_2 en un 20%, 150% y 40% respectivamente y con ello, un aumento en la temperatura global (IPCC 2014).

Flujos naturales de gases de efecto invernadero en el bosque tropical seco

Los gases de efecto invernadero como N_2O , CH_4 y CO_2 producidos de manera natural se ven afectados por factores tanto bióticos como abióticos del ecosistema. En los bosques tropicales secos, los flujos de estos gases son controlados principalmente por la disponibilidad de agua en el suelo (Marín-Spiotta & Sharma, 2013), por la cantidad y composición del sustrato disponible en la materia orgánica (Campo & Merino, 2016), por los microorganismos que controlan los procesos de transformación de la materia orgánica (Butterbach-Bahl et al. 2013) y por las propiedades físico-químicas del suelo que controlan

la difusión de gases y el movimiento del agua (Brown et al. 2012, Butterbach-Bahl et al. 2013).

Se ha observado que las características climáticas como los patrones de precipitación y la temperatura del suelo son las que rigen principalmente los patrones de los flujos de GEI en los bosques tropicales (Conant et al. 2011, Marín-Spiotta & Sharma 2013). A pesar de que altas temperaturas se han relacionado con aumentos en las actividades metabólicas de los microorganismos en ecosistemas templados limitados por temperatura, esta transformación de la materia orgánica en los ecosistemas tropicales de bajura depende de otros factores como la humedad disponible y la calidad de la materia orgánica (Giardina & Ryan 2000, Conant et al., 2011). La precipitación es uno de los principales factores que afecta los flujos de GEI del suelo en el bosque tropical seco por cuanto altera la tasa de descomposición de la materia orgánica (Marín-Spiotta & Sharma, 2013). Menor precipitación suele conllevar a aumentos en la capa de materia orgánica en el suelo y mayor almacenamiento de C debido a una disminución en la tasa de descomposición (Campo & Merino, 2016); disminuyendo así los flujos de GEI.

Las características fisicoquímicas del suelo afectan los ciclos de C y N, y así los flujos de GEI (Brown et al., 2012). La textura, el contenido de agua y la porosidad del suelo, determinados por el EPLA, están relacionados con diferencias en la difusión de gases, en la disponibilidad de nutrientes (Butterbach-Bahl et al., 2013) y en las tasas de actividad metabólica (Linn & Doran 1984, Butterbach-Bahl et al. 2013). Por su parte, la composición vegetal puede afectar las características del suelo mediante alteraciones en el microclima y en el contenido de nutrientes en la hojarasca (Gei & Powers, 2013) y, por lo tanto, en los flujos de GEI. Grupos funcionales como leguminosas, la mayoría caracterizadas por su capacidad de fijación de N_2 y alto contenido de N en sus hojas, pueden alterar la composición química del suelo (Powers & Tiffin, 2010) favoreciendo la actividad metabólica de los microorganismos y así los procesos de descomposición.

Óxido Nitroso

El nitrógeno puede ser emitido a la atmósfera principalmente en forma de N_2O , NO_x , N_2 , entre otros. Las emisiones de N_2O que ocurren de manera natural en el suelo se deben a la presencia de microorganismos. Estos microorganismos utilizan los procesos de nitrificación para convertir el nitrógeno disponible en el suelo en nitratos (Breuer et al.,

2000). Posteriormente, los procesos de desnitrificación convierten los nitratos en N_2O emitido hacia la atmósfera (Breuer et al. 2000, Butterbach-Bahl et al. 2013). Otros procesos que generan emisiones de este gas son la nitrificación autotrófica, la descomposición abiótica del nitrato de amonio, la desnitrificación en ambientes anóxicos, la reducción de nitrato a amonio y la desnitrificación de compuestos orgánicos nitrogenados con óxido nítrico (Butterbach-Bahl et al., 2013).

En los estudios realizados en bosques tropicales secos de Suramérica (Davidson et al., 2004) y África (Blackie et al., 2014), la humedad del suelo ha sido el principal factor que influencia las emisiones de N_2O en el suelo (Heinen 2006, Butterbach-Bahl et al. 2013). El incremento del EPLA, específicamente a más de un 70% (Pihlatie et al. 2004, Schindlbacher et al. 2004, Del Prado et al. 2006, Brown et al. 2012, Butterbach-Bahl et al. 2013), favorece las emisiones de este gas porque la desnitrificación se ve favorecida al generarse las condiciones anóxicas ideales para que ocurra la respiración anaeróbica utilizando NO_3^- (Heinen 2006, Groffman et al. 2009). Sin embargo, aumentos en el EPLA entre un 35-60% también incrementan las emisiones debido a que se favorece la nitrificación (Bateman & Baggs, 2005). Además, se han observado altas emisiones de N_2O durante el paso de la estación seca a la lluviosa debidos al aumento en la humedad del suelo (Groffman et al., 2009), por lo que se favorecen las emisiones de este gas al iniciar la época lluviosa. Asimismo, las altas temperaturas favorecen las emisiones de N_2O puesto que la desnitrificación es un proceso metabólico microbiano sensible a cambios en temperatura y aumenta con la temperatura del suelo (Schindlbacher et al. 2004, Schaufler et al. 2010, Butterbach-Bahl et al. 2013).

También, las emisiones de N_2O están regidas por la cantidad de N disponible (como NO_3^- y NH_4^+) en el suelo, la cual suele verse fuertemente influenciada por la composición vegetal de la zona (Reed et al., 2008) ya que con ésta varía la biomasa de hojarasca y su contenido de C y N, que posteriormente estará disponible en el suelo para los microorganismos (Parkin 1987, Chapin et al. 2011). Las plantas leguminosas son comunes en el bosque tropical seco (Gei & Powers, 2013) y en su mayoría están caracterizadas por tener la habilidad de fijar N_2 por medio de nódulos en sus raíces, tener mayor contenido de C y N en las hojas (Powers & Tiffin, 2010) y mayores tasas de mineralización de N (Gei & Powes, 2013), lo que suele provocar cambios en el contenido de nutrientes del suelo a su

alrededor (Powers & Tiffin, 2010). Al haber una mayor disponibilidad de N en de la hojarasca, se espera que zonas con mayor número de leguminosas contengan mayor contenido de N en el suelo y consecuentemente generen mayores emisiones de N₂O.

Metano

Los flujos de CH₄ en bosques tropicales, al igual que los de N₂O, se rigen principalmente por el contenido de agua del suelo y la temperatura de éste (Davidson et al. 2004, Yvon-Durocher et al. 2014). Al ser el agua el factor limitante en la actividad metabólica de los microorganismos en el bosque tropical seco (Jaramillo & Sanford 2009, Murphy & Lugo 2009), se espera que los flujos varíen según los cambios en el EPLA al iniciar la época lluviosa. Además, los suelos con bajo contenido de agua se comportan principalmente como sumideros del CH₄, secuestrándolo de la atmósfera por la acción de microorganismos (Le Mer & Roger 2001, Wood & Silver 2012, Tate 2015), por lo que habría una mayor captura de CH₄ durante la época seca.

La principal forma de captura del CH₄ atmosférico en el suelo ocurre por la oxidación aeróbica de los microorganismos (Zhuang et al., 2013), en la cual las bacterias metanotrofas utilizan el CH₄ como fuente energética (Blankinship et al., 2010). Al incrementar la precipitación durante la época lluviosa, las moléculas de agua desplazan al aire de los poros en el suelo, aumentando el EPLA, lo que provoca que se reduzca la difusión del CH₄ y la disponibilidad de O₂ (Blankinship et al. 2010, Zhuang et al. 2013). Lo anterior genera condiciones anóxicas que son tóxicas para las bacterias metanotrofas (Wang & Ineson, 2003), disminuye la oxidación aeróbica del CH₄ (Le Mer & Roger 2001, Davidson et al. 2004, Zhuang et al. 2013) y se favorece la actividad de las bacterias metanogénicas (Dutaur & Verchot 2007, Blankinship et al. 2010, Nahlik & Mitsch 2011), las cuales producen CH₄ y requieren estrictas condiciones anaeróbicas (Le Mer & Roger, 2001). Se espera que conforme aumente el EPLA durante la época lluviosa, se reduzca el flujo de captura del CH₄ ya que se estará restringiendo la oxidación aeróbica del CH₄ y se favorecerá la metanogénesis.

La composición vegetal afecta las emisiones de CH₄ puesto que determina la disponibilidad de C y N para ser utilizados por los microorganismos (Bridgham et al. 2013, Bass et al. 2014). Además, se ha observado que la entrada de N en el suelo reduce el consumo de CH₄ por parte de las bacterias metanotrofas, principalmente durante la época

lluviosa (Liu & Greaver 2009, Blankinship et al. 2010, Veldkamp et al. 2013), ya que los iones de NH_4^+ compiten con el CH_4 por el sitio activo de la amonio-monooxigenasa, una de las enzimas encargadas de la oxidación del CH_4 (King & Schnell 1994, Wang & Ineson 2003). También, la reducción de NO_3^- a NO_2^- genera condiciones tóxicas en suelo que impiden la actividad de las bacterias que oxidan al CH_4 (Wang & Ineson, 2003). Debido a que la disponibilidad de N en el suelo tiene un efecto sobre la captura del CH_4 (Blankinship et al. 2013, Wang & Ineson 2003), y esta disponibilidad de N a su vez depende de la calidad de la hojarasca (Ayres et al. 2009, Chapin, et al. 2011), se espera que suelos con mayor cantidad de árboles fijadores de N, tales como las leguminosas, capturen menos CH_4 .

Dióxido de Carbono

Los flujos de CO_2 en el suelo que ocurren de manera natural consisten en emisiones que provienen de la respiración autotrófica (raíces de las plantas) y heterotrófica de los organismos (Adachi et al. 2009, Chapin et al. 2011). Los microorganismos del suelo contribuyen a la liberación de este gas durante la activación de procesos metabólicos, principalmente la respiración celular, proceso que también ocurre en las raíces (Raich & Schlesinger 1992, Karhu et al. 2014).

La temperatura y la humedad del suelo son los principales factores que rigen la respiración del suelo a nivel global (Chapin et al., 2011); sin embargo, en el bosque tropical seco, el contenido de agua en el suelo es el principal factor que afecta la actividad metabólica de los microorganismos del suelo, tal como la descomposición (Jaramillo & Sanford, 2009), ya que mayor disponibilidad de agua en el suelo conlleva a un aumento en la disponibilidad de C (Marín-Spiotta & Sharma, 2013) y, consecuentemente, en la respiración de los microorganismos al iniciar la época lluviosa (Powers et al. 2009b, Schaufler et al. 2010, Anaya et al. 2012, Campo & Merino 2016). Sin embargo, cuando hay un alto contenido de agua en el suelo se generan condiciones anóxicas (Novara et al., 2012) que dificultan la difusión de O_2 e impiden la respiración aeróbica (Adachi et al., 2009). Debido a lo anterior, se espera que el aumento en el contenido de agua en suelo durante la época lluviosa conlleve a incrementos en las emisiones de CO_2 ; sin embargo, si las condiciones del suelo contribuyen a que se dé la anegación de éste, se espera que las emisiones de CO_2 se reduzcan.

La composición vegetal puede afectar las emisiones de CO₂ por cuanto contribuye a determinar la disponibilidad de C y N en el suelo según el contenido de estos nutrientes en las hojas (Ayres et al. 2009, Russell et al. 2010). En suelos limitados por N, la entrada de este nutriente suele conllevar a una mayor tasa de descomposición (Schlesinger & Andrews 2000, Craine et al. 2001, Cleveland & Townsend 2006). Sin embargo, cuando la respiración del suelo no está limitada por la disponibilidad de N, una deposición excesiva de N puede provocar una reducción en la tasa de descomposición (Janssens et al., 2010). Se espera que suelos con mayor cantidad de leguminosas, tengan por tanto mayor contenido de N y C en la hojarasca (Jeffries et al. 2003, Powers & Tiffin 2010), y así haya una alta tasa de respiración del suelo aun cuando es posible que la disponibilidad de N no se encuentre limitando la descomposición (Vitousek & Howarth 1991, Raich 2017).

Emisión de gases de efecto invernadero en bosque tropical seco estacional

El bosque tropical seco estacional (BTSE) ocupa alrededor de un 40% de la superficie total de los bosques tropicales (Miles et al., 2006) y se caracteriza por recibir menos de 2000 mm de lluvia anual y tener una época seca que dura de cuatro a seis meses (Murphy & Lugo, 2009). Debido a la baja disponibilidad de agua, la precipitación suele ser el principal factor que controla la mayoría de los procesos ecosistémicos (Campo & Merino, 2016). Una larga estación seca reduce las tasas de descomposición en el suelo provocando la acumulación de materia orgánica (Jobbágy & Jackson, 2000). Esto ha provocado que, al empezar la época lluviosa, se puedan observar altas emisiones de GEI como CO₂ y N₂O porque existe un almacenamiento de materia orgánica en el suelo (Butterbach-Bahl et al. 2013); sin embargo, son pocos los estudios de patrones de emisión de GEI realizados en bosques secos tropicales (Blackie et al., 2014).

Cambios en los patrones de precipitación y aparición de sequías extremas han afectado las emisiones de GEI del suelo en bosques tropicales secos (Clark 2004, Campo & Merino, 2016). Se ha observado que las largas e intensas sequías en los bosques secos tropicales provocan una mayor acumulación de C en el suelo comparada con una época seca de años sin el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO), el cual es liberado como emisiones de CO₂ de alta intensidad (Jaramillo et al., 2003) por la activación rápida y masiva de los microorganismos del suelo debido al inicio de las lluvias (Keller et al. 1986, Davidson et al. 1993, Sierra et al. 2014). Una vez que se reduce la disponibilidad de O₂ por

incrementos en el EPLA debido a intensas precipitaciones, se liberan GEI como N₂O, CH₄ y CO₂ (Heinen 2006, Groffman et al. 2009). Además, estos cambios en patrones de precipitación pueden llevar a la alteración de servicios ecosistémicos brindados por el BTSE, tales como la disponibilidad de agua, producción agroforestal, captura de carbono, diversidad ecológica y polinización (Allen et al., 2017).

Se ha observado en los BTSE de México que durante la época seca las emisiones de N₂O son muy bajas y se pueden comparar con aquellas emisiones generadas por pastizales sin fertilizar (Davidson et al., 1991). Sin embargo, pocas lluvias de alta intensidad provocan mayores flujos de emisión de este gas que pueden llegar a representar hasta un 20% de las emisiones de N₂O anuales para este tipo de bosque (Davidson et al. 1991, Van Lent et al. 2015).

Diversos modelos climáticos estiman una reducción en la precipitación de los BTSE (Duffy et al. 2015, Chadwick et al. 2016). Se espera que este tipo de ecosistema se vuelva más sensibles a la reducción en la precipitación alterando la distribución de especies y procesos ecosistémicos (Enquist & Enquist 2011, Allen et al. 2017). La alteración en los ciclos de precipitación tiene un gran efecto sobre el metabolismo de los microorganismos terrestres ya que el contenido de agua en el suelo es considerado el factor limitante de la mayoría de procesos metabólicos provocando cambios en los flujos de N₂O, CH₄ y CO₂ (Potter et al. 1996, Bridgham et al. 2013).

2. Justificación

El cambio climático actual está dado por efectos antropogénicos, principalmente las emisiones de gases de efecto invernadero (GEI), el cual genera cambios importantes en los ecosistemas (IPCC, 2014). Estas alteraciones climáticas se ven reflejadas en los cambios en patrones de precipitación, aumento de temperatura atmosférica, cambios en la biodiversidad, entre otros (Lewis et al. 2009, Clark et al. 2013).

Los bosques tropicales tienen un rol importante en el efecto invernadero del planeta ya que pueden tanto emitir como capturar GEI como N₂O, CH₄ y CO₂ (Dalal & Allen, 2008); sin embargo, la información sobre el efecto de las emisiones provenientes de los bosques tropicales secos estacionales es limitada (Blackie et al., 2014). Las emisiones de estos tres gases en el bosque tropical seco están fuertemente influenciadas por los patrones de precipitación (Schwendenmann et al. 2003, Rowlings et al. 2012), así como por factores físicos del suelo como textura, porosidad y densidad del suelo (Bateman & Baggs, 2005) que determinan el movimiento del agua y los gases, por la calidad de materia orgánica (Russell et al. 2010, Ayres et al. 2009), y por la biomasa microbiana (Schwendenmann et al., 2003).

El bosque tropical seco estacional generalmente contiene menor cantidad de carbono en su biomasa aérea que otros ecosistemas tropicales (Jobbágy & Jackson, 2000); sin embargo, estos bosques tienden a acumular una mayor asignación de recursos a estructuras subterráneas (Jaramillo et al., 2011) y la cantidad de materia orgánica disponible en el suelo afecta las emisiones de N₂O, CO₂ y CH₄, provocando así que el bosque se vuelva vulnerable al cambio climático (Allen et al., 2017). Lo anterior es de gran importancia a nivel global ya que el bosque tropical seco representa un 49% de la cobertura vegetal de Centroamérica y un 42% de toda la vegetación tropical (Murphy & Lugo, 2009), además de poseer una cantidad importante de especies endémicas (Pennington et al. 2009, Enquist & Enquist 2011, Allen et al. 2017).

En Costa Rica se espera que las zonas altas sean muy sensibles a cambios en temperatura mientras que las zonas de baja altitud (como es el caso de los bosques tropicales secos) sean más sensibles a los cambios en los patrones de precipitación (Enquist 2002, Enquist & Enquist 2011). Es por esta razón que es importante dilucidar cuáles son los mecanismos que controlan la emisión de GEI en estas áreas muchas veces dominadas por un mosaico de suelos con propiedades físicas contrastantes (Jaramillo et al., 2011).

En términos generales para el área de estudio se hipotetiza:

1. Las emisiones de N_2O aumentan al iniciar la época lluviosa y son mayores en suelos con mayor contenido de arcilla que permiten mayor retención de agua. También las emisiones de N_2O son mayores en áreas con mayor cantidad de leguminosas al probablemente haber mayor disponibilidad de N en el suelo.
2. Los flujos de CH_4 se ven afectados por el EPLA, el cual depende de la estacionalidad de la precipitación y el contenido de arcillas, y es mayor durante la época lluviosa en suelos muy arcillosos (como los Vertisoles), por lo que la captura de CH_4 por parte de microorganismos disminuye.
3. Las emisiones de CO_2 aumentan en la época lluviosa hasta la anegación del suelo, lo que restringirá la producción y difusión de este gas. Suelos con alto contenido de arcillas permiten mayor retención de agua, por lo que hay mayor flujo de este gas cuando no hay condiciones de anegamiento. Asimismo, las emisiones de CO_2 son mayores en zonas con leguminosas por una posible mayor disponibilidad de N en el suelo.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar cómo los patrones estacionales de flujo de gases de efecto invernadero (N_2O , CH_4 y CO_2) están afectados por la precipitación, las características del suelo y la composición vegetal del bosque en el Parque Nacional Palo Verde.

Objetivos Específicos

1. Determinar las propiedades edáficas del bosque donde se realizarán las mediciones de gases de efecto invernadero (N_2O , CH_4 y CO_2).
2. Caracterizar los patrones temporales de emisión de N_2O , CH_4 y CO_2 en suelos con diferentes propiedades edáficas en el Parque Nacional Palo Verde.
3. Determinar si la presencia de leguminosas está correlacionada con la disponibilidad de N en el suelo y así, con las emisiones de N_2O , CH_4 y CO_2 .

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Sitio de estudio

La investigación se realizó en el Parque Nacional Palo Verde (10°23'50"N, 85°19'24"O) ubicado en el cantón de Bagaces, provincia de Guanacaste, Costa Rica. El Parque Nacional Palo Verde forma parte del Área de Conservación Arenal Tempisque y cuenta con 19000 ha de bosque tropical seco estacional y humedales. El bosque tropical seco estacional recibe hasta 2000 mm de precipitación anual y la estación seca suele tener una duración de cuatro a seis meses (finales de diciembre a inicios de mayo) (Becknell et al., 2012). La temperatura promedio anual es 25°C aproximadamente (Gillespie et al., 2000). Los tipos de suelo dominantes en el Parque Nacional Palo Verde son Inceptisoles de origen volcánico y Vertisoles (Powers et al., 2009a).

El estudio se realizó en ocho parcelas de 50 m × 20 m cada una. Seis de estas parcelas fueron establecidas en el año 2008 como parte de un estudio a largo plazo de Powers y colaboradores (2009a). Las dos parcelas restantes fueron establecidas en el 2015 como parte del proyecto de investigación en el que se enmarca esta tesis (Cuadro 1). Seis de las parcelas ya han sido descritas anteriormente como parte de otras investigaciones (Powers et al., 2009a) en términos de estructura vegetal y se cuenta con datos de identificación y cuantificación para todas las especies con un diámetro de altura de pecho (DAP) mayor a 5 cm (Cuadro 1). Asimismo, para las otras dos parcelas sólo se cuenta con datos de identificación y cuantificación para las especies con un DAP mayor a 5 cm (Vílchez et al. 2018, Datos sin publicar).

El muestreo se realizó durante los meses de mayo, agosto, septiembre, octubre y noviembre del año 2015; los meses de febrero, mayo, octubre y diciembre del año 2016; y mayo del 2017. Lo anterior para incluir la época seca, la época lluviosa y las épocas de transición.

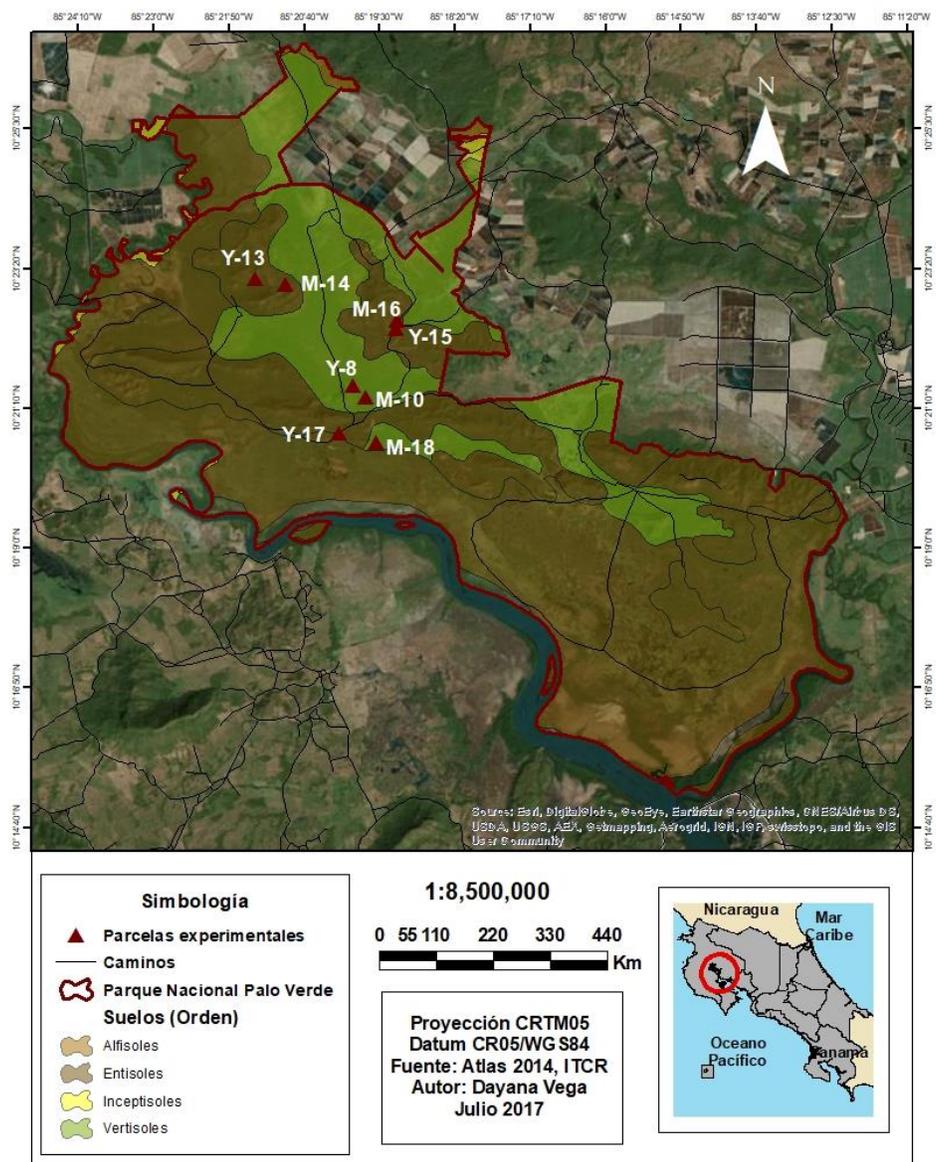


Figura 1. Mapa de tipos de suelo y ubicación de parcelas en el Parque Nacional Palo Verde. Las letras indican el estado de sucesión del bosque, Y indica estado joven y M indica estado tardío.

Cuadro 1. Principales características de las parcelas de estudio en el Parque Nacional Palo Verde (Datos facilitados por Jennifer Powers, Braulio Vílchez y German Vargas).

Código de parcela	Tipo de suelo†	Edad del bosque	Área basal (m ² /ha)	Especie dominante*	Índice de diversidad de Shannon	Índice de diversidad de Simpson (1-D)
Y-8-ver	Vertisol	Joven	9.596	<i>Trichilia trifolia</i>	1.86	0.75
M-10-ver	Vertisol	Maduro	29.123	<i>Coccoloba venosa</i>	1.68	0.70
Y-13-ent	Entisol	Joven	15.367	<i>Rehdera trinervis</i>	1.88	0.79
M-14-ent	Entisol	Maduro	27.051	<i>Spondias mombin</i>	2.11	0.85
Y-15-ent	Entisol	Joven	11.128	<i>Semialarium mexicanum</i>	2.28	0.85
M-16-ent	Entisol	Maduro	14.262	<i>Luehea candida</i>	2.28	0.86
Y-17-ent	Entisol	Joven	21.664	<i>Guazuma ulmifolia</i>	1.70	0.74
M-18-ent	Entisol	Maduro	27.450	<i>Guazuma ulmifolia</i>	2.69	0.92

†Clasificación basada en el mapa de suelos (Figura 1).

*Especie con mayor número de tallos en la parcela.

2. Caracterización inicial de las parcelas

Para la caracterización fisicoquímica de los suelos (excepto densidad aparente) se tomó una muestra compuesta al azar de cinco submuestras en cada una de las parcelas de los primeros 15 cm de profundidad en mayo 2015. Se utilizó un barreno tipo holandés y la muestra fue homogenizada mediante el método de cuarteo hasta llegar a una muestra representativa de aproximadamente 1 kg. Como parte de esta caracterización se realizaron los ensayos que se detallan a continuación:

2.1. Densidad aparente. Para la determinación de la densidad aparente del suelo, en cada parcela se tomaron tres muestras de suelo no disturbadas en recipientes metálicos de volumen conocido (100.14 cm³) durante la campaña de muestreo en junio 2017. Posteriormente el suelo fue secado en una estufa a 105°C durante 24 horas y pesado en una balanza granataria Ohaus® Scout™ Pro SP4001 (±0.1 g), para determinar la cantidad de suelo/volumen (g/cm³).

2.2. Densidad de partículas. A partir de la muestra de suelo compuesta de cada parcela se determinó la densidad de partículas como la masa de sólidos en suelo entre el volumen de los mismos (g/mL), según el método descrito por Henríquez y Cabalceta (2002). En resumen, se colocaron 100 g de suelo seco en balones aforados

previamente calibrados y se agregaron 100 mL de agua previamente hervida. Se llevó a ebullición y se movió lentamente con el fin de eliminar las partículas de aire en el suelo. Se dejó enfriar y se llevó a la marca de aforo para posteriormente pesar el balón.

2.3. Textura del suelo. A partir de una muestra de suelo compuesta de cada parcela recolectada en mayo del 2015 se determinó el contenido de arena, limo y arcilla por el método del hidrómetro de Bouyoucos (1936). El análisis fue realizado en el Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Universidad de Costa Rica.

2.4. Análisis de propiedades químicas. A partir de una muestra de suelo compuesta de cada parcela se realizó un análisis químico para determinar el porcentaje de C orgánico, el porcentaje de N orgánico, el porcentaje de materia orgánica, la relación C/N y el pH. El porcentaje de C y N orgánico total se determinó mediante combustión seca utilizando el método de Dumas (Carter, 1993). El pH se midió en una suspensión 1:2.5 de suelo:agua. Estos análisis fueron realizados en el CIA de la Universidad de Costa Rica.

3. Muestreo de gases de efecto invernadero

El muestreo de gases de efecto invernadero comenzó al inicio de la estación lluviosa en mayo del 2015 y se realizaron cuatro muestreos durante la estación lluviosa (agosto, septiembre, octubre y noviembre). En el 2016, se realizó un muestreo durante la estación seca (febrero) y tres durante la estación lluviosa (mayo, octubre y diciembre). El último muestreo se realizó a durante la estación lluviosa en mayo 2017.

La diferencia en las frecuencias de muestreo entre las estaciones se debe a que, al estar el suelo seco, las emisiones de gases como N_2O , CH_4 y CO_2 son muy bajas (no detectables); sin embargo, se ha observado que al aumentar el contenido de agua en el suelo los flujos de estos gases aumentan (Yashiro et al. 2008, Adachi et al. 2009), por lo que se decidió tratar de caracterizar el comportamiento de los flujos de forma más detallada durante la estación lluviosa.

3.1. Mediciones de gases. Se utilizó el método de cámaras estáticas (Norman et al. 1997, Venterea & Baker 2008, Parkin et al. 2012). En cada una de las ocho parcelas se colocaron de manera sistemática cinco cámaras de muestreo para un total de 40

cámaras. Las cámaras se componen de dos partes: la base y la tapa. Tanto la base como la tapa de las cámaras se construyeron a partir de bandejas de alimentos de una aleación de acero (Fig. 2). En los bordes de la tapa se colocó una cinta espumosa de vinilo con el fin de evitar las fugas de gases al cerrar la cámara. En la tapa también se colocaron cilindros de cobre unidos a la salida de gases para poder realizar bombeos que facilitan la mezcla del aire en el interior de las cámaras para obtener una muestra de gases homogénea. Asimismo, se colocó un serpentín para controlar la diferencia de presiones que se genera al cerrar la cámara. La base de las cámaras tiene 15 cm de profundidad y se encontraban enterradas aproximadamente 10 cm. El volumen total dentro de las cámaras es de 20.5 L.

Las cámaras fueron instaladas al menos 6 semanas antes de iniciar los muestreos de gases de efecto invernadero, al inicio de la época de transición, para evitar que la perturbación del suelo durante la instalación afectara los flujos de gases.



Figura 2. Cámaras utilizadas en el muestreo de gases de efecto invernadero. Las dimensiones de las tapas son 0.5 m de largo, 0.3 m de ancho y 0.1 m de alto.

La toma de gases se realizó utilizando tres puntos temporales a partir del cierre de la cámara (0, 20 y 40 min). Para iniciar la toma de gases se colocó la tapa de las cámaras sobre la base ubicada en el suelo lo cual corresponderá al punto 0 min de muestreo. Se colocó una prensa en cada borde de la cámara para evitar la fuga de gases. La extracción de gases de la cámara cerrada se realizó introduciendo un vial a vacío sobre una aguja colocada en la parte superior de la tapa de la cámara (puerto de muestreo). Se tomó una muestra de 40 mL de gas en la jeringa y se cerró la llave de paso de la cámara, colocada en la parte superior de la tapa, para evitar fugas durante

el tiempo restante de muestreo. Se repitió este procedimiento hasta completar los 3 tiempos de muestreo establecidos.

Una vez recolectadas las muestras de gas, los viales fueron sellados con cinta de teflón con el fin de evitar posibles fugas durante el transporte.

El contenido de los viales fue analizado por cromatografía de gases utilizando un cromatógrafo de gases Agilent Technologies® 7890A con espectrómetro de masas 5975C en el Laboratorio de Gases con Efecto Invernadero y Captura de Carbono del Centro de Investigación de Contaminación Ambiental (CICA) en la Universidad de Costa Rica. El límite de detección cromatográfico fue de 0.103 $\mu\text{mol/mol}$ N_2O , 1.158 $\mu\text{mol/mol}$ CH_4 y 191 $\mu\text{mol/mol}$ de CO_2 .

3.2. Control de la calidad del muestreo de gases. Se transportaron viales con concentraciones conocidas de N_2 (blanco y diferentes concentraciones patrón) durante todos los muestreos con el fin de corroborar que el transporte no afectara de las muestras de gas. Estos viales fueron preparados en el Laboratorio de Gases de Efecto Invernadero y Captura de Carbono del CICA el día anterior a iniciar los muestreos en campo. También, durante todas las campañas de medición se tomaron dos muestras de aire, cada una en días y parcelas diferentes, para determinar la concentración de los gases en el aire ambiente y así observar si la concentración de gases en las cámaras de muestreo variaba respecto al ambiente.

3.3. Determinación del período de medición. Con el objetivo de evitar que el tiempo de cierre de la cámara provocara la saturación de gases emitidos por el suelo dentro de la cámara y así los flujos se vieran afectados (Parkin & Venterea, 2010), se realizó un muestreo de gases a los 0, 10 min, 20 min, 30 min, 40 min, 60 min y 80 min del cierre de la cámara. Este muestreo fue realizado en la misma parcela con suelo tipo Entisol donde se realizó el muestreo de “hora promedio” (ver abajo) y fueron utilizadas cuatro cámaras de muestreo (Figura A.1, Anexo).

3.4. Hora promedio de muestreo. Los flujos de gases suelen ser afectados por la temperatura, por lo que para determinar cuál hora del día representa el flujo promedio y por tanto la hora óptima de muestreo (Parkin & Venterea, 2010) se realizó un muestreo cada dos horas durante 24 horas en el mes de octubre del 2015. Este muestreo fue realizado en una parcela con suelo tipo Entisol (Y-15-ent) utilizando

tres cámaras de muestreo. Se determinó que los muestreos de gases se realizaran durante horas de la mañana (6:00-10:00) y de la tarde (15:00-18:00) que concuerdan con la hora promedio de emisión (Figura A.2, Anexo).

4. Determinación del N disponible como NO_3^- y NH_4^+

En cada campaña de muestreo de gases se tomó una muestra compuesta de suelo en cada una de las parcelas y se analizó el nitrógeno disponible como nitrato (N-NO_3^-) y amonio (N-NH_4^+). Las muestras de suelo fueron analizadas utilizando el método de extracción con KCl por análisis de inyección de flujo (Knepel, 2002). Para esto las muestras de suelo se mantuvieron a 4°C y posteriormente fueron extraídas con 50 mL de KCl 2M (en un período máximo de 5 días después del muestreo). Las concentraciones de nitrato y amonio fueron medidas en el Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Universidad de Costa Rica por análisis de inyección de flujo en un analizador continuo de flujo Lachat FIA-8000 (Hach, Loveland, Colorado, Estados Unidos) (Knepel 2002).

5. Mediciones de temperatura y humedad del suelo.

En cada campaña de medición de gases se tomó una medición de temperatura del suelo utilizando un termómetro Control Company Traceable[®] 4371 ($\pm 1.0^\circ\text{C}$). También se realizaron tres mediciones de humedad volumétrica usando un sensor de humedad Decagon Services 10HS (acoplado a un registrador de datos Onset[®] HOBO[®] micro station H21-002) colocado a 10-20 cm de cada cámara de muestreo de gases. Utilizando las mediciones de humedad volumétrica se calculó el espacio poroso lleno de agua (EPLA) para cada parcela durante todas las campañas de medición. El EPLA se calculó utilizando la fórmula 1 (Linn & Doran, 1984):

$$\% \text{ EPLA} = \frac{\% \text{ Contenido volumétrico de agua en el suelo}}{\% \text{ Porosidad del suelo}} \times 100 \quad [1]$$

donde el contenido volumétrico de agua es aquel registrado por el sensor de humedad de suelo.

6. Análisis de datos

6.1 Cálculo de flujo de gases de efecto invernadero. El cálculo del flujo se realizó a partir de la regresión lineal entre la concentración del gas y el tiempo de cerrado en la

cámara (Venterea, 2010). La pendiente de la recta se utilizó para calcular el flujo F de cada gas en la fórmula 2:

$$F = \frac{b \cdot V_{CH} \cdot MW \cdot 60 \cdot 10^6}{A_{CH} \cdot MV_{corr} \cdot 10^9} \quad [2]$$

en donde b se refiere al cambio en la concentración de cada gas durante el tiempo, V se refiere al volumen total de aire dentro de la cámara (L), MW se refiere al peso molecular de cada gas (g/mol), A se refiere al área total de la cámara (m²) y MV se refiere a la corrección en el volumen de aire dada por la temperatura de éste (L) (De Klein & Harvey, 2012). Para el CH₄, los valores positivos en el flujo indican emisión y los negativos indican captura en el suelo.

Para el análisis de datos de flujo de gases de efecto invernadero se utilizaron únicamente los flujos donde los cambios en concentración del gas presentaran un R² de ajuste lineal mayor a 0.8 para el N₂O y el CH₄, y mayor a 0.9 para el CO₂. Si el R² para el CO₂ de una cámara fue menor a 0.9 se consideró que ésta presentó fugas. Aquellos flujos que no tuvieran el ajuste anterior pero que sí provinieran de cámaras que no presentaron fugas fueron reemplazados por los flujos mínimos detectados correspondientes para cada gas durante todo el muestreo.

6.2 Flujo teórico subestimado. Para contrarrestar la subestimación del flujo inicial dado por errores generados por cambios en gradientes de concentración producidos al cerrar las cámaras de muestreo (Venterea, 2010) se realizó un cálculo del porcentaje del flujo teórico subestimado. Se utilizó el método numeral presentado por Venterea (2010), el cual considera las propiedades edáficas como textura, densidad aparente, contenido volumétrico de agua, temperatura y pH de cada una de las cámaras en cada campaña de medición. Una vez calculado el porcentaje del flujo teórico subestimado, éste se adicionó al cálculo del flujo de gases de efecto invernadero estimado con la fórmula 2.

6.3 Tratamiento previo de los datos de flujo. Para el análisis de los datos de flujos de los tres gases se utilizó una primera base de datos (base de datos completa, ver Cuadro 4) que incluyó los flujos medidos en todas las cámaras de las parcelas durante los muestreos. Esta base de datos también incluyó los siguientes factores: días desde la instalación inicial de las cámaras (días), porcentaje de arcilla en el suelo (arcilla),

EPLA en el suelo (EPLA), lluvia acumulada un día antes del muestreo (lluvia, datos tomados de la estación meteorológica de la Organización para Estudios Tropicales, OET, en el Parque Nacional Palo Verde) y temperatura del suelo (T suelo).

Debido a que para el N disponible sólo se contaba con un resultado por parcela (y no por cámara) en cada muestreo, se procedió a crear una segunda base de datos (base de datos promedios, ver Cuadro 4). Esta base de datos utilizó el promedio de los flujos de todas las cámaras de la parcela, además de los promedios de los mismos factores de la primera base de datos. Lo anterior para poder asociar los valores de flujo promedio por parcela a los valores obtenidos de nitratos (NO_3^-) y amonio en el suelo (NH_4^+) por parcela en cada muestreo.

En el análisis estadístico no se consideraron los datos de flujo para los tres gases medidos en febrero 2016 ya que son los únicos datos recolectados durante la estación seca y se encontraban por debajo del flujo mínimo detectable.

6.4 Análisis estadístico.

6.4.1 Comparación de características edáficas entre los tipos de suelo.

Con el objetivo de determinar si hubo diferencias entre los tipos de suelo (Vertisol o Entisol) para los diferentes factores edáficos medidos se realizaron pruebas no paramétricas U de Mann-Whitney.

6.4.2 Efecto de los factores edáficos y climáticos sobre los flujos de gases.

Con el fin de determinar el efecto de los factores edáficos medidos y la lluvia sobre los flujos de los tres gases en el suelo se ajustaron modelos lineares utilizando la base de datos completa. Para incluir el efecto de los nitratos disponibles sobre los flujos se ajustaron modelos lineares usando la base de datos promedios.

Los modelos lineares se realizaron utilizando el programa R Studio 3.3.3 (R Core Team, 2017). Se siguió el protocolo de escogencia del mejor modelo lineal según Zuur y colaboradores (2009):

- i) Se inició con el modelo de regresión lineal. Para esto se usó la función “gls” del paquete “nlme” (Pinheiro et al., 2014), la cual permite comparar modelos de regresión lineal con modelos lineares de efectos mixtos.
- ii) Seguidamente, para que los datos de flujos en las cámaras no fueran considerados como pseudorréplicas se realizó un modelo lineal de efectos

mixtos. Se utilizó la función “lme” del paquete “nlme” y las cámaras dentro de las parcelas como factor aleatorio dentro del modelo.

- iii) Posteriormente se compararon los modelos de regresión linear y de efectos mixtos utilizando la prueba de razón de máxima verosimilitud. Esto permitió determinar si era necesario mantener el factor aleatorio dentro de los modelos.
- iv) Una vez escogido el modelo (regresión linear o efectos mixtos) se procedió a mejorarlo mediante el método de simplificación de Zuur y colaboradores (2009), comenzando con un modelo que incluye todos los factores fijos y sus interacciones (modelo complejo) e ir eliminando factores que no son significativos en el modelo (finalizando con un modelo simplificado). Para esto se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) y pseudo R^2 .
- v) Por último, para evaluar la importancia de los factores fijos en el modelo linear mixto se realizó una prueba de razón de máxima verosimilitud entre el modelo seleccionado y el mismo modelo sin los factores fijos (sólo los factores aleatorios).

Si al llegar al paso iii) del protocolo antes descrito no existió diferencia entre el modelo de regresión linear y el modelo de efectos mixtos, se eligió el modelo de regresión linear por el principio de parsimonia. Además, se comprobó que en los casos que donde se elegía el modelo de regresión linear no existiera pseudorreplicación. Para esto se calculó un coeficiente de correlación intraclase utilizando el método de Zuur y colaboradores (2009), donde valores bajos de correlación intraclase (menores a 0.40) indican baja correlación espacial entre las observaciones, indicando que éstas son independientes espacialmente entre sí (Zuur et al. 2009, ver Cuadro 4).

Para la validación de los modelos seleccionados, éstos se ajustaron usando REML (razón de máxima verosimilitud restringida). Además, se graficaron los residuales contra los valores medidos y los valores predichos de cada gas. En estos gráficos se buscó un patrón de distribución aleatoria para aceptar el modelo.

6.4.3 Efecto de la composición vegetal sobre los flujos de gases.

6.4.3.1 Aporte de las leguminosas. Con el fin de evaluar el efecto de las leguminosas como grupo funcional, se calculó el área basal relativa de leguminosas (A_L) con respecto al área basal total en cada parcela.

Para determinar si el área basal relativa de leguminosas tuvo un efecto sobre los flujos de N_2O , CO_2 y CH_4 se realizaron regresiones lineares entre la A_L y los flujos de gases. Asimismo, se evaluó si la A_L era diferente entre las parcelas de diferentes estados de sucesión (temprano o tardío) por medio de una prueba t de Student, para considerar si existió un efecto del estado de sucesión en el que se encontraban las parcelas.

También se exploró el aporte de las leguminosas asumiendo que su presencia podría influenciar la cantidad de N disponible en biomasa foliar (hojas) de una parcela y su posterior efecto en los flujos de gases. Para esto se calculó la media ponderada de la comunidad para el contenido de N en hojas (determinado como porcentaje de N total en hojas) de cada parcela utilizando la siguiente ecuación (Garnier et al., 2004):

$$P_N = \sum_{i=1}^n p_i \times N_i \quad [3]$$

Donde P_N indica el contenido de N en hojas, p_i es la contribución relativa de las especies i al contenido de N total en la parcela y N_i es el porcentaje de N. El porcentaje de N se tomó principalmente de datos de Powers y colaboradores (2009a) para este sitio y otras áreas de bosque seco en Costa Rica. Estos datos se complementaron con datos de otros autores (Freeman 1982, Huante et al 1995, Rentería & Jaramillo 2011) para cada especie o la familia a la que pertenecen (en casos donde el valor para la especie no está reportado).

Para evaluar si el promedio ponderado de N por parcela (P_N) tuvo un efecto sobre los flujos de N_2O , CO_2 y CH_4 se realizaron regresiones lineares. Para determinar si A_L en las parcelas se relacionó con el promedio ponderado de N por parcela (P_N) se realizó una regresión lineal. Por último, con el fin de considerar si el porcentaje de N total en hojas fue diferente entre bosques de estado de sucesión temprano o tardío se realizó una prueba t de Student.

6.4.3.2 Aporte del área basal total a los flujos de gases. Con el objetivo de determinar si el área basal total de la parcela tenía un efecto sobre los flujos de N₂O, CO₂ y CH₄ se realizaron regresiones lineares.

RESULTADOS

1. Condiciones climáticas

Durante el período de estudio se registraron 1165 mm de precipitación en el 2015, 1970 mm en el 2016 y 724 mm en los primeros cinco meses del 2017 (Figura 3). En el año 2015 el 80% de la precipitación anual total (942 mm) se distribuyó durante los meses de septiembre, octubre y noviembre. En el 2016 la lluvia tuvo una distribución más uniforme donde el 84% de la precipitación total anual (1665 mm) se distribuyó entre los meses de mayo a noviembre. En el 2015 la estación lluviosa inicio con mayores lluvias en agosto, mientras que en el 2016 y 2017 las lluvias fuertes se dieron a partir de mayo. Tanto en el 2015 como en el 2016 en el mes de octubre se presentó la mayor cantidad de precipitación (421 mm y 508 mm respectivamente).

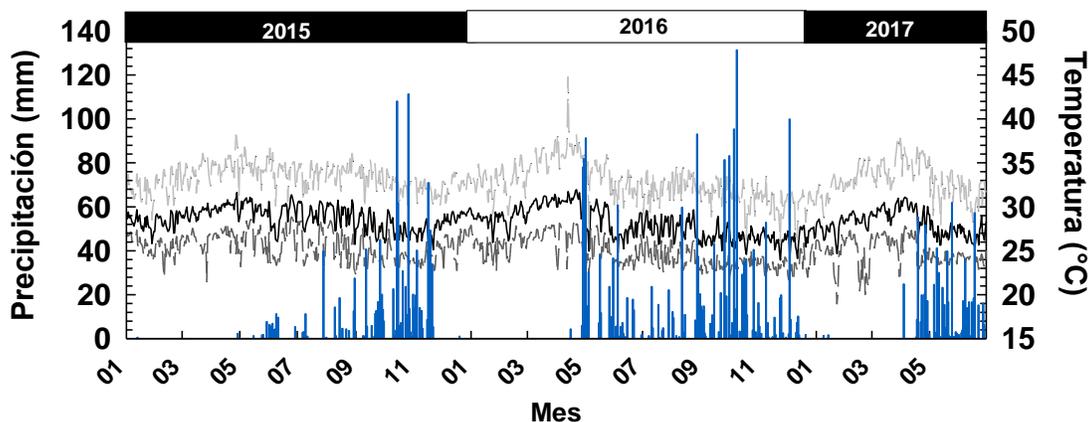


Figura 3. Precipitación total diaria (barras azules) y temperatura promedio (línea negra), máxima y mínima (líneas grises) del aire durante el período de estudio. Datos obtenidos de la estación meteorológica en la Estación Biológica Palo Verde de la Organización para Estudios Tropicales (9° 56' 23.6" N, 84° 2' 35.7" O).

Durante el período de muestreo la temperatura promedio del aire fue de 28.34°C ($\pm 3.06^{\circ}\text{C}$), con una mínima de 21.42°C y una máxima de 44.82°C (Figura 3).

2. Caracterización edáfica

La caracterización física de las parcelas (Cuadro) indicó que la mayoría de los suelos contienen cantidades importantes de arcillas, pero ésta es mayor (57-66%) en los Vertisoles. (Cuadro).

La caracterización química de las parcelas (Cuadro) mostró que tanto el porcentaje de C como el porcentaje de N disminuyeron del 2015 al 2016 en todas las parcelas. Por el contrario, se observó un aumento en el porcentaje de materia orgánica en todas las parcelas durante el 2016. También se observó mayor relación C/N en las parcelas de suelo tipo Vertisol (Y_8_ver y M_10_ver). Durante ambos años la parcela M_18_ent presentó el mayor porcentaje de materia orgánica, 8.79% en el 2015 y 6.72% en el 2016.

Cuadro 2. Caracterización física del suelo (primeros 15 cm de profundidad) en las parcelas utilizadas para el muestreo de gases de efecto invernadero en el Parque Nacional Palo Verde. Las muestras de suelo fueron recolectadas en mayo 2015.

Código de parcela	Tipo de suelo	Densidad aparente (g/cm ³)	Densidad de partículas (g/mL)	Textura	% Arena	% Limo	% Arcilla
Y-8-ver	Vertisol	0.87	2.99	Franco arcilloso	28	15	57
M-10-ver	Vertisol	0.80	2.86	Arcilloso	19	15	66
Y-13-ent	Entisol	1.15	2.78	Franco arcilloso arenoso	65	15	20
M-14-ent	Entisol	1.01	2.66	Franco arcilloso arenoso	48	22	30
Y-15-ent	Entisol	1.01	2.76	Franco arcilloso	42	20	38
M-16-ent	Entisol	0.94	2.57	Franco arcilloso	45	20	35
Y-17-ent	Entisol	0.85	2.70	Arcilloso arenoso	48	12	40
M-18-ent	Entisol	0.74	2.53	Franco arcilloso	38	22	40

Cuadro 3. Caracterización química del suelo (primeros 15 cm de profundidad) en las parcelas utilizadas para el muestreo de gases de efecto invernadero en el Parque Nacional Palo Verde. Las muestras de suelo fueron recolectadas en mayo 2015 y octubre 2016.

Código de parcela	2015					2016				
	%C	%N	C/N	% Materia orgánica	pH	%C	%N	C/N	% Materia orgánica	pH
Y-8-ver	4.01	0.30	13.4	5.73	6.0	3.44	0.24	14.3	4.92	6.9
M-10-ver	4.61	0.37	12.5	6.59	6.2	3.98	0.29	13.7	5.69	6.7
Y-13-ent	4.42	0.37	11.9	6.32	6.7	2.94	0.27	10.9	4.20	6.8
M-14-ent	5.39	0.44	12.2	7.71	6.8	4.07	0.35	11.6	5.82	6.9
Y-15-ent	4.48	0.36	12.4	6.41	6.3	3.17	0.26	12.2	4.53	6.4
M-16-ent	5.37	0.45	11.9	7.68	6.3	3.29	0.28	11.8	4.70	6.5
Y-17-ent	4.03	0.35	11.5	5.76	7.1	3.55	0.31	11.5	5.08	6.8
M-18-ent	6.15	0.53	11.6	8.79	7.4	4.70	0.41	11.5	6.72	7.4

3. Temperatura del suelo

Durante todo el muestro se obtuvo un promedio de temperatura del suelo de 28.44 (± 2.21) °C. En el 2015 el promedio de temperatura del suelo fue de 28.94 (± 2.33) °C y en el 2016 fue de 28.02 (± 2.14) °C. Se observó que durante la estación seca y al inicio de las estaciones lluviosas la temperatura del suelo es mayor en comparación al final de la estación lluviosa, donde la temperatura del suelo disminuye en todas las parcelas (Figura 4).

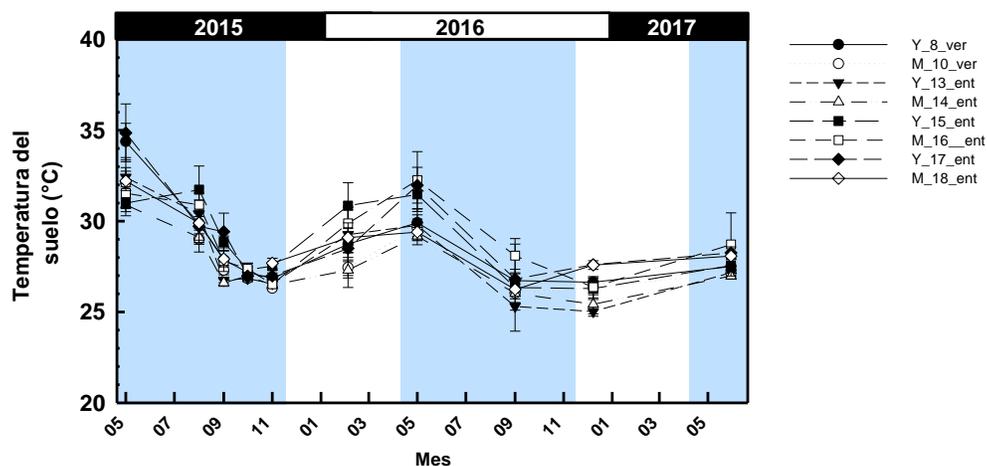


Figura 4. Temperatura del suelo durante el período de muestreo para parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Líneas verticales corresponden al error estándar.

4. Humedad del suelo y Espacio Poroso Lleno de Agua (EPLA)

Tanto para la humedad del suelo como para el EPLA, se presentó una variación importante en las parcelas a lo largo del año que sigue la estacionalidad de las lluvias (Figura 5). Esta variación fue mayor en los suelos del tipo Vertisol (U de Mann-Whitney=2.94, $p < 0.05$), pasando de 10% de EPLA en mayo 2015 a más del 70% de EPLA en noviembre 2015.

Para ambas variables, los menores valores registrados se dieron durante la estación seca (febrero 2016) en la parcela Y_15_ent, donde hubo 2.43% (0.02 m^3/m^3) de humedad en el suelo que correspondió a 3.84% de EPLA. Los mayores

valores registrados se dieron durante la estación lluviosa en noviembre 2015, midiendo 55.0% ($0.55 \text{ m}^3/\text{m}^3$) de humedad en el suelo y 76.37% de EPLA.

Durante el muestreo en la estación seca (febrero 2016) se observó que el EPLA en todas las parcelas disminuyó por debajo del 20% (Figura 5). Por el contrario, durante la estación lluviosa de los tres años evaluados, el EPLA aumentó en todas las parcelas con el inicio de las lluvias continuando hasta el pico de lluvias de la estación lluviosa. Este fenómeno se aprecia más en el 2015, donde todas las parcelas presentan un EPLA mayor al 40% durante el auge de la estación lluviosa (septiembre-octubre).

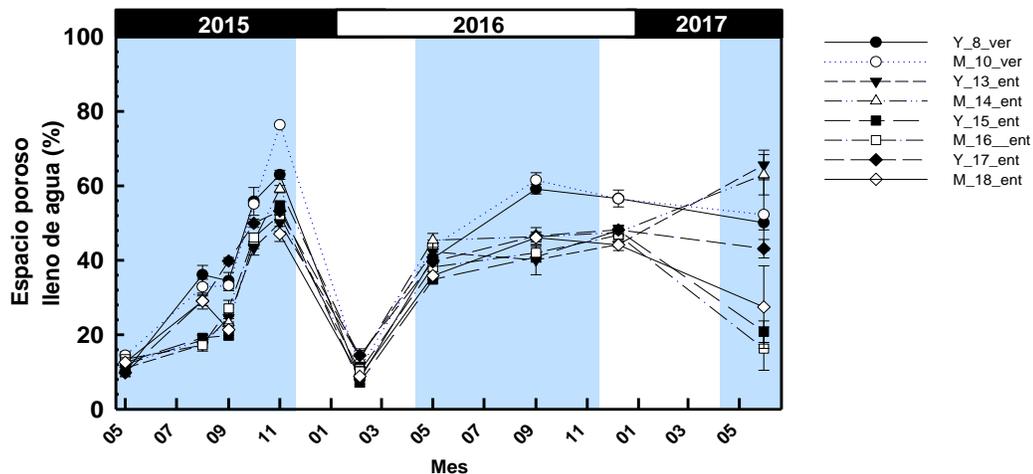


Figura 5. Espacio poroso lleno de agua (EPLA) en el suelo durante el período de muestreo para parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Líneas verticales corresponden al error estándar.

5. N disponible como NO_3^- y NH_4^+

El menor contenido de N-NO_3^- fue de $0.1 \text{ mg de NO}_3^-/\text{kg}$ de suelo detectado en la parcela M_14_ent en octubre 2015, y el mayor fue de $51.4 \text{ mg de NO}_3^-/\text{kg}$ de suelo en la parcela M_18_ent en mayo 2015. El menor contenido de N-NH_4^+ fue de $0.5 \text{ mg de NH}_4^+/\text{kg}$ de suelo en las parcelas M_10_ver y M_16_ent durante septiembre 2015 y el mayor fue de $15.8 \text{ mg de NH}_4^+/\text{kg}$ de suelo en la parcela M_14_ent en junio 2017.

Pese a la diferencia observada en los valores máximos entre años, en general al inicio de la estación lluviosa se observó una alta disponibilidad de N-NO₃⁻ y N-NH₄⁺ en todas las parcelas. Esta disponibilidad disminuyó con el avance de la estación lluviosa (Figura 6); siendo esta tendencia más marcada para el N-NO₃⁻. Durante la estación lluviosa del 2015 se observó una alta variación de N-NO₃⁻ entre todas las parcelas en comparación al 2016 y 2017. La cantidad de N-NH₄⁺ no varía de manera importante entre todas las parcelas durante los tres años de muestreo.

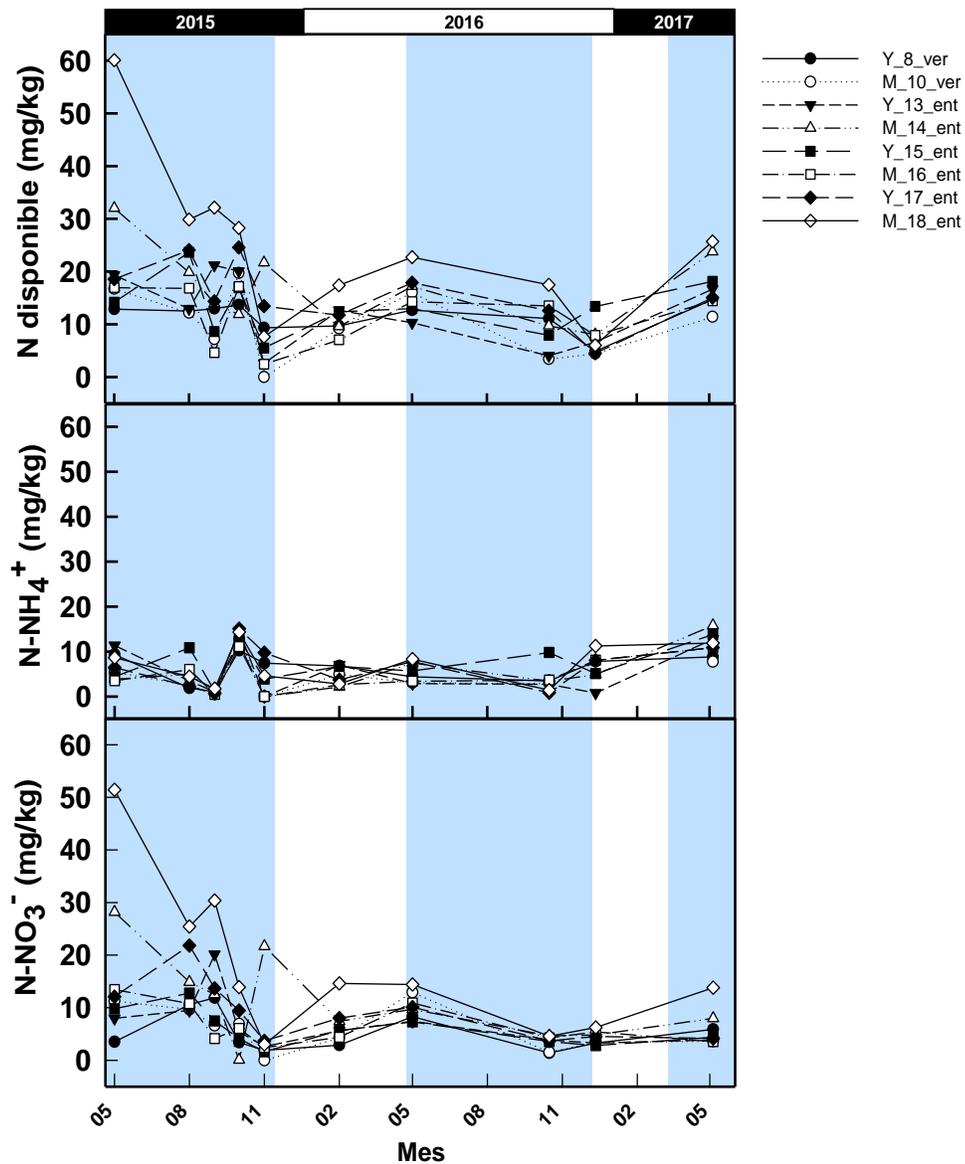


Figura 6. Nitrógeno (N) disponible en el suelo seco ($N-NO_3^- + N-NH_4^+$) durante el período de muestreo para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa.

6. Gases de efecto invernadero

6.1 Óxido nítrico

Los flujos de N_2O detectados variaron entre $0.11 (\pm 1.00e^{-3})$ ng de $N-N_2O \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ durante la estación seca en la parcela Y_13_ent y $4.95 (\pm 1.80)$ ng de $N-N_2O \text{ cm}^{-2}$

h^{-1} durante noviembre 2015 en la parcela M_14_ent. En el 2015 se observó la mayor variación en la magnitud de los flujos de N_2O durante la estación lluviosa; ya que, para la mitad de las parcelas (M_14_ent, Y_15_ent, M_16_ent y M_18_ent), se observó un incremento de aproximadamente cuatro veces los flujos detectados al iniciar la estación lluviosa (Figura 7). En las parcelas restantes los flujos se mantuvieron en magnitudes similares al muestreo anterior.

Durante la estación seca (febrero 2016) se detectaron los flujos de N_2O más bajos en todas las parcelas (Figura 7). Al comparar los tres muestreos realizados en el inicio de estación lluviosa (mayo 2015, 2016 y 2017) se observó que los flujos máximos fueron los del 2015 y, aunque en todos se observa un aumento en los flujos al avanzar la estación lluviosa, durante los demás años no se llega a la magnitud de los flujos obtenidos durante la estación lluviosa del 2015. Estos flujos disminuyen en todas las parcelas (excepto en M_10_ver) al avanzar la estación lluviosa.

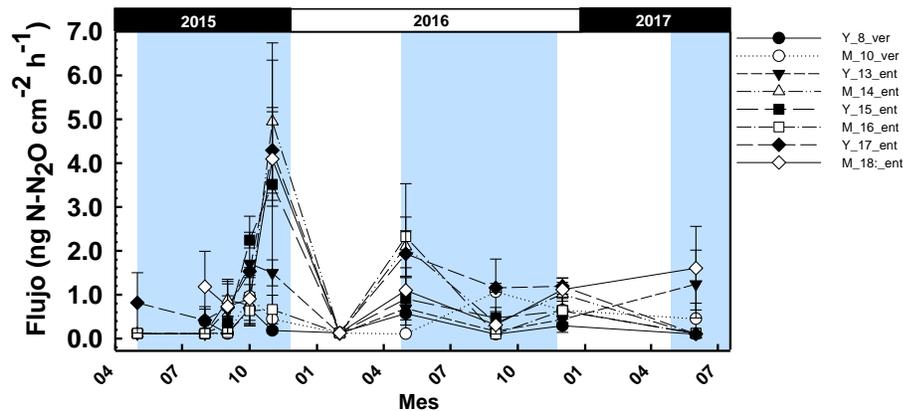


Figura 7. Flujos promedio mensuales de N_2O del suelo en el Parque Nacional Palo Verde para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Las barras verticales indican error estándar.

6.2 Metano

Los flujos de CH_4 detectados variaron entre $-0.04 (\pm 0.01)$ mg de C- $\text{CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en la parcela M_18_ver y $0.06 (\pm 0.01)$ mg de C- $\text{CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en la parcela Y_15_ent. La mayor captura se observó en el mes de septiembre 2015 y la mayor

emisión se observó en agosto 2015 (Figura 8). Durante el 2015 se observó la mayor variación en magnitud de los flujos de CH₄, tanto de captura como de emisión.

En todas las parcelas, excepto la Y_15_ent, se observó que la captura de CH₄ aumentaban conforme avanzaba la estación lluviosa 2015 (Figura 8). Al finalizar la estación lluviosa 2015, se observó que los flujos de captura de CH₄ disminuyeron. Por el contrario, en las parcelas Y_15_ent y M_16_ent se detectó que los flujos de emisión de CH₄ aumentaron conforme avanza la estación lluviosa; sin embargo, cuando ésta está finalizando, los flujos de emisión del CH₄ disminuyen.

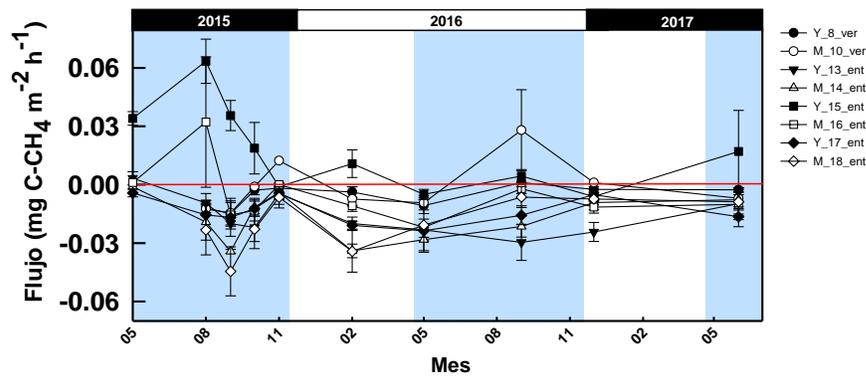


Figura 8. Flujos promedio mensuales de CH₄ del suelo en el Parque Nacional Palo Verde para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los flujos positivos indican emisión y los negativos indican captura. Los bloques azules indican la estación lluviosa. Las barras verticales indican error estándar.

En la estación seca 2016 todas las parcelas presentaron captura de CH₄ excepto la parcela Y_15_ent, la cual presentó emisión de CH₄. Durante la estación lluviosa 2016, todas las parcelas presentaron flujos de captura de CH₄, pero en algunos casos estos flujos se volvieron emisiones (Y_8_ver, M_10_ver y Y_15_ent). A finales de la estación lluviosa 2016 se observó que todos los flujos fueron de captura, excepto en la parcela Y_8_ver donde se detectó emisión de CH₄. En el 2017 se detectó emisión de CH₄ en la parcela Y_15_ent, mientras que en las demás parcelas los flujos fueron de captura.

6.3 Dióxido de Carbono

Los flujos de CO₂ medidos se encontraron entre 12.49 (± 0.12) mg de C-CO₂ m⁻² h⁻¹ (en la parcela Y_13_ent) y 384.44 (± 48.76) mg de C-CO₂ m⁻² h⁻¹ (en la

parcela M_18_ent). El menor flujo de CO₂ se observó en mayo 2015 y el mayor en noviembre 2015 (Figura 9). Conforme avanzó la estación lluviosa 2015 las emisiones de CO₂ aumentaron, excepto en las parcelas con suelo tipo Vertisol (Y_8_ver y M_10_ver), donde al final de la estación lluviosa los flujos disminuyeron.

Durante la estación seca 2016 los flujos de CO₂ en todas las parcelas disminuyeron (Figura 9). A inicios de la estación lluviosa 2016, las emisiones de CO₂ en todas las parcelas aumentaron y, a medida que avanza la estación lluviosa los flujos disminuyeron (muestreo de septiembre), excepto en las parcelas Y_13_ent, Y_15_ent y M_18_ent en las cuales los flujos aumentaron en muy baja magnitud. A finales de la estación lluviosa 2016 las emisiones de CO₂ aumentan en las parcelas, excepto en M_14_ent y Y_17_ent donde disminuyen. Durante los inicios de la estación lluviosa 2017 se observó que los flujos de CO₂ disminuyeron en tres parcelas (Y_13_ent, M_14_ent y Y_15_ent) y aumentaron en las demás respecto al final de la estación lluviosa 2016.

Al comparar los tres muestreos realizados en el inicio de estación lluviosa (mayo 2015, 2016 y 2017) se observó que los flujos tienden a aumentar conforme avanza la estación lluviosa; sin embargo, cuando ésta llega a su auge, los flujos empiezan a disminuir (excepto para el 2015).

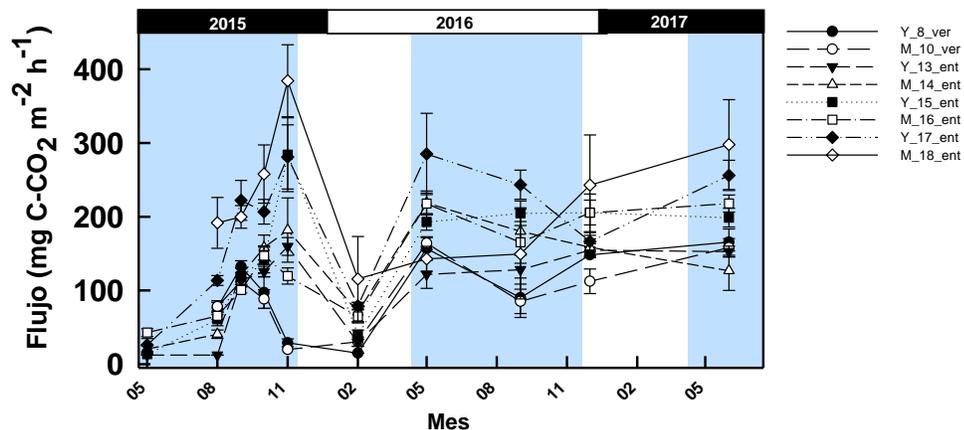


Figura 9. Flujos promedio mensuales de CO₂ del suelo en el Parque Nacional Palo Verde para las parcelas ubicadas en el bosque de sucesión temprana (Y) o tardía (M), en suelos Vertisoles (V) o Entisoles (E). Los bloques azules indican la estación lluviosa. Las barras verticales indican error estándar.

7. Efecto de los factores edáficos y climáticos sobre los flujos de gases

Al evaluar el efecto de los diferentes factores edáficos y climáticos medidos sobre los flujos de N_2O del suelo se obtuvo que el espacio poroso lleno de agua en el suelo (EPLA), el porcentaje de arcilla y la lluvia acumulada tuvieron un efecto fuerte sobre las emisiones de este gas ($p < 0.000$, Cuadro A.2), seguidos por la temperatura del suelo (Cuadro 4, modelo 1). Al incluir el efecto del N disponible sobre los flujos de N_2O , tanto como nitratos y amonio, se obtuvo que la lluvia acumulada tuvo un efecto fuerte sobre las emisiones de N_2O ($p < 0.000$, Cuadro A.2), seguido por la interacción del EPLA con los nitratos en el suelo y la temperatura de éste (Cuadro 4, modelo 2).

En el caso de los flujos de CH_4 , se encontró un efecto importante del EPLA y la interacción entre el EPLA y el porcentaje de arcillas en el suelo ($p < 0.000$, Cuadro A.2). Los demás factores medidos que afectaron los flujos de este gas fueron la temperatura del suelo y la interacción entre el EPLA y la lluvia acumulada (Cuadro 4, modelo 3). Al considerar el efecto del N disponible sobre las emisiones de CH_4 se obtuvo que los nitratos en el suelo tuvieron un efecto fuerte sobre los flujos ($p < 0.00$, Cuadro A.2), seguidos por la temperatura del suelo (Cuadro 4, modelo 4).

Por último, al considerar el efecto de los diferentes factores medidos sobre los flujos de CO_2 se obtuvo que éstos dependen principalmente del EPLA y de la interacción de este factor con la lluvia acumulada y con el porcentaje de arcillas en el suelo (Cuadro 4, modelo 5). Al incluir el efecto del N disponible sobre las emisiones de CO_2 se obtuvo que el EPLA, la lluvia acumulada y la interacción entre ambos tuvieron un efecto importante sobre las emisiones de este gas ($p < 0.000$, Cuadro A.2). Asimismo, la temperatura del suelo y la interacción entre el EPLA y el porcentaje de arcillas contribuyen a determinar las emisiones de CO_2 en el suelo (Cuadro 4, modelo 6).

Cuadro 4. Modelos estadísticos seleccionados del efecto de factores edáficos y climáticos sobre las emisiones de N₂O, CH₄ y CO₂.

Gas	Número de modelo	Base de datos	n	Tipo de modelo	Coefficiente de correlación intraclase†	Factores usados en el modelo‡	AIC	Pseudo R ²	P
N ₂ O	1	Completa	298	Regresión linear	0.07	días, arcilla, EPLA, lluvia, T suelo	-1596.08	0.16	p<0.001
N ₂ O	2	Promedios	69	Regresión linear	0.047	días, EPLA*NO ₃ , lluvia, T suelo	-346.82	0.42	p<0.001
CH ₄	3	Completa	244	Regresión linear	2.02e-9	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	2058.7	0.33	p<0.001
CH ₄	4	Promedios	68	Regresión linear	2.31e-7	días instalación, NO ₃ , T suelo	533.6	0.20	0.001
CO ₂	5	Completa	297	Linear de efectos mixtos		días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA	3220.95	0.60	p<0.001
CO ₂	6	Promedios	68	Linear de efectos mixtos		días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	730.09	0.70	p<0.001

Todos los modelos se realizaron utilizando la estimación restringida de máxima verosimilitud (REML).

n: cantidad de datos usados en el modelo, días: días después de la instalación de las bases, EPLA: espacio poroso lleno de agua en el suelo, arcilla: porcentaje de arcillas en el suelo, lluvia: lluvia acumulada 1 día antes del muestreo, T suelo: temperatura del suelo en los primeros 10 cm, NO₃: nitratos disponibles en el suelo, NH₄: amonio disponible en el suelo, p: probabilidad. AIC: criterio de información de Akaike.

"*" indica interacción entre factores.

† Es válido sólo para aquellos modelos en donde se eliminó el factor aleatorio de cámaras dentro de parcela.

Pseudo R² fue calculado usando método de Buse (1973) para modelos de regresión linear y el método de Nakagawa & Schielzeth (2013) para los modelos lineares de efectos mixtos.

‡El valor del estimador y la significancia de cada factor usado en los modelos se puede encontrar en el Cuadro A.2 (Anexo).

8. Efecto de la composición vegetal

El área basal relativa de las leguminosas, A_L , varió entre 0.00 m²/ha (M_14_ent y M_18_ent) y 0.42 m²/ha (Y_13_ent). Asimismo, la media ponderada de la comunidad para el porcentaje de N en hojas, P_N , se encontró entre un 1.87% (Y_17_ent) y un 2.52% (Y_8_ver) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Área basal relativa y contenido de N en hojas determinados para las parcelas del sitio de estudio.

Código de parcela	A_L (m ² /ha)	P_N (%)
Y-8-ver	0.06	2.52
M-10-ver	0.17	2.10
Y-13-ent	0.42	2.29
M-14-ent	0.00	2.46
Y-15-ent	0.25	1.88
M-16-ent	0.07	2.42
Y-17-ent	0.13	1.87
M-18-ent	0.00	2.30

A_L : Área basal relativa de leguminosas. P_N : Media ponderada de la comunidad para el contenido de N en hojas.

Se encontró que no hubo relación aparente entre el área basal relativa de leguminosas y los flujos de N₂O ($F=3.44$, $R^2=0.36$, $gl=7$, $p=0.11$), CH₄ ($F=0.66$, $R^2=0.10$, $gl=7$, $p=0.45$) ni CO₂ ($F=1.50$, $R^2=0.20$, $gl=7$, $p=0.27$). Al considerar el estado de sucesión del bosque (temprano o tardío), se encontró que no hubo diferencias en el área basal relativa de leguminosas entre parcelas de estados de sucesión distintos ($t=1.72$, $gl=4.43$, $p=0.15$).

Al evaluar el efecto del contenido de N total en hojas sobre los flujos de gases medidos en el 2015, no se halló relación aparente para N₂O ($F=2.86$, $R^2=0.32$, $gl=7$, $p=0.14$), CH₄ ($F=0.95$, $R^2=0.14$, $gl=7$, $p=0.37$), ni CO₂ ($F=1.42$, $R^2=0.19$, $gl=7$, $p=0.28$). También se encontró que el área basal relativa de leguminosas en las parcelas no estuvo relacionada con el porcentaje de N total en hojas ($F=1.13$, $gl=7$, $p=0.33$). Al considerar el estado de sucesión del bosque, se encontró que el porcentaje de N total en hojas no fue diferente entre parcelas por estado de sucesión ($t=-1.02$, $gl=4.37$, $p=0.36$).

Al considerar si hubo un efecto del área basal total de la parcela sobre los flujos de gases medidos en el 2015, no se encontró relación aparente para N₂O (F=1.13, R²=0.16, gl=7, p=0.33), CH₄ (F=4.20, R²=0.41, gl=7, p=0.09), ni CO₂ (F=0.95, R²=0.14, gl=7, p=0.37).

DISCUSIÓN

Óxido Nitroso (N₂O)

Los valores promedios de emisión para N₂O obtenidos en este estudio tanto en el 2015 (0.97 ± 1.75 ng de N-N₂O cm⁻² h⁻¹) como en el 2016 (0.62 ± 1.84 ng de N-N₂O cm⁻² h⁻¹), valores son comparables con los reportados para otros bosques secos del neotrópico. Por ejemplo, en México (0.027 a 0.53, Davidson et al. 1993), Puerto Rico (0.03 a 3.25, Erickson et al. 2002) y Suramérica (0.85 a 34.19, Castaldi et al., 2006). Tal como se espera del bosque tropical seco, los valores de emisión del N₂O son menores a los reportados de un bosque lluvioso en Costa Rica (4.27 ± 1.26 , Keller & Reiners 1994). En general, todos estos estudios concluyen que la humedad del suelo es un factor determinante en el patrón de emisiones de este gas.

Tal como se esperaba, los flujos de N₂O siguieron el patrón estacional de las lluvias en el Parque Nacional Palo Verde (Figura 3, Figura 7). Al iniciar las lluvias se observó un incremento en las emisiones en comparación con la estación seca, donde las emisiones de N₂O son muy bajas en todas las parcelas (Figura 7). Estas altas emisiones al inicio de la estación lluviosa también fueron observadas por Groffman y colaboradores (2009) quienes indican que los flujos de N₂O suelen tener alta variación espacio-temporal y que aumentos en la humedad del suelo conllevan a mayor disponibilidad de sustrato para los microorganismos (Groffman et al. 2009, Butterbach-Bahl et al. 2013).

La dependencia de la magnitud de los flujos de la precipitación es un patrón que ha sido observado en los bosques tropicales secos ya que la disponibilidad de agua suele limitar la mayoría de los procesos microbiológicos en el suelo y por lo tanto estos procesos se activan al iniciar las lluvias (Heinen 2006, Butterbach-Bahl et al. 2013). Los resultados (Cuadro 4, modelo 1) concuerdan con lo anterior ya que uno de los factores que controlan las emisiones de N₂O en el suelo es el espacio poroso lleno de agua (EPLA).

Al iniciar las precipitaciones, se da un rápido aumento en EPLA (Figura 5) y consecuentemente en las emisiones (Figura 7) de N₂O. Incrementos en el EPLA, entre un 35-60% favorecen las emisiones de N₂O debido a que ocurre nitrificación (Bateman & Baggs, 2005). Asimismo, un EPLA de más del 70% (Schindlbacher et al. 2004, Pihlatie et al. 2004, Del Prado et al. 2006, Brown et al. 2012, Butterbach-Bahl et al. 2013) favorece las emisiones al ocurrir desnitrificación por condiciones anóxicas que utilizan NO₃⁻ como

sustrato (Groffman et al. 2009, Heinen 2006). Por el contrario, las emisiones en la estación seca son muy bajas (Figura 7) puesto que el EPLA no supera el 20% (Figura 5).

También se observó que el porcentaje de arcilla en el suelo (Cuadro 4, modelo 1) y la lluvia acumulada (Cuadro 4, modelos 1 y 2) fueron factores importantes en el control de las emisiones de N_2O . La cantidad de agua retenida en el suelo después de las lluvias depende del tamaño de las partículas de éste (Skiba & Ball, 2002), pues suelos con texturas más finas (mayor contenido de arcillas) tienen poros más pequeños que pueden permanecer en ese estado por más tiempo (Jamali et al., 2016). En este estudio, los suelos Vertisoles, caracterizados por arcillas montmorillonitas que son del tipo expandible con alta cohesión y pegajosidad (Bertsch, 1987), pueden retener aún más agua entre sus partículas (Groffman et al., 2009). Esto provoca que los microorganismos lleven a cabo nitrificación o desnitrificación, dependiendo de la cantidad de agua retenida (Bateman & Baggs, 2005), y consecuentemente las emisiones de N_2O sean mayores.

Por su parte, la cantidad de lluvia acumulada un día antes está ligada a la variabilidad temporal que pueden presentar los flujos de N_2O (Groffman et al., 2009) y el efecto que tienen las lluvias se puede ver hasta 48 horas después cuando los flujos continúan siendo altos. Es por esto que se observaron diferencias en las magnitudes de los flujos durante todos los muestreos realizados en la estación lluviosa debido la variación que hubo en la lluvia caída hasta 24 horas antes de recolectar las muestras de gases.

La temperatura del suelo también afectó positivamente las emisiones de N_2O (Cuadro 4, modelos 1 y 2) ya que este factor no solo afecta la actividad microbiana (Chapin et al., 2011) sino también la expansión o contracción de los gases en el espacio poroso del suelo (Blagodatsky & Smith, 2012). Temperaturas más altas (Figura 4) en el suelo podrían haber favorecido tanto la nitrificación como la desnitrificación al haber mayor disponibilidad de sustrato que proviene de la mineralización del N (Butterbach-Bahl et al., 2013), y como consecuencia se observaron mayores emisiones de N_2O .

Una característica importante de los flujos de N_2O es su alta variabilidad espacial (Groffman et al., 2009), por lo que al usar valores promedios de los flujos (reduciendo así la variabilidad espacial) e introducir factores como el NO_3^- (uno de los principales precursores del N_2O en la desnitrificación, Butterbach-Bahl et al., 2013) se encontró que tanto que el NO_3^- y su interacción con el EPLA (Cuadro 4, modelo 2) son muy relevantes

en el control de los flujos. Lo anterior podría deberse a que los nitratos pueden ser utilizados por los microorganismos para la desnitrificación solamente cuando hay disponibilidad de agua en el suelo (Bateman & Baggs 2005, Groffman et al. 2009). Un porcentaje alto de EPLA (Bateman & Baggs, 2005) en conjunto con mayor disponibilidad de nitratos para los microorganismos favorecieron las emisiones de N₂O (Cuadro 4, modelo 2).

Respecto al efecto de la composición vegetal sobre los flujos de N₂O, contrario a la hipótesis planteada, no se encontró una relación entre el área basal relativa de leguminosas y el porcentaje de N en hojas o los nitratos en el suelo. Asimismo, tampoco se encontró una relación aparente entre el área basal relativa de las leguminosas y los flujos de N₂O. Barron y colaboradores (2011) han encontrado que en los bosques tropicales la fijación de N₂ en los nódulos puede considerarse un proceso facultativo, en donde las leguminosas pueden regular este proceso y por lo tanto puede haber gran variación espacial en el contenido de N proveniente de la hojarasca en los suelos tropicales. Además, se ha observado que, en bosques tropicales secos con alrededor de tres décadas de regeneración, algunas de las leguminosas no requieren formar la simbiosis con las bacterias para fijar N₂ ya que la presencia de esta simbiosis va a depender de la alteración que haya en el ecosistema y de la limitación de N (Gei et al., 2018).

Metano (CH₄)

El flujo promedio de CH₄ para el 2015 fue de $-4.46e^{-3}$ (± 0.01) mg de C-CH₄ m⁻² h⁻¹ y para el 2016 fue de -0.01 (± 0.02) mg de C-CH₄ m⁻² h⁻¹. Lo anterior indica que, en promedio, durante estos dos años las parcelas se encontraron capturando CH₄. Esta magnitud de flujos de captura también se ha observado en bosques tropicales de Suramérica (-0.71 a 0.098, Castaldi et al. 2006), India (-0.030 a -0.005, Singh et al. 1998), Australia (23.5, Bass et al. 2014) y anteriormente en suelos Vertisoles en el Parque Nacional Palo Verde (0.2 a 388, Nahlik & Mitsch 2011).

Al ser el agua el factor que limita la actividad metabólica de los microorganismos en el bosque tropical seco estacional (Jaramillo & Sanford 2009, Murphy & Lugo 2009), los flujos de CH₄ son dependientes del contenido de agua del suelo, por lo que siguieron un patrón estacional como el de las lluvias (Figura 8). Por ejemplo, durante la estación seca del 2016 se observaron los mayores flujos de captura del CH₄ en todas las parcelas (Figura 8).

Esto por cuanto los suelos tuvieron bajo contenido de agua y actuaron como sumideros del CH₄, secuestrándolo de la atmósfera por medio de la oxidación anaeróbica de las bacterias metanotrofas (Le Mer & Roger 2001, Wood & Silver 2012, Tate 2015).

Además, se observó que la magnitud de los flujos de CH₄ están determinados principalmente por el EPLA y el efecto que tienen el porcentaje de arcillas en el suelo y la lluvia acumulada un día antes sobre la determinación del EPLA (Cuadro 4, modelo 3). Al iniciar las lluvias, la rapidez con la que se acumula el agua en el suelo depende en parte del contenido de arcillas ya que el tamaño de las partículas favorece la retención de agua (Skiba & Ball, 2002), lo cual a va a afectar el EPLA.

La reducción en captura de CH₄ y en algunos casos emisión (Figura 8), observada al inicio de la época lluviosa podría deberse a que, durante las lluvias, las moléculas de agua desplazan al aire de los poros en el suelo, aumentando el EPLA, lo que reduce la difusión del CH₄ y la disponibilidad de O₂ (Blankinship et al. 2010, Zhuang et al. 2013). Debido a esto se generan condiciones anóxicas en los suelos que reducen la actividad de las bacterias metanotrofas y favorecen la actividad de las bacterias metanogénicas, las cuales producen CH₄ (Dutaur & Verchot 2007, Blankinship et al. 2010, Nahlik & Mitsch 2011).

La diferencia observada en la magnitud de los flujos de CH₄ entre el período 2015 y el período 2016-2017 (Figura 8) podría responder a que el año 2015 fue el año con menor precipitación total anual (Figura 3) debido a un fuerte fenómeno de ENSO (Jiménez-Muñoz et al., 2016), provocando que los microorganismos del suelo se encontraran en estado de latencia durante más tiempo y por lo tanto la acumulación de materia orgánica en el suelo fue mayor (Campo & Merino, 2016).

Debido a que las mayores lluvias en el 2015 se presentaron hasta septiembre, es probable que se haya acumulado mayor cantidad de materia orgánica que provocó los altos flujos de emisión y captura en algunas parcelas debido a que había mayor disponibilidad de sustrato (Butterbach-Bahl et al., 2013). Durante el 2016 y el 2017, la precipitación anual fue mayor por lo que se cree que la acumulación de materia orgánica en el suelo no fue la suficiente para provocar flujos de CH₄ de alta magnitud como los observados en el 2015.

Lo anterior concuerda con que, al reducir la variación espacial de los flujos medidos y considerar el efecto del N disponible, los nitratos en el suelo son uno de los factores medidos que determinaron los flujos de este gas (Cuadro 4, modelo 4). Es probable que una

mayor disponibilidad de N en la materia orgánica del suelo redujo el consumo de CH₄ ya que la reducción del NO₃⁻ a NO₂⁻ impide la oxidación del CH₄ al haber condiciones tóxicas para los organismos metanotrofos (Wang & Ineson, 2003). Asimismo, los iones del NH₄⁺ podrían haber competido con el sitio activo de la enzima encargada de la oxidación del CH₄, reduciendo el consumo de este gas en el suelo, actividad que ocurre principalmente en la época lluviosa (Liu & Greaver 2009, Blankinship et al. 2010, Veldkamp et al. 2013). Lo anterior podría explicar la reducción en el consumo de CH₄ que se observa durante el auge de la época lluviosa del 2015 y el 2016 (Figura 8).

Además de la disponibilidad de N y agua, la temperatura del suelo también fue determinante en los flujos de CH₄ (Cuadro 4, modelos 3 y 4) debido a que las actividades metabólicas dependen de la temperatura del suelo. Temperaturas más altas (Figura 4) tienden a favorecer tanto el flujo de emisión como de captura del CH₄ debido a que aumenta la actividad enzimática asociada a la oxidación del metano y a la metanogénesis (Davidson et al. 2004, Yvon-Durocher et al. 2014).

La composición vegetal afecta las emisiones de CH₄ puesto que determina la disponibilidad de C y N para ser utilizados por los microorganismos (Bridgham et al. 2013, Bass et al. 2014). Sin embargo, en esta investigación no se observó un efecto de la composición de especies, en este caso específicamente de leguminosas, sobre los flujos de CH₄. Lo anterior se puede haber dado ya que entre las parcelas no se detectó relación entre el área basal relativa de leguminosas y el porcentaje de N en hojas o nitratos. Asimismo, tampoco se encontró relación entre el área basal relativa de leguminosas y los flujos de CH₄, por lo que la variación en los flujos de este gas en las parcelas del área de muestreo es independiente de la presencia y cantidad de leguminosas.

Dióxido de Carbono (CO₂)

El valor de emisión promedio de CO₂ para el 2015 fue de 126.16 (±95.95) mg de C-CO₂ m⁻² h⁻¹ y 148.30 (±79.77) mg de C-CO₂ m⁻² h⁻¹ para el 2016. Estas emisiones son similares a las obtenidas en bosques secos tropicales de Australia (26 a 199, Bass et al. 2014), Tailandia (284.08 ±147.78, Adachi et al. 2009) y Suramérica (80 a 210, Davidson et al. 2004). Contrario a lo esperado, los valores obtenidos de esta investigación son similares a los medidos en un bosque lluvioso en Costa Rica (117.3 a 184.2, Schwendenmann et al. 2003).

Durante la estación seca el contenido de agua en el suelo es muy bajo (Figura 5), lo cual inhibe la actividad microbiana y la respiración de las raíces (Linn & Doran 1984, Jaramillo & Sanford 2009) y provoca que se observen flujos muy bajos de CO₂ en el suelo (Figura 9). Este fenómeno es común en los bosques tropicales secos, donde la disponibilidad de agua es uno de los principales factores que afecta las actividades microbiológicas del suelo (Campo & Merino, 2016). Lo cual explica que los flujos de CO₂ medidos fueran afectados por la lluvia acumulada un día antes y el porcentaje de arcillas en el suelo (Cuadro 4, modelos 5 y 6).

Una vez que inicia la estación lluviosa, se observaron aumentos en los flujos de CO₂ en todas las parcelas (Figura 9). Lo anterior se da debido a que durante los eventos de precipitación se da un rompimiento físico y químico de los agregados en el suelo que han sido acumulados en la materia orgánica durante la estación seca (Fierer & Schimel, 2003). Este rompimiento genera una mayor disponibilidad de sustrato y mayor acceso al carbono orgánico lábil por medio de la mineralización (Van Gestel et al. 1993, Novara et al. 2012) para que ocurra la descomposición microbiológica en el suelo, liberando así CO₂.

Al igual que se señaló para el N₂O, la humedad acumulada en el suelo después de las lluvias, en este caso el EPLA, permite que se mantengan las condiciones ideales para que ocurra el metabolismo microbiano en el suelo (Campo & Merino, 2016). Asimismo, los Vertisoles, al contener alto porcentaje de arcillas, permiten mayor retención de agua (Skiba & Ball, 2002). Esto favorece que se mantengan durante más tiempo las condiciones idóneas para que ocurra la respiración microbiológica del suelo (Chapin et al., 2011).

Según Novara y colaboradores (2012), al aumentar el contenido de agua en el suelo como consecuencia de la precipitación, se ve un incremento en la respiración del suelo al mismo tiempo que se reduce la difusividad del CO₂. Sin embargo, altos contenidos de agua en las capas más superficiales del suelo no sólo impiden la difusión del gas (Novara et al., 2012), sino que también generan condiciones anóxicas que evitan que ocurra la descomposición (Adachi et al., 2009). Lo anterior puede explicar la reducción en los flujos de CO₂ durante el auge de la estación lluviosa en los meses de octubre/noviembre (Figura 8). Esto se observa principalmente en los suelos del tipo Vertisol (Y_8_ver y M_10_ver, Cuadro 2) ya que las partículas más pequeñas permiten una mayor retención de agua y, por lo tanto, se saturan de manera más rápida y por más tiempo (Novara et al., 2012).

Adachi y colaboradores (2009) observaron que los flujos de CO₂ se correlacionaron negativamente con el contenido de agua en suelo sólo durante la estación lluviosa ya que durante la estación seca los flujos son tan bajos que el poco contenido de agua en el suelo no tuvo un efecto sobre éstos. Esto se observó en los flujos de CO₂ medidos durante el 2016 (Figura 9), cuando en la estación seca se mantienen bajos en todas las parcelas y al inicio de la estación lluviosa los flujos aumentan. Este patrón se mantiene hasta el momento del auge de las lluvias donde hay una aparente saturación del suelo y los flujos de CO₂ descienden debido a las condiciones anóxicas y a la baja difusividad.

Al incluir el efecto del N disponible sobre las emisiones de CO₂ y reducir la variación en flujos medidos se obtuvo nuevamente que el EPLA es uno de los factores que determina las emisiones (Cuadro 4, modelo 6). También se observó que los nitratos disponibles en el suelo no afectaron los flujos de este gas (Cuadro 4, modelo 6), a pesar de que representan parte de la descomposición de la materia orgánica (Chapin et al., 2011). Esto demostró que la disponibilidad de agua fue más importante en determinar los flujos de CO₂ que los nitratos en la materia orgánica, fenómeno previamente observado en el bosque tropical seco (Campo & Merino, 2016).

A pesar de que la composición vegetal determina la calidad y cantidad de materia orgánica, no se observaron diferencias en los flujos de CO₂ en parcelas con diferente área basal relativa de leguminosas. Lo anterior concuerda con lo observado por Becker y colaboradores (2017), quienes observaron que la variación en la respiración del suelo en un ecosistema limitado por agua no estuvo determinada por la presencia o ausencia de especies de leguminosas ya que las especies fijadoras de N₂ no provocaron diferencias en la relación C:N en los suelos.

CONCLUSIONES

Los flujos de N_2O , CH_4 y CO_2 del suelo siguieron el mismo patrón estacional que el de las lluvias en el Parque Nacional Palo Verde, tal como se esperaba de un bosque tropical seco. Además, las propiedades edáficas medidas en esta investigación tienen un mayor efecto que la composición vegetal sobre los flujos de los tres gases.

Los flujos de N_2O aumentaron con la lluvia cuando se alcanzaron las condiciones ideales de espacio poroso lleno de agua (EPLA) que favorecen tanto la nitrificación como la desnitrificación. Nuestros resultados demostraron la importancia del porcentaje de arcilla para modular el efecto de la lluvia y la acumulación de agua en el suelo, lo cual finalmente determinó el EPLA y el tiempo de permanencia en condiciones óptimas para la producción de N_2O . De igual manera, la temperatura afectó positivamente la magnitud de los flujos. Al considerar la disponibilidad de nitratos se observó que debe haber disponibilidad de agua en para que ocurra emisión de N_2O .

Según lo esperado, los flujos de CH_4 , al igual que los de N_2O , estuvieron determinados por el EPLA y su interacción con las arcillas en el suelo y la lluvia acumulada. El suelo pasó de sumidero a emisor al aumentar la cantidad de lluvia, particularmente en los suelos arcillosos. La actividad microbiana probablemente estuvo favorecida por las altas temperaturas, lo cual significó mayor captura de este gas. Nuestros datos sugieren que, en presencia de cantidades importantes de nitratos en el suelo, se reduce la captura de este gas por una posible competencia de iones NH_4^+ con el sitio activo de la enzima que oxida el CH_4 .

Al igual que en el caso del N_2O y CH_4 , las emisiones de CO_2 aumentaron con el EPLA. De igual manera, la interacción del EPLA y el contenido de arcillas en el suelo y la lluvia acumulada favorecieron las emisiones de este gas. También, mayor temperatura en el suelo incrementó las emisiones ya que probablemente se favoreció la descomposición. Se observó que, para el CO_2 , las emisiones estuvieron determinadas principalmente por los factores que controlaron el contenido de agua en el suelo y la temperatura más que por los nitratos disponibles en éste.

Los resultados no demostraron una relación entre el área relativa de leguminosas y el porcentaje de N foliar, los nitratos disponibles en el suelo ni con ninguno de los flujos de los tres gases de efecto invernadero medidos en esta investigación. Los resultados sugieren

además que las leguminosas no son dominantes en todas las parcelas; por lo que se requieren estudios más detallados de los mecanismos de descomposición, estimaciones de mantillo, entre otros, para determinar el aporte específico de las especies al suelo y su efecto sobre los nitratos en el suelo o los flujos de N_2O , CH_4 y CO_2 .

BIBLIOGRAFÍA

- Adachi, M., Ishida, A., Bunyavejchewin, S., Okuda, T., & Koizumi, H. (2009). Spatial and temporal variation in soil respiration in a seasonally dry tropical forest, Thailand. *Journal of Tropical Ecology*, 25(05), 531-539.
- Allen, K., Dupuy, J. M., Gei, M. G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., ... & Waring, B. G. (2017). Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes?. *Environmental Research Letters*, 12(2), 023001.
- Anaya, C. A., Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., & García-Oliva, F. (2012). Large rainfall pulses control litter decomposition in a tropical dry forest: evidence from an 8-year study. *Ecosystems*, 15(4), 652-663.
- Ayres, E., Steltzer, H., Berg, S., Wallenstein, M. D., Simmons, B. L., & Wall, D. H. (2009). Tree species traits influence soil physical, chemical, and biological properties in high elevation forests. *Plos One*, 4(6), 1-11.
- Barron, A. R., Purves, D. W., & Hedin, L. O. (2011). Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. *Oecologia*, 165(2), 511-520
- Bass, A. M., O'Grady, D., Leblanc, M., Tweed, S., Nelson, P. N., & Bird, M. I. (2014). Carbon dioxide and methane emissions from a wet-dry tropical floodplain in Northern Australia. *Wetlands*, 34(3), 619-627.
- Bateman, E. J., & Baggs, E. M. (2005). Contributions of nitrification and denitrification to N₂O emissions from soils at different water-filled pore space. *Biology and Fertility of Soils*, 41(6), 379-388.
- Becker, J. N., Gütlein, A., Cornejo, N. S., Kiese, R., Hertel, D., & Kuzyakov, Y. (2017). Legume and Non-legume Trees Increase Soil Carbon Sequestration in Savanna. *Ecosystems*, 20(5), 989-999.
- Becknell, J. M., Kucek, L. K., & Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88-95.
- Bertsch, F. (1987). *Manual para interpretar la fertilidad de los suelos de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica, 84pp.
- Blackie, R., C. Baldauf, D. Gautier, D. Gumbo, H. Kassa, N. Parthasarathy, F. Paumgarten, P. Sola, S. Pulla, P. Waeber, y T. Sunderland. (2014). *Tropical dry forests: The*

- state of global knowledge and recommendations for future research*. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Blagodatsky, S., & Smith, P. (2012). Soil physics meets soil biology: towards better mechanistic prediction of greenhouse gas emissions from soil. *Soil Biology and Biochemistry*, *47*, 78-92.
- Blankinship, J. C., Brown, J. R., Dijkstra, P., & Hungate, B. A. (2010). Effects of interactive global changes on methane uptake in an annual grassland. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *115*(G2).
- Bouyoucos, G. J. (1936). Directions for making mechanical analyses of soils by the hydrometer method. *Soil Science*, *42*(3), 225-230.
- Breuer, L., Papen, H., & Butterbach-Bahl, K. (2000). N₂O emission from tropical forest soils of Australia. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *105*(D21), 26353-26367.
- Bridgham, S. D., Cadillo-Quiroz, H., Keller, J. K., & Zhuang, Q. (2013). Methane emissions from wetlands: biogeochemical, microbial, and modeling perspectives from local to global scales. *Global Change Biology*, *19*(5), 1325-1346.
- Brown, J. R., Blankinship, J. C., Niboyet, A., van Groenigen, K. J., Dijkstra, P., Le Roux, X., ... & Hungate, B. A. (2012). Effects of multiple global change treatments on soil N₂O fluxes. *Biogeochemistry*, *109*(1-3), 85-100.
- Buse, A. (1973). Goodness of fit in generalized least squares estimation. *The American Statistician*, *27*(3), 106-108.
- Butterbach-Bahl, K., Baggs, E. M., Dannenmann, M., Kiese, R., & Zechmeister-Boltenstern, S. (2013). Nitrous oxide emissions from soils: how well do we understand the processes and their controls?. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *368*(1621), 20130122.
- Campo, J., & Merino, A. (2016). Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. *Global change biology*, *22*, 1942-1956.
- Carter, M.R. (1993). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society of Soil Science. Editorial Lewis Publishers. Florida, Estados Unidos. 815pp.

- Castaldi, S., Ermice, A., & Strumia, S. (2006). Fluxes of N₂O and CH₄ from soils of savannas and seasonally-dry ecosystems. *Journal of Biogeography*, *33*(3), 401-415.
- Chadwick, R., Good, P., Martin, G., & Rowell, D. P. (2016). Large rainfall changes consistently projected over substantial areas of tropical land. *Nature Climate Change*, *6*, 177-181.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer Science & Business Media. Nueva York, Estados Unidos. 529pp.
- Clark, D. A. (2004). Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *359*(1443), 477-491.
- Clark, D. A., Clark, D. B., & Oberbauer, S. F. (2013). Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO₂ and climatic stress, 1997–2009. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *118*(2), 783-794.
- Cleveland, C. C., & Townsend, A. R. (2006). Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(27), 10316-10321.
- Conant, R. T., Ryan, M. G., Ågren, G. I., Birge, H. E., Davidson, E. A., Eliasson, P. E., ... & Hyvönen, R. (2011). Temperature and soil organic matter decomposition rates—synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology*, *17*(11), 3392-3404.
- Craine, J. M., Wedin, D. A., & Reich, P. B. (2001). The response of soil CO₂ flux to changes in atmospheric CO₂, nitrogen supply and plant diversity. *Global Change Biology*, *7*(8), 947-953.
- Dalal, R. C., & Allen, D. E. (2008). Greenhouse gas fluxes from natural ecosystems. *Australian Journal of Botany*, *56*(5), 369-407.
- Davidson, E. A., Ishida, F. Y., & Nepstad, D. C. (2004). Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology*, *10*(5), 718-730.
- Davidson, E. A., Matson, P. A., Vitousek, P. M., Riley, R., Dunkin, K., Garcia-Mendez, G., & Maass, J. M. (1993). Processes Regulating Soil Emissions of NO and N₂O in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Ecology*, *74*(1), 130-139.

- Davidson, E. A., Vitousek, P. M., Matson, P. A., Riley, R., García-Méndez, G., & Maass, J. M. (1991). Soil emissions of nitric oxide in a seasonally dry tropical forest of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 96(D8), 15439-15445.
- De Klein, C. A. M., & Harvey, M. (2012). *Nitrous oxide chamber methodology guidelines*. Ministry for Primary Industries, Wellington, New Zealand. 146pp.
- Del Prado, A., Merino, P., Estavillo, J. M., Pinto, M., & González-Murua, C. (2006). N₂O and NO emissions from different N sources and under a range of soil water contents. *Nutrient cycling in agroecosystems*, 74(3), 229-243.
- Duffy, P. B., Brando, P., Asner, G. P., & Field, C. B. (2015). Projections of future meteorological drought and wet periods in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(43), 13172-13177.
- Dutaur, L., & Verchot, L. V. (2007). A global inventory of the soil CH₄ sink. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(4), 1-9.
- Enquist, C. A. (2002). Predicted regional impacts of climate change on the geographical distribution and diversity of tropical forests in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 29(4), 519-534.
- Enquist, B. J., & Enquist, C. A. (2011). Long-term change within a Neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. *Global Change Biology*, 17(3), 1408-1424.
- Erickson, H., Davidson, E. A., & Keller, M. (2002). Former land-use and tree species affect nitrogen oxide emissions from a tropical dry forest. *Oecologia*, 130(2), 297-308.
- Fierer, N., & Schimel, J. P. (2003). A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal*, 67(3), 798-805.
- Freeman, C. E. (1982). Seasonal Variation in Leaf Nitrogen in Creosotebush (*Larrea tridentata* [DC.] Cov.: Zygophyllaceae). *The Southwestern Naturalist*, 27(3), 354-356.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Neill, C. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.

- Gei, M. G., & Powers, J. S. (2013). Do legumes and non-legumes tree species affect soil properties in unmanaged forests and plantations in Costa Rican dry forests?. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 264-272.
- Gei, M., Rozendaal, D. M., Poorter, L., Bongers, F., Sprent, J. I., Garner, M. D., ... & Brancalion, P. H. (2018). Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nature ecology & evolution*, 1.
- Giardina, C. P., & Ryan, M. G. (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404(6780), 858-861.
- Gillespie, T. W., Grijalva, A., & Farris, C. N. (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant ecology*, 147(1), 37-47.
- Groffman, P. M., Butterbach-Bahl, K., Fulweiler, R. W., Gold, A. J., Morse, J. L., Stander, E. K., ... & Vidon, P. (2009). Challenges to incorporating spatially and temporally explicit phenomena (hotspots and hot moments) in denitrification models. *Biogeochemistry*, 93(1-2), 49-77.
- Hansen, J., & Sato, M. (2004). Greenhouse gas growth rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(46), 16109-16114.
- Heinen, M. (2006). Simplified denitrification models: overview and properties. *Geoderma*, 133(3), 444-463.
- Henríquez, C., & Cabalceta, G. (2002). *Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola*. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. San José, Costa Rica.
- Huante, P., Rincón, E., & Acosta, I. (1995). Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*, 849-858.
- Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC. (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido & Nueva York, Estados Unidos. 1465p.
- Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC. (2014). Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fifth

- Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido & Nueva York, Estados Unidos. 1132p.
- Jamali, H., Quayle, W., Scheer, C., Rowlings, D., & Baldock, J. (2016). Effect of soil texture and wheat plants on N₂O fluxes: A lysimeter study. *Agricultural and forest meteorology*, 223, 17-29.
- Janssens, I. A., Dieleman, W., Luysaert, S., Subke, J. A., Reichstein, M., Ceulemans, R., ... & Papale, D. (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3(5), 315-322.
- Jaramillo, V.J., & Sanford, R.L. (2009). Nutrient cycling in tropical deciduous forest. En Murphy, P. G., Lugo, A. E., Mooney, H. A., & Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests* (pp.9-29), Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Jaramillo, V. J., Kauffman, J. B., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D. L., & Ellingson, L. J. (2003). Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*, 6(7), 609-629.
- Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A., & Sanford, R.L. (2011). Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. En Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., & Ceballos, G. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests: Ecology and Conservation* (pp.109-128), Island Press, Washington DC, Estados Unidos.
- Jeffries, P., Gianinazzi, S., Perotto, S., Turnau, K., & Barea, J. M. (2003). The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and fertility of soils*, 37(1), 1-16.
- Jiménez-Muñoz, J. C., Mattar, C., Barichivich, J., Santamaría-Artigas, A., Takahashi, K., Malhi, Y., ... & Van Der Schrier, G. (2016). Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Scientific reports*, 6, 33130.
- Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological applications*, 10(2), 423-436.
- Karhu, K., Auffret, M. D., Dungait, J. A., Hopkins, D. W., Prosser, J. I., Singh, B. K., ... & Gouriveau, F. (2014). Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature*, 513(7516), 81-84.

- Keller, M., & Reiners, W. A. (1994). Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, nitric oxide, and methane under secondary succession of pasture to forest in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Global Biogeochemical Cycles*, 8(4), 399-409.
- Keller, M., Kaplan, W. A., & Wofsy, S. C. (1986). Emissions of N₂O, CH₄ and CO₂ from tropical forest soils. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 91(D11), 11791-11802.
- Knepel, K. (2002). *Quick Quem[®] Method 12-107-04-1-B Determination of nitrate in 2M KCl soil extracts by flow injection analysis*. Lachat Instruments. Colorado, Estados Unidos. 24pp.
- King, G. M., & Schnell, S. (1994). Effect of increasing atmospheric methane concentration on ammonium inhibition of soil methane consumption. *Nature*, 370(6487), 282-284.
- Le Mer, J., & Roger, P. (2001). Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils: a review. *European Journal of Soil Biology*, 37(1), 25-50.
- Lewis, S., J. Lloyd, S. Sitch, E. T. A. Mitchard, and W. F. Laurance. (2009). Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:529–549.
- Liu, L., & Greaver, T. L. (2009). A review of nitrogen enrichment effects on three biogenic GHGs: the CO₂ sink may be largely offset by stimulated N₂O and CH₄ emission. *Ecology letters*, 12(10), 1103-1117.
- Linn, D. M., & Doran, J. W. (1984). Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Science Society of America Journal*, 48(6), 1267-1272.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., Breugel, M., & Bongers, F. (2014). Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 28(4), 1052-1058.
- Marín-Spiotta, E., & Sharma, S. (2013). Carbon storage in successional and plantation forest soils: a tropical analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 22(1), 105-117.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491-505.

- Murphy, P.G., & Lugo, A.E. (2009). Dry forests of Central America and the Caribbean. En Murphy, P. G., Lugo, A. E., Mooney, H. A., & Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests* (pp.9-29), Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Nahlik, A. M., & Mitsch, W. J. (2011). Methane emissions from tropical freshwater wetlands located in different climatic zones of Costa Rica. *Global Change Biology*, *17*(3), 1321-1334.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*(2), 133-142.
- Norman, J. M., Kucharik, C. J., Gower, S. T., Baldocchi, D. D., Crill, P. M., Rayment, M., ... & Strieglfi, R. G. (1997). A comparison of six methods for measuring soil-surface carbon dioxide fluxes. *Journal of Geophysical Research*, *102*(D24), 28-771.
- Novara, A., Armstrong, A., Gristina, L., Semple, K. T., & Quinton, J. N. (2012). Effects of soil compaction, rain exposure and their interaction on soil carbon dioxide emission. *Earth Surface Processes and Landforms*, *37*(9), 994-999.
- Parkin, T. B. (1987). Soil microsites as a source of denitrification variability. *Soil Science Society of America Journal*, *51*(5), 1194-1199.
- Parkin, T.B., & Venterea, R.T. (2010). Chamber-based trace gas flux measurements. En Follet, R.F. (Ed.), *USDA-ARS GRACEnet Project Protocols*, United States Department of Agriculture, Washington D.C., Estados Unidos.
- Parkin, T. B., Venterea, R. T., & Hargreaves, S. K. (2012). Calculating the detection limits of chamber-based soil greenhouse gas flux measurements. *Journal of environmental quality*, *41*(3), 705-715.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*, 437-457.
- Pielke, R. A., Marland, G., Betts, R. A., Chase, T. N., Eastman, J. L., Niles, J. O., & Running, S. W. (2002). The influence of land-use change and landscape dynamics on the climate system: relevance to climate-change policy beyond the radiative effect of greenhouse gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, *360*(1797), 1705-1719.

- Pihlatie, M., Syväsalo, E., Simojoki, A., Esala, M., & Regina, K. (2004). Contribution of nitrification and denitrification to N₂O production in peat, clay and loamy sand soils under different soil moisture conditions. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 70(2), 135-141.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarkar, D. (2014). *R Core Team (2014) nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-117.
- Potter, C. S., Davidson, E. A., & Verchot, L. V. (1996). Estimation of global biogeochemical controls and seasonality in soil methane consumption. *Chemosphere*, 32(11), 2219-2246.
- Powers, J. S., & Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4), 927-936.
- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J., & Pérez-Aviles, D. (2009a). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 959-970.
- Powers, J. S., Montgomery, R. A., Adair, E. C., Brearley, F. Q., DeWalt, S. J., Castanho, C. T., ... & González-Iturbe, J. A. (2009b). Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology*, 97(4), 801-811.
- Prather, M. J., Holmes, C. D., & Hsu, J. (2012). Reactive greenhouse gas scenarios: Systematic exploration of uncertainties and the role of atmospheric chemistry. *Geophysical Research Letters*, 39(9), L09803.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raich, J. W. (2017). Temporal variability of soil respiration in experimental tree plantations in lowland Costa Rica. *Forests*, 8(2), 40.
- Raich, J. W., & Schlesinger, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2), 81-99.
- Ramanathan, V., & Feng, Y. (2009). Air pollution, greenhouse gases and climate change: Global and regional perspectives. *Atmospheric Environment*, 43(1), 37-50.

- Reed, S. C., Cleveland, C. C., & Townsend, A. R. (2008). Tree species control rates of free-living nitrogen fixation in a tropical rain forest. *Ecology*, *89*(10), 2924-2934.
- Rentería, L. Y., & Jaramillo, V. J. (2011). Rainfall drives leaf traits and leaf nutrient resorption in a tropical dry forest in Mexico. *Oecologia*, *165*(1), 201-211.
- Rowlings, D. W., Grace, P. R., Kiese, R., & Weier, K. L. (2012). Environmental factors controlling temporal and spatial variability in the soil-atmosphere exchange of CO₂, CH₄ and N₂O from an Australian subtropical rainforest. *Global Change Biology*, *18*(2), 726-738.
- Russell, A. E., Raich, J. W., Arrieta, R. B., Valverde-Barrantes, O., & González, E. (2010). Impacts of individual tree species on carbon dynamics in a moist tropical forest environment. *Ecological Applications*, *20*(4), 1087-1100.
- Schaufler, G., Kitzler, B., Schindlbacher, A., Skiba, U., Sutton, M. A., & Zechmeister-Boltenstern, S. (2010). Greenhouse gas emissions from European soils under different land use: effects of soil moisture and temperature. *European Journal of Soil Science*, *61*(5), 683-696.
- Schindlbacher, A., Zechmeister-Boltenstern, S., & Butterbach-Bahl, K. (2004). Effects of soil moisture and temperature on NO, NO₂, and N₂O emissions from European forest soils. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *109*(D17302). 1-12.
- Schlesinger, W. H., & Andrews, J. A. (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, *48*(1), 7-20.
- Schwendenmann, L., Veldkamp, E., Brenes, T., O'brien, J. J., & Mackensen, J. (2003). Spatial and temporal variation in soil CO₂ efflux in an old-growth neotropical rain forest, La Selva, Costa Rica. *Biogeochemistry*, *64*(1), 111-128.
- Sierra, C., Trumbore, S., Davidson, E., Vicca, S., & Janssens, I. (2014). Sensitivity of soil organic matter decomposition to simultaneous changes in temperature and moisture. In *EGU General Assembly Conference Abstracts*, *16*, 10086.
- Singh, J. S., Raghubanshi, A. S., Reddy, V. S., Singh, S., & Kashyap, A. K. (1998). Methane flux from irrigated paddy and dryland rice fields, and from seasonally dry tropical forest and savanna soils of India. *Soil Biology and Biochemistry*, *30*(2), 135-139.

- Skiba, U., & Ball, B. (2002). The effect of soil texture and soil drainage on emissions of nitric oxide and nitrous oxide. *Soil Use and Management*, *18*(1), 56-60.
- Snyder, C. S., Bruulsema, T. W., Jensen, T. L., & Fixen, P. E. (2009). Review of greenhouse gas emissions from crop production systems and fertilizer management effects. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *133*(3), 247-266.
- Tate, K. R. (2015). Soil methane oxidation and land-use change—from process to mitigation. *Soil Biology and Biochemistry*, *80*, 260-272.
- Van Gestel, M., Merckx, R., & Vlassak, K. (1993). Microbial biomass and activity in soils with fluctuating water contents. *Geoderma*, *56*(1-4), 617-626.
- Van Lent, J., Hergoualc'h, K., & Verchot, L. V. (2015). Reviews and syntheses: Soil N₂O and NO emissions from land use and land use change in the tropics and subtropics: a meta-analysis. *Biogeosciences*, *12*(15).
- Veldkamp, E., Koehler, B., & Corre, M. D. (2013). Indications of nitrogen-limited methane uptake in tropical forest soils. *Biogeosciences*, *10*(8), 5367.
- Venterea, R. T. (2010). Simplified method for quantifying theoretical underestimation of chamber-based trace gas fluxes. *Journal of environmental quality*, *39*(1), 126-135.
- Venterea, R. T., & Baker, J. M. (2008). Effects of soil physical nonuniformity on chamber-based gas flux estimates. *Soil Science Society of America Journal*, *72*(5), 1410-1417.
- Vitousek, P. M., & Howarth, R. W. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur?. *Biogeochemistry*, *13*(2), 87-115.
- Wang, Z. P., & Ineson, P. (2003). Methane oxidation in a temperate coniferous forest soil: effects of inorganic N. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(3), 427-433.
- Wood, T. E., & Silver, W. L. (2012). Strong spatial variability in trace gas dynamics following experimental drought in a humid tropical forest. *Global Biogeochemical Cycles*, *26*(3).
- Yashiro, Y., Kadir, W. R., Okuda, T., & Koizumi, H. (2008). The effects of logging on soil greenhouse gas (CO₂, CH₄, N₂O) flux in a tropical rain forest, Peninsular Malaysia. *Agricultural and forest meteorology*, *148*(5), 799-806.
- Yvon-Durocher, G., Allen, A. P., Bastviken, D., Conrad, R., Gudas, C., St-Pierre, A., ... & Del Giorgio, P. A. (2014). Methane fluxes show consistent temperature dependence across microbial to ecosystem scales. *Nature*, *507*(7493), 488-491.

- Zhuang, Q., Chen, M., Xu, K., Tang, J., Saikawa, E., Lu, Y., ... & McGuire, A. D. (2013). Response of global soil consumption of atmospheric methane to changes in atmospheric climate and nitrogen deposition. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(3), 650-663.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., & Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Editorial Springer Science+Business Media. Nueva York, Estados Unidos. 574pp.

ANEXO

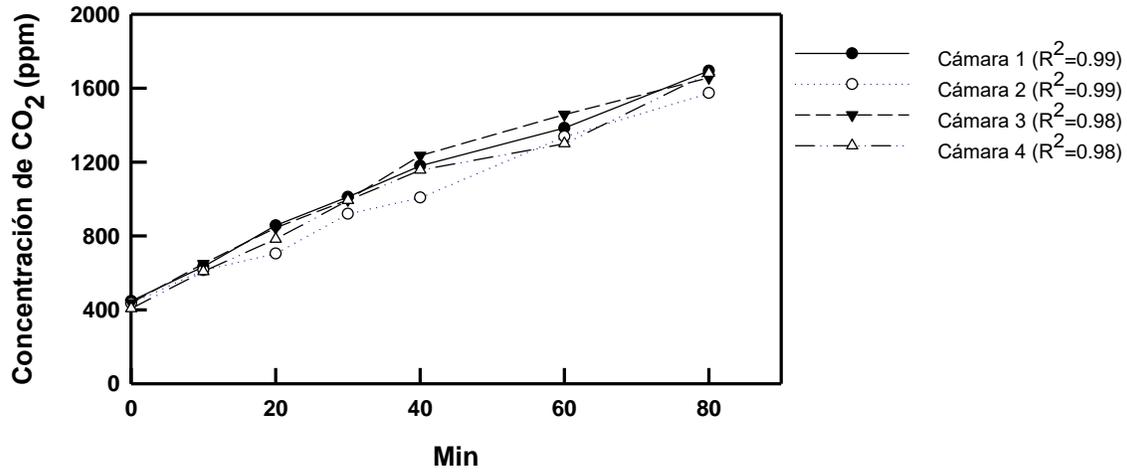


Figura A.1 Concentración de CO₂ dentro de las cámaras a lo largo del tiempo a partir del cierre de éstas. Las mediciones fueron realizadas en diciembre 2015 en una parcela de suelo tipo Entisol (Y_15_ent).

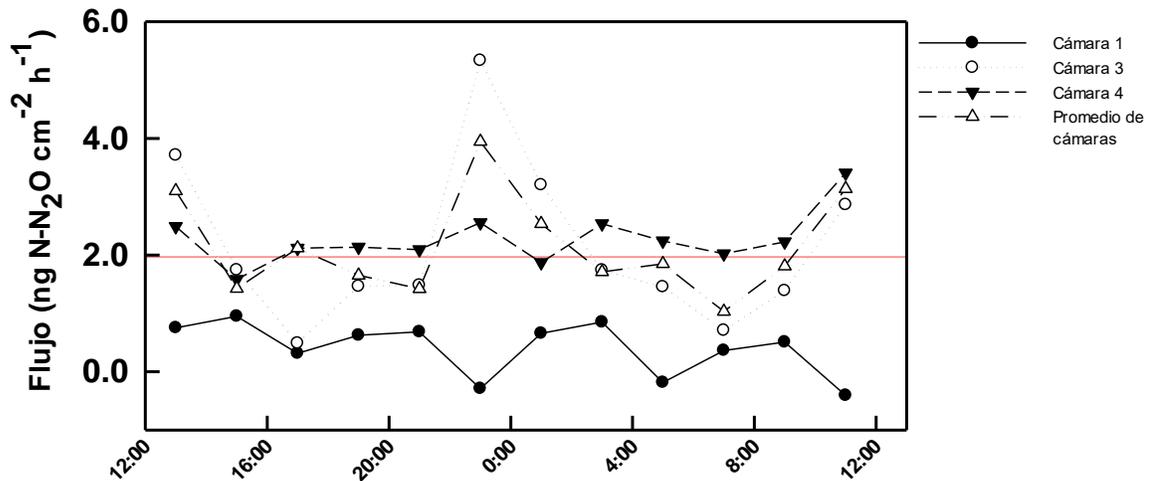


Figura A.2 Flujos de N₂O medido durante 24 horas en una parcela de suelo Entisol (Y_15_ent) en octubre 2015. La línea roja indica el flujo promedio medido en las tres cámaras durante las 24 horas de muestreo.

Cuadro A.1 Modelos utilizados para la selección del modelo ideal del efecto de los factores edáficos sobre las emisiones de N₂O, CO₂ y CH₄.

Gas	Número de modelo	Base de datos	n	Tipo de modelo	Complejidad del modelo	Factores usados en el modelo	AIC	Pseudo R ²	p	Comparación de modelos		
										Modelos comparados	p	
N ₂ O	1	Completa	298	Regresión lineal	Complejo	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	-1475.47	0.22	p<0.001			
N ₂ O	2	Completa	298	Regresión lineal	Simplificado	días, arcilla, EPLA, lluvia, T suelo	-1596.08	0.16	p<0.001	1 y 2	0.21	+
N ₂ O	3	Completa	298	Linear de efectos mixtos	Complejo	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	-1474.49	0.23	p<0.001	1 y 3	0.22	
N ₂ O	4	Promedios	69	Regresión lineal	Complejo	días, EPLA*NO ₃ , lluvia, T suelo	-266	0.41	p<0.001			
N ₂ O	5	Promedios	69	Regresión lineal	Simplificado	días, EPLA*NO ₃ , lluvia, T suelo	-346.82	0.42	p<0.001	4 y 5	0.38	+
N ₂ O	6	Promedios	69	Linear de efectos mixtos	Complejo	días, arcilla*EPLA, EPLA*NO ₃ , lluvia*EPLA, T suelo, NH ₄	-264.27	0.49	p<0.001	4 y 6	0.6	
CO ₂	7	Completa	297	Regresión lineal	Complejo	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	3224	0.58	p<0.001			
CO ₂	8	Completa	297	Linear mixto	Complejo	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	3242.05	0.64	p<0.001	7 y 8	p<0.001	
CO ₂	9	Completa	297	Linear de efectos mixtos	Simplificado	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA	3220.95	0.6	p<0.001	8 y 9	p<0.001	+

CO ₂	10	Promedios	68	Regresión lineal	Complejo	días, arcilla*EPLA, EPLA*NO ₃ , lluvia*EPLA, T suelo, NH ₄	737.25	0.61	p<0.001			
CO ₂	11	Promedios	68	Linear de efectos mixtos	Complejo	días, arcilla*EPLA, EPLA*NO ₃ , lluvia*EPLA, T suelo, NH ₄	732.61	0.71	p<0.001	10 y 11	0.01	
CO ₂	12	Promedios	68	Linear de efectos mixtos	Simplificado	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	730.09	0.7	p<0.001	11 y 12	0.38	+
CH ₄	13	Completa	244	Regresión lineal	Complejo	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	2058.7	0.33	p<0.001			+
CH ₄	14	Completa	244	Linear mixto	Complejo	días, arcilla*EPLA, lluvia*EPLA, T suelo	2060.92	0.27	p<0.001	13 y 14	0.41	
CH ₄	15	Promedios	68	Regresión lineal	Complejo	días, arcilla*EPLA, EPLA*NO ₃ , lluvia*EPLA, T suelo, NH ₄	558.67	0.22	p<0.001			
CH ₄	16	Promedios	68	Regresión lineal	Simplificado	días instalación, NO ₃ , T suelo	533.6	0.2	0.001	15 y 16	0.35	+
CH ₄	17	Promedios	68	Linear de efectos mixtos	Complejo	días, arcilla*EPLA, EPLA*NO ₃ , lluvia*EPLA, T suelo, NH ₄	560.67	0.29	p<0.001	15 y 17	0.99	

Todos los modelos se realizaron utilizando la estimación restringida de máxima verosimilitud (REML).

n: cantidad de datos usados en el modelo, días: días después de la instalación de las bases, EPLA: espacio poroso lleno de agua en el suelo, arcilla: porcentaje de arcillas en el suelo, lluvia: lluvia acumulada 1 día antes del muestreo, T suelo: temperatura del suelo en los primeros 10 cm, NO₃: nitratos disponibles en el suelo, NH₄: amonio disponible en el suelo, p: probabilidad. AIC: criterio de información de Akaike.

"*" indica interacción entre factores. "+" indica modelo seleccionado

Pseudo R² fue calculado usando método de Buse (1973) para modelos de regresión lineal y el método de Nakagawa & Schielzeth (2013) para los modelos lineares de efectos mixtos.

Cuadro A. 2 Probabilidad asociada a cada factor en los modelos seleccionados de cada gas.

GAS	Número de modelo*	Factores	Valor del estimador	p
N ₂ O	1	arcilla	-1.4e-4	<0.0001
		EPLA	1.7e-4	0.0002
		lluvia	3.6e-4	0.0002
		T suelo	1.4e-3	0.0101
N ₂ O	2	lluvia	5.0e-4	0.0000
		EPLA*NO ₃	2.8e-5	0.0059
		T suelo	2.0e-3	0.0065
CH ₄	3	EPLA	-0.1	<0.0001
		arcilla*EPLA	-4.7e-3	<0.0001
		T suelo	0.6	0.0008
		lluvia*EPLA	2.2e-2	0.0044
CH ₄	4	NO ₃	-1.5	0.0009
		T suelo	4.5	0.0022
CO ₂	5	EPLA	3.2	<0.0001
		arcilla*EPLA	-5.6e-2	<0.0001
		lluvia*EPLA	-0.1	<0.0001
CO ₂	6	EPLA	5.6	0.0000
		lluvia	9.3	0.0000
		lluvia*EPLA	-0.2	0.0000
		T suelo	13.1	0.0041
		arcilla*EPLA	-0.1	0.0187

* Características del modelo se encuentran en Cuadro 4.

EPLA: espacio poroso lleno de agua en el suelo, arcilla: porcentaje de arcillas en el suelo, lluvia: lluvia acumulada 1 día antes del muestreo, T suelo: temperatura del suelo en los primeros 10 cm, NO₃: nitratos en el suelo p: probabilidad.