

UCH-FC
MAG-B
S 586
C1

Respuesta del proceso de descomposición
de la materia orgánica a un incremento
experimental de la temperatura en una
turbera del norte de la Isla de Chiloé.



Tesis

Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Wladimir Andrés Silva Bórquez

Junio, 2014

Director de Tesis Dr: Juan J. Armesto Z.
Co-Director de Tesis Dra: M. Francisca Díaz I.

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

Wladimir Andrés Silva Bórquez

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 20 de junio de 2014.

Director de Tesis:

Dr. Juan J. Armesto Z.

Juan J. Armesto

Co-Director de Tesis

Dra. M. Francisca Díaz I.

M. Francisca Díaz



Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante

Ramiro Bustamante

Dra. Cecilia Pérez

Cecilia Pérez

AGRADECIMIENTOS

A mi profesora y amiga Francisca Díaz, que alguna vez me invitó a trabajar en las turberas de Chiloé, y luego me motivó a seguir metido en esto. Por todo el apoyo y todos los consejos; y por soportarme las mañan.

A mi profesor y amigo Juan Armesto, por sus buenas sugerencias para la tesis, y por todas las otras discusiones y tertulias, ya sea de ecología, de ecosistemas chilotes, o de Rubén Darío.

A los miembros de la Comisión de Evaluación de la Tesis, Dr. Ramiro Bustamante y Dra. Cecilia Pérez, por las buenas recomendaciones y comentarios para esta tesis, desde el proyecto hasta la presentación final.

Al Dr. Felipe Hinojosa, del Laboratorio de PaleoEcología, quién me acogió y me integró en su laboratorio durante mi paso por la U.

A David Véliz, por las discusiones y consultas estadísticas; a Janet Guzmán, por resolverme tantos trámites y papeleos necesarios durante este período.

A la Dra. Cecilia Pérez, por la ayuda con los análisis de laboratorio, y por los terrenos Patagonia.

A los compañeros del PaleoLab y los compañeros del magíster de los laboratorios vecinos; a la gente del Laboratorio de Ecología Bosques del Dr. Juan Armesto en la PUC.

A Yuri Zúñiga y Juan Vidal por su apoyo en el trabajo de campo.

A la Estación Biológica Senda Darwin, por facilitarme sus instalaciones para el desarrollo de los experimentos de campo; al Laboratorio de Biogeoquímica por el análisis de muestras (PUC).

A las fuentes de financiamiento: Proyecto Fondecyt 11085007 a Dra. M. Francisca Díaz; Iniciativa Científica Milenio P05-002 y PFB 23 (CONICYT) a Instituto de Ecología y Biodiversidad.

A CONICYT, por la Beca para Estudios de Magíster en Chile Año Académico 2011.

Finalmente, a mi familia por todo el cariño.

ÍNDICE DE MATERIAS

INTRODUCCIÓN	1
Hipótesis de trabajo	5
Objetivo general	6
Objetivos específicos	6
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Sitio de estudio	7
Caracterización de la turbera estudiada	9
Diseño experimental	10
Incremento experimental de la temperatura	11
Pérdida de biomasa de <i>S. magellanicum</i> en distintas condiciones de temperatura	12
Producción de CO ₂ en distintas condiciones de temperatura	13
Análisis de datos	14
RESULTADOS	15
Caracterización de la turbera estudiada	15
Incremento experimental de la temperatura	16
Efecto del aumento de la temperatura sobre la pérdida de biomasa de <i>S. magellanicum</i>	16
Efecto del aumento de la temperatura sobre la producción de CO ₂	17

DISCUSIÓN	18
Caracterización de la turbera estudiada	18
Incremento experimental de la temperatura	24
Efecto del aumento de la temperatura sobre la pérdida de biomasa de <i>S. magellanicum</i>	25
Efecto del aumento de la temperatura sobre la producción de CO ₂	29
Diseño experimental	31
Implicancias	32
CONCLUSIONES	33
BIBLIOGRAFÍA	34

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Variación de las propiedades físico-químicas del sustrato de la turbera estudiada con la profundidad	45
Tabla 2 Efecto de las OTCs sobre la temperatura del aire y del suelo	46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	
Estación Biológica Senda Darwin	47
Figura 2	
Clima de la Estación Biológica Senda Darwin	48
Figura 3	
Efecto de las OTCs sobre la temperatura del aire y del suelo	49 – 50
Figura 4	
Efecto del incremento de la temperatura sobre la descomposición de detritus de <i>Sphagnum magellanicum</i> .	51
Figura 5	
Efecto del incremento de la temperatura sobre el flujo de CO ₂	52
Figura 6	
Efecto del incremento de la temperatura sobre el flujo de CO ₂ , por mes	53

LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIATURAS O NOMENCLATURA

ANDEVA: Análisis de Varianza

°C: grado Celsius

cm: centímetro

CO₂: Dióxido de Carbono

μmol: micro mol

m: metro

OTC: Open Top Chamber

s: segundo

RESUMEN

Las turberas antropogénicas son formaciones vegetales frecuentes en las zonas bajas de la Isla de Chiloé, dominadas por el musgo *Sphagnum magellanicum* (Brid.), y con un origen reciente asociado con perturbaciones como la tala, quema y apertura de bosques en sitios con drenaje pobre. El estudio de estos ecosistemas es reciente y poco se conoce respecto de su rol en el ciclo del carbono, considerando que actúan generalmente como sumideros significativos. En este trabajo se realizó una caracterización físico-química básica de una turbera antropogénica localizada al norte de la Isla de Chiloé, con el fin de conocer su relación con otros tipos de turberas a nivel global. Además, se evaluó el efecto de un aumento de la temperatura ambiental en el campo, simulando una condición de cambio climático mediante un sistema de cámaras de techo abierto (OTCs). Como variables respuesta, se examinaron el proceso de descomposición de la materia orgánica a partir de la pérdida de biomasa de detritus de *S. magellanicum*, y la emisión de CO₂ asociado a la respiración heterótrofa del suelo. De acuerdo con los datos de pH, densidad aparente, contenido de nitrógeno y carbono total, así como la relación C:N del sustrato y la vegetación asociada, la turbera antropogénica estudiada se clasifica como turbera del tipo “bog” o “poor fen”, o en algún estado de transición entre ambos tipos. Las OTCs generaron aumentos de la temperatura media del aire y del suelo de 2,6 y 1,1° C respectivamente, durante el período primavera-verano, simulando de manera razonable el cambio climático esperado para esta latitud. Después de un año de incubación en el campo, no se observaron diferencias en las pérdidas de biomasa del detritus de *S. magellanicum* (10 y 11 % dentro y fuera de las OTCs, respectivamente).

Asimismo, el flujo de CO₂ producido por respiración heterótrofa durante el período primavera-verano resultó similar en ambas condiciones de temperatura (1,6 y 1,1 μmol m⁻² s⁻¹ dentro y fuera de las OTCs, respectivamente). Estos resultados sugieren que el cambio climático proyectado para las próximas décadas para la región no tendría un efecto medible sobre el proceso de descomposición en la turbera antropogénica estudiada, lo que podría estar relacionado con la baja calidad química del detritus para los descomponedores (como se observó para el detritus de *Sphangum* utilizado), o con la baja magnitud del incremento de temperatura del suelo generado en el experimento, que no produjo cambios en la actividad de los microorganismos descomponedores.

ABSTRACT

Anthropogenic peatlands are ecosystems found in many sites in Chiloé Island. The dominant species is the peat moss *Sphagnum magellanicum* (Brid.), and the peatland studied was established recently in response to human impact, such as logging and fire to clear forests in poorly drained soils. Studies of these peatlands in southern South American are recent, and not much is known about their role in the carbon cycle in a local context, especially considering their possible role as important carbon sinks. In this work, physical and chemical characteristics were described for a small anthropogenic peatland in northern Chiloé Island, to assess its similarity with other peatlands from standard classification systems. In addition, higher air and soil temperature effects were simulated in the field using open top chambers (OTCs). The OTCs produced soil and air temperature increments that are close to those projected in regional climate models. We investigated the effects of higher temperatures on organic matter decomposition measured as *S. magellanicum* mass loss, and CO₂ emissions associated to heterotrophic soil respiration. The peatland studied should be classified as a “bog” or “poor fen”, or a transition state between these two types, as suggested by its present vegetation and soil pH, bulk density, total nitrogen and carbon, and C:N ratio. OTCs increased daily mean temperature in spring-summer by 2,6 and 1,1 °C in air and soil, respectively, which agrees with climate change projections for the region. After one year of incubation in the field, *Sphagnum* litter mass loss was the same inside and outside the OTCs (10 and 11 % of mass loss, respectively). The same result was observed for CO₂ emissions from heterotrophic soil respiration (1,6 and 1,1 μmol m⁻² s⁻¹). The values were not significantly different. Results suggest that expected climate change for the area of study will not affect soil organic matter decomposition in this anthropogenic peatland, which could be related to the main drivers of this process,

particularly *Sphagnum* litter has a low chemical quality for microbial decomposers. It can also be possible that the small increase in air and soil temperature inside the OTCs was not enough to enhance microbial activity. We argue that other peatlands in southern Chile could show similar responses to warming in Chiloé Island.

INTRODUCCIÓN

Las turberas son ecosistemas de humedales que se caracterizan por presentar una capa de materia orgánica poco descompuesta bajo la superficie. Esta capa de materia orgánica se ha acumulado debido a que el proceso de descomposición de materia orgánica es mucho más lento que el de producción primaria neta, producto de una serie de factores como el constante anegamiento, que genera condiciones de acidez, anoxia, y baja disponibilidad de nutrientes; las bajas temperaturas; y la baja calidad química de los sustratos que se descomponen (Moore & Basiliko 2006, Joosten 2008).

Tradicionalmente, los distintos tipos de turberas se han clasificado en función de una serie de atributos y/o gradientes ecológicos como la vegetación, topografía, hidrología, ontogenia, química del agua, pH, disponibilidad de nutrientes limitantes como nitrógeno y fósforo, nivel freático, entre otros (Bridgham et al. 1996). Dentro de las clasificaciones más aceptadas se encuentra la que se basa en el origen de los nutrientes, reconociéndose en el extremo ombrotrófico del gradiente las turberas del tipo “bog”, que se caracterizan por presentar baja disponibilidad de nutrientes debido a estos son incorporados sólo por las precipitaciones, un pH ácido, y una vegetación dominada por musgos del género *Sphagnum*; mientras que hacia el extremo minerotrófico se reconocen turberas del tipo “fen”, que presentan una mayor disponibilidad de nutrientes ya que reciben aportes tanto de las precipitaciones como de aguas superficiales y subterráneas, con un pH neutro o

básico, y con una vegetación dominada por gramíneas (Verhoeven et al. 1990, Bridgham et al 1996, Bridgham et al. 1998, Wheeler & Proctor 2000, Joosten 2008).

En comparación con otros ecosistemas como bosques y praderas, las turberas presentan flujos de carbono más bajos, con menores tasas de productividad ecosistémica neta, de intercambio ecosistémico neto de CO₂, y de respiración ecosistémica (e.g. Bellisario et al. 1998, Frolking et al. 1998,); sin embargo, su relevancia ecosistémica se aprecia cuando se considera la dimensión temporal: desde su formación tras el Último Máximo Glacial (e.g. Gorham et al. 2007), las turberas han acumulado grandes cantidades de carbono como consecuencia del desbalance entre productividad y descomposición de materia orgánica. Sólo en el hemisferio norte, almacenan unas 455 Gt de carbono (Gorham 1991), mientras que a nivel global, estimaciones recientes sugieren un almacenamiento de más de 600 GtC (Yu et al. 2010), convirtiéndolas en los reservorios de carbono más eficientes entre los ecosistemas terrestres: con sólo un 3 % de la superficie terrestre del planeta, almacenan más de un 30 % del carbono presente en el suelo a nivel global (Parish et al. 2008).

Las turberas juegan un rol clave en el ciclo del carbono a nivel global, interactuando de manera directa con la atmósfera a través del intercambio de gases de efecto invernadero como CH₄ y CO₂. Históricamente, su formación y expansión ha influenciado en parte la variación de la concentración de CO₂ y CH₄ en la atmósfera durante todo el Holoceno (MacDonald et al. 2006, Yu 2011), impactando directamente sobre el forzamiento radiativo de la atmósfera durante este período (Frolking & Roulet 2007). Dada esta relación es que en la actualidad se ha hecho relevante conocer la respuesta de estos flujos de carbono al cambio climático observado recientemente y al proyectado para las

próximas décadas (Gorham 1991, Moore et al. 1998, Dise 2009); en particular, al aumento de la temperatura global, que ha registrado un aumento de ~ 0.8 °C desde fines del siglo XIX como consecuencia del aumento de la concentración de CO₂ y otros gases de efecto invernadero en la atmósfera (IPCC 2013).

La descomposición de la materia orgánica es un proceso clave en los ecosistemas con grandes reservorios de carbono bajo la superficie, como humedales y turberas. Este se encuentra restringido principalmente por las bajas temperaturas y el anegamiento; sin embargo, estas condiciones podrían cambiar producto del cambio climático, exponiendo este carbono a una descomposición menos restringida (Davidson & Janssens 2006). Dada la relación de dependencia entre la descomposición de la materia orgánica y la temperatura ambiental, a partir de la cual el flujo de CO₂ asociado a la respiración de los organismos descomponedores aumenta de manera casi exponencial a medida que aumenta la temperatura (Lloyd & Taylor 1994), se espera que en un mundo más cálido, el carbono almacenado en los grandes reservorios del suelo sea liberado de manera más rápida hacia la atmósfera, debido a que un aumento de la temperatura global aceleraría el proceso de descomposición de la materia orgánica acumulada bajo la superficie, provocando un aumento del flujo de CO₂ desde el suelo hacia la atmósfera que retroalimentaría de manera positiva el ciclo del carbono a nivel global (Kirschbaum 1995, Schlesinger & Andrews 2000, Davidson & Janssens 2006). Si bien no existe consenso sobre esta predicción debido a la variabilidad de resultados observados en experimentos manipulativos y modelaciones (Davidson & Janssens 2006, Friedlingstein et al. 2006, Conant et al. 2011), observaciones de largo plazo sugieren una tendencia de

aumento de la respiración del suelo a nivel global, la cual se correlaciona de manera positiva con el aumento de temperatura (e.g. Bond-Lamberty & Thompson 2010).

Estudios en turberas en donde se ha manipulado la temperatura muestran, de manera generalizada, un incremento del flujo de CO₂ asociado a la respiración ecosistémica, aumentando cuando la temperatura ambiental aumenta (Updegraff et al. 2001, Chivers et al. 2009, Dorrepaal et al. 2009). Cuando este flujo se descompone en respiración autótrofa y respiración heterótrofa, se observa que ambos responden de manera similar, con un incremento asociado al aumento de temperatura (Dorrepaal et al. 2009).

A pesar de la importancia de las turberas a nivel global, los estudios de los impactos del cambio climático sobre estos ecosistemas (y los estudios ecológicos en general), presentan un sesgo hacia el hemisferio norte, y la consideración de las turberas del hemisferio sur en estudios ecosistémicos es reciente (e.g. Díaz et al. 2008, Kleinebecker et al. 2008, Fritz et al. 2011).

En el sur de Chile, en las zonas bajas del paisaje de la Isla de Chiloé, son frecuentes las formaciones dominadas por el musgo *Sphagnum*, principalmente *Sphagnum magellanicum* (Brid.). Entre estas formaciones, se reconocen los “pomponales” (de acuerdo con su denominación local). Estos presentan un aspecto similar a una turbera de *Sphagnum*, pero con ciertas características que sugieren su diferenciación de estos ecosistemas, y han sido descritos como turberas “secundarias” o “antropogénicas” (Díaz et al. 2008). Una de estas particularidades tiene que ver con su formación, dado que a diferencia de las turberas originadas durante la transición Pleistoceno – Holoceno, también reconocibles en la Isla de Chiloé (e.g. Villagrán 1988), las turberas secundarias tienen un origen reciente asociado a los impactos antropogénicos producidos por la tala

y quema del bosque durante el siglo XIX, y el consecuente aumento del nivel freático (Díaz et al. 2007); y por lo mismo, presentan una delgada (o a veces nula) capa de materia orgánica poco descompuesta, en forma de turba, bajo la superficie (Díaz et al. 2008). Otras diferencias entre turberas secundarias y turberas con origen post-glacial se dan a nivel de composición florística, observándose una mayor diversidad de especies en turberas antropogénicas, y con especies asociadas a cada tipo de turbera; o en rasgos de su hidrología, observándose un nivel freático más cercano a la superficie y mayor variación anual en turberas antropogénicas (Díaz et al. 2008).

Al igual que en otras latitudes, las turberas de la Isla de Chiloé podrían experimentar los efectos del cambio climático. Modelaciones regionales de cambio climático bajo escenarios A2 y B2 para fines del siglo XXI, para el norte de la Isla de Chiloé, sugieren veranos más cálidos y secos, proyectándose un aumento de la temperatura media del aire de 2 – 3 °C, y una disminución de las precipitaciones de un 50 - 70 %, con respecto a los valores actuales (CONAMA 2006). En este contexto, surge la pregunta: ¿Cómo cambia la tasa de descomposición de la materia orgánica de una turbera de la Isla de Chiloé en respuesta a un aumento experimental de la temperatura?

Hipótesis de trabajo

Dado que la temperatura es uno de los principales reguladores del proceso de descomposición de materia orgánica, entonces se espera que un aumento experimental de la temperatura produzca un aumento de la tasa de descomposición de la materia orgánica.

Objetivo general

Evaluar el efecto de un aumento experimental de la temperatura sobre la descomposición de la materia orgánica en una turbera de la Isla de Chiloé.

Objetivos específicos

1. Determinar algunas propiedades físico-químicas del sustrato: pH, densidad aparente, contenido de carbono total, contenido de nitrógeno total, relación C:N de la turbera en distintas profundidades (zona del acrotelmo, zona del nivel freático promedio, zona del catotelmo), con el fin de caracterizar la turbera de estudio en función de lo descrito en la literatura.
2. Evaluar el efecto de un aumento experimental de la temperatura en el campo sobre la pérdida de biomasa y la tasa de descomposición de detritus de *S. magellanicum* en la zona del acrotelmo.
3. Evaluar el efecto de un aumento experimental de la temperatura sobre el flujo de carbono producido por respiración heterótrofa, como indicador de la descomposición de materia orgánica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Estación Biológica Senda Darwin (EBSA), localizada al norte de la Isla de Chiloé (41°53' S, 73°39' W, 75 msnm; Figura 1). Este sitio corresponde a un predio de 115 ha, representativo del mosaico del paisaje rural presente en esta zona, en el cual se observan fragmentos de bosque primario y secundario combinados con praderas, turberas y matorrales (Carmona et al. 2010). El clima en esta zona de Chiloé es templado húmedo con influencia oceánica (Di Castri & Hajek 1976). Registros meteorológicos actuales de EBSA muestran que para el período 2000 – 2011, la temperatura media anual es de 9,93 °C, y la precipitación media anual alcanza los 2121.6 mm; mientras que para el año 2012, que comprende gran parte del período de estudio, la temperatura media mensual fue de 9,9 °C, y las precipitaciones acumuladas alcanzaron los 2136,8 mm (Figura 2). Los ecosistemas de Chiloé se caracterizan por una baja entrada de nitrógeno en las precipitaciones al compararse con otros ecosistemas ubicados en latitudes similares. Estudios anteriores realizados en otros sitios de la isla muestran que los niveles de nitrógeno en las precipitaciones son menores a $1 \text{ mg N m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Hedin & Campos 1991, Hedin et al. 1995); al mismo tiempo, análisis preliminares de la química de las precipitaciones del sitio de estudio durante el año 2012 sugieren que esta tendencia de bajo contenido de nitrógeno se ha mantenido en el último tiempo (datos de este trabajo no publicados).

En este sitio se seleccionó una turbera de *Sphagnum* con una superficie aproximada de 0,3 ha. Evidencias como una capa de turba relativamente delgada antes de observarse el horizonte de suelo mineral; la presencia de troncos o sus restos quemados bajo la superficie; o su cercanía con el bosque aledaño, sugieren un cambio de la estructura de la vegetación reciente (Díaz et al. 2007). Las especies dominantes son las briófitas *Sphagnum magellanicum* (Sphagnaceae), que conforma cojines y sitios planos; y *S. falcatulum* Besch. (Sphagnaceae), que se distribuye de preferencia en sitios planos y anegados. Otras especies frecuentes son *Blechnum pennamarina* (Poir.) Kuhn (Blechnaceae), *Sticherus cryptocarpus* (Hook.) Ching (Gleicheniaceae), *Carex magellanica*, *Oreobolus obtusangulus* Gaudich. (Cyperaceae), *Juncus procerus* E. Mey (Juncaceae), *Juncus planifolius* R.Br. (Juncaceae), *Juncus stipulatus* Nees & Meyen (Juncaceae), *Myrteola nummularia* (Lam.) O.Berg (Myrtaceae), *Gaultheria mucronata* (L.f.) Hook. & Arn. (Ericaceae). Esta turbera se encuentra rodeada por un matorral dominado por el arbusto *Baccharis patagonica* Hook. & Arn. (Asteraceae), en una transición hacia fragmentos de bosque del tipo siempreverde Nordpatagónico, el cual se encuentra dominado por especies arbóreas como *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser (Nothofagaceae), *Drimys winteri* J.R Forst. & G. Forst. (Winteraceae), *Podocarpus nubigenus* Lindl. (Podocarpaceae) y *Saxegothaea conspicua* Lindl. (Podocarpaceae) (Aravena et al. 2002). La capa de materia orgánica en descomposición alcanza una profundidad de ~ 0.6 m hasta el suelo mineral. El nivel freático promedio se encuentra 16 cm bajo la superficie, y fluctúa entre los 3 y 47 cm durante invierno y verano, respectivamente.

Caracterización de la turbera estudiada

Se trazó un transecto por el centro de la turbera estudiada, a lo largo de su eje mayor, y se colectaron perfiles del sustrato ($n = 10$) con un barreno, separados por una distancia aproximada de diez metros. Estos perfiles incluyeron el sustrato desde la superficie hasta el horizonte de suelo mineral, a una profundidad aproximada de 0,6 m. En cada perfil se definieron secciones de profundidad en función del grado de humificación observado a lo largo del perfil, y de acuerdo con la estructura de dos capas reconocidas tradicionalmente en una turbera (e.g. Malmer & Wallen 1993, Grover et al. 2005, Morris et al. 2011): zona del acrotelmo (“A”, 0 – 0,1 m), correspondiente a la sección superficial aeróbica del sustrato, que presenta alta conductividad hidráulica, contenido hídrico variable, y en la cual se reconoce la materia vegetal sin descomponer o débilmente descompuesta; y zona del catotelmo (“C”, > 0,2 m), correspondiente a la sección bajo el nivel freático, en una condición de anoxia producto del anegamiento constante, con baja conductividad hidráulica, y cuya materia orgánica se encuentra en un estado de descomposición avanzado o casi completamente descompuesta. Adicionalmente, se definió un tercer nivel de profundidad: zona del nivel freático (“NF”, 0,1 – 0,2 m), correspondiente a la zona de fluctuación del nivel freático (que en el modelo de dos capas se incluye en la sección del acrotelmo), y cuya materia orgánica se encuentra en un estado de descomposición intermedio respecto de lo observado en las capas antes mencionadas.

En cada perfil, y para cada sección de profundidad, se colectó una muestra del sustrato con un cilindro de PVC de 6,28 cm³. A partir de registros de la variación del nivel freático en la turbera estudiada, se pudo constatar que las muestras de la sección del

catotelmo correspondían a la parte terminal de la zona de fluctuación del nivel freático, debido a que durante el verano se observa que el nivel freático puede alcanzar los 45 cm bajo la superficie, por lo que la zona de la sección del catotelmo de donde se obtuvieron las muestras puede haber estado sujeta a períodos sin anegamiento durante esta estación. Sin embargo, el grado de humificación de estas muestras es similar a lo observado hacia el extremo terminal de los perfiles y a lo observado en muestras extraídas de manera independiente desde el límite con el suelo mineral, por lo que se asume que estas muestras podrían ser una buena representación de la zona del catotelmo. Las muestras se secaron en la estufa a 70 °C por 24 h, y posteriormente se determinó la densidad aparente, calculada como el cociente entre la masa de la muestra y su volumen. Posteriormente, estas mismas muestras se utilizaron para estimar los contenidos de carbono total y nitrógeno total, los que se determinaron por combustión instantánea en un analizador elemental (NA 2500 Carlo Erba Element Analyzer, Lakewood, New Jersey, USA). El pH se determinó electrométricamente a partir de otro set de muestras de cada perfil y profundidad.

Diseño experimental

Se utilizó un diseño en bloques completamente aleatorizados, con el fin de aislar la variabilidad asociada a la posible heterogeneidad espacial de la turbera estudiada. Para esto, se seleccionaron diez cojines de *S. magellanicum* de 1,5 x 3 m aproximadamente, correspondientes a diez bloques a los cuales se les aplicó los tratamientos de temperatura.

Incremento experimental de la temperatura

Para generar un aumento de la temperatura ambiental se utilizó el sistema de cámaras de techo abierto (“OTC” desde ahora) de diseño hexagonal (Marion 1996), confeccionadas con acrílico de 0,3 cm de grosor, con un diámetro de 128 cm y una altura de 34 cm. En cada cara de las cámaras se hicieron 25 perforaciones de 1,2 cm de diámetro, para permitir el paso del viento y de esta forma evitar un aumento excesivo de la temperatura (Sierra-Almeyda et al. 2010). Estas cámaras generan un aumento pasivo de la temperatura ambiental, minimizando los efectos ecológicos no deseados propios de este tipo de manipulaciones, por lo que han sido ampliamente utilizadas en experimentos de cambio climático, sobre todo en altas latitudes del hemisferio norte (Marion et al. 1997). Las OTCs se dispusieron espacialmente de acuerdo con el diseño experimental. En una de las mitades de cada bloque (cojín de *S. magellanicum*) se instaló una OTC correspondiente a la condición de incremento de la temperatura (“OTC”); mientras que la otra mitad se consideró como la condición “Control”, correspondiente a la situación con temperatura en condiciones normales (sin OTC).

Para evaluar el efecto de las OTCs sobre la temperatura ambiental, se instalaron sensores (HOBO TMC20-HD, conectados a una memoria registradora U12-008; Onset) para monitorear la temperatura del aire (15 cm sobre la superficie) y del suelo (5 cm bajo la superficie) dentro y fuera de las OTCs (n = 2). Dado el bajo número de sensores, el efecto de los tratamientos se caracterizó sólo a nivel descriptivo, sin análisis estadístico.

Pérdida de biomasa de S. magellanicum en distintas condiciones de temperatura

Para determinar la tasa de descomposición de material vegetal de *S. magellanicum*, se utilizó el método de las bolsas de hojarasca (Harmon et al. 1999). En la turbera de estudio se colectaron parches con una cobertura continua de *S. magellanicum* y sin presencia de plantas vasculares, y se extrajeron muestras del musgo de la sección del acrotelmo (100 cm² y 10 cm de profundidad). A partir de estas muestras, se aislaron hebras individuales del musgo, de las cuales se obtuvo la sección apical (4 cm), correspondientes a la materia vegetal recientemente formada (e.g. Johnson & Damman 1991, Aerts et al. 2001, Bragazza et al. 2006, Lucchese et al. 2010). A cada una de estas secciones se les cortó y eliminó el capítulo (primer centímetro) con el fin de eliminar la parte del musgo relacionada con el proceso de fotosíntesis, y las secciones restantes de 3 cm se secaron en la estufa a 70 °C por 24 h. Una masa conocida de este material seco (0,40 – 0,51 g) se introdujo en bolsas de malla de nylon de 6 x 6 cm, con un tamaño de poro de 0,3 mm. Estas bolsas se sellaron, y se aisló una submuestra para determinar el contenido total inicial de carbono y nitrógeno del material vegetal. El resto de bolsas se llevó al campo en abril de 2012, para su instalación. Cada bolsa se asignó de manera aleatoria a un tratamiento de temperatura ambiental (“OTC” o “Control”) dentro de cada uno de los bloques descritos anteriormente (n = 10), y se enterró a una profundidad aproximada de 5 cm bajo la superficie (i.e. acrotelmo) unida a un hilo plástico para facilitar su recuperación. Luego de un año, en abril de 2013, las bolsas se recuperaron y se llevaron al laboratorio. Allí se lavaron con agua destilada para extraer cualquier resto vegetal adherido al exterior de la bolsa, y se secaron en la estufa a 70 °C por 24 h. Una vez secas, se extrajo el contenido de las bolsas para determinar su masa seca. La



descomposición de la biomasa de *Sphagnum* se expresó como el porcentaje de la biomasa inicial perdida después de un año de incubación ((masa inicial – masa final/masa inicial)*100).

Producción de CO₂ por respiración heterótrofa en distintas condiciones de temperatura

Para determinar el flujo de CO₂ asociado a la respiración de organismos descomponedores del suelo, se instaló una cámara de PVC de 20 cm de diámetro, enterradas aproximadamente 30 cm bajo la superficie, en cada tratamiento de temperatura ambiental al interior de cada bloque (n = 10). Para excluir la respiración asociada a la actividad de la rizósfera y cuantificar sólo la respiración asociada a la descomposición de la materia orgánica, se utilizó la técnica de “trenching” o zanja (Hanson et al. 2000). Para esto, con una sierra se hizo una zanja de ~ 30 cm de profundidad alrededor de cada cámara, cortando así las raíces bajo la superficie, a la vez que la pared de la cámara sirvió como barrera para impedir el crecimiento de nuevas raíces hacia su interior. Adicionalmente, dentro de cada cámara se extrajo cualquier planta vascular y la superficie de capítulos de *S. magellanicum* (~ 2 cm superficiales) para eliminar el flujo de CO₂ relacionado con el proceso de fotosíntesis (e.g. Dorrepaal et al. 2009).

Las mediciones del flujo de CO₂ se realizaron ocho meses después de la instalación de las cámaras, para evitar los efectos de la posible perturbación asociada a su instalación. Este se midió por absorción infra-roja de gases o IRGA por sus siglas en inglés, con un equipo LI-8100 (LiCor Inc, USA), una vez al mes durante octubre de 2012, y enero, febrero y marzo de 2013.



Análisis de datos

Todos los resultados se expresaron como promedio \pm error estándar.

Para determinar si existen diferencias significativas de las propiedades físico-químicas analizadas entre las distintas secciones de profundidad, se hizo un ANDEVA de una vía para cada variable respuesta (pH, densidad aparente, contenido de carbono total, contenido de nitrógeno total, relación C:N). Para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianzas, las variables “contenido de nitrógeno total” y “relación C:N” se transformaron con Box-Cox. El contenido de carbono se analizó con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Para identificar los grupos significativamente diferentes, se utilizó una Prueba de Comparaciones Múltiples de Tukey.

Para determinar la significancia del efecto del aumento de la temperatura sobre la pérdida de biomasa de *Sphagnum*, así como sobre el flujo de CO₂ asociado con la respiración del suelo, se realizó un Análisis de Varianza de una vía para un Diseño en Bloques Completamente Aleatorizados. Para determinar la significancia del efecto del aumento de la temperatura y su variación durante los distintos meses de medición, se realizó un Análisis de Varianza de dos vías para un Diseño en Bloques Completamente Aleatorizados, considerando el factor temperatura (“OTC”, “Control”) y el factor mes de medición (octubre 2012 – marzo 2013) como factores fijos (Logan 2010).

Para todos los casos se consideró un nivel de significancia de 5 %. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R (R Core Team 2012).

RESULTADOS

Caracterización de la turbera estudiada

Las propiedades físico-químicas del sustrato de la turbera en estudio se resumen en la Tabla 1. El pH alcanzó un valor cercano a 5 y no mostró diferencias significativas entre los distintas secciones de profundidad (ANDEVA de una vía, $F_{27,2} = 0,98$, $P = 0,3899$). La densidad aparente aumentó de manera significativa con la profundidad (ANDEVA de una vía, $F_{27,2} = 51,52$, $P < 0,0001$), observándose en la sección del acrotelmo su valor más bajo ($0,04 \pm 0,002 \text{ g cm}^{-3}$), y en el catotelmo el valor más alto ($0,2 \pm 0,02 \text{ g cm}^{-3}$). El contenido de carbono total no mostró diferencias significativas entre las distintas secciones de profundidad (Prueba de Kruskal-Wallis, $H = 1,61$, $g.l. = 2$, $P = 0,4464$), variando entre un 44 % en el acrotelmo y un 37 % en la zona del catotelmo. El contenido de nitrógeno total observado en el acrotelmo ($0,53 \pm 0,06 \%$) resultó significativamente menor que el observado en la sección del nivel freático y del catotelmo ($\sim 1 \%$ para ambas secciones) (ANDEVA de una vía, $F_{27,2} = 7,35$, $P = 0,0028$). La relación C:N disminuyó con la profundidad, y resultó significativamente superior en el acrotelmo ($92,5 \pm 9,15$) respecto de los valores observados en la sección del nivel freático ($54,98 \pm 9,14$) y del catotelmo ($40,01 \pm 5,66$) (ANDEVA de una vía, $F_{27,2} = 10,37$, $P < 0,0005$).

Incremento de la temperatura

Las OTCs incrementaron la temperatura diaria del aire y del suelo durante todo el período de estudio; y en ambos casos, el efecto de mayor magnitud se observó para la temperatura máxima diaria (Figura 3, Tabla 2). La temperatura media diaria del aire resultó 2,6 °C más alta dentro de las OTCs que fuera de estas. La temperatura mínima diaria registró un aumento de 0,9 °C, mientras que la temperatura máxima diaria mostró un aumento de 8 °C.

El efecto de las OTCs sobre la temperatura del suelo fue de menor magnitud que el observado en la temperatura del aire. La temperatura media del suelo dentro de las OTCs resultó 1,1 °C mayor que la temperatura fuera de las cámaras. La temperatura mínima diaria resultó 0,7 °C más alta al interior de las OTCs, mientras que la temperatura máxima diaria presentó un aumento de 1,5 °C.

*Efecto del aumento de la temperatura sobre la pérdida de biomasa de *S. magellanicum**

La pérdida de biomasa de *S. magellanicum* no varió de manera significativa con el incremento de la temperatura ambiental ($F_{1,9} = 3,128$, $P = 0,111$). Luego de un año de incubación en el campo, la biomasa de *Sphagnum* experimentó una pérdida de un $11,63 \pm 0,61$ % para la condición “Control”, mientras que en la condición de incremento de temperatura ambiental (“OTC”), la pérdida fue levemente menor, y alcanzó un valor de $10 \pm 0,70$ % (Figura 4).

La calidad química inicial del detritus de *S. magellanicum* se caracterizó por un contenido de carbono de 46.63 ± 0.39 % y un contenido de nitrógeno de $0,33 \pm 0,02$ %. Así, la relación C:N para el sustrato incubado fue de $142,90 \pm 6,97$.

Efecto del aumento de la temperatura sobre la producción de CO₂

El incremento de la temperatura ambiental no tuvo un efecto significativo sobre el flujo de CO₂ producido por la actividad heterótrofa para el período de estudio ($F_{1,9} = 1,011$, $P = 0,341$; Figura 5). El flujo registrado en la condición “Control” alcanzó un valor de $1,06 \pm 0,23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que en condiciones de un incremento de la temperatura ambiental (“OTC”), el flujo de CO₂ resultó levemente superior, alcanzando los $1,59 \pm 0,53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 5).

Al evaluar la variación temporal del flujo de CO₂ (Figura 6), no se observaron diferencias significativas para la interacción entre el factor “Mes” y el factor “Temperatura” (“Control”, “OTC”). El factor “Mes” resultó estadísticamente significativo ($F_{3,63} = 5,37$, $P = 0,0024$), observándose un aumento paulatino de este flujo en cada condición de temperatura experimental (“OTC” y “Control”), desde octubre de 2012 hasta febrero de 2013, seguido de una caída durante marzo de 2013. Por otro lado, durante todos los meses de medición, se observó que el flujo de CO₂ resultó superior al interior de las OTCs con respecto de la situación control; sin embargo, esta diferencia no resultó significativa ($F_{1,63} = 2,98$, $P = 0,09$).

DISCUSIÓN

Caracterización de la turbera estudiada

Las turberas antropogénicas de la Isla de Chiloé, originadas a partir de una perturbación como la tala y quema del bosque nativo, presentan un aspecto similar (e.g. vegetación, estructura del sustrato bajo la superficie) a las turberas de *Sphagnum* formadas tras el Último Máximo Glacial (Díaz et al. 2008), y por lo mismo, las variables físico-químicas analizadas permiten realizar una caracterización ecológica básica de la turbera estudiada en función de sistemas de clasificación sugeridos para ecosistemas de turberas, principalmente del hemisferio norte. Revisiones recientes de estos sistemas de clasificación sugieren que variables como el pH, la disponibilidad de nutrientes, la comunidad vegetal y la presencia de determinadas especies indicadoras, son rasgos fundamentales para clasificar estos ecosistemas a partir de ordenaciones más objetivas (e.g. Wheeler & Proctor 2000, Økland et al. 2001, Hajek et al. 2006, Vitt 2006). La comunidad vegetal de la turbera estudiada se encuentra dominada por musgos del género *Sphagnum*, observándose además una alta frecuencia de otras especies monocotiledóneas de la familia Cyperaceae (e.g. *Carex* spp.), y arbustos de la familia Ericaceae (e.g. *Gaultheria* spp.). La presencia de estas especies sugiere un ecosistema con baja disponibilidad de nutrientes, dado que especies de estas familias de plantas son dominantes en turberas ombrotáficas (i.e. que reciben aportes de nutrientes sólo a través de las precipitaciones), por lo que podría ubicarse hacia el extremo de más baja

disponibilidad de nutrientes si se considera un gradiente de este tipo (Hajek et al. 2006). Junto con el pH relativamente ácido (~ 5), la turbera estudiada podría clasificarse como una turbera del tipo “bog” o “poor fen”, o a algún estado intermedio entre estos dos tipos. Estos dos tipos de turberas se definen básicamente según su hidrología y su pH: las turberas del tipo “bog” reciben sus aportes de agua exclusivamente de las precipitaciones, y por lo general presentan un $\text{pH} < 5$; mientras que las turberas del tipo “fen” en general, reciben sus aportes hídricos de las precipitaciones y de aguas subterráneas y superficiales, y presentan un $\text{pH} > 6$ (Wheeler & Proctor 2000, Hajek et al. 2006, Vitt et al. 2006). Sin embargo, estos tipos de turberas no pueden distinguirse o diferenciarse a simple vista, dado que presentan un aspecto similar al compartir un alto número de especies en su flora, además de mostrar una alta superposición de sus rangos de pH (Hajek et al. 2006), por lo que se hace necesaria la consideración de otros criterios (e.g. hidrología) para determinar de manera exacta una clasificación de la turbera estudiada.

Otra característica de las turberas “bog” y “poor fen” (aunque no exclusiva de este grupo) es la baja disponibilidad de nutrientes, lo que se asocia con su hidrología: las turberas del tipo “bog” incorporan nutrientes exclusivamente desde la atmósfera a través de las precipitaciones, mientras que las turberas del tipo “poor fen”, además de las precipitaciones, reciben aportes de aguas subterráneas y de la escorrentía superficial proveniente de los ecosistemas aledaños (Malmer et al. 1992, Joosten 2008). Las observaciones en terreno sugieren que gran parte del agua que ingresa a la turbera de estudio proviene de las precipitaciones y de la escorrentía superficial del bosque y del matorral que la rodea, mientras que no puede descartarse la interacción con aguas

subterráneas. Análisis de la química del agua de otra turbera antropogénica ubicada en el mismo sitio de estudio (León 2012), muestran que los niveles promedio de nutrientes son relativamente bajos (NH_4^+ : 0,08 mg l⁻¹; NO_3^- : 0,03 mg l⁻¹; Ca^{2+} : 4,12 mg l⁻¹), y de acuerdo con clasificaciones basadas en la química del agua, la turbera estudiada se podría incluir dentro de los grupos “bog” y “poor fen”, cuyos valores son los más bajos con rangos que van entre 0.01 – 8 mg l⁻¹ para NH_4^+ , 0.02 – 10 mg l⁻¹ para NO_3^- , y entre 0.06 – 16 mg l⁻¹ para Ca^{2+} (Bourbonniere 2009).

El análisis de la variación de la densidad aparente, el contenido de carbono y el contenido de nitrógeno con la profundidad es una aproximación utilizada tradicionalmente para describir el proceso de descomposición de la materia orgánica en estos ecosistemas (Moore & Basiliko 2006), y a pesar de la baja resolución con la que se analizaron los perfiles de sustrato de la turbera estudiada (i.e. caracterización de sólo tres secciones), estas variables mostraron un patrón similar al descrito para la sección de profundidad que va desde el acrotelmo hasta la superficie del catotelmo (primeros centímetros bajo el nivel freático) de turberas ombrotáficas de ambos hemisferios (e.g. Malmer & Holm 1984, Damman 1988, Malmer & Wallén 1993), y los valores registrados para las distintas variables sugieren que la materia orgánica se encuentra, en términos generales, en estados tempranos de descomposición, reafirmando la idea de que la turbera estudiada tiene una formación reciente. Estos perfiles se caracterizaron por un aumento del grado de humificación de la materia orgánica con la profundidad, observándose que en la sección del acrotelmo el musgo se encuentra prácticamente sin descomponer (H1 en la escala de von Post), reconociéndose íntegramente sus estructuras; en la zona del nivel freático se observa en estados iniciales de

descomposición (H2); y en un estado de descomposición relativamente más avanzado en la sección superficial del catotelmo (H3 – H4), en donde la materia orgánica forma una matriz más homogénea. Este cambio en el grado de humificación con la profundidad se correlacionó con el aumento de la densidad aparente, la cual resultó cinco veces superior en la zona superficial del catotelmo respecto de la densidad observada en el acrotelmo. Este aumento de la densidad aparente se encuentra dentro del rango descrito en la literatura, y da cuenta de la compactación de la materia orgánica, producto del peso del musgo en la zona del acrotelmo; y de la pérdida de resistencia estructural de la materia orgánica producto de su descomposición tras su paso por el acrotelmo (Clymo 1984, Malmer & Wallén 1993).

El contenido de nitrógeno aumentó casi al doble en la sección más profunda, y si bien no se observaron diferencias significativas entre la zona del nivel freático y la zona del catotelmo, es posible reconocer una tendencia de aumento gradual con la profundidad. En turberas ombrotáficas o pobres en nutrientes se ha observado que el contenido de nitrógeno disminuye en la zona inmediatamente bajo la superficie, y desde aquí presenta un aumento hasta la sección superficial del catotelmo; mientras que a mayor profundidad, su variación es irregular (Malmer & Holm 1984, Damman 1988, Moore et al. 2004). El relativamente bajo contenido de nitrógeno observado en la sección superficial del acrotelmo se ha asociado con procesos de relocación de nitrógeno hacia las zonas de crecimiento del musgo (i.e. capítulo y primeros centímetros bajo éste), y con la captura por las raíces de plantas vasculares del nitrógeno mineralizado, mientras que hacia secciones más profundas, el contenido de nitrógeno aumenta debido a que es más importante el proceso de inmovilización de nitrógeno en la biomasa microbiana

después de la descomposición de la materia orgánica (Malmer & Holm 1984, Damman 1988). Por otro lado, el contenido de nitrógeno acumulado en la materia orgánica puede estar relacionado con la disponibilidad de nutrientes para los microorganismos descomponedores. Damman (1988) observó que turberas ombrotáficas expuestas a una mayor influencia oceánica presentan mayores niveles de nitrógeno en sus sustrato, dado que las precipitaciones de zonas marítimas se encuentran enriquecidas en elementos derivados del océano (e.g. Mg, Na, Cl, K, Ca), los que podrían estimular el crecimiento microbiano, y con esto, la inmovilización de nitrógeno. Muestras de agua de las precipitaciones registradas en la turbera estudiada (datos de este trabajo no publicados) muestran un nivel de nutrientes similar al de los sitios con influencia oceánica moderada a baja de Damman (1988), por lo que es probable su influencia en la relativamente baja inmovilización de nitrógeno: por ejemplo, en la sección superficial del catotelmo, justo inmediatamente bajo el nivel freático, el contenido de nitrógeno fue de 1 %, mientras que Damman (1988) reporta valores cercanos al 2 % para turberas ombrotáficas con una alta influencia oceánica. Asimismo, el contenido de carbono presentó una tendencia de disminución con la profundidad; sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre los distintos niveles de profundidad, y de esta forma, la variación de la relación C:N estuvo determinada por el incremento del contenido de nitrógeno. Esta relación alcanzó un valor de ~ 40 en la zona del catotelmo, dando cuenta de que la materia orgánica no ha alcanzado su máximo grado de descomposición posible en el acrotelmo, dado que la materia orgánica que se incorpora al catotelmo se caracteriza por una baja relación C:N que puede alcanzar valores entre 20 y 50 (e.g. Malmer & Holm 1984, Damman 1988). Esta diferencia en la relación C:N podría estar dando cuenta de

una menor calidad química del sustrato, relacionada con la baja depositación atmosférica de nitrógeno a través de las precipitaciones que se observa en los ecosistemas de Chiloé (Hedin & Campos 1991, Hedin et al. 1995). Por otro lado, también sugiere que la sección correspondiente al catotelmo de la turbera estudiada podría encontrarse en estados iniciales de formación, dado el poco tiempo de desarrollo de la turbera estudiada. Observaciones de terreno como la matriz de bosque y matorral que rodea la turbera, la presencia de troncos de gran diámetro de árboles caídos muertos en su interior, o la baja profundidad a la que se observa el suelo mineral, sugieren que esta turbera se originó recientemente como consecuencia de la tala y quema del bosque nativo y posterior proceso de paludificación por un aumento del nivel freático (Díaz et al. 2007, Díaz et al. 2008). Así, si bien es posible reconocer o definir una capa de materia orgánica bajo el nivel freático, correspondiente al catotelmo (en un sentido “estructural”), esta no presenta el aspecto propio de la turba, sino que muestra un grado leve de descomposición, que probablemente lleve a la formación de turba en el largo plazo.

En conclusión, la turbera estudiada presenta un aspecto similar al de las turberas de *Sphagnum* originadas tras el Último Máximo Glacial (ampliamente descritas en la literatura para el hemisferio norte). Observaciones realizadas durante este trabajo, como su fisionomía, las especies dominantes, o la estructura del sustrato bajo la superficie; junto con la información de estudios más detallados relacionados con la composición florística de turberas antropogénicas en otros sectores de Chiloé (Díaz et al. 2008), o con la química del agua (León 2012), permiten determinar que la turbera antropogénica estudiada podría corresponder a una turbera del tipo “bog” o “poor fen”. La variación de

parámetros físicoquímicos de la materia orgánica como la densidad aparente, el contenido de carbono y nitrógeno, o la relación C:N con la profundidad (hasta el inicio del catotelmo) muestra un patrón similar al descrito para turberas ombrotáficas del hemisferio norte y el hemisferio sur. Los valores reportados sugieren que la materia orgánica se encuentra en un estado temprano de descomposición. Esto podría explicarse por restricciones al proceso de descomposición, y por el poco tiempo de desarrollo de la turbera estudiada, dado su origen reciente.

Incremento experimental de la temperatura ambiental

El efecto de las OTCs sobre la temperatura del aire y del suelo observado en este trabajo se corresponde con lo descrito en la literatura para este tipo de manipulación. Si bien la magnitud de este efecto es variable y prácticamente sitio-dependiente (Marion et al. 1997, Elmendorf et al. 2012), se observó que el aumento de la temperatura media del aire y del suelo se encuentra determinado principalmente por el incremento de la temperatura máxima, tal como se observa en gran parte de manipulaciones con este sistema (e.g. Marion et al. 1997, Dabros & Fyles 2010, Huguet et al. 2013). El aumento de la temperatura media y mínima diaria promedio del aire, así como la temperatura media, mínima y máxima promedio diaria del suelo resultó de una magnitud similar a lo observado con manipulaciones de este tipo en turberas de altas latitudes (e.g. Marion et al. 1997, Dorrepaal et al. 2009, Bokhorst et al. 2011, Elmendorf et al. 2012, Piper et al. 2013). La temperatura máxima media diaria del aire mostró un incremento superior al promedio reportado, que por lo general no supera los 5 °C; aunque dentro del rango de valores observados, que pueden alcanzar incrementos de hasta 10 °C, como se ha



observado tanto en altas latitudes (e.g. Bokhorst et al. 2011 en Antártica), así como en latitudes bajas (e.g. Sierra-Almeida & Cavieres 2010 en los Andes de Chile Central).

El sistema de OTCs utilizado en este trabajo permitió simular de manera confiable la condición de cambio climático; en particular, una mayor temperatura, esperada para la región del sitio de estudio. El incremento de la temperatura media diaria del aire generado por las OTCs (2.6 °C; 15 cm. sobre la superficie del suelo) se encuentra dentro del rango de variación predicho por modelaciones climáticas regionales, que dan cuenta de un aumento de la temperatura media diaria de primavera y verano de entre 2 y 3 °C, respecto del valor actual, para fines del siglo XXI (CONAMA 2006). Al mismo tiempo, este sistema permitió determinar que el aumento de la temperatura del aire tiene un efecto de menor magnitud sobre la temperatura del suelo (5 cm. bajo la superficie), dando cuenta de la importancia de conocer el efecto real de estas predicciones de gran escala sobre los controles directos de el o los procesos ecosistémicos en observación, como es la temperatura del suelo para la descomposición de la materia orgánica en el caso de este trabajo.

Efecto del aumento de la temperatura sobre la pérdida de biomasa de S. magellanicum

La descomposición de hojarasca o detritus en ecosistemas de turberas se encuentra controlada por el macro y microclima, la profundidad o posición bajo la superficie, y la calidad del sustrato en descomposición (Moore & Basiliko 2006). En este experimento se trabajó en una misma condición macroclimática, se controló la profundidad a la cual se enterraron las bolsas de descomposición, se consideró un solo tipo de sustrato con una determinada calidad química, y se manipuló experimentalmente la condición

microclimática. Así, se evaluó de manera directa el efecto de un aumento de la temperatura, como se espera producto del cambio climático futuro, sobre la pérdida de biomasa de detritus de *S. magellanicum*, a diferencia de otras aproximaciones indirectas, como los estudios de gradientes latitudinales a modo de análogos naturales y de largo plazo del cambio climático (Aerts et al. 2006), que si bien pueden dar un mayor realismo (e.g. gradualidad del cambio; adaptación de la comunidad microbiana a las condiciones de cada sitio), sus resultados pueden dar cuenta del efecto simultáneo de otras variables, dado que además del cambio de temperatura observado a lo largo del gradiente, se observa un cambio en covariables relevantes para el proceso de descomposición, como ocurre con la depositación de nitrógeno atmosférico que tiende a disminuir hacia altas latitudes, y que podría determinar diferencias en la calidad química del sustrato en descomposición (e.g. Dorrepaal et al. 2005, Aerts 2006, Brewer et al. 2008).

De manera contraria a lo esperado, el ambiente más cálido generado por las OTCs no aceleró la pérdida de biomasa del detritus utilizado, observándose una disminución de ~ 10 % en ambas condiciones de temperatura (“Control” y “OTC”) luego de un año de incubación en el campo. Esta pérdida de biomasa se encuentra dentro del rango reportado en la literatura para experimentos de descomposición de detritus de *S. magellanicum* recientemente formado, que por lo general no superan el 20 % después del primer año de incubación en condiciones de temperatura ambiental normal (e.g. Rochefort et al. 1990, Limpens & Berendse 2003, Dorrepaal et al. 2005, Hajek 2009). Estos resultados sugieren que el aumento de la temperatura del suelo generado por las OTCs (~1 °C) no es suficiente para generar un cambio observable en la pérdida de biomasa del detritus utilizado en un año. En un metaanálisis para evaluar el efecto de la

manipulación de la temperatura sobre la tasa de descomposición de hojarasca de plantas vasculares en ecosistemas de altas latitudes, Aerts (2006) observó que la pérdida de biomasa al interior de las OTCs resultó inferior a la observada en la condición control, lo que se encontraría asociado a una disminución de la humedad del suelo, producto de un “artefacto” experimental de las OTCs. Asimismo, en sitios perturbados, Dabros & Fyles (2010) encontraron que las condiciones generadas por las OTCs, en la dirección del cambio climático esperado (incremento de la temperatura del aire, disminución de la temperatura y humedad del suelo) no tienen efectos sobre la descomposición de detritus de *Sphagnum*, sugiriendo que el proceso podría estar limitado no sólo por la temperatura, sino también por la humedad del suelo. En este trabajo no se registró la humedad del suelo; sin embargo, de manera indirecta, podría considerarse la apariencia de la superficie de la carpeta de *Sphagnum* durante los períodos cálidos del verano, caracterizada por el color blanco que adquiere el musgo cuando ha estado expuesto a desecación por altas temperaturas, observándose que en la turbera estudiada este efecto alcanzó una mayor extensión al interior de las OTCs, lo que sugiere una mayor pérdida de humedad en la superficie y en los primeros centímetros bajo ésta, con respecto a la condición control fuera de las OTCs, y que podría contrarrestar en alguna medida el efecto de la temperatura sobre la descomposición del detritus de *Sphagnum* (Aerts 2006).

Por otro lado, los resultados podrían estar dando cuenta de la regulación ejercida por la calidad química del sustrato en descomposición. Experimentos con bolsas de descomposición muestran que la pérdida de biomasa de *Sphagnum* es mayor a medida que disminuye la relación C:N inicial (como indicador de la calidad química) del detritus

utilizado, luego de un año de incubación en el campo (Limpens & Berendse 2003, Bragazza et al 2007). Asimismo, el efecto de la temperatura sobre la descomposición del sustrato puede estar mediado por la calidad química del mismo. En este sentido, Brewer et al. (2008) incubaron detritus de *Sphagnum* de baja calidad (i.e. alta relación C:N, proveniente de un sitio ubicado en una alta latitud del hemisferio norte) a lo largo de un gradiente latitudinal que comprendía desde el norte de Suecia hasta el norte de Alemania, y observaron que la pérdida de biomasa de *Sphagnum* no presentó diferencias a través de los distintos sitios de estudio, a pesar del cambio en las condiciones ambientales como la temperatura ambiental. La relación C:N del detritus de *Sphagnum* utilizado en este trabajo resultó relativamente alta (~ 142), lo que sugiere un sustrato de baja calidad química, y a la vez, un bajo potencial de descomposición. Este valor es comparable al de detritus de *Sphagnum* proveniente de sitios en los que el nitrógeno es un nutriente limitante, como ocurre hacia altas latitudes del hemisferio norte, en donde se observa una baja depositación de nitrógeno atmosférico, (e.g. Malmer & Holm 1984, Aerts et al. 2001, Limpens & Berendse 2003, Bragazza et al. 2004, Asada et al. 2005, Bragazza et al. 2007). Este valor se corresponde, además, con lo observado en otros sitios de la zona austral de Chile; por ejemplo, Kleinebecker et al. (2008) reportaron valores de relación C:N de hasta ~250 para detritus de *S. magellanicum*, sugiriendo que esto podría estar reflejando las condiciones extremadamente pobres en nitrógeno de las turberas de *Sphagnum* de la Patagonia sur, dada la baja depositación atmosférica de este nutriente en la zona. Lo mismo podría estar observándose en el sitio de estudio de este trabajo, dado que el análisis de las precipitaciones en el sitio de estudio muestra una baja entrada de nitrógeno a la turbera estudiada a través de esta vía (~ 300 mg N m⁻² año⁻¹), lo

que se corresponde además con lo registrado en otras zonas de la Isla de Chiloé caracterizadas por precipitaciones pobres en nutrientes (Hedin & Campos 1991). Así, la respuesta de la pérdida de biomasa de *Sphagnum* observada en este trabajo podría estar dando cuenta del efecto nulo del incremento de la temperatura ambiental, dada su baja magnitud de cambio (~ 1 °C en la temperatura del suelo), pero al mismo tiempo, cualquier posible cambio podría estar controlado, además, por la baja calidad química (alta relación C:N) del sustrato en descomposición.

Efecto del aumento de la temperatura sobre la producción de CO₂

El flujo de CO₂ asociado a la respiración heterótrofa puede representar hasta el 70 % de la respiración ecosistémica total, como se ha observado en turberas de *Sphagnum* del hemisferio norte (Dorrepaal et al. 2009), sin embargo, a pesar de su importancia, experimentos de campo que se centren en este flujo son pocos y recientes. En este trabajo se observó que el flujo de CO₂ asociado con la respiración heterótrofa total para el período primavera – verano, resultó similar en ambas condiciones de temperatura ambiental, y si bien se observó un flujo levemente superior al interior de las OTCs, esta diferencia no fue estadísticamente significativa. La variación mensual del flujo de CO₂ mostró un aumento progresivo desde octubre a enero en ambas condiciones de temperatura experimental, que puede relacionarse con el incremento de la temperatura ambiental durante los meses de verano; por otro lado, la disminución del flujo de CO₂ observada durante marzo podría explicarse por la disminución de la temperatura ambiental, sin embargo, la magnitud de esta disminución sugiere otros factores además de la temperatura. Los valores reportados en este trabajo ($\sim 1 - 1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) son

similares a los flujos instantáneos de respiración heterótrofa registrados *in situ*, bajo condiciones normales, reportados en la literatura para sitios de altas latitudes (e.g. Minkkinen et al. 2007, Dorrepaal et al. 2009).

Los resultados de este trabajo difieren de lo reportado para experimentos similares realizados en turberas de altas latitudes del hemisferio norte. Por ejemplo, Dorrepaal et al. (2009) realizaron una manipulación de la temperatura ambiental con un sistema de OTCs similar al de este trabajo en el norte de Suecia, y observaron que el aumento de $\sim 0,5$ °C de la temperatura del suelo (prácticamente la mitad del incremento logrado en este trabajo) durante el período de primavera – verano, provocó un aumento del flujo de CO₂ asociado a la respiración heterótrofa de poco más de 30 % en comparación a la condición control, observando además que esta tendencia se mantuvo por al menos 8 años, corroborando las hipótesis relativas a los efectos esperados del cambio climático sobre el proceso de descomposición en estos ecosistemas. Una tendencia similar puede observarse en turberas de latitudes más bajas e intervenidas, por ejemplo, para la actividad forestal (Aguilos et al. 2013). Por otro lado, Minkkinen et al. (2007) evaluaron el cambio de la respiración heterotrófica de turberas drenadas a través de un gradiente latitudinal en el norte de Europa, observando que el flujo de CO₂ se relaciona directamente con la temperatura del suelo dentro de cada sitio, pero que tiende a disminuir de norte a sur, a pesar del incremento en la temperatura del aire y del suelo, sugiriendo la relevancia de otros factores que controlan el proceso de descomposición dentro de cada sitio, como la calidad química del sustrato, el nivel de nutrientes, la hidrología, o la adaptación de los microorganismos descomponedores a los cambios en el clima.

Diseño experimental

No se pudo descartar la hipótesis nula para probar el efecto de las OTCs sobre la pérdida de biomasa de *Sphagnum*, ni sobre la producción de CO₂ asociado con la respiración heterótrofa. Sin embargo los resultados de ambos experimentos muestran tendencias que sugieren un efecto de las OTCs sobre estas variables, el cual podría confirmarse o descartarse con mejoras al diseño experimental. Es muy probable que los resultados observados estén determinados en gran parte por el bajo nivel de replicación; por lo mismo, un mayor tamaño muestral aumentaría la potencia de la prueba, permitiendo tomar una mejor decisión en aquellos casos que resultaron marginalmente no significativos, como se observó para la variación temporal del flujo de CO₂, en donde el efecto de las OTCs para cada mes de medición alcanzó un valor de $P = 0,089$. Asimismo, los resultados mostraron una alta variabilidad, la cual podría reducirse con un mayor nivel de replicación, pero que al mismo tiempo puede estar dando cuenta del control del proceso de descomposición por otras variables no consideradas con en este trabajo, como la humedad del suelo, la composición vegetacional de cada bloque o la composición del detritus en descomposición, la profundidad del nivel freático, entre otras asociadas con la heterogeneidad espacial de la turbera estudiada. Además, es necesario considerar un monitoreo sostenido en caso de existir algún efecto de largo plazo, y así evaluar si la respuesta observada se mantiene o cambia en el tiempo.

Implicancias

Las turberas antropogénicas son ecosistemas frecuentes en las zonas bajas de la Isla de Chiloé, con una superficie estimada de 11 mil há. (ODEPA 2007). Poco se conoce de los procesos ecosistémicos en este tipo particular de turberas; menos sobre su rol en el ciclo del carbono, a pesar de su relevancia en el contexto del cambio climático actual. Los resultados de este trabajo sugieren que el proceso de descomposición de la turbera estudiada no se vería alterado con el aumento de temperatura esperado para las próximas décadas. Sin embargo, se hace necesario complementar estos resultados con los posibles efectos del aumento de temperatura sobre otras variables clave para este proceso, como la humedad del suelo o la disponibilidad de nutrientes. Es muy probable que la turbera estudiada corresponda actualmente a un sumidero de carbono; así, sería interesante complementar lo observado en este trabajo con la respuesta de otros flujos de carbono al aumento de temperatura, como la respiración autótrofa o la productividad, con el fin de conocer el flujo de carbono neto del ecosistema y así poder determinar si la turbera mantendría su condición de sumidero en el futuro. Finalmente, es probable que esta respuesta se repita en otras turberas antropogénicas de la zona; por lo mismo, sería interesante replicar el experimento en otros sitios para tener una visión general del impacto del cambio climático sobre la descomposición de la materia orgánica en estos ecosistemas.

CONCLUSIONES

La materia orgánica de la turbera estudiada se encuentra en un estado incompleto de descomposición hacia la sección más profunda. Junto con otras evidencias, la turbera estudiada se corresponde con los tipos “BOG” y/o “POOR FEN”, representando una condición ombrotrófica.

El aumento de temperatura esperado por la condición de cambio climático actual no tiene efectos significativos en la descomposición de detritus de *S. magellanicum*.

El aumento de temperatura esperado por la condición de cambio climático actual no tiene efectos significativos en el flujo de carbono asociado con la respiración heterótrofa hacia la atmósfera.

BIBLIOGRAFÍA

- AERTS R, B WALLEN, N MALMER & H DE CALUWE (2001) Nutritional Constraints on *Sphagnum*-Growth and Potential Decay in Northern Peatlands. *Journal of Ecology* 89(2): 292-299.
- AERTS R (2006) The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology* 94: 713-724.
- AGUILOS M, K TAKAGI, N LIANG, Y WATANABE, M TERAMOTO et al. (2013) Sustained large stimulation of soil heterotrophic respiration rate and its temperature sensitivity by soil warming in a cool-temperate forested peatland. *Tellus B* 65:20792, <http://dx.doi.org/10.3402/tellusb.v65i0.20792>.
- ARAVENA JC, MR CARMONA, CA PEREZ & JJ ARMESTO (2002) Cambios en la riqueza de especies arbóreas, estructura de rodales y propiedades del suelo en una cronosecuencia sucesional en el norte de la Isla de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 339-360.
- ASADA T, B WARNER & R ARAVENA (2005) Effects of the early stage of decomposition on change in carbon and nitrogen isotopes in *Sphagnum* Litter. *Journal of Plant Interactions* 1(4): 229-237.
- BELLISARIO LM, TR MOORE & JL BUBIER (1998) Net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland, northern Manitoba. *Ecoscience* 5(4): 534-541.

- BOKHORST S, A HUISKES, P CONVEY, BJ SINCLAIR, M LEBOUVIER et al. (2011) Microclimate impacts of passive warming methods in antarctica: implications for climate change studies. *Polar Biology* 34: 1421-1435.
- BOND-LAMBERTY B & A THOMSON (2010) Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature* 464: 579-582.
- BOURBONNIERE R (2009) Review of Water Chemistry Research in Natural and Disturbed Peatlands. *Canadian Water Resources Journal* 34(4): 393-414.
- BRAGAZZA L, T TAHVANAINEN, L KUTNAR, H RYDIN, J LIMPENS et al. (2004) Nutritional constraints in ombrotrophic *Sphagnum* plants under increasing atmospheric Nitrogen deposition in Europe. *New Phytologist* 163(3): 609-616.
- BRAGAZZA L, C FREEMAN, T JONES, H RYDIN, JUUL LIMPENS et al. (2006) Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs. *PNAS* 103(51): 19386-19389.
- BRAGAZZA L, C SIFFI, P IACUMIN & R GERDOL (2007) Mass loss and nutrient release during litter decay in peatland: The role of microbial adaptability to litter chemistry. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 257-267.
- BREEWER A, M HEIJMANS, BJM ROBROEK, J LIMPENS & F BERENDSE (2008) The effect of increased temperature and nitrogen deposition on decomposition bogs. *Oikos* 117: 1258-1268.
- BRIDGHAM SD, J PASTOR, JA JANSSENS, C CHAPIN & TJ MALTERER (1996) Multiple limiting gradients in peatlands: a call for a new paradigm. *Wetlands* 16(1): 45-65.

BRIDGHAM SD, K UPDEGRAFF & J PASTOR (1998) Carbon, Nitrogen, and Phosphorus mineralization in northern wetlands. *Ecology* 79(5): 1545-1561.

CARMONA MR, JC ARAVENA, MA BUSTAMANTE-SÁNCHEZ, JL CELIS-DIEZ, A CHARRIER et al. (2010) Estación Biológica Senda Darwin: Investigación ecológica de largo plazo en la interfase ciencia-sociedad. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 113-142.

CHIVERS MR, MR TURETSKY, JM WADDINGTON, JW HARDEN & AD McGUIRE (2009) Effects of experimental water table and temperature manipulations on ecosystem CO₂ fluxes in an Alaskan rich fen. *Ecosystems* 12: 1239-1342.

CLYMO RS (1984) The Limits to Peat Bog Growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 303(1117): 605-654.

CONAMA (2006) Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI. Informe Final. Departamento de Geofísica, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile. Comisión Nacional del Medio Ambiente, Santiago, Chile.

CONANT RT, MG RYAN, GI AGREN, HE BIRGE, EA DAVIDSON et al. (2011) Temperature and soil organic matter decomposition rates – synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology* 17: 3392-3404.

DABROS A & JW FYLES (2010) Effects of open-top chambers and substrate type on biogeochemical processes at disturbed boreal forest sites in northwestern Quebec. *Plant Soil* 327: 465-479.

DAMMAN AWH (1988) Regulation of nitrogen removal and retention in Sphagnum bogs and other peatlands. *Oikos* 51: 291-305.



- DAVIDSON EA & JANSSENS IA (2006) Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440: 165-173.
- DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica de la Universidad de Chile.
- DÍAZ MF, S BIGELOW & JJ ARMESTO (2007) Alteration of the hydrologic cycle due to forest clearing and its consequences for rainforest succession. *Forest Ecology and Management* 244: 32-40.
- DÍAZ MF, J LARRAÍN, G ZEGERS, C TAPIA (2008) Caracterización florística e hidrológica de turberas de la Isla Grande de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 455-468.
- DISE NB (2009) Peatland Response to Global Change. *Science* 326: 810-811.
- DORREPAAL E, JHC CORNELISSEN, R AERTS, BO WALLÉN & RSP VAN LOGTESTIJN (2005) Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology* 93: 817-828.
- DORREPAAL E, S TOET, RSP VAN LOGTESTIJN, E SWART, MJ VAN DE WEG et al. (2009) Carbon respiration from subsurface peat accelerated by climate warming in the subarctic. *Nature* 460: 616-619.
- ELMENDORF SC, GHR HENRY, RD HOLLISTER, RG BJÖRK, AD BJORKMAN et al. (2012) Global assessment of climate warming on vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* 15: 164-175.

FRIEDLINGSTEIN P, P COX, R BETTS, L BOPP, W VON BLOH et al. (2006) Climate-Carbon Cycle Feedback Analysis: Results from the C4MIP Model Intercomparison. *Journal of Climate* 19:3337-3353.

FRITZ C, VAN DIJK G, SMOLDERS AJP, PANCOTTO VA, ELZENGA TJTM, ROELOFS JGM & GROOTJANS AP (2012) Nutrient additions in pristine Patagonian Sphagnum bog vegetation: can phosphorus addition alleviate (the effects of) increased nitrogen loads. *Plant biology* 14: 491-499

FROLKING SE, JL BUBIER, TR MOORE, T BALL, LM BELLISARIO et al. (1998) Relationship between ecosystem productivity and photosynthetically active radiation for northern peatlands. *Global Biogeochemical Cycles* 12(1): 115-126.

FROLKING S & NT ROULET (2007) Holocene radiative forcing impact of northern peatland carbon accumulation and methane emissions. *Global Change Biology* 13: 1079-1088.

GORHAM E (1991) Northern Peatlands: Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming. *Ecological Applications* 1(2): 182-195.

GORHAM E, C LEHMAN, A DYKE, J JANSSENS & L DYKE (2007) Temporal and spatial aspects of peatland initiation following deglaciation in North America. *Quaternary Science Reviews* 26: 300-311.

GROVER SPP, BM MCKENZIE, JA BALDOCK & WA PAPST (2005) Chemical characterization of bog peat and dried peat of the Australian Alps. *Australian Journal of Soil Research* 43: 963-971.

HAJEK T (2009) Habitat and species controls on *Sphagnum* production and decomposition in a mountain raised bog. *Boreal Environment Research* 14: 947-958.

HAJEK M, M HORSÁK, P HÁJKOVÁ & D DÍTE (2006) Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardize fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 97-114.

HANSON PJ, NT EDWARDS, CT GARTEN & JA ANDREWS (2000) Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48: 115-146.

HARMON ME, KJ NADELHHOFFER & JM BLAIR (1999) Measuring Decomposition, Nutrient Turnover, and Stores in Plant Litter. En *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe CS & Sollins P (Eds). Oxford University Press

HEDIN LO & H CAMPOS (1991) Importance of small streams in understanding and comparing watershed ecosystem processes. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 583-596.

HEDIN LO, JJ ARMESTO & AH JOHNSON (1995) Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperate forests: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology* 76, 493-509.

HUGHET A, C FOSSE, F LAGGOUN-DÉFARGE, F DELARUE & S DERENNE (2013) Effects of a short-term experimental microclimate warming on the abundance and distribution of branched GDGTs in a French peatland. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 105: 294-315.

IPCC (2013) Resumen para responsables de políticas. En: *Cambio Climático 2013: Bases físicas*. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del

Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático Stocker, TF, D Qin, GK Plattner, M Tignor, SK Allen, J Boschung, A Nauels, Y Xia, V Bex & PM Midgley (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, NY, Estados Unidos de América.

JOHNSON LC & AWH DAMMAN (1991) Species-controlled Sphagnum decay on a south Swedish raised bog. *Oikos* 61(2): 234-242.

JOOSTEN H (2008) What are peatlands? En Parish, F., Sirin, A., Charman, D., Joosten, H., Minayeva, T., Silvius, M. and Stringer, L. (Eds.) 2008. Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change: Main Report: 8-19. Global Environment Centre, Kuala Lumpur and Wetlands International, Wageningen.

KIRSCHBAUM MUF (1995) The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27(6): 753-760.

KLEINEBECKER T, N HÖLZEL & A VOGEL (2008) South Patagonian ombrotrophic bog vegetation reflects biogeochemical gradients at the landscape level. *Journal of Vegetation Science* 19: 151-160.

LEÓN CA 2012. Caracterización florística y ecológica de turberas esfagnosas de la isla Grande de Chiloé-Chile: una herramienta para la conservación y el desarrollo sostenible. Grado de Doctor. Departamento de Biología Vegetal I, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

LIMPENS J & F BERENDSE (2003) How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum*. *Oikos* 103: 537-547.

- LLOYD J & JA TAYLOR (1994) On the temperature dependence of Soil Respiration. *Functional Ecology* 8(3): 315-323.
- LOGAN M (2010) *Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide*. John Wiley & Sons, Inc. Oxford, UK. 546 pp.
- LUCCHESI M, JM WADDINGTON, M POULIN, R POULIOT & M STRACK (2010) Organic matter accumulation in a restored peatland: Evaluating restoration success. *Ecological Engineering* 36:482-488.
- MACDONALD GM, DW BEILMAN, KV KREMENETSKI, Y SHENG, LC SMITH & AA VELICHKO (2006) Rapid Early Development of Circumarctic Peatlands and Atmospheric CH₄ and CO₂ Variations. *Science* 314: 285-288.
- MALMER N & E HOLM (1984) C:N-Quotient of peat in relation to decomposition rate and age determination with ²¹⁰Pb. *Oikos* 43(2): 171-182.
- MALMER N, DG HORTON & DH VITT (1992) Element concentrations in mosses and surface waters of western Canadian mires relative to precipitation chemistry and hydrology. *Ecography* 15: 114-128.
- MALMER N & B WALLEN (1993) Accumulation and release of organic matter in ombrotrophic bog hummocks – processes and regional variation. *Ecography* 16: 193-211.
- MARION GM (1996) Temperature enhancement experiments. En Molau U & P Mølgaard (Eds.) 1996. *ITEX Manual Second edition* 17-22. International Tundra Experiment. Danish Polar Center, Copenhagen.

- MARION GM, GHR HENRY, DW FRECKMAN, J JOHNSTONE, G JONES et al. (1997) Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* 3 (Suppl. 1): 20-32.
- MINKKINEN K, J LAINE, NJ SHURPALI, P MÄKIRANTA, J ALM & T PENRRILÄ (2007) Heterotrophic soil respiration in forestry drained peatlands. *Boreal Environment Research* 12: 115-126.
- MOORE TR, NT ROULET & JM WADDINGTON (1998) Uncertainty in predicting the effect of climatic change on the carbon cycling of Canadian peatlands. *Climatic Change* 40: 229-245.
- MOORE T & N BASILIKO (2006) Decomposition in boreal peatlands. En Wieder RK & DH Vitt (Eds.) *Boreal Peatland Ecosystems*: 125-164. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. Germany.
- MOORE T, C BLOUDAU, J TURUNEN, N ROULET & PJH RICHARD (2004) Patterns of nitrogen and sulfur accumulation and retention in ombrotrophic bogs, eastern Canada. *Global Change Biology* 11: 356-367.
- MORRIS PJ, JM WADDINGTON, BW BENSCOTER & MR TURETSKY (2011) Conceptual frameworks in peatland ecohydrology: looking beyond the two-layered (acrotelm-catotelm) model. *Ecohydrology* 4: 1-11.
- ODEPA (2007) Estudio acerca de las turberas productoras de musgo en la Región de Los Lagos. Informe final elaborado por Geosoluciones encargado por la Oficina de Estudios y Políticas Agrarias (ODEPA), Gobierno de Chile.

ØKLAND RH, T ØKLAND & K RYDGREN (2001) A Scandinavian perspective on ecological gradients in north-west European mires: reply to Wheeler and Proctor. *Journal of Ecology* 89: 481-486.

PARISH F, A SIRIN, D LEE & M SILVIUS (2008) Introduction. En Parish F, A Sirin, D Charman, H Joosten, T Minyeva et al. (eds.) *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change: Main Report*. Global Environment Centre, Kuala Lumpur and Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.

PIPER FI, A FAJARDO & LA CAVIERES (2013) Simulated warming does not impair seedling survival and growth of *Nothofagus pumilio* in the southern Andes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 97-105.

R Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

ROCHEFORT L, DH VITT & SE BAYLEY (1990) Growth, Production, and Decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology* 71(5): 1986-2000.

SCHLESINGER WH & JA ANDREWS (2000) Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48: 7-20.

SIERRA-ALMEYDA A & LA CAVIERES (2010) Summer freezing resistance decreased in high-elevation plants exposed to experimental warming in the central Chilean Andes. *Oecologia* 163: 267-276.

- UPDEGRAFF K, SD BRIDGHAM, J PASTOR, P WEISHAMPEL & C HARTH (2001) Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water table manipulation. *Ecological Applications* 11(2): 311-326.
- VERHOEVEN JTA, E MALTBY & MB SCHMITZ (1990) Nitrogen and Phosphorus mineralization in fens and bogs. *Journal of Ecology* 78: 713-726.
- VILLAGRÁN C (1988) Expansion of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: Palynological Evidence from Northern Isla de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 30: 304-314.
- VITT DH (2006) Functional Characteristics and Indicators of Boreal Peatlands. En Wieder RK & DH Vitt (Eds.) *Boreal Peatland Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany 447pp.
- UPDEGRAAF K, SD BRIDGHAM, J PASTOR, P WEISHAMPEL & C HARTH (2001) Response of CO₂ and CH₄ emissions from peatlands to warming and water table manipulation. *Ecological Applications* 11(2): 311-326.
- WHEELER BD & MCF PROCTOR (2000) Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology* 88: 187-203.
- YU Z, J LOISEL, DP BROSSEAU, DW BELMAN & SJ HUNT (2010) Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophysical Research Letters* 37 LI3402.
- YU Z (2011) Holocene carbon flux histories of the world's peatlands: Global carbon-cycle implications. *Holocene* 21(5) 761-774.

Tabla 1

Variación de las propiedades físico-químicas del sustrato de la turbera estudiada con la profundidad. Se muestran los valores promedio (\pm EE) de las distintas variables analizadas para las tres profundidades consideradas. Los superíndices asociados a cada valor corresponden a los resultados del Análisis de Varianza (pH, densidad aparente, contenido de nitrógeno total, y relación C:N) y de la Prueba de Kruskal-Wallis (contenido de carbono total); y posterior Prueba de Comparaciones Múltiples (Tukey HSD) para evaluar las diferencias de los valores de cada variable entre los distintos niveles de profundidad (n = 10): letras distintas indican diferencias significativas con un nivel de confianza del 95 %.

Profundidad	pH	Densidad aparente (g cm ⁻³)	Carbono total (%)	Nitrógeno total (%)	C:N
Acrotelmo (0-10 cm)	4,95 \pm 0,04 ^a	0,04 ^a	44 \pm 1,13 ^a	0,53 \pm 0,06 ^a	92,5 \pm 9,14 ^a
Nivel freático (10-30 cm)	4,92 \pm 0,06 ^a	0,07 \pm 0,01 ^b	42,14 \pm 1,61 ^a	0,94 \pm 0,13 ^b	54,98 \pm 9,79 ^b
Catotelmo (> 30 cm)	5,03 \pm 0,06 ^a	0,2 \pm 0,02 ^c	37,19 \pm 4,24 ^a	1,02 \pm 0,14 ^b	40,01 \pm 5,66 ^b

Tabla 2

Efecto de las OTCs sobre la temperatura. Se muestran los valores promedio (\pm EE) de la temperatura media, mínima, y máxima diaria del aire (15 cm sobre el suelo) y del suelo (5 cm bajo la superficie) para los dos tratamientos de temperatura considerados, para el período entre el 30 de octubre de 2012 y el 21 de marzo de 2013.

	Media (°C)	Mínima (°C)	Máxima (°C)
Temperatura del aire			
Control	13,7 \pm 0,2	4,0 \pm 0,3	23,7 \pm 0,8
OTC	16,3 \pm 0,8	4,9 \pm 0,2	31,7 \pm 3,3
Temperatura del suelo			
Control	15,7 \pm 0,6	10,8 \pm 1,3	21,3 \pm 0,2
OTC	16,8 \pm 0,4	11,5 \pm 0,9	22,8 \pm 0,9

Figura 1

Estación Biológica Senda Darwin ($41^{\circ}53' S$, $73^{\circ}39' W$, 75 msnm;), al norte de la Isla de Chiloé

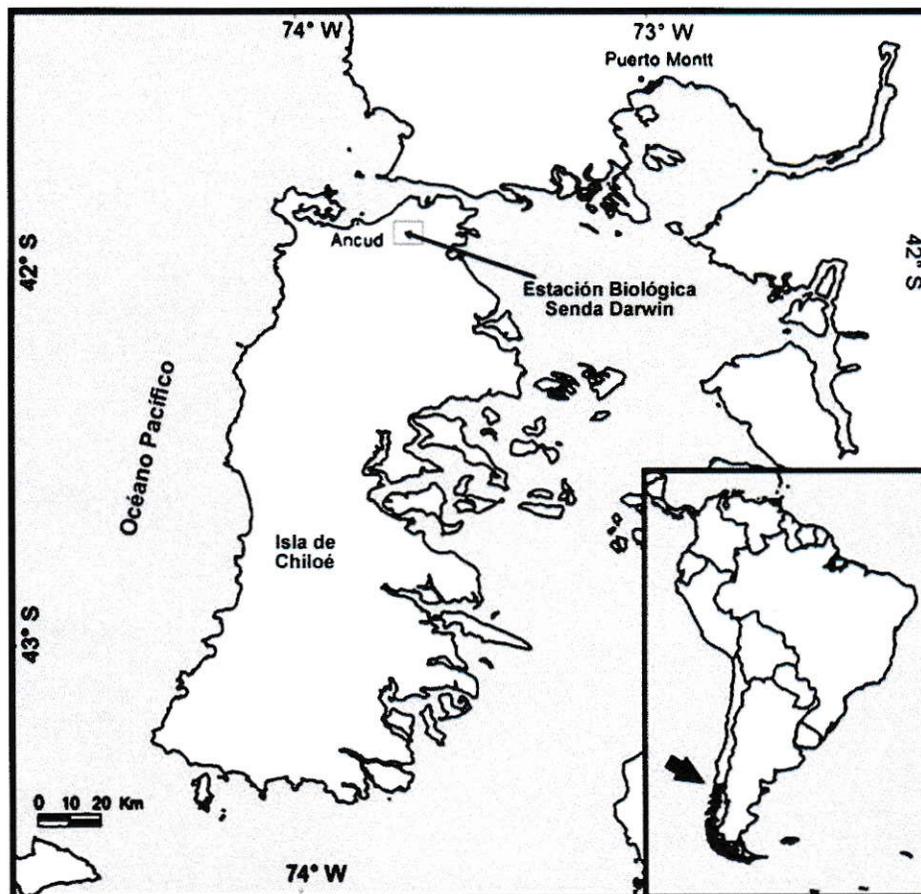


Figura 2

Clima de la Estación Biológica Senda Darwin. Se muestran la temperatura media del aire y las precipitaciones acumuladas para cada mes observadas durante el período 2000 – 2011 (puntos y barras negras, respectivamente; promedio \pm desviación estándar); así como la temperatura media promedio del aire y las precipitaciones acumuladas para cada mes del año 2012, correspondientes al período de estudio (puntos y barras grises, respectivamente).

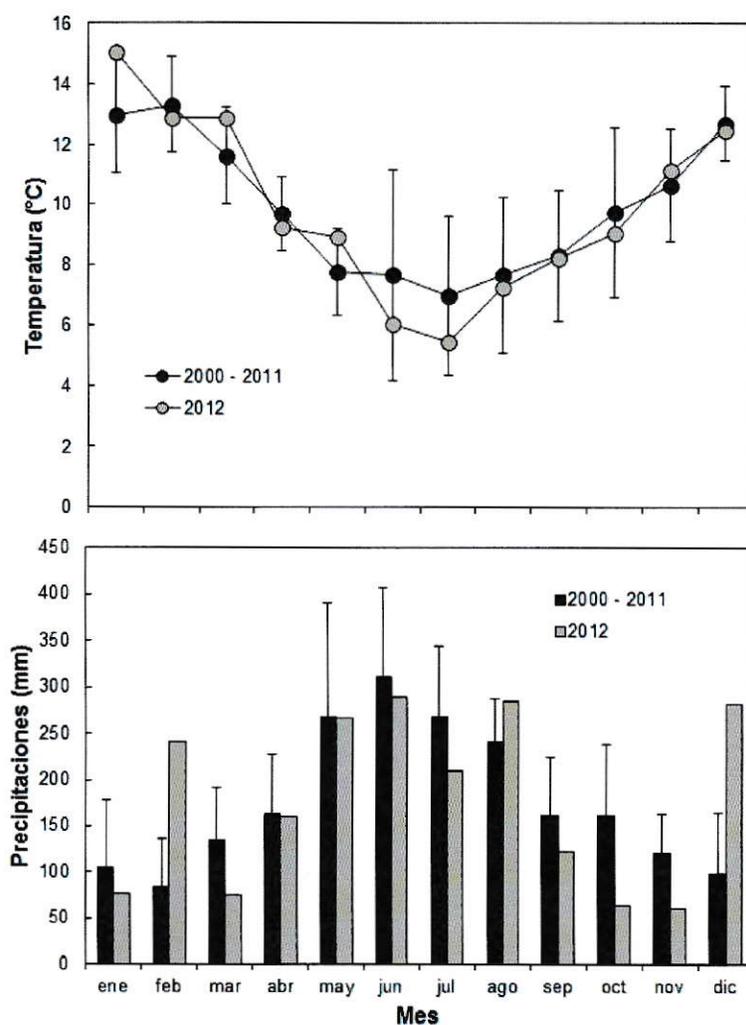


Figura 3

Efecto de las OTCs sobre la temperatura del aire y del suelo de la turbera estudiada. Se muestra el registro promedio diario de la temperatura media, mínima y máxima del aire (15 cm sobre la superficie) y del suelo (5 cm bajo la superficie) ya sea dentro de las OTCs, correspondiente al tratamiento "OTC" (línea roja), como fuera de estas correspondiente al tratamiento "Control" (línea azul) para el período de estudio entre noviembre 2012 y marzo 2013.

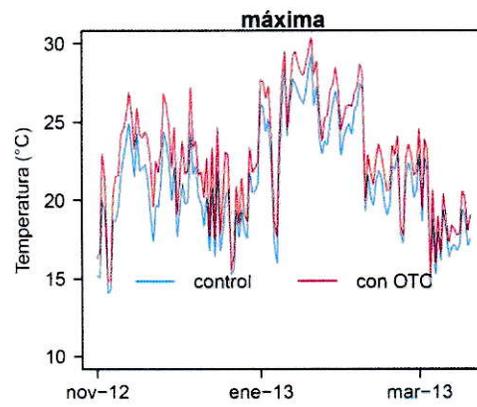
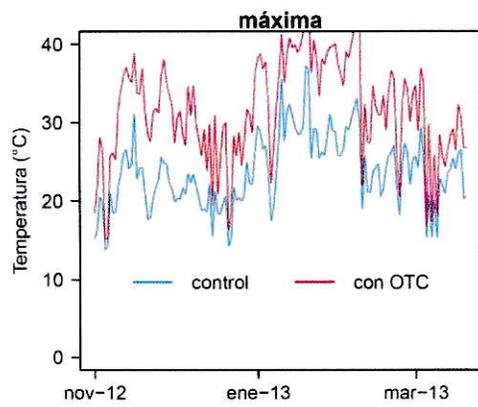
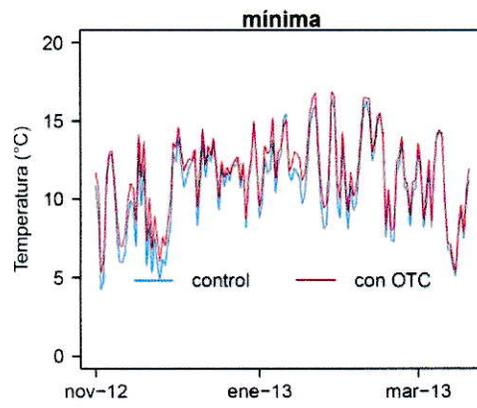
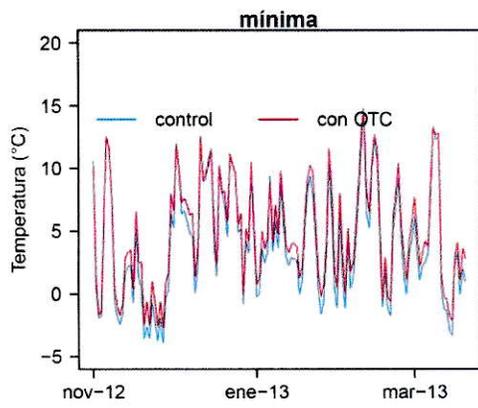
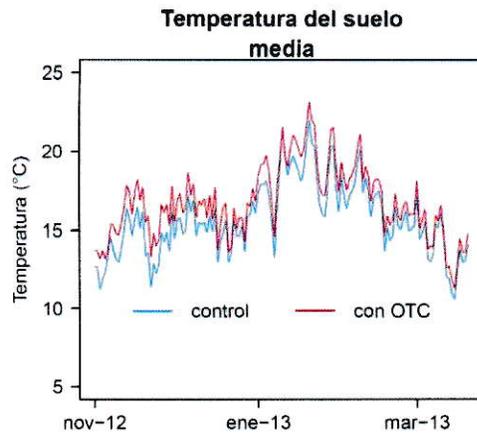
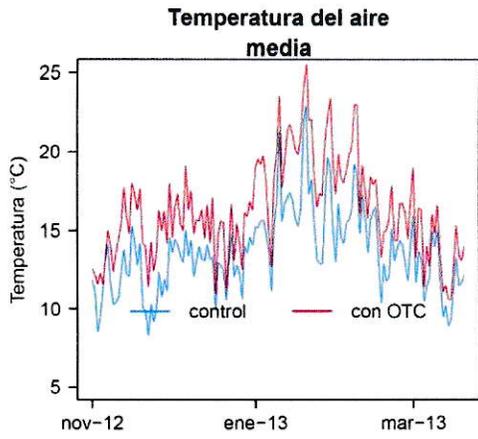


Figura 4

Efecto del incremento de la temperatura sobre la descomposición de detritus de *Sphagnum magellanicum*. Se muestra la pérdida promedio (\pm EE) de biomasa de musgo como porcentaje de la biomasa inicial, después de un año de incubación en el campo (5 cm bajo la superficie), en condiciones normales ("Control") y bajo un aumento pasivo ("OTC") de la temperatura ambiental (n = 10).

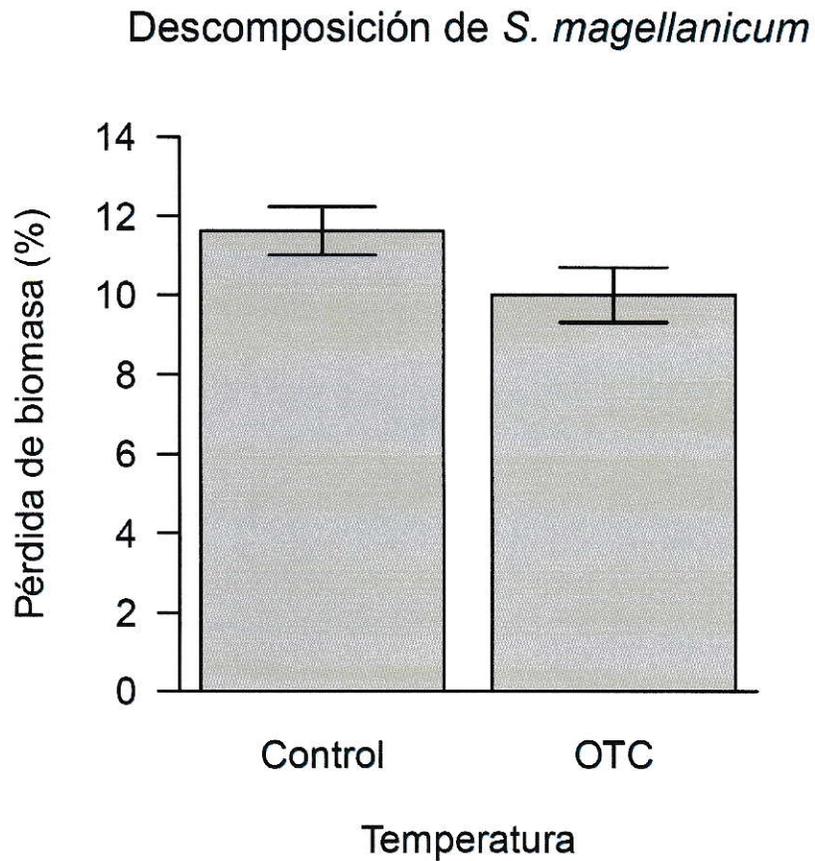


Figura 5

Efecto del incremento de la temperatura sobre el flujo de CO₂ producido por la respiración heterótrofa. Se muestra el flujo promedio (\pm EE) de CO₂ en condiciones de temperatura normales (“Control”) y bajo un aumento pasivo (“OTC”) (n = 10).

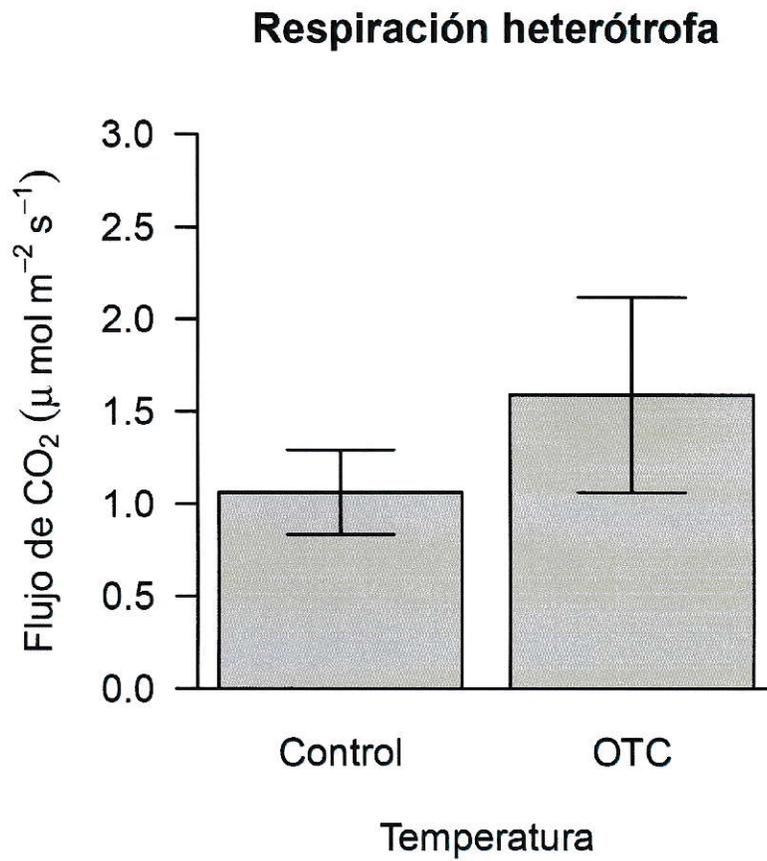


Figura 6

Variación temporal del el flujo de CO₂ producido por la respiración heterótrofa bajo un incremento de la temperatura sobre Se muestra el flujo promedio (\pm EE) de CO₂ en condiciones de temperatura normales (“Control”) y bajo un aumento pasivo (“OTC”) (n = 10) y su variación observada durante los distintos meses de medición.

