



**Flujos de dióxido de carbono (CO₂) en suelos con distintos usos en sabanas inundables
de la Orinoquia**

Juan José Ceballos Jiménez

**Universidad del Rosario
Escuela de Ciencias e Ingeniería
Bogotá, Colombia
2026**

**Flujos de dióxido de carbono (CO₂) en suelos con distintos usos en sabanas inundables
de la Orinoquia**

Juan José Ceballos Jiménez

Tesis presentada como requisito para obtener el título de:

Biólogo

Director

João Henrique Fernandes Amaral

Biólogo

Dr. Ecología

**Escuela de Ciencias e Ingeniería
Biología
Universidad del Rosario
Bogotá, Colombia
2026**

Flujos de dióxido de carbono (CO₂) en suelos con distintos usos en sabanas inundables de la Orinoquia

Juan José Ceballos Jiménez- João Henrique Fernandes Amaral

Biología

Resumen

Los humedales desempeñan un papel clave en el ciclo global del carbono al regular el intercambio de CO₂ entre la tierra y la atmósfera. En las sabanas inundables de la Orinoquia, coexisten distintos regímenes de fuego y ganadería, existiendo la pregunta respecto a cómo estos disturbios y las condiciones ambientales influyen en la dinámica de los flujos de CO₂ y en el balance neto de carbono. En este estudio evaluamos cómo la productividad primaria bruta (GPP), la respiración del ecosistema (CR) y el intercambio neto de CO₂ (NEE) responden a diferentes regímenes de fuego y ganadería, así como a la radiación fotosintéticamente activa (PAR), la humedad y la temperatura (Aire y Suelo) durante las estaciones húmedas y de sequía. Los flujos de CO₂ fueron medidos mediante cámaras estáticas en sabanas inundables de la Orinoquia colombiana. Los resultados mostraron alta variabilidad intra e interestacional, sin diferencias significativas entre estaciones ($p > 0.05$), lo que sugiere una compensación estacional entre los procesos de captación y emisión de C. La ganadería no afectó GPP ni CR ($p > 0.05$), pero redujo significativamente la captación neta de CO₂, reflejada en valores de NEE menos negativos ($p < 0.001$). El fuego anual redujo significativamente CR ($p < 0.05$) y generó valores de NEE dos a tres veces más negativos que en parcelas sin fuego. GPP y NEE estuvieron fuertemente controlados por PAR ($p < 0.001$), mientras que CR respondió principalmente a la temperatura del aire y del suelo. En conjunto, estos resultados evidencian que la frecuencia del fuego y su interacción con la ganadería modifican el balance de CO₂ en estas sabanas, resaltando la importancia de considerar los regímenes de disturbio en estrategias de manejo orientadas a la regulación del carbono en ecosistemas de sabanas tropicales.

Abstract

Wetlands play a key role in the global carbon cycle by regulating the exchange of CO₂ between the land and the atmosphere. In the flooded savannas of the Orinoquía, different fire regimes and grazing coexist, raising the question of how these disturbances and environmental conditions influence the dynamics of CO₂ fluxes and the net carbon balance. In this study, we evaluated how Gross Primary Production (GPP), Ecosystem Respiration (CR), and Net Ecosystem Exchange (NEE) respond to different fire and grazing regimes, as well as to photosynthetically active radiation (PAR), moisture, and temperature (Air and Soil) during the wet and dry seasons. CO₂ fluxes were measured using static chambers in flooded savannas of the Colombian Orinoquía. The results showed high intra- and interseasonal variability, with no significant differences between seasons ($p > 0.05$), suggesting seasonal compensation between carbon uptake and emission processes. Grazing did not affect GPP or CR ($p > 0.05$), but significantly reduced net CO₂ uptake, reflected in less negative NEE values ($p < 0.001$). Annual burning significantly reduced CR ($p < 0.05$) and generated NEE values two to three times more negative than in plots without fire. GPP and NEE were strongly controlled by PAR ($p < 0.001$), whereas CR responded mainly to air and soil temperature. Overall, these results show that fire frequency and its interaction with grazing modify the CO₂ balance in these savannas, highlighting the importance of considering disturbance regimes in management strategies aimed at carbon regulation in tropical savanna ecosystems.

Palabras clave

Producción Primaria Bruta- Intercambio Neto del Ecosistema- Respiración Comunitaria- Fuego- Ganadería

Gross Primary Production – Net Ecosystem Exchange- Community Respiration- Fire- Livestock

Introducción

Los humedales representan aproximadamente el 8% de la superficie terrestre; aun así, se estima que almacenan entre el 20% y el 30% del Carbono orgánico (C) del suelo a escala

global, lo que les confiere un rol importante en el ciclo del carbono (Mitsch et al., 2013). Debido al elevado contenido de C, los humedales tienen un rol activo en el intercambio de gases de efecto invernadero (GEI) con la atmósfera, actuando tanto como sumidero como fuente de CO₂, además de emitir un tercio (164 Tg/yr⁻¹) de las emisiones naturales totales de CH₄ según las condiciones ambientales en las que se encuentre (Bridgham et al., 2013). Este balance dinámico entre almacenamiento y liberación de carbono posiciona a los humedales como ecosistemas claves en el contexto de cambio climático global, ya que los incrementos de GEI en la atmósfera contribuyen al calentamiento global. De este modo, los humedales tienen un rol doble de mitigar o aumentar el cambio climático según el equilibrio entre los procesos de captación y emisión de C (Mitsch et al., 2013; Abril & Borges, 2019).

Las variaciones estacionales generan condiciones alternantes entre periodos de inundación y de sequía, las cuales determinan la cantidad de oxígeno disponible en el suelo, generando condiciones oxidativas y anoxia. Durante los periodos de inundación, la saturación del suelo producto del exceso de agua limita la difusión del oxígeno, favoreciendo condiciones anóxicas que regulan la actividad microbiana y promueven procesos de respiración anaerobia aumentando la producción de gases de efecto invernadero como el CH₄, quien tiene mayor impacto en el calentamiento global en comparación al CO₂ en una escala corta de tiempo, reduciendo a su vez los procesos de descomposición de la materia orgánica disponible en el sistema (Le Mer & Roger, 2001; Mitsch et al., 2013; Bridgham et al., 2013). Por otro lado, durante la época seca, la oxigenación del suelo incrementa la actividad microbiana aerobia, aumentando las emisiones de CO₂ hacia la atmósfera (Le Mer & Roger, 2001; Bridgham et al., 2013; Mitsch et al., 2013). Estas transiciones entre estaciones desempeñan un papel central en la dinámica del C en humedales y sabanas inundables, resaltando la importancia de la estacionalidad en la medición de flujos de CO₂ y en la integración anual de los balances de C en el ecosistema (Rondon, 2000; Abril & Borges, 2019).

La producción y emisión de GEI en humedales está determinada por la interacción entre factores propios del suelo y de la vegetación quienes regulan los procesos de producción de estos gases, siendo el CO₂ uno de los más importantes (Rondon, 2000; Le Mer & Roger,

2001; Mitsch et al., 2013; Abril & Borges, 2019). A nivel del suelo, la producción de CO₂ está directamente regulada por la actividad microbiana quien responde de manera sensible a variables como la cantidad de materia orgánica (MO), la disponibilidad de oxígeno, el pH y la temperatura. Un mayor contenido de materia orgánica proporciona sustratos que estimulan la respiración microbiana, incrementando las emisiones de CO₂ hacia la atmósfera. La disponibilidad de oxígeno favorece la respiración aerobia, y luego una mayor eficiencia en el procesamiento de la MO que de igual manera emite CO₂ hacia la atmósfera (Le Mer & Roger, 2001; Bridgham et al., 2013). La humedad del suelo regula tanto la difusión del oxígeno como la actividad microbiana, llegando a limitar la respiración del suelo en porcentajes extremadamente altos o bajos de humedad (Le Mer & Roger, 2001; Rondón, 2000; Mitsch et al., 2013; Grace et al., 2006). La temperatura aumenta la velocidad de reacciones enzimáticas, intensificando la respiración microbiana, mientras que el pH en valores extremos puede inhibir la actividad microbiana y reducir las emisiones de este gas (Mitsch et al., 2013; Rondon, 2000; Grace et al., 2006). Al mismo tiempo, la vegetación cumple un rol al aportar biomasa que actúa como combustible para microorganismos del suelo, además de intercambiar gases entre la atmósfera y las raíces en el suelo (Le Mer & Roger, 2001; Engle et al., 2008; Mitsch et al., 2013). En este contexto, la estacionalidad y factores antrópicos como el uso del suelo pueden modificar la intensidad y la dirección de influencia de estas variables sobre los flujos de CO₂ al alterar la disponibilidad de sustratos, las condiciones de oxigenación del suelo y la estructura de la vegetación, generando respuestas diferenciales en la dinámica del C (Rondon, 2000; Mitsch et al., 2013; Engle et al., 2008; Abril & Borges, 2019).

A pesar de que los humedales son reconocidos por su rol en las producciones y emisiones de CO₂ y como potenciales sumideros de C (Abril & Borges, 2019), aún existen vacíos de conocimiento, principalmente asociados a la falta de información de importantes humedales. En Colombia, los humedales representan una gran parte del territorio nacional, cerca de 26 % del territorio nacional. Una de las regiones con mayor cantidad de humedales es la Orinoquía (48% de todos del país) (Jaramillo et al., 2023), en donde se estimó una reserva de C en los suelos de cerca de 1768 Tg C, confirmando su potencial de sumidero de C (Rondon et al., 2006).

La Orinoquia, es una vasta llanura caracterizada por extensas sabanas inundables marcadas por una fuerte estacionalidad hidrológica, haciendo así que gran parte de los humedales de esta región sean temporales (Jaramillo et al., 2023). Estos ecosistemas se ven influenciados por las inundaciones causadas principalmente por lluvias locales estacionales, alterando los procesos bioquímicos del suelo que afectan el intercambio de gases con la atmósfera (Rondon, 2000). Preguntas de interés de como el uso del suelo -particularmente la ganadería y la quema-, afectan los flujos de CO₂ en humedales, son necesarias para mejorar nuestro entendimiento del ciclo del C. Si bien, se ha demostrado que factores como la materia orgánica, el régimen hídrico y la vegetación son determinantes para la bioquímica del suelo (Le Mer & Roger, 2001; Rondón, 2000; Mitsch et al., 2013; Bridgham et al., 2013), falta un mejor entendimiento de cómo se ven afectados estos procesos bajo distintos usos del suelo.

En estos ecosistemas de sabanas inundables, el uso del suelo constituye uno de los principales factores que alteran estos procesos naturales en la región. El manejo del uso del suelo en los humedales de la Orinoquia está representado principalmente por la ganadería extensiva, la expansión agropecuaria y la presencia de fuegos siendo unas de las principales fuerzas de transformación ecológica de estos ecosistemas (Botero Pito et al., 2024).

Múltiples estudios han documentado que la ganadería intensiva reduce la cobertura vegetal, modifica la composición de especies alterando la dinámica de acumulación y la estabilidad del carbono del suelo (McSherry & Ritchie, 2013; Abrigo et al., 2024; Wan et al., 2024).

Los efectos sobre el carbono orgánico del suelo dependen de variables como el tipo de vegetación (C3 o C4), la textura del suelo y la precipitación. Se ha observado que en general, la exclusión de la ganadería favorece el secuestro de carbono a través de una mayor acumulación de biomasa, un aumento en los aportes de C al suelo y una reducción de perturbaciones que estimulan la respiración como lo es la compactación del suelo (Abrigo et al., 2024; Wan et al., 2024). A su vez, la quema frecuente genera pérdidas significativas de C desde las capas superficiales del suelo hasta horizontes más profundos, afectando la biomasa radicular y limitando el aporte de materia orgánica subterránea a largo plazo (Pellegrini et al., 2020). En consecuencia, factores como la ganadería y el fuego actúan como modificadores de la estructura vegetal y del ciclo del carbono del suelo, afectando la reducción de biomasa, la composición de especies, el ciclo de nutrientes y la

actividad microbiana (McSherry & Ritchie 2013; Abrigo et al., 2024; Wan et al., 2024; Mitsch et al., 2013; Grace et al., 2006; Pelligrini et al., 2020; Engle et al., 2008).

Esta investigación busca contribuir en el entendimiento de cómo se afectan los flujos de CO₂ en este ecosistema, según dos de los usos de suelo más predominantes en las sabanas inundables: ganadería extensiva y quema, aportando información para el desarrollo de estrategias de mitigación del cambio climático basadas en el manejo de humedales tropicales. En este escenario, se espera que las transformaciones del uso del suelo asociadas a la quema y a la ganadería modifiquen de manera significativa el CO₂ en las sabanas inundables de la Orinoquía. En particular, se espera que las áreas sometidas a quema o con presencia de ganado presenten una menor capacidad de captación del CO₂ debido a la reducción de biomasa vegetal, con un balance más dominado por las emisiones hacia la atmósfera (Pelligrini et al., 2020; Grace et al., 2006; Mcsherry & Ritchie, 2013; Le Mer & Roger, 2001). Del mismo modo, se espera que la combinación de ambos disturbios intensifique estos efectos, mientras que las áreas sin quema y sin ganado mantengan mayor actividad fotosintética comportándose más como un sumidero de C debido a una mayor acumulación de biomasa (Pelligrini et al., 2020; Grace et al., 2006; Abrigo et al., 2024; Wan et al., 2024; Rondon et al., 2006). Por último, se plantea que la dinámica del CO₂ es fuertemente modulada por la estacionalidad hidrológica y por variables ambientales como la radiación fotosintética activa, la temperatura y la humedad del suelo, las cuales regulan tanto procesos de captación como de liberación de carbono en estos ecosistemas (Abril & Borges, 2019; Mitsch et al., 2013; Grace et al., 2006; Kutzbach et al., 2007; Le Mer & Roger, 2001; Bridgham et al., 2013)

Metodología

Sitio de estudio

El estudio se desarrolló en sabanas inundables del Casanare-Colombia, en el municipio de San Luis del Palenque (5°10'57.8''N – 71°44'23.9''W). El área de estudio forma parte de la región de las sabanas de la Orinoquía, caracterizada por una estacionalidad hidrológica marcada que determina alternancias entre épocas de sequía y épocas de inundación a causa

de un régimen de lluvias unimodal, característico de la cuenca del Orinoco, con un promedio anual de precipitación entre los 2000mm y los 3000mm, siendo la época más lluviosa entre los meses de Mayo y Julio (IDEAM, 2017). Generalmente, los meses de junio a octubre son regidos por la estación de lluvias donde noviembre juega un papel como el mes de transición hacia la estación seca que va de diciembre hasta marzo, donde abril y mayo tienen un rol en el cambio de estacionalidad para reiniciar el régimen unimodal. La vegetación está dominada principalmente por comunidades de gramíneas C4 propias de sabanas inundables, incluyendo pastos de porte bajo (*Axonopus purpusii*, *Rugoloa polygonata*, *Acrocera zizanooides*) y especies cespitosas que forman macollas (*Anatherum bicornis*, *Sorghastrum setosum*), las cuales están adaptadas a las diferentes condiciones estacionales mediante estrategias morfológicas y de crecimiento, quienes varían en densidad y estructura según el grado de inundación y el manejo del suelo (Botero Pito et al., 2024; Jaramillo Villa et al., 2023; Rondon et al., 2006).

Diseño experimental

Seis parcelas de 1 ha (50m x 200m c/u) fueron establecidas en marzo de 2024, en donde se combinaron dos variables experimentales: presencia o exclusión permanente de ganado y quema con tres frecuencias (sin quema, quema bienal y quema anual), conformando un diseño factorial 2 x 3 orientado a evaluar el efecto individual y combinado de ambos factores sobre los flujos de CO₂. Cada parcela representó un tratamiento específico: Con ganado y sin fuego (parcela1), con ganado y quema bienal (parcela2), con ganado y fuego anual (parcela3), sin ganado y fuego anual (parcela4), sin ganado y fuego bienal (parcela5), sin ganado y sin quema (parcela6) (Figura1)(Figura S3) . Además, cada parcela se dividió en tres secciones topográficas: alta (Banqueta), media y baja (Bajo) asociada a gradientes de relieve que influyen la inundación estacional, característica de las sabanas inundables (Jaramillo et al., 2023).

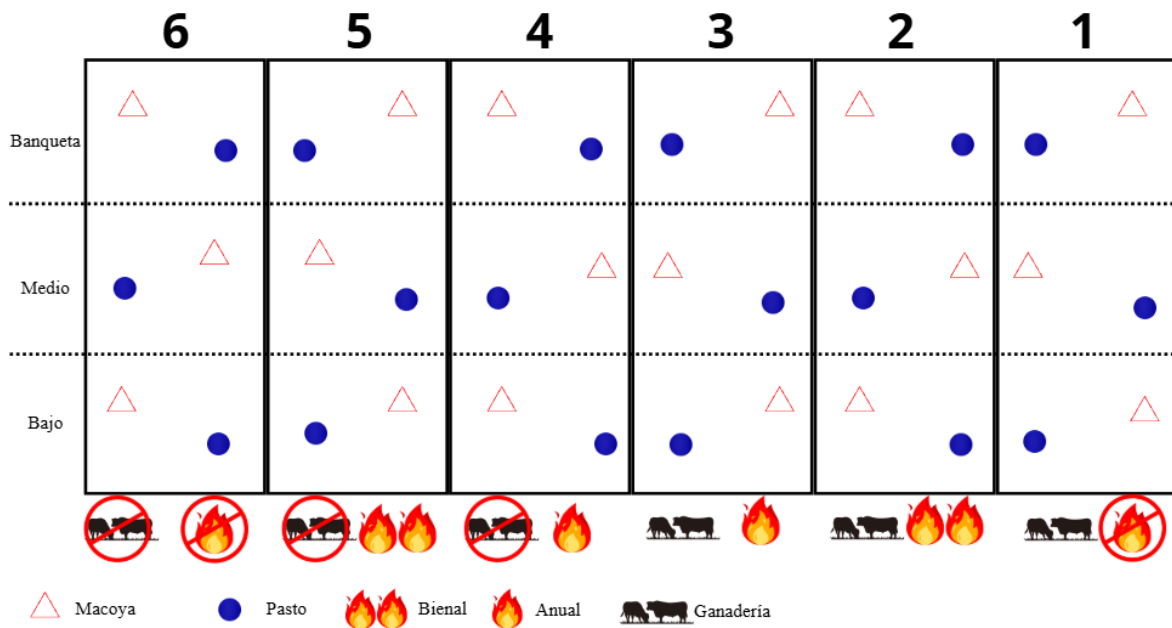


Figura 1. Diseño experimental por parcelas según los diferentes tratamientos (Vacas es ganado; 1 llama fuego es fuego anual; 2 llamas es fuego bienal; Vaca prohibida es sin ganado; llama prohibida es sin fuego). Se realizaron mediciones en los 2 tipos de vegetación (Triangulo es macolla y circulo es pasto) mínimo 6 mediciones y muchas veces se hicieron hasta 9 mediciones por parcela.

Mediciones de gases y variables ambientales

Para caracterizar las variaciones hidrológicas anuales, se realizaron 7 campañas de mediciones de los flujos difusivos in situ de CO₂, entre junio de 2024 hasta agosto de 2025 (Jun24, Ago24, Oct24, Feb25, May25, Jun25, Ago25). Las mediciones se realizaron durante el día (8h-17h), utilizando cámaras estáticas transparentes conectadas en circuito cerrado a analizadores de gases con tecnología de cavidad óptica y alta precisión (Picarro G2508 y Licor 7810). Cada cámara estuvo equipada con un ventilador interno para asegurar una mezcla homogénea interna del aire para así evitar la estratificación vertical de CO₂ dentro de la cámara, un procedimiento recomendado para mejorar la linealidad del incremento del CO₂ durante cada medición (Kutzbach et al., 2007; Triches et al., 2025). Se monitorearon los cambios lineales en las presiones parciales de CO₂, dentro de las cámaras durante 6 minutos. Se emplearon dos cámaras: una de 1 m para medir sobre macollas

(formato cilíndrico, 1m altura =142.3L, 49 cm de diámetro), y otra para medir sobre pastos bajos (50 cm altura=61.6L, 49 cm de diámetro) (Figura2). En cada parcela se realizaron entre seis y nueve mediciones, intercalando entre pastos y macollas. Se procuró mantener los mismos puntos de muestreo de mediciones en cada campaña, garantizando así al menos tres mediciones en macollas y tres mediciones en pastos teniendo como mínimo una medición de cada tipo de vegetación por cada sección topográfica de la parcela (Figura1). En cada punto (cámara por tipo de vegetación) se realizaron dos mediciones consecutivas: una con entrada de luz y otra sin luz, después de tapar la cámara con un tejido tipo “blackout”. Al momento de la ejecución de cada cámara, se registró temperatura del aire y temperatura del suelo con un termómetro digital, y humedad del suelo y radiación fotosintéticamente activa (PAR), además de la altura de agua sobre el suelo con una cinta métrica, siempre y cuando el suelo estuviera anegado, con auxilio de sensores portátiles con el fin de saber cómo estas variables ambientales afectan los diferentes flujos de CO₂.

Por limitaciones metodológicas no se midieron flujos asociados a las quemas directas de biomasa vegetal cuando ocurrieron las quemas en el experimento. Tampoco se midió el aporte de CO₂ proveniente de la respiración del ganado en las áreas del experimento que permitían la presencia de animales de pastoreo.

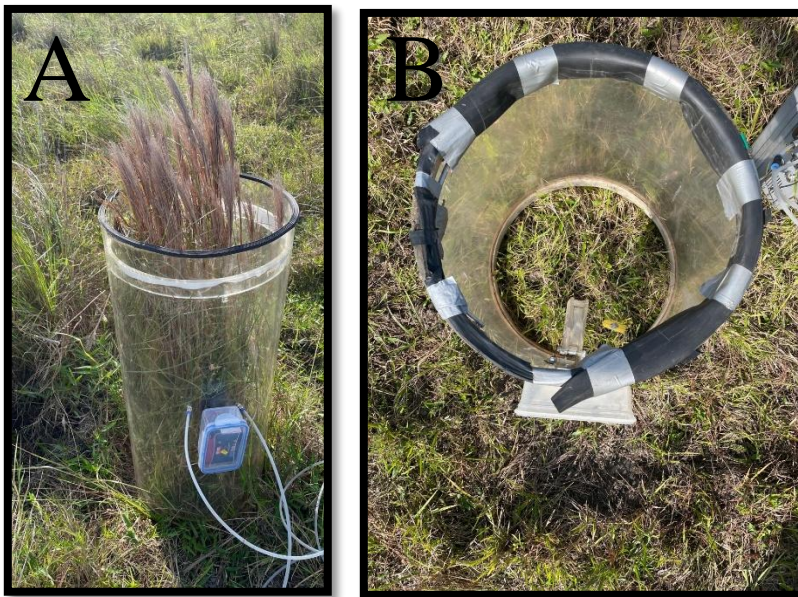


Figura 2. Cámara de medición de gases en los distintos tipos de vegetación A) Vegetación gramínea de alto porte tipo macolla. B) Vegetación gramínea rastrera tipo pasto. Cámaras estáticas de forma cilíndrica hechas en acrílico para permitir el ingreso de la luz, con entradas de mangueras para conectarse a los diferentes equipos de medición de gases (Picarro G2508 y Licor 7810). Presencia de ventilador para asegurar mezcla homogénea del aire y evitar estratificación vertical del CO₂.

Cálculo de flujos

Para el cálculo de flujos de CO₂ de las mediciones de gases obtenidas en campo se utilizó el paquete goFlux en R, el cual implementa procedimientos estandarizados para el análisis de cámaras estáticas en circuito cerrado. Para cada medición, goFlux ajusto un modelo lineal (LM) entre la concentración de CO₂ con respecto al tiempo, con el fin de estimar la pendiente que representa las tasas de cambio en concentración de CO₂ al largo del tiempo. Este valor fue convertido a unidades de flujo superficial (mg CO₂-m⁻²-h⁻¹) utilizando las dimensiones de las cámaras, su temperatura interna y la presión atmosférica, utilizando las ecuaciones de conversión incluidas en el paquete basándose en la ley de los gases ideales (PV=nRT, P es presión; V es volumen de la cámara; n es el número de moles; R es la constante de los gases ideales y T es temperatura) para calcular la tasa del cambio temporal de la concentración de CO₂ (Rheault et al., 2024).

La elección del modelo lineal se basó en dos consideraciones principales. Primero, las mediciones de las cámaras fueron cortas (6 minutos), condición en la cual la concentración de CO₂ tiende a variar de manera aproximadamente lineal, especialmente en ecosistemas dominados por herbáceas, como las sabanas inundables (Kutzbach et al., 2007). Segundo, aunque el paquete **goFlux** permite detectar y modelar posibles no linealidades en las series temporales, también ofrece diagnósticos que permiten evaluar si el ajuste lineal es adecuado. En situaciones donde la curvatura es mínima o se busca evitar la sobreestimación del flujo asociada a modelos no lineales, el uso del modelo lineal constituye una aproximación robusta y metodológicamente conservadora, tal como se recomienda en la literatura (Triches et al., 2025). Por estas razones, y con el fin de mantener consistencia con

estudios previos y asegurar estimaciones conservadoras, este estudio empleó el modelo lineal para el cálculo de los flujos de CO₂.

Además del cálculo del flujo, goFlux generó indicadores de calidad del ajuste, como el error estándar de la pendiente, el intervalo de confianza del 95%, la autocorrelación de los residuos y el **minimum detectable flux** (MDF), lo cual permitió evaluar la confiabilidad de cada medición. A partir de estos parámetros, se definieron criterios específicos para seleccionar únicamente las mediciones válidas para el análisis. Para obtener los flujos adecuados para la investigación utilizamos aquellas mediciones que tuvieran un **R² en el modelo lineal mayor a 0.85. Para aquellos valores que no tenían el valor de LM R² requerido se miró el valor R² del modelo no lineal** (Hutchinson and Mosier; HM), si el valor del HM R² es mayor a 0.90 se incluye el flujo lineal, así su valor LM R² sea menor a 0.85. Finalmente, los flujos seleccionados se integraron en la base de datos final y se utilizaron para evaluar los efectos combinados del uso del suelo, la quema y la topografía sobre la dinámica de CO₂ del suelo en las sabanas inundables estudiadas.

Una vez seleccionados los flujos de CO₂ con base en los criterios de calidad del modelo, estos se utilizaron para estimar el intercambio de CO₂ del sistema, obteniendo el intercambio neto del ecosistema (NEE), la respiración comunitaria (CR) y la productividad primaria bruta (GPP). El NEE se estimó a partir de los flujos obtenidos durante las mediciones realizadas en condiciones lumínicas, mientras que la CR se calculó a partir de los flujos medidos durante las fases oscuras. La GPP se estimó de manera indirecta como la diferencia entre la respiración comunitaria y el intercambio neto del ecosistema ($GPP = CR - NEE$). Dado que la GPP representa un proceso exclusivamente fotosintético, valores negativos de GPP no tienen interpretación fisiológica; por lo tanto, únicamente se consideraron para el análisis aquellos valores de GPP positivos.

Análisis estadístico

Para evaluar la relación entre los flujos de carbono del ecosistema (GPP, CR y NEE) y las variables ambientales y de manejo, se emplearon modelos de regresión ajustados a la distribución de cada variable respuesta. Previamente, se realizó una exploración descriptiva de los datos y se evaluó la colinealidad entre covariables ambientales (Temperatura del aire,

Temperatura del suelo, % Humedad, PAR, Wetness)(Figura S2) mediante factores de inflación de varianza (VIF), evitando la inclusión simultánea de variables altamente correlacionadas. Para evaluar el efecto de las variables ambientales

Dado que GPP está fuertemente condicionada por PAR, se utilizó adicionalmente la eficiencia fotosintética (GPP normalizada por PAR, GPP/PAR) como variable respuesta, con el fin de evaluar los efectos de los tratamientos de manejo y de las variables ambientales **independientemente de la variabilidad en la radiación**, y así aislar cambios asociados a la respuesta fotosintética del ecosistema.

Dado que GPP, GPP/PAR y CR presentaron distribuciones no normales y valores estrictamente positivos, se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) con distribución Gamma y enlace logarítmico. En contraste, NEE presentó valores positivos y negativos y una distribución aproximadamente simétrica, por lo que se utilizó un modelo lineal (LM) con errores gaussianos. En todos los modelos se incluyeron como efectos fijos los tratamientos de manejo (Ganado, Fuego y su interacción) y las variables ambientales medidas en campo. Las covariables continuas fueron estandarizadas (media = 0, desviación estándar = 1) para facilitar la comparación de los tamaños de efecto.

Inicialmente se exploró la inclusión de la parcela como efecto aleatorio mediante modelos mixtos; sin embargo, dado que la varianza asociada a este término fue nula en todos los casos, los modelos finales se ajustaron como GLM o LM. El desempeño de los modelos se evaluó mediante el criterio de información de Akaike (AIC), la significancia de los coeficientes y medidas de bondad de ajuste (R^2 de Nagelkerke para GLM y R^2 ajustado para el modelo de NEE). Los supuestos de los modelos se verificaron mediante análisis de residuos y diagnósticos gráficos.

Los análisis estadísticos se realizaron para describir los patrones generales de los flujos de carbono (GPP, CR y NEE) y evaluar su respuesta a los tratamientos de manejo y a las variables ambientales medidas en campo. Se realizó una caracterización descriptiva inicial de los datos, incluyendo promedios, rangos y variabilidad por tratamiento y estacionalidad. Debido a que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, las comparaciones simples entre tratamientos se realizaron mediante pruebas no

paramétricas de Kruskal–Wallis. Cuando estas pruebas indicaron diferencias significativas y existieron más de dos niveles por factor, se aplicaron comparaciones post hoc utilizando la prueba de Dunn con corrección por comparaciones múltiples. Estas pruebas se emplearon con fines descriptivos y exploratorios.

La evaluación principal de los efectos de manejo y de las variables ambientales sobre los flujos de carbono se realizó mediante modelos de regresión (GLM y LM), ajustados según la distribución de cada variable respuesta, como se describe en el apartado de Construcción de modelos. En todos los análisis se utilizó un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. Análisis estadístico y gráficas fueron hechos con R Studio Version 4.3.2 (Wickham et al., 2019; Kassambara, A. 2023; Fox, J. & Weisberg, S., 2019; Schloerke et al., 2021; Bates, D. et al., 2015; Kuznetsova, A. et al., 2017; Hartig, F., 2022; Zeileis, A., 2004; Zeileis, A. & Hothorn, T, 2002; Iannone, R. et al., 2023; Pedersen, T., 2020; Venables, W. N., & Ripley, B. D., 2002; Lüdecke, D. et al., 2021; Barton, k., 2023).

Resultados

Estacionalidad en los flujos de CO₂

Los flujos de CO₂ mostraron una amplia variabilidad intra e interestacional (Figura 3), aunque sin diferencias estadísticamente significativas entre estaciones. Durante la estación seca, el NEE varió entre -35.2 y 26.4 mg CO₂ m⁻² h⁻¹, con un valor promedio de -3.48 mg CO₂ m⁻² h⁻¹, mientras que en la temporada lluviosa osciló entre -24.4 y 10.9 mg CO₂ m⁻² h⁻¹, con un promedio de -3.88 mg CO₂ m⁻² h⁻¹, indicando que el sistema se comportó principalmente como un sumidero neto de CO₂ en ambas estaciones. La GPP presentó valores entre 1.09 y 57.2 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ en la época seca con un promedio de 13.1 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ y entre 1.54 y 36.5 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ en la época lluviosa con promedio de 12.8 mg CO₂ m⁻² h⁻¹. Por su parte, la CR varió entre 0.67 y 26.9 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ durante la estación seca con un promedio 8.95 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ y entre 1.87 y 23.9 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ en la estación lluviosa con promedio de 8.72 mg CO₂ m⁻² h⁻¹. Sin embargo, las diferencias entre estaciones no fueron estadísticamente significativas para ninguno de los flujos evaluados (prueba de Kruskal–Wallis; NEE: $p = 0.284$; GPP: $p = 0.564$; CR: $p = 0.587$).

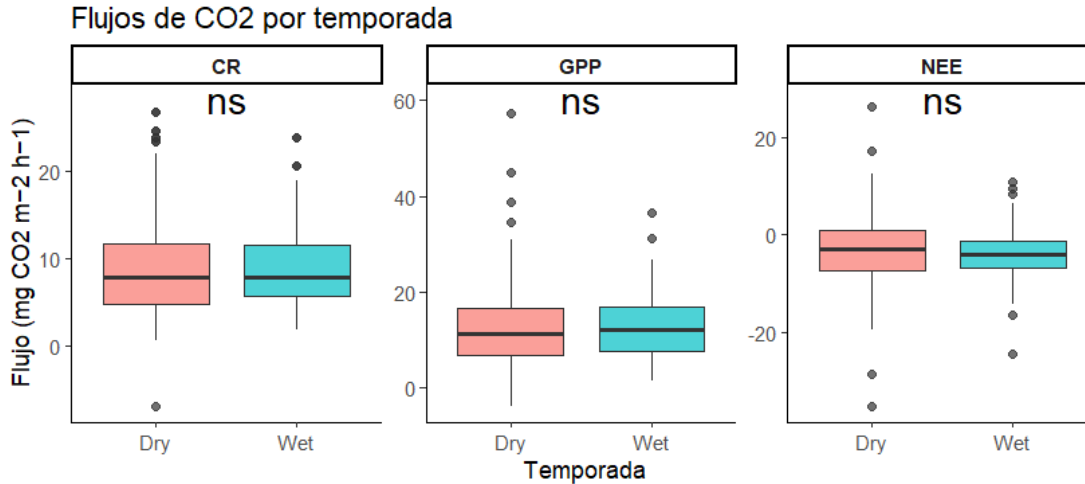


Figura 3. Flujos de CO₂ por temporada. Comparación de los diferentes flujos de CO₂ según la estacionalidad. Los colores rojos indican los flujos de CO₂ en condiciones estacionales secas, mientras que el color azul indica los flujos de CO₂ en épocas de lluvia. No se encontró diferencias significativas en los flujos entre las diferentes temporadas (n GPP: 209; n CR: 437; n NEE: 238).

Efectos del ganado en los flujos de CO₂

Las parcelas con y sin presencia de ganado al compararse mostraron diferencias en la magnitud de los flujos de CO₂ (Figura 4). En las parcelas con ganado, el NEE presentó valores promedio de $-5.09 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, mientras que en las parcelas sin ganado el promedio fue de $-2.63 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Para la GPP, los valores medios fueron de 14.0 y $12.3 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en parcelas con y sin ganado, respectivamente. Finalmente, la CR mostró promedios de $8.43 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en áreas con ganado y de $9.09 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en áreas sin ganado. El análisis estadístico evidenció que únicamente el NEE presentó diferencias significativas entre tratamientos (**prueba de Kruskal–Wallis, $p = 0.00037$**), mientras que la GPP (**$p = 0.055$**) y la CR (**$p = 0.314$**) no mostraron diferencias estadísticas entre parcelas con y sin ganado.

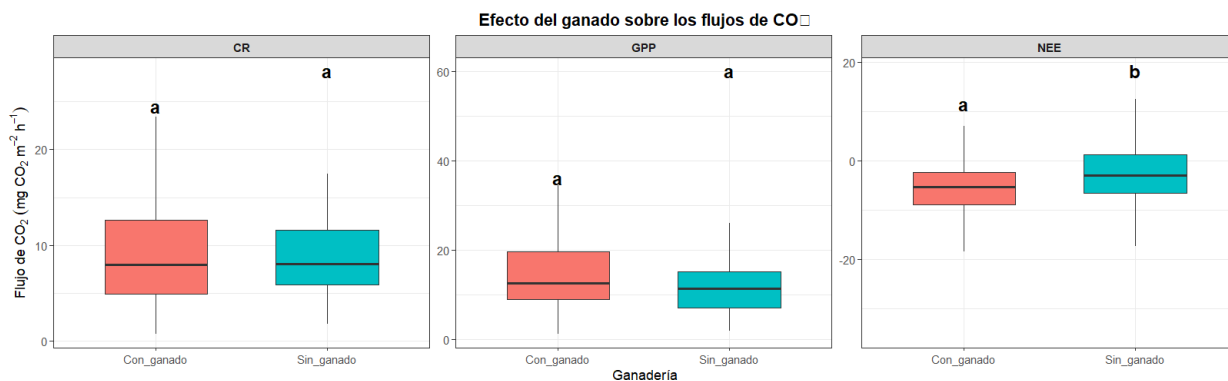


Figura 4. Efecto del ganado sobre el flujo de CO₂ en CR, GPP y NEE. El color rojo indica los flujos de CO₂ en tratamientos con ganado, mientras que el color azul indica flujos de CO₂ en tratamientos sin ganado. Se encontró diferencias significativas en NEE (n GPP: 209; n CR: 437; n NEE: 238).

Efecto del fuego sobre los flujos de CO₂

Los flujos de CO₂ variaron significativamente entre los diferentes regímenes de fuego (Figura 5). La prueba de Kruskal–Wallis mostró diferencias significativas para el NEE ($p = 0.00008$) y la CR ($p = 0.0376$), mientras que la GPP no presentó diferencias estadísticas entre tratamientos ($p = 0.103$).

En todos los tratamientos de fuego, el NEE presentó valores negativos, indicando predominio de captación de CO₂. La magnitud de esta captación fue mayor en la quema anual, donde el NEE promedio es $-6.32 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ aproximadamente **dos a tres veces más negativo** que en las parcelas sin fuego con un promedio de $-2.60 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ y bajo quema bienal con un promedio de $-2.10 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Las comparaciones post hoc mediante la prueba de Dunn confirmaron que la quema anual difirió significativamente de los otros dos tratamientos, mientras que no se detectaron diferencias entre quema bienal y sin fuego.

La GPP mostró valores promedio menores en la quema bienal con un promedio de $10.7 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en comparación con las parcelas sin fuego con un promedio de $12.8 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, y valores mayores bajo quema anual con un promedio de $14.9 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas, indicando que la

captación bruta de CO₂ se mantuvo relativamente estable entre los distintos regímenes de fuego.

CR presentó una tendencia reducción con el aumento en la frecuencia de quema, con valores promedio de 9.49 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ en parcelas sin fuego, 8.45 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ bajo quema bienal y 8.14 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ bajo quema anual. Las comparaciones post hoc mostraron que la diferencia significativa se concentró principalmente entre las parcelas sin fuego y aquellas sometidas a quema anual, mientras que la quema bienal no difirió significativamente de los otros tratamientos.

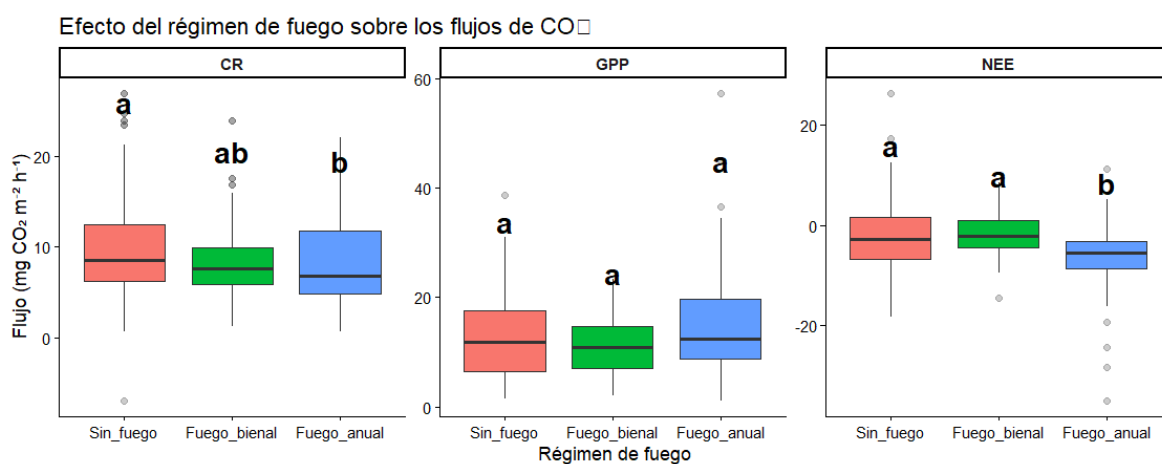


Figura 5. Efecto del régimen de fuego sobre los flujos de CO₂ en CR, NEE y GPP, El color rojo indica los flujos de CO₂ en tratamiento sin quema, el color verde indica los flujos de CO₂ en tratamientos de quema bienal y en color azul los flujos de CO₂ en tratamientos con quema anual. Se encontró diferencias significativas en fuego anual con respecto a tratamientos sin fuego en el caso de CR; diferencias significativas entre fuego anual y los otros dos tratamientos de fuego (n GPP: 209; n CR: 437; n NEE: 238).

Flujos de CO₂, manejo del suelo y variables ambientales

GPP y GPP/PAR

PAR fue el principal predictor de la captación de CO₂, mostrando un efecto positivo y altamente significativo sobre la productividad primaria bruta (GLM Gamma, enlace log; $n = 170$; pseudo-R² = 0.16; AIC = 1141.4). Por otro lado, los diferentes tratamientos y sus interacciones no mostraron efectos significativos sobre GPP, lo que indica que la variabilidad en la productividad primaria bruta estuvo mayormente explicada por la disponibilidad de luz.

Para evaluar los efectos de manejo y de variables ambientales independientemente de la radiación, se analizó la eficiencia fotosintética (GPP/PAR). En el modelo de GPP/PAR (GLM Gamma con enlace log; $n = 166$; pseudo-R² de Nagelkerke = 0.23; AIC), el fuego bienal tuvo un efecto negativo significativo ($p < 0.05$), indicando que **las parcelas sometidas a quema bienal presentaron una menor eficiencia fotosintética**, es decir, valores más bajos de GPP/PAR en comparación con las parcelas sin fuego. En contraste, el fuego anual no mostró un efecto significativo sobre esta variable. La **interacción Ganado × Fuego bienal** fue positiva y significativa ($p < 0.05$), indicando que la respuesta de la eficiencia fotosintética al fuego bienal dependió de la presencia de ganado resultando en valores de GPP/PAR relativamente mayores cuando ambos disturbios coincidieron, en comparación con parcelas bajo quema bienal sin ganado.

Entre las variables ambientales, **la temperatura del aire tuvo un efecto negativo significativo sobre GPP/PAR** ($p < 0.001$), lo que indica que **incrementos en la temperatura del aire se asociaron con una reducción en la eficiencia fotosintética**. Por el contrario, **la temperatura del suelo mostró un efecto positivo significativo** ($p < 0.01$), sugiriendo que **condiciones térmicas más favorables en el suelo estuvieron asociadas a un aumento en la eficiencia de la captación de CO₂ por unidad de radiación**.

CR

CR mostró respuestas tanto a variables ambientales como a los tratamientos de manejo. El **fuego bienal** redujo significativamente la respiración del ecosistema (Modelo GLM

Gamma con enlace log; $n = 357$; R^2 de Nagelkerke = 0.05; AIC = 2011.5), mientras que el fuego anual no tuvo un efecto significativo.

La temperatura del suelo tuvo un efecto significativo positivo sobre CR ($p < 0.05$), y PAR mostró un efecto positivo marginal ($p \approx 0.06$). La temperatura del aire y la humedad no presentaron efectos significativos. Además, la **interacción Ganado \times Fuego bienal** fue positiva y significativa ($p \approx 0.01$), indicando que la respuesta respiratoria al fuego bienal varió en función de la presencia de ganado

NEE

NEE estuvo principalmente influenciado por PAR y por el tratamiento correspondiente al fuego anual. El PAR mostró un efecto negativo significativo sobre NEE (Modelo lineal múltiple; $n = 196$; $R^2 = 0.16$; R^2 ajustado = 0.12; $F_{9,186} = 3.83$, $p < 0.001$)., indicando una mayor captación neta de CO₂ bajo condiciones de mayor radiación.

La temperatura del aire presentó un efecto negativo marginal ($p \approx 0.07$), lo que sugiere que incrementos en la temperatura del aire tendieron a tener valores de NEE más negativos, mientras que la temperatura del suelo y la humedad no mostraron efectos significativos. Entre los tratamientos de manejo, el fuego anual tuvo un efecto negativo significativo sobre NEE ($p < 0.05$), indicando que parcelas con fuego anual tuvieron valores de NEE más negativos mientras que el fuego bienal, el ganado y las interacciones no explicaron una proporción significativa de la variabilidad en este flujo. El modelo explicó aproximadamente el 11.6 % de la variación total en el intercambio neto de CO₂ del ecosistema (R^2 ajustado = 0.116).

Discusión

Flujos estacionales de CO₂

Los flujos de CO₂ no mostraron diferencias significativas entre la estación seca y la estación húmeda, a pesar de la amplia variabilidad intra e interestacional observada en GPP, CR y NEE. Este resultado indica que, a la escala temporal del estudio, la estacionalidad climática no fue el principal factor que estructuró el intercambio neto de

CO₂, y sugiere un fuerte acoplamiento funcional entre los procesos de captación y liberación de carbono.

En ecosistemas tropicales y de sabana, se ha documentado que incrementos estacionales en GPP, asociados a cambios en la radiación o en la disponibilidad hídrica, pueden ser compensados por aumentos simultáneos en la respiración del ecosistema, particularmente a través de la respiración autotrófica (plantas) y la actividad microbiana del suelo (Engle et al., 2008; Mitsch et al., 2013). Esta compensación entre flujos brutos puede dar lugar a valores de NEE relativamente estables entre estaciones, incluso cuando GPP y CR presentan fluctuaciones considerables.

En sabanas inundables, la rápida capacidad de rebrote de las gramíneas, la alta rotación de biomasa aérea y subterránea y la persistencia de la actividad microbiana del suelo contribuyen a equilibrar la señal estacional en los flujos de CO₂, reduciendo los contrastes entre estaciones secas y lluviosas (Grace et al., 2006; Rondón et al., 2006). Además, la alternancia entre condiciones oxidadas y anóxicas a lo largo del ciclo hidrológico permite que la respiración del ecosistema, tanto autotrófica como microbiana, se mantenga activa durante todo el año, limitando las diferencias estacionales en CR y, en consecuencia, en el intercambio neto de CO₂ (Le Mer & Roger, 2001; Mitsch et al., 2013).

Resultados similares han sido reportados en otros humedales tropicales y planicies inundables, donde, pese a una marcada estacionalidad hidrológica, el balance neto de CO₂ permanece relativamente constante debido a la integración entre procesos biológicos y procesos del suelo (Engle et al., 2008; Abril & Borges, 2019). La ausencia de diferencias estacionales en los flujos de CO₂ observada en este estudio no refleja una baja dinámica del sistema, sino una elevada capacidad de regulación interna del intercambio de C.

Posiblemente no hubo diferencias estacionales debido a que las épocas de sequía durante el experimento fueron excepcionalmente húmedas, teniendo valores de humedad relativamente altos para la época, ocasionando que no se tuvieran valores congruentes a una temporada marcada de sequía (Figura S1)

Flujos de CO₂ y el efecto del ganado

La falta de efectos significativos del ganado sobre GPP y CR sugiere que los procesos de captación y liberación de CO₂ presentan una alta capacidad de mitigación frente al pastoreo. En sabanas tropicales, este patrón ha sido asociado a la rápida regeneración de la vegetación, a la sustitución funcional entre especies y a la dominancia de gramíneas tolerantes al pastoreo, capaces de sostener la productividad primaria pese a reducciones en biomasa aérea (McSherry & Ritchie, 2013; Wan et al., 2024).

La falta de una respuesta clara de CR al ganado indica la coexistencia de procesos compensatorios en el suelo. El aporte de minerales a través de excretas y residuos vegetales puede estimular la actividad microbiana, compensando posibles reducciones en la respiración asociadas a cambios en la biomasa vegetal o radicular (Le Mer & Roger, 2001; Rondón, 2000; Mitsch et al., 2013).

El efecto significativo del ganado sobre NEE indica que el balance neto de C fue más sensible a la ganadería que los flujos de GPP y CR. Las parcelas con ganado presentaron valores de NEE menos negativos, lo que sugiere una menor captación neta de CO₂. Este desplazamiento del balance puede reflejar pequeñas variaciones simultáneas en GPP y CR que resultan en cambios significativos en el intercambio neto del ecosistema. Estudios previos en sabanas y sistemas tropicales han mostrado que modificaciones sutiles en la productividad o en la respiración pueden alterar el rol del ecosistema como sumidero o fuente de CO₂ sin cambios evidentes en los flujos brutos (Engle et al., 2008; Rondón et al., 2006; Abril & Borges, 2019).

Flujos de CO₂ y el efecto del fuego

Los regímenes de fuego no alteraron significativamente GPP, lo que indica que la captación fotosintética del ecosistema fue altamente resiliente frente a la quema. En sabanas tropicales, esta estabilidad se asocia a la dominancia de especies con alta capacidad de rebrote y rápida producción de hojas jóvenes con elevada eficiencia fotosintética, lo que permite sostener la productividad incluso bajo disturbios recurrentes (Grace et al., 2006; Rondón et al., 2006; Pellegrini et al., 2020).

La respiración del ecosistema respondió de manera diferencial a la frecuencia del fuego. El fuego anual redujo significativamente CR, mientras que el fuego bienal no mostró diferencias respecto a las parcelas sin quema, lo que indica que solo los regímenes de quema frecuentes son capaces de alterar los componentes respiratorios del sistema, en particular la respiración radicular y la respiración microbiana del suelo. La disminución de CR bajo fuego anual puede reflejar una reducción sostenida de la biomasa radicular, menores aportes de C al suelo y una limitación de la actividad microbiana, cuando el intervalo entre disturbios es insuficiente para la recuperación de estos componentes (Le Mer & Roger, 2001; Mitsch et al., 2013; Pellegrini et al., 2020).

Dado que la GPP se mantuvo estable entre tratamientos, los cambios observados en NEE estuvieron principalmente mediados por variaciones en la respiración del ecosistema. El fuego anual modificó el balance neto de carbono al reducir de manera desproporcionada CR en relación con la captación fotosintética, resaltando que la **frecuencia del fuego** es un factor clave en la regulación del intercambio neto de CO₂ en sabanas tropicales (Grace et al., 2006; Engle et al., 2008; Abril & Borges, 2019).

GPP, GPP/PAR, variables ambientales y tratamientos

GPP estuvo fuertemente controlada por PAR, mostrando un efecto positivo y altamente significativo sobre la captación de CO₂. Este patrón indica que la disponibilidad de luz fue el principal determinante de la productividad primaria bruta, superando los efectos de los tratamientos de manejo. En sabanas tropicales, la respuesta directa de la GPP a PAR es un rasgo ampliamente documentado, dado que la fotosíntesis responde de forma inmediata a la radiación incidente, incluso bajo distintos regímenes de disturbio (Grace et al., 2006; Rondón et al., 2006).

La falta de respuesta de GPP a los tratamientos de fuego y ganadería indica que la captación bruta de C estuvo separada de cambios estructurales en la vegetación, lo que sugiere que la fotosíntesis a escala del ecosistema fue sostenida por mecanismos compensatorios, como la rápida producción de hojas jóvenes y la sustitución funcional entre especies, comunes en sabanas tropicales (Grace et al., 2006; Abrigo et al., 2024).

Sin embargo, al normalizar la captación de C por la radiación disponible mediante el cociente GPP/PAR, emergieron respuestas que no fueron evidentes en la GPP total. El fuego bienal redujo significativamente la eficiencia en el uso de la luz, lo que indica que, aunque la cantidad total de carbono fijado se mantuvo estable, la capacidad del ecosistema para convertir la radiación en biomasa fue afectada. Este desajuste entre productividad y eficiencia sugiere cambios en la estructura funcional del dosel, como una reducción del área foliar efectiva o alteraciones en la distribución vertical de hojas, procesos que han sido asociados previamente a regímenes de fuego en sabanas (Pellegrini et al., 2020).

La interacción positiva entre el ganado y el fuego bienal indica que la ganadería puede modular los efectos del fuego sobre la eficiencia fotosintética. La remoción de biomasa senescente por el ganado puede favorecer el crecimiento de hojas jóvenes con mayor capacidad fotosintética, compensando parcialmente las limitaciones impuestas por el fuego sobre la eficiencia del uso de la luz. Este tipo de interacción ha sido descrito en sabanas, donde el pastoreo puede atenuar los efectos negativos del fuego sobre la estructura del dosel y la función fotosintética (McSherry & Ritchie, 2013; Rondón et al., 2006).

Finalmente, los efectos de la temperatura del aire y del suelo sobre GPP/PAR resaltan que la eficiencia fotosintética está ajustada por la integración de procesos aéreos y procesos del suelo. Mientras temperaturas elevadas del aire pueden incrementar el estrés fisiológico y reducir la eficiencia de fijación de C, temperaturas más altas del suelo pueden favorecer la actividad radicular y la disponibilidad de nutrientes, sosteniendo la eficiencia fotosintética del ecosistema (Le Mer & Roger, 2001; Mitsch et al., 2013).

CR Variables ambientales y tratamientos

CR respondió tanto a variables ambientales como al régimen de fuego como a la interacción con la ganadería, lo que indica que los procesos respiratorios fueron particularmente sensibles a cambios en las condiciones del suelo. En el modelo para CR, la temperatura del suelo mostró un efecto significativo positivo sobre CR, lo que sugiere un incremento de la liberación de CO₂ bajo condiciones térmicas más favorables para la actividad biológica del suelo. Este patrón es consistente con la literatura, que documenta un aumento de la respiración microbiana y radicular a medida que la temperatura del suelo

acelera los procesos enzimáticos asociados a la descomposición de la materia orgánica y al metabolismo de las raíces (Le Mer & Roger, 2001; Mitsch et al., 2013; Rondón, 2000).

El efecto positivo marginal de PAR sobre CR sugiere un acoplamiento indirecto entre la actividad fotosintética y los procesos respiratorios del suelo. Una mayor productividad primaria puede incrementar el suministro de sustratos carbonados hacia el suelo a través de exudados radiculares y residuos vegetales recientes, estimulando la respiración microbiana sin una dependencia directa de la radiación incidente. Este mecanismo ha sido descrito en ecosistemas tropicales y húmedales, donde la respiración responde de forma retardada o indirecta a la productividad vegetal (Engle et al., 2008; Mitsch et al., 2013).

En cuanto a los tratamientos de manejo, el fuego bienal redujo significativamente la respiración del ecosistema, mientras que el fuego anual no mostró un efecto significativo en el modelo. Esta respuesta sugiere que los regímenes de fuego de recurrencia intermedia pueden limitar temporalmente los componentes respiratorios del sistema, en particular la respiración radicular y la respiración microbiana, al reducir los aportes de C al suelo y alterar la estructura de la comunidad microbiana, sin generar aún una reconfiguración funcional completa del ecosistema (Rondón et al., 2006; Pellegrini et al., 2020).

Aunque en este estudio no se separaron las respiraciones autótrofas y heterótrofas, la reducción significativa de CR en el fuego bienal podría estar asociada en una reducción de la biomasa propia de la planta, lo que indica un posible efecto sobre la respiración autótrofa. Sin embargo, no se descarta que cambios en el suelo como la disponibilidad de sustratos o condiciones ambientales hayan repercutido en la respiración heterotrófica (Grace et al., 2006)

La interacción positiva entre el ganado y el fuego bienal indica que la respuesta respiratoria al fuego estuvo ajustada por el contexto de manejo ganadero. La presencia de ganado puede compensar parcialmente la reducción de CR inducida por el fuego mediante el aporte de MO fácilmente descomponible a través de excretas y residuos vegetales, estimulando la actividad microbiana del suelo. Este resultado sugiere que los efectos del fuego sobre la respiración del ecosistema no actúan de forma aislada, sino que dependen de la disponibilidad de sustratos y de las interacciones entre disturbios, un patrón documentado

previamente en sabanas tropicales (Le Mer & Roger, 2001; Rondón, 2000; Mitsch et al., 2013).

NEE variables ambientales y tratamientos

NEE reflejó la integración de los procesos de captación y liberación de C, respondiendo principalmente a la radiación incidente y al régimen de fuego anual. El efecto negativo significativo de PAR sobre NEE indica que, bajo mayores niveles de radiación, el ecosistema incrementó su captación neta de CO₂, evidenciando el predominio de la fotosíntesis sobre la respiración a escala instantánea. Este patrón es ampliamente documentado en sabanas y ecosistemas tropicales, donde la fotosíntesis responde de manera inmediata a cambios en la radiación, mientras que la respiración presenta respuestas más graduales a las condiciones ambientales (Grace et al., 2006; Rondón et al., 2006).

El régimen de fuego anual tuvo un efecto negativo significativo sobre NEE, indicando valores más negativos y, por tanto, una mayor captación neta de CO₂ bajo quemas frecuentes. Dado que la GPP no presentó diferencias entre tratamientos de fuego, este patrón sugiere que la respuesta de NEE estuvo dominada por una reducción de la respiración del ecosistema, en concordancia con los resultados observados para CR. La recurrencia anual del fuego puede disminuir la biomasa respirante, reducir los aportes de C al suelo y limitar la actividad microbiana, generando una disminución proporcionalmente mayor de la respiración que de la captación fotosintética (Mitsch et al., 2013; Pellegrini et al., 2020).

La ausencia de efectos significativos del fuego bienal, del ganado y de sus interacciones sobre NEE indica que el ecosistema mantuvo un balance neto de C comparable al de las parcelas sin manejo. Esto sugiere una alta capacidad de compensación entre GPP y CR frente a disturbios menos frecuentes, de modo que variaciones en los flujos de GPP y CR no se tradujeron en cambios detectables en el balance neto. En conjunto, estos resultados destacan que, en sabanas tropicales, la frecuencia del disturbio es un factor clave en la regulación del intercambio neto de C (Grace et al., 2006; Engle et al., 2008; Abril & Borges, 2019).

Conclusiones

Los resultados evidencian que los flujos de CO₂ en las sabanas inundables de la Orinoquía presentan una **alta capacidad de regulación interna**, donde los procesos de GPP y CR tienden a compensarse, manteniendo un intercambio neto relativamente estable bajo diferentes condiciones ambientales y de manejo. La ausencia de diferencias significativas entre la estación seca y lluviosa indica que la estacionalidad climática no fue un factor dominante en la regulación del NEE, lo que resalta el fuerte ajuste funcional entre la fotosíntesis y la respiración del ecosistema.

El manejo ganadero no generó cambios detectables en los flujos de GPP y CR, lo que sugiere una **resiliencia funcional del sistema frente a la ganadería**. Sin embargo, el efecto significativo del ganado sobre NEE, con valores menos negativos, indica una **reducción en la capacidad de captación neta de CO₂**, probablemente asociada a ajustes en los procesos fotosintéticos y respiratorios. Esto demuestra que NEE es más sensible al manejo ganadero que los flujos de GPP y CR considerados de forma independiente.

El fuego fue un factor clave, particularmente su **frecuencia**. Mientras que la GPP se mantuvo estable bajo los distintos regímenes de quema, el fuego anual redujo significativamente CR, favoreciendo valores de NEE más negativos y, por tanto, una mayor captación neta de CO₂. Esto indica que los regímenes de alta frecuencia pueden alterar de manera sostenida los componentes respiratorios del sistema, como la biomasa radicular y la actividad microbiana del suelo, modificando el balance neto de carbono.

Las variables ambientales, especialmente la radiación y la temperatura, desempeñaron un papel central en la regulación de los flujos de CO₂. La fuerte dependencia de GPP respecto a PAR confirma que la disponibilidad de luz es el principal controlador de la captación de C, mientras que los efectos contrastantes de la temperatura del aire y del suelo sobre la eficiencia fotosintética y la respiración resaltan la importancia de la integración entre procesos aéreos y del suelo.

Estos hallazgos destacan que en sabanas inundables tropicales el intercambio de CO₂ está determinado por la interacción entre disturbios antrópicos, condiciones ambientales y

mecanismos de compensación ecológica. Desde una perspectiva de manejo, los resultados sugieren que **la frecuencia del fuego y la intensidad de la ganadería** son factores críticos que pueden modificar el rol de estos ecosistemas como sumideros o fuentes de C, con implicaciones directas para estrategias de conservación y manejo sostenible en la Orinoquía.

Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo de la Pontificia Universidad Javeriana y del Laboratorio de Ecosistemas y Cambio Climático, en particular al profesor Juan Carlos Benavides, por el préstamo de los analizadores de gases y otros instrumentos utilizados en la investigación. A la Universidad del Rosario en la figura de la profesora Adriana Sanchez y el profesor Stijn Hantson por la financiación y apoyo en los muestreos.

A Milena González, Anggie Tatiana Rodríguez, Estefanía Ramírez, Yeraldín Roa, Juan Bateman, Yessica Hoyos y Luisa Segura por su asistencia en campo y en laboratorio.

Al Hato Santana, Don Evaristo, Don Pedro Pablo Y Doña Cenaida por su ayuda en la logística en trabajos de campo en las diferentes campañas.

Financiación

Financiado por la Pontificia Universidad Javeriana en conjunto con la Universidad del Rosario en la figura de la profesora Adriana Sanchez y el profesor Stijn Hantson.

Referencias

- Abrigo M, Lezama F, Grela I, Piñeiro G. 2024. Grazing exclusion effects on vegetation structure and soil organic matter in savannas of Río de la Plata grasslands. *Journal of Vegetation Science* 35: e13304.
- Abril G, Borges AV. 2019. Ideas and perspectives: carbon leaks from flooded land: do we need to replumb the inland water active pipe? *Biogeosciences* 16: 769–784.
- Bartoń, K. (2023). *MuMIn: Multi-Model Inference* (R package).

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). *Fitting linear mixed-effects models using lme4*. **Journal of Statistical Software**, **67**(1), 1–48.
- Botero Pito AM, Rincón A, Santos Rocha AC, Etter Rothlisberger A, Suárez Castro AF, Andrade Á, Andrade GI. 2024. *Biodiversidad, Orinoquia. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia*.
- Bridgham SD, Cadillo-Quiroz H, Keller JK, Zhuang Q. 2013. Methane emissions from wetlands: biogeochemical, microbial, and modeling perspectives from local to global scales. *Global Change Biology* 19: 1325–1346.
- Engle DL, Melack JM, Doyle RD, Fisher TR. 2008. High rates of net primary production and turnover of floating grasses on the Amazon floodplain: implications for aquatic respiration and regional CO₂ flux. *Global Change Biology* 14: 369–381.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (3rd ed.). Thousand Oaks, CA: Sage
- Grace, J., San José, J. J., Meir, P., Miranda, H. S., & Montes, R. A. (2006). **Productivity and carbon fluxes of tropical savannas**. *Journal of Biogeography*, *33*(3), 387–400. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x>
- Hartig, F. (2022). *DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level / mixed) regression models* (R package).
- Iannone, R., Cheng, J., & Schloerke, B. (2023). *gt: Easily Create Presentation-Ready Display Tables* (R package).
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM. (2017). *Atlas Climatológico de Colombia*. Bogotá, D. C., Colombia: Imprenta Nacional de Colombia.
- Jaramillo Villa Ú, Cortés Duque J, Flórez Ayala C, Torres Carreño GI, Martínez JFI. 2023. *Colombia anfibia. Un país de humedales. Segunda edición. Volumen I*.
- Kassambara, A. (2023). *ggpubr: “ggplot2” Based Publication Ready Plots* (R package version).
- Kassambara, A. (2023). *rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests* (R package version).
- Le Mer J, Roger P. 2001. Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils: a review. *European Journal of Soil Biology* 37: 25–50.

- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). *performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models*. **Journal of Open Source Software**, **6**(60), 3139.
- Kutzbach, L., Schneider, J., Sachs, T., Giebels, M., Nykänen, H., Shurpali, N. J., & Wilmking, M. (2007). CO₂ flux determination by closed-chamber methods can be seriously biased by inappropriate application of linear regression. *Biogeosciences*, **4**(6), 1005–1025.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). *lmerTest package: Tests in linear mixed effects models*. **Journal of Statistical Software**, **82**(13), 1–26.
- McSherry ME, Ritchie ME. 2013. Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review. *Global Change Biology* 19: 1347–1357.
- Mitsch WJ, Bernal B, Nahlik AM, Mander Ü, Zhang L, Anderson CJ, Brix H. 2013. Wetlands, carbon, and climate change. *Landscape Ecology* 28: 583–597.
- Pedersen, T. L. (2020). *patchwork: The Composer of Plots* (R package).
- Pellegrini AF, McLauchlan KK, Hobbie SE, Mack MC, Marcotte AL, Nelson DM, Whittinghill K. 2020. Frequent burning causes large losses of carbon from deep soil layers in a temperate savanna. *Journal of Ecology* 108: 1426–1441.
- Rheault et al., (2024). goFlux: A user-friendly way to calculate GHG fluxes yourself, regardless of user experience. *Journal of Open Source Software*, 9(96), 6393, <https://doi.org/10.21105/joss.06393>
- Rondón M. 2000. Land use and balances of greenhouse gases in Colombian Tropical Savannas. PhD thesis. Cornell University, New York, USA.
- Rondón MA, Acevedo D, Hernández RM, Rubiano Y, Rivera M, Amézquita E, Rao I. 2006. Carbon sequestration potential of the neotropical savannas of Colombia and Venezuela. In: Lal R, Cerri CC, Bernoux M, Etchevers J, Cerri E, eds. *Carbon sequestration in soils of Latin America*. Binghaminton, New York, USA, Food Product Press ®, an imprint of the Haworth Press Inc, 13904-1580.
- Schloerke, B., Crowley, J., Cook, D., Briatte, F., Marbach, M., Thoen, E., Elberg, A., & Larmarange, J. (2021). *GGally: Extension to ggplot2* (R package version)

- Triches, N. Y., Engel, J., Bolek, A., Vesala, T., Marushchak, M. E., Virkkala, A.-M., & Göckede, M. (2025). Practical guidelines for reproducible N₂O flux chamber measurements in nutrient-poor ecosystems. *Atmospheric Measurement Techniques*, *18*(14), 3407–3424.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (4th ed.). New York: Springer.
- Wan L, Liu G, Sun J, Ma J, Cheng H, Shen Y, Su X. 2024. Optimizing grazing exclusion duration for carbon sequestration in grasslands: incorporating temporal heterogeneity of aboveground biomass and soil organic carbon. *Science of the Total Environment* 927: 172006.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. (2019). *Welcome to the tidyverse*. **Journal of Open Source Software**, *4*(43), 1686.
- Zeileis, A. (2004). *Econometric computing with HC and HAC covariance matrix estimators*. **Journal of Statistical Software**, *11*(10), 1–17.
- Zeileis, A., & Hothorn, T. (2002). *Diagnostic checking in regression relationships*. **R News**, *2*(3), 7–10.