

FLUJOS DE CO₂ DEL SUELO EN REBOLLARES Y PINARES DE PINO ALBAR DE LA SIERRA DE GUADARRAMA

Rosa Inclán Cuartas¹, Daniel De La Torre Llorente², María Dolores Sánchez Ledesma¹, María del Mar Bolaños Ortega¹, Ana María Fernández Díaz¹, Ramón Morante Sánchez¹, Ana Cardeña Contreras¹ y Agustín Rubio Sánchez³

¹ CIEMAT. Avda Complutense 22. 28040-MADRID (España). Correo electrónico: rm.inclan@ciemat.es

² Universidad de Salamanca. Área de Ecología. Campus Miguel de Unamuno. SALAMANCA (España)

³ Dept. Silvopascicultura. Universidad Politécnica. 28040-MADRID (España)

Resumen

El objetivo primordial del trabajo es la investigación de los principales factores que regulan la variabilidad espacial de los flujos de CO₂ del suelo (o respiración del suelo, RS) en suelos de pino albar y rebollar de la vertiente norte de la Sierra de Guadarrama. Para ello se establecieron dos transectos, uno a lo largo de un gradiente altitudinal de *Pinus sylvestris* L., y el otro constituido alrededor del ecotono entre *P. sylvestris* L. y *Quercus pyrenaica* Lam. El flujo de CO₂, la temperatura y la humedad del suelo se midieron mensualmente durante un año y se determinaron los parámetros fisicoquímicos y microbiológicos del mismo. La RS mostró un patrón estacional típico con valores mínimos en invierno y máximos en primavera. Los valores máximos de RS se obtuvieron en las parcelas situadas a mayor altitud, en el pinar durante el invierno y en el rebollar durante la primavera y el verano. Los valores de los parámetros Q_{10} y R_{10} fueron menores que los descritos en la bibliografía para ecosistemas forestales. En nuestras condiciones los modelos de Q_{10} para el cálculo de RS no son los más adecuados a no ser que se tengan en consideración otros parámetros del suelo además de la temperatura, tales como la relación C/N, la humedad del suelo y el contenido en carbono de la biomasa microbiana.

Palabras clave: Flujo de carbono, Respiración del suelo, *Pinus sylvestris* L., *Quercus pyrenaica* Lam.

INTRODUCCIÓN

Los suelos representan un papel crucial en el ciclo global del carbono (C) (IPCC, 2001) ya que albergan 1500 PgC de C lo que supone el doble del contenido en la atmósfera y tres veces más del presente en la vegetación terrestre (SCHIMMEL *et al.*, 2000).

El flujo de CO₂ del suelo es el factor principal del balance de C en los ecosistemas forestales y representa 60-80 % de la respiración total del ecosistema (VALENTINI *et al.*, 2000; XU & QI, 2001). Es por ello que, la caracterización de

la evolución temporal y espacial de RS es de gran interés tanto para identificar las principales fuentes y sumideros de C como para parametrizar el ciclo del carbono con objeto de representar las interacciones bosque-atmósfera en los modelos globales de Cambio Climático. RS está formada por la respiración de las raíces y las micorrizas asociadas (Respiración Autótrofa) y la descomposición de la materia orgánica (Respiración Heterótrofa).

En los últimos años se ha realizado un gran esfuerzo en caracterizar las variables ambientales que regulan los valores de RS. La temperatu-

ra (Ts) y la humedad del suelo (Hs) explican la mayoría de la variación observada en los valores de RS (DAVIDSON et al., 1998; REY et al., 2002). Sin embargo son muchas las incertidumbres aún existentes en especial en suelos forestales de montaña, en ecotonos y sistemas de transición en el área de distribución de las especies y en casos de perturbaciones asociadas a fuegos forestales. Estas características tienen gran importancia en los ecosistemas forestales del área Mediterránea con una gran vulnerabilidad al Cambio Climático.

El objetivo primordial del trabajo es la investigación de los principales factores que regulan la variabilidad espacial de los flujos de CO₂ en suelos de pino albar y rebollar de la vertiente norte de la Sierra de Guadarrama; en especial los relacionados con la topografía, la diferencia de especies y la recuperación del suelo después de un incendio.

METODOLOGÍA

El estudio se realizó entre la primavera de 2005 y el verano de 2006 en los Montes de Valsaín (Segovia, 40o 51 N, 4o 3'W). Para ello se establecieron dos transectos, uno de ellos formado por 5 parcelas experimentales distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal de *Pinus sylvestris* L. (1.240-1.618 m, Transecto Altitudinal, TA) al que se añadió una parcela (Parcela 100) situada a 1700 m que se había incendiado en 2003; y el otro constituido por 9 parcelas alrededor del ecotono entre *P. sylvestris* L. (pino albar, P) y *Quercus pyrenaica* Lam. (melojo, rebollo, Q) (1.270-1.360 m, Transecto Ecotono, TE) (Tabla 1).

En los Montes de Valsaín el clima es Nemoromediterráneo, con una precipitación media anual de 885-1.170 mm y una temperatura media anual de 6,1–10,5°C. Los suelos son Cambisoles húmicos sobre granitos y gneis. El monte tiene una superficie de 10.672 ha cubiertas principalmente por *Pinus sylvestris* L. y una presencia más escasa de *Quercus pyrenaica* Lam. La vegetación arbustiva está compuesta por escobones *Cytisus purgans* (L.) Boiss. y *Genista florida* L. y enebro *Juniperus communis* L.

RS, Ts y Hs se midieron mensualmente en cada parcela. RS se midió con un sistema dinámico cerrado LI-6400, unido a una cámara de suelos LI-6400-9 (LI-COR Inc, Lincoln, NE, USA). Hs y Ts se midieron mediante un TDR (IMKO GmbH) y un termopar (Omega Engineering). La medidas de RS se realizaron utilizando aros de PVC que se habían insertado en el suelo como testigos una semana antes, y que se dejaron en el mismo lugar durante la duración del experimento. Se utilizaron un total de 6-12 aros por parcela.

En Marzo y Noviembre de 2006, se tomaron 3 muestras compuestas de los primeros 10 cm del suelo en cada parcela experimental y se determinaron los siguientes parámetros: carbono orgánico total (TOC), nitrógeno total, carbono soluble en agua (DOC), carbono soluble en agua caliente (HW-DOC), carbono extraíble con K₂SO₄ (K₂SO₄-DOC), contenido en carbono de la biomasa microbiana (C_TMB), pH, porosidad total, densidad de partículas, WFP y conductividad eléctrica (Tabla 1).

El pH del suelo y la conductividad eléctrica se midieron en un extracto de agua a una relación sólido/líquido de 1:2. El pH se midió con un pH-metro ORION 720A y la conductividad mediante un conductímetro ORION 115. La concentración total de C y N se midió a partir de la conductividad térmica en un Carlo Erba EA 1108. La densidad de partículas sólidas se midió por el método del picnómetro. El contenido en carbono de la biomasa microbiana (C_TMB) se determinó mediante el método de extracción-irradiación con microondas de ISLAM & WEIL (1998). El carbono soluble en agua caliente se calculó siguiendo el método de GHANI et al. (2003). Las cantidades totales de C orgánico soluble en los extractos se analizaron con un analizador TOC-V CHS (SHIMADZU, Shimadzu Scientific Instruments).

La respuesta estacional de RS con respecto a la temperatura en cada parcela se calculó mediante la función Q_{10} ($RS = R_{10} * Q_{10}^{(T-10)/10}$), (JANSSENS & PILEGAARD, 2003), en que RS ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) es el flujo de respiración del suelo, R_{10} es la RS simulada a un a temperatura del suelo de 10 °C, utilizada frecuentemente para comparar las características de RS de los ecosistemas; Q_{10} es la sensibilidad a la tempera-

	Parcela 14				Parcela 22				Parcela 33				Parcela 42				Parcela 100				P				Q																														
	Parcela 14								Parcela 22								Parcela 33								Parcela 42								Parcela 100								P								Q						
	Transecto Altitudinal																Transecto Ecotono																																						
Latitud	40° 50' 4"	40° 50' 58"	40° 50' 39"	40° 50' 59"	40° 51' 15"	40° 51' 15"	40° 49' 15"	40° 51' 17"	40° 51' 35"	40° 56' 46"	40° 51' 17"	40° 51' 35"	40° 56' 46"	40° 51' 17"	40° 51' 35"	40° 56' 46"	40° 51' 17"	40° 51' 35"	40° 56' 46"	40° 51' 17"	40° 51' 35"	40° 56' 46"	40° 51' 17"	40° 51' 35"	40° 56' 46"	40° 51' 17"	40° 51' 35"	40° 56' 46"																											
Longitud	4° 50' 58"	4° 02' 52"	4° 02' 52"	4° 02' 52"	4° 02' 34"	4° 02' 34"	4° 04' 2"	4° 04' 05"	4° 03' 57"	4° 04' 02"	4° 04' 05"	4° 03' 57"	4° 04' 02"	4° 04' 05"	4° 03' 57"	4° 04' 02"	4° 04' 05"	4° 03' 57"	4° 04' 02"	4° 04' 05"	4° 03' 57"	4° 04' 02"	4° 04' 05"	4° 03' 57"	4° 04' 02"	4° 04' 05"	4° 03' 57"	4° 04' 02"																											
Altitud (m)	1635	1592	1579	1380	1320	1700	1700	1323	1318	1367	1323	1318	1367	1323	1318	1367	1323	1318	1367	1323	1318	1367	1323	1318	1367	1323	1318	1367																											
Pendiente (%)	0	22	50	20	67	49	49	13	23	23	23	23	23	13	23	23	13	23	23	13	23	23	13	23	23	13	23	23																											
Orientación (o)	-	30°NNE	100°ESE	60°NE	110°ESE	-	-	246° WSW	304° WNW	218° SSW	246° WSW	304° WNW	218° SSW	246° WSW	304° WNW	218° SSW	246° WSW	304° WNW	218° SSW	246° WSW	304° WNW	218° SSW	246° WSW	304° WNW	218° SSW	246° WSW	304° WNW	218° SSW																											
Porosidad total %	70±0	62±1,9	61±0,4	55±0	64±0	67±0	67±0	66±0,6	65±0,4	49±0,7	66±0,6	65±0,4	49±0,7	66±0,6	65±0,4	49±0,7	66±0,6	65±0,4	49±0,7	66±0,6	65±0,4	49±0,7	66±0,6	65±0,4	49±0,7	66±0,6	65±0,4	49±0,7																											
Densidad de partículas(g/cm ³)	2,43±0,0	2,57±0,01	2,64±0,01	2,63±0,0	2,64±0,0	2,54±0,0	2,54±0,0	0,87±0,2	0,907±0,1	1,34±0,2	0,87±0,2	0,907±0,1	1,34±0,2	0,87±0,2	0,907±0,1	1,34±0,2	0,87±0,2	0,907±0,1	1,34±0,2	0,87±0,2	0,907±0,1	1,34±0,2	0,87±0,2	0,907±0,1	1,34±0,2	0,87±0,2	0,907±0,1	1,34±0,2																											
WFP (%)	44,3±0	58,4±4	50,5±0,8	51,9±0	45,0±0	28,8±0	28,8±0	40,7±5	46,7±4	70,7±3	40,7±5	46,7±4	70,7±3	40,7±5	46,7±4	70,7±3	40,7±5	46,7±4	70,7±3	40,7±5	46,7±4	70,7±3	40,7±5	46,7±4	70,7±3	40,7±5	46,7±4	70,7±3																											
pH (1:2)	5,39±0	5,55±0,1	5,76±0,0	5,75±0,0	5,66±0,0	5,41±0,0	5,41±0,0	4,78±0,1	4,95±0,1	5,35±0,0	4,78±0,1	4,95±0,1	5,35±0,0	4,78±0,1	4,95±0,1	5,35±0,0	4,78±0,1	4,95±0,1	5,35±0,0	4,78±0,1	4,95±0,1	5,35±0,0	4,78±0,1	4,95±0,1	5,35±0,0	4,78±0,1	4,95±0,1	5,35±0,0																											
CE (µS/cm)	158±0	171±18	156±11	119±0	164±0	216±0	216±0	94,3±21	101±7	90±19	94,3±21	101±7	90±19	94,3±21	101±7	90±19	94,3±21	101±7	90±19	94,3±21	101±7	90±19	94,3±21	101±7	90±19	94,3±21	101±7	90±19																											
C STOCKS (kg C m ⁻²)	4,57±0,04	5,57±0,16	7,76±0,20	7,37±0,30	5,34±0,27	7,06±0,30	7,06±0,30	9,02±2,77	5,59±1,03	3,16±0,31	9,02±2,77	5,59±1,03	3,16±0,31	9,02±2,77	5,59±1,03	3,16±0,31	9,02±2,77	5,59±1,03	3,16±0,31	9,02±2,77	5,59±1,03	3,16±0,31	9,02±2,77	5,59±1,03	3,16±0,31	9,02±2,77	5,59±1,03																												
N STOCKS (kg N m ⁻²)	0,32±0,04	0,30±0,01	0,34±0,003	0,38±0,01	0,27±0,006	0,42±0,02	0,42±0,02	0,38±0,09	0,33±0,02	0,31±0,03	0,38±0,09	0,33±0,02	0,31±0,03	0,38±0,09	0,33±0,02	0,31±0,03	0,38±0,09	0,33±0,02	0,31±0,03	0,38±0,09	0,33±0,02	0,31±0,03	0,38±0,09	0,33±0,02	0,31±0,03	0,38±0,09	0,33±0,02																												
C/N	14,3±0,2	18,7±0,4	23,1±0,7	19,3±1,4	19,4±1,1	16,9±0,2	16,9±0,2	22,6±1,9	16,6±2,1	10,1±0,6	22,6±1,9	16,6±2,1	10,1±0,6	22,6±1,9	16,6±2,1	10,1±0,6	22,6±1,9	16,6±2,1	10,1±0,6	22,6±1,9	16,6±2,1	10,1±0,6	22,6±1,9	16,6±2,1	10,1±0,6	22,6±1,9	16,6±2,1																												
TOC (g/kg)	62,7±0,5	56,8±1,6	75,3±2,0	62,8±2,6	56,8±2,9	86,1±3,6	86,1±3,6	103,3±2,6	63,3±1,3	24,3±0,4	103,3±2,6	63,3±1,3	24,3±0,4	103,3±2,6	63,3±1,3	24,3±0,4	103,3±2,6	63,3±1,3	24,3±0,4	103,3±2,6	63,3±1,3	24,3±0,4	103,3±2,6	63,3±1,3	24,3±0,4	103,3±2,6	63,3±1,3																												
DOC-HW (g/kg)	1,16±0,01	1,15±0,02	1,36±0,1	1,15±0,02	1,03±0,04	0,85±0,01	0,85±0,01	3,08±0,81	2,25±0,16	1,16±0,22	3,08±0,81	2,25±0,16	1,16±0,22	3,08±0,81	2,25±0,16	1,16±0,22	3,08±0,81	2,25±0,16	1,16±0,22	3,08±0,81	2,25±0,16	1,16±0,22	3,08±0,81	2,25±0,16	1,16±0,22	3,08±0,81																													
DOC-K ₂ SO ₄ (g/kg)	0,20±0,003	0,17±0,009	0,18±0,002	0,27±0,008	0,15±0,002	0,19±0,0002	0,19±0,0002	0,13±0,02	0,10±0,007	0,056056±0,006	0,13±0,02	0,10±0,007	0,056056±0,006	0,13±0,02	0,10±0,007	0,056056±0,006	0,13±0,02	0,10±0,007	0,056056±0,006	0,13±0,02	0,10±0,007	0,056056±0,006	0,13±0,02	0,10±0,007	0,056056±0,006	0,13±0,02																													
C-TMB (g/kg)	1,33±0,006	1,30±0,23	1,14±0,02	0,71±0,05	0,60±0,05	0,18±0,008	0,18±0,008	0,524±0,12	1,082±0,16	0,994±0,22	0,524±0,12	1,082±0,16	0,994±0,22	0,524±0,12	1,082±0,16	0,994±0,22	0,524±0,12	1,082±0,16	0,994±0,22	0,524±0,12	1,082±0,16	0,994±0,22	0,524±0,12	1,082±0,16	0,994±0,22	0,524±0,12																													
Q ₁₀	0,71	2,04	1,78	1,68	1,30	0,75	0,75	1,14	1,70	1,38	1,14	1,70	1,38	1,14	1,70	1,38	1,14	1,70	1,38	1,14	1,70	1,38	1,14	1,70	1,38	1,14	1,70																												
R ₁₀	2,96	3,61	3,03	3,45	2,0	2,59	2,59	2,34	2,70	2,90	2,34	2,70	2,90	2,34	2,70	2,90	2,34	2,70	2,90	2,34	2,70	2,90	2,34	2,70	2,90	2,34																													

Tabla 1. Resumen de las características de las parcelas de los dos transectos instalados en la cara norte de la Sierra de Guadarrama. Las diferentes letras entre parcelas indican diferencias significativas utilizando el test de Tukey HSD al 0,05 (significado de las abreviaturas, véase texto)

tura de RS y *T* es la temperatura medida en el suelo (°C). Se realizó un análisis de correlación de todos los datos para examinar la relación existente entre RS y las propiedades del suelo. Se analizaron las diferencias entre los valores de RS, Ts, Hs y los parámetros del suelo analizados mediante el análisis de la varianza. Para ello se utilizó el programa de tratamiento estadístico Statistica 6.0 software (StatSoft. Inc.).

RESULTADOS

Se observa en ambos transectos una variación estacional de RS con mínimos en invierno y máximos en primavera. Las temperaturas máximas se alcanzan cuando los valores de humedad son mínimos en verano, y las mínimas cuando la humedad es máxima en invierno (Figuras 1 y 2). La RS es mayor en P en invier-

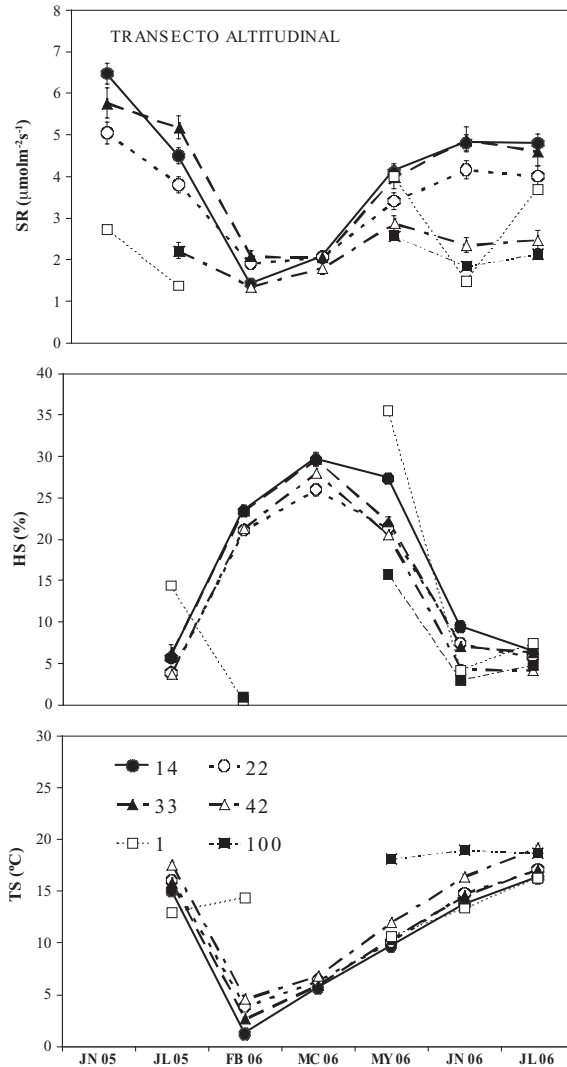


Figura 1. Variación estacional de la respiración del suelo (RS, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), contenido volumétrico del agua del suelo (Hs, %), temperatura del suelo a 10 cm de profundidad (Ts, °C) en las diferentes parcelas de estudio en Valsain

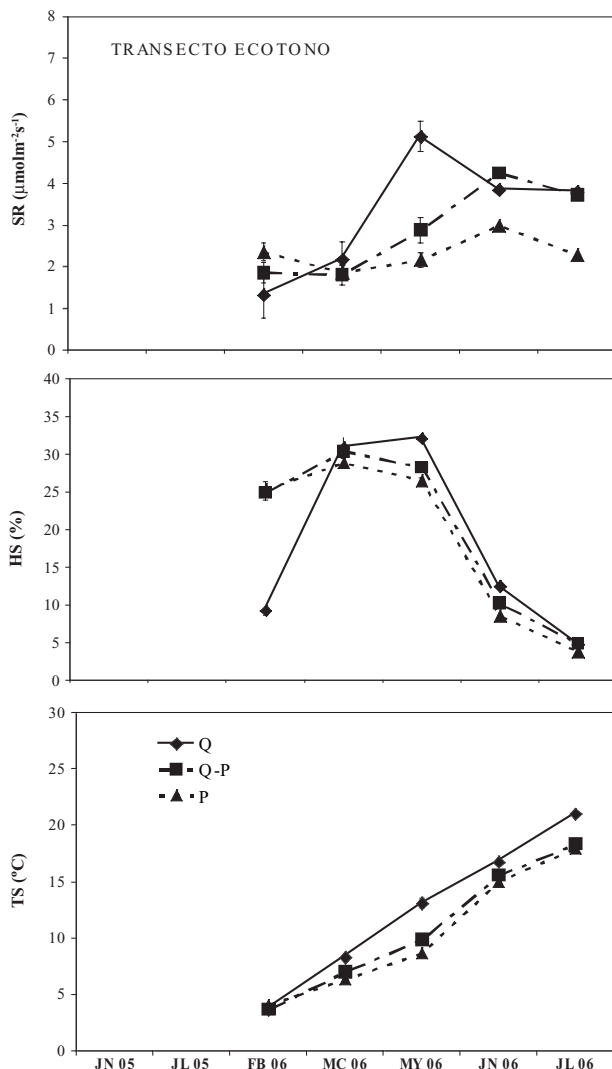


Figura 2. Variación estacional de la respiración del suelo (RS, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), contenido volumétrico del agua del suelo (Hs, %), temperatura del suelo a 10-cm de profundidad (Ts, $^{\circ}\text{C}$) en las diferentes parcelas de estudio en Valsain (Transecto Ecotono)

no y en Q durante la primavera y el verano. En verano, las temperaturas son mayores en Q, seguido por Q-P y P. La humedad del suelo es menor en P en verano y en Q en invierno. La RS es mayor en la parcela 14 y 33 y menor en la 42. Las parcelas 1 y 100 presentan valores bajos similares a los de la parcela 42. La parcela 42 presenta la mayor temperatura, seguida de la 22,

33 y 14. La humedad es mayor en la parcela 14 y 33 y menor en la parcela 22 y 42.

La humedad y la temperatura del suelo explican un gran porcentaje de la variación estacional de RS en ambos transectos. La RS se representa de modo satisfactorio utilizando el modelo Q_{10} ajustado a toda la base de datos. En TE, la temperatura del suelo explica 20-43% de

la variación en Q y Q-P. En P, un 59% de la variación de RS se explica por la temperatura y el TOC, y un 28% por la Hs (cuando la Hs está por debajo de un valor del 15%).

En TA, la variación estacional de RS estaba correlacionada positivamente con la Hs en las parcelas 1 y 100, pero negativamente en el resto. En la parcela 14 y 22, Ts explica el 39% y el 45% de RS. En las parcelas 33, 42 y 1 la interacción entre Ts y Hs explica el 40%, el 36% y el 62% de la variabilidad, respectivamente. En las parcelas 1 y 100, Ts y RS no están correlacionados. Los valores de Q_{10} en TA varían entre 0,71 en la parcela 1, y 2,04 en la parcela 14. Los valores de R_{10} varían entre 2.0 y 3,6 en las parcelas 42 y 14, respectivamente. El valor de Q10 es máximo en la parcela más húmeda y fría (14) en comparación con las más secas y calidas. En TE los valores de Q_{10} varían entre 1,38 en Q y 1,7 en Q-P. En este transecto el rango de variación de R_{10} se sitúa entre 2,34-2,90.

Los mayores stocks de C y N se observan en TA en las parcelas situadas a media altitud (22 y 33) y en la parcela quemada. Estos valores están dentro de los rangos descritos por RODEGHIERO & CESCATTI (2005) y GARTEN et al. (2006). La relación C/N fue mayor en la parcela 22, seguida de la 14 y la 100; encontrándose los valores mas bajos en la parcela 1. El DOC-HW presentó valores más altos en la parcela 22 que en las parcelas 42 y la quemada. El K₂SO₄-DOC fue mayor en la parcela 33, y menor en la 42 y 14. Respecto a C-TMB las parcelas 1 y 14 presentaron valores mayores que la 42 y 33. La parcela quemada presentaba valores muy bajos de C-TMB. En TE, K₂SO₄-DOC, TOC, C/N y los stocks de carbono son mayores en P que en Q. Los valores de C-TMB mas bajos se encontraron en P seguidos por los de Q-P.

En TA los valores de Q_{10} se correlacionan positivamente con los stocks de C y N y la porosidad total; y negativamente con la relación C/N, el pH y la densidad de partículas. Aunque no de un modo significativo se observa una tendencia a un incremento positivo de Q_{10} con C-TMB y K₂SO₄-DOC y negativo con Ts. En TE, Q_{10} estaba relacionada de modo positivo con C-TMB, aunque no significativamente. En TA, la fracción C-TMB del carbono representa el 22% del total.

DISCUSIÓN

Los valores medios de RS y R_{10} medidos en nuestro estudio se encuentran dentro del rango descrito en la literatura para otros bosques (RODEGHIERO & CESCATTI, 2005; JANSSENS et al., 2003). Sin embargo los valores de Q_{10} fueron menores. En los montes de Valsaín observamos que los valores de RS, R_{10} y Q_{10} disminuyen con la altitud en contra de lo descrito para otros gradientes altitudinales en que la RS y la altitud o la temperatura media anual estaban correlacionadas (RODEGHIERO & CESCATTI, 2005; GARTEN et al., 2006). La RS fue mayor en el rebollar durante la primavera y el verano; y en el pinar durante el invierno, lo que está en acuerdo con lo encontrado por otros autores (XU et al., 2006).

Los resultados indican que la variación estacional de la RS está controlada principalmente por Ts pero que la Hs tiene también su importancia en un grado diferente dependiendo del emplazamiento, haciendo difícil separar completamente la influencia de Ts y Hs en el los valores de RS. Nuestras observaciones durante un periodo de tiempo tan corto nos muestran que la RS responde principalmente a la Ts en invierno y primavera, y que en los meses de verano la interacción entre Ts y Hs en los valores de RS es evidente cuando la baja humedad del suelo limita la actividad microbiana y el crecimiento de la raíz a pesar de la altas temperaturas del suelo. Los valores de Q_{10} se incrementan con los de C-TMB.

Aunque Ts explica la mayor parte de la variabilidad estacional observada en los valores de RS, R_{10} y Q_{10} en cada parcela, la variación entre parcelas puede estar más relacionada con la Hs. Así, las parcelas con orientación norte muestran valores mayores de RS que las orientadas al sur a pesar de la temperatura más alta en estas últimas. El mayor sustrato microbiano puede ser también la causa de los valores de RS. La parcela más fría y húmeda (parcela 14) presenta valores mayores de C-TMB que la más calida y seca (parcela 42) pudiendo explicar este comportamiento por una respuesta de la comunidad microbiana mas rápida al calentamiento del suelo cuando contiene una alta cantidad de sustrato fácilmente degradable. En el pinar, los bajos valores de RS y C-TMB reflejan una baja actividad microbiana que se puede relacionar con los valores más altos de la

relación C/N y una mayor acidez en el pinar que ocasionan un alto grado de humificación de la materia orgánica del suelo. Los resultados de este estudio revelan que el fuego puede alterar los valores de C, N, C/N, pH, DOC-HW, C-TMB, RS, R_{10} y Q_{10} del suelo.

CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos se puede concluir que en condiciones climáticas y edáficas similares dentro de un área geográfica pequeña, los valores de C-TMB, RS y Q_{10} de los suelos forestales varían en función de la especie, Ts, Hs, la perturbación natural y la topografía; y que parámetros como la relación C/N y la acidez contribuyen a regular los flujos de RS y deben ser considerados en los modelos de RS.

Por tanto, el estudio y la comprensión de la variación temporal y espacial a pequeña escala es esencial para caracterizar de forma precisa las cargas de C a nivel del ecosistema e integrar los resultados en los estudios de la dinámica de los ecosistemas a gran escala, en particular en respuesta al Cambio Climático.

Agradecimientos

Esta investigación se ha realizado dentro de los proyectos del MEC: HU2005-0023, AGL2004-01941, CGL2006-02922 y COST 639 (*BurnOut*). Hemos de agradecer a D. Javier Dones, D. Manuel López Arias y D. José M. Grau su gran ayuda prestada.

BIBLIOGRAFÍA

DAVIDSON, E.A.; BELK, E. & BOONE, R.D.; 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Glob. Change. Biol.* 4: 217-227.

GARTEN, C.T. & HANSON, P.J.; 2006. Measured forest soil C stocks and estimated turnover times along an elevation gradient. *Geoderma* 136: 342-352.

GHANI, A.; DEXTER, M. & PERROTT, K.W.; 2003. Hot-water extractable carbon in soils: a sensitive measurement for determining impacts of fertilization, grazing and cultivation. *Soil. Biol. Biochem.* 35: 1231-1243.

IPCC.; 2001. *Climate Change 2001. Third Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press. Cambridge.

ISLAM, K.R. & WEIL, R.R.; 1998. Microwave irradiation of soil for routine measurement of microbial biomass carbon. *Biol. Fertil. Soils.* 27: 408-416.

JANSSENS, I.A.; DORE S., EPRON, D.; LANKREIJER, H.; BUCHMANN, N.; LONGDOZ, B.; BROSSAUD, J. & MONTAGNANI, L.; 2003. Climatic influences on seasonal and spatial differences in soil CO₂ efflux. In: R. Valentini (ed.), *Canopy Fluxes of Energy, Water and Carbon Dioxide of European Forests Ecological Studies* 163: 235-256. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.

JANSSENS, I.A. & PILEGAARD, K.; 2003. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. *Glob. Change. Biol.* 9: 911-918.

REY, A.; PEGORARO, E.; TEDESCHI, V.; DE PARRI, I.; JARVIS, P. & VALENTINI, R.; 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Glob. Change Biol.* 8: 851-866.

RODEGHIERO, M. & CESCATTI, A.; 2005. Main determinants of forest soil respiration along an elevation/temperature gradient in the Italian Alps. *Glob. Change Biol.* 11: 1024-1041.

SCHIMEL, D.S.; ENTING, I.G. & HERMAN, M.; 2000. CO₂ and the carbon cycle. In: T.M.L. Wigley & D.S. Schimel (eds.), *The Carbon Cycle*: 7-36. Cambridge University Press, Cambridge.

VALENTINI, R.; MATTEUCCI, G.; DOLMAN, A. J.; SCHULZE, E.D.; REBMAN, C.; MOORS, E.J.; GRANIER, A.; GROSS, P.; JENSEN, N.O.; PILEGAARD, K.; LINDROTH, A.; GRELE, A.; BERNHOFER, C.; GRÜNWARD, T.; AUBINET, M.; CEULEMANS, R.; KOWALSKI, A.S.; VESALA, T.; RANNIK, Ü.; BERBIGIER, P.; LOUSTAU, D.; GU MUNDSSON, J.; THORGEIRSSON, H.; IBROM, A.; MORGENSTERN, K.; CLEMENT, R.; MONCRIEFF, J.; MONTAGNANI, L.; MINERBI, S. & JARVIS, P.G.; 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404: 861-865.

- XU, M. & QI, Y.; 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial temporal variation in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Glob. Change Biol.* 7: 667-677.
- XU, X.; INUBUSHI, K. & SAKAMOTO, K.; 2006. Effect of vegetations and temperature on microbial biomass carbon and metabolic quotients of temperate volcanic forest soils. *Geoderma* 36: 310-319.