

*Dinámica y distribución de macro nutrientes en Nothofagus  
antarctica creciendo en distintas condiciones en Patagonia Sur*

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,  
Área Ciencias Agropecuarias  
2011*

**Verónica Gargaglione.**

Ingeniera en Recursos Naturales Renovables, UNPA, 2004.

Lugar de trabajo: Río Gallegos, Santa Cruz.



**FAUBA**

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



## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis  
**Pablo Luis Peri**  
Ingeniero Forestal (UNLP)  
Phd en Plant Science Agroforestry (Lincoln University)

Co-director  
**Gerardo Rubio**  
Ingeniero Agrónomo (UBA)  
Doctor en ciencias agropecuarias (UBA)

Consejero de Estudios  
**María Aurora Lázzari**  
Licenciada en Química (UNS)  
Magister en Ciencias del Suelo (UNS)

## JURADO DE TESIS

Director de tesis  
**Pablo Luis Peri**  
Ingeniero Forestal (Universidad Nacional de La Plata)  
Phd en Plant Science Agroforestry (Lincoln University)

JURADO  
**Javier Gyenge**  
Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)  
Dr. en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

JURADO  
**Jorge L. Frangi**  
Licenciado en Botánica (Universidad Nacional de La Plata)  
Dr. en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata)

JURADO  
**María Julia Mazzarino**  
Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)  
Dra. en Ciencias Agrarias (Georg-August-Iniversität Göttingen)

Fecha de defensa de la tesis: 9 de Septiembre de 2011.

*Le dedico esta tesis a mis queridos viejitos.. quienes me enseñaron lo más importante en esta vida y me mostraron el camino... Con mucho cariño.*

## *Agradecimientos:*

*Agradezco en primera instancia a mi director, Pablo L. Peri, quien me inició en este camino de la investigación y tuvo la paciencia y dedicación necesaria para responder mis preguntas. También a mis co-directores, Gerardo Rubio y Aurora Lázzari, por sus importantes aportes e ideas.*

*A mis queridos compañeros de INTA, quienes me acompañaron en los buenos y malos momentos, y supieron despejarme dudas cuando tuve trabas: Daniela Ferrante, Diego Suárez, Sebastián Ormaechea, Héctor Bahamonde y Miguel Andrade.*

*A todos aquellos que me dieron una mano grande en el campo e hicieron posible el muestreo, un trabajo por demás duro, y sin los cuales no podría haber terminado: Leo Huertas, Juan Pablo Mayo, Juan Ruíz, Martín Viola y Pablo López.*

*A mis compañeros de cursada... con quienes compartí también mucho en este camino de doctorado y han dejado sin duda su huella: Ceci Casas, Belén Rossner y Marlin Persua, sin dejar de nombrar aquí también a la tía “Mary” quien nos hospedó tantas veces en su casa...*

*Al personal de la EEA INTA Santa Cruz, por hacerme sentir como en casa...*

*A mis amigas del alma... quienes estuvieron SIEMPRE con su palabra de aliento y ganas de escucharme: Fefi Dragicevic, Rosi Aschemayer, Picho Manrique y Lore Bender.*

*A todos ellos, infinitamente GRACIAS....*

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

*Publicaciones derivadas de la tesis.*

GARGAGLIONE V., PERI P.L., RUBIO, G. (2010). Allometric relations for biomass partitioning of *Nothofagus antarctica* trees of different crown classes over a site quality gradient. *Forest Ecology and Management* 259: 1118-1126.

## INDICE GENERAL

Capítulo 1. Introducción .....	1
1.1 Introducción general .....	2
1.2 Marco General del Proyecto.....	3
1.3 Antecedentes .....	3
1.3.1 Características de <i>Nothofagus antarctica</i> y la importancia del estudio de nutrientes en bosques nativos de Patagonia Sur.....	3
1.3.2 Concentración de nutrientes en los tejidos vegetales.....	6
1.3.3 Cantidad y partición de biomasa .....	8
1.3.4 Cantidad y distribución de nutrientes en los componentes arbóreos .....	9
1.3.5 Uso de <sup>15</sup> N para el estudio de la dinámica del nutriente en el sistema.....	10
1.3.6 Importancia del conocimiento de la dinámica de nutrientes: pautas para un manejo sustentable .....	11
1.4 Objetivos e Hipótesis de trabajo .....	12
1.5 Organización de la Tesis .....	13
Capítulo 2. Acumulación y distribución de biomasa en árboles de <i>Nothofagus antarctica</i> creciendo en un gradiente de calidades de sitio en Patagonia.....	14
2.1 Introducción .....	15
2.2 Materiales y Métodos.....	16
2.2.1 Sitio de Estudio.....	16
2.2.2 Caracterización de los rodales de <i>N. antarctica</i> .....	17
2.2.3 Determinación de biomasa.....	18
2.2.4 Relaciones de partición de la biomasa .....	20
2.2.5 Análisis estadísticos .....	20
2.3 Resultados .....	21
2.3.1 Características ambientales de los sitios estudiados .....	21
2.3.2 Características de los rodales estudiados .....	22
2.3.3 Biomasa de los componentes arbóreos .....	24
2.3.4 Relaciones alométricas de partición de la biomasa.....	27
2.4 Discusión.....	32
2.5 Conclusiones .....	36
Capítulo 3. Concentración de nutrientes en los distintos componentes arbóreos de <i>N. antarctica</i> según edad, clases de copa y calidades de sitio.....	37
3.1 Introducción .....	38
3.2 Materiales y Métodos.....	39
3.3 Resultados .....	40
3.3.1 Concentración total de nutrientes por componente arbóreo.....	40
3.3.2 Concentración de cada nutriente en los distintos componentes arbóreos .....	43
3.4. Discusión.....	53
3.4.1 Concentración de nutrientes según compartimientos.....	53
3.4.2 Concentración de nutrientes vs. edad de las plantas .....	56
3.4.3 Concentración de nutrientes según la clase de copa de los árboles .....	57
3.4.4 Concentración de nutrientes vs. clases de sitio .....	59
3.5. Conclusiones .....	60
Capítulo 4. Acumulación y distribución de macro nutrientes en árboles de <i>N. antarctica</i> de distinta edad y clase de copa desarrollándose en un gradiente de calidades de sitio.....	61
4.1 Introducción .....	62
4.2 Materiales y Métodos.....	63
4.2.1 Determinación de cantidad total de nutrientes y su distribución en el árbol .....	63
4.2.2 Análisis estadísticos .....	63

4.3 Resultados .....	64
4.3.1 Acumulación total de Nutrientes.....	64
4.3.2 Distribución de nutrientes en los componentes arbóreos.....	68
4.4 Discusión.....	75
4.5. Conclusiones .....	82
Capítulo 5. Dinámica de $^{15}\text{N}$ agregado en sistemas silvopastoriles de <i>Nothofagus antarctica</i> y pastizal natural en Patagonia: Evidencias de procesos de facilitación .....	84
5.1 Introducción .....	85
5.2 Materiales y Métodos.....	86
5.2.1 Sitio de estudio.....	86
5.2.2 Detalle del experimento para el estudio de dinámica de $^{15}\text{N}$ .....	88
5.2.3 Evaluación de la absorción de N por parte del estrato herbáceo .....	90
5.2.4 Evaluación de la absorción de N por parte de los árboles .....	91
5.2.5 Evaluación del N en el suelo.....	92
5.2.6 Cantidades de N a nivel sistema .....	92
5.2.7 Análisis estadísticos .....	93
5.3 Resultados .....	93
5.3.1 Estructura forestal y mediciones ambientales.....	93
5.3.2 Biomasa y concentración de $^{15}\text{N}$ en el estrato herbáceo.....	94
5.3.3 $^{15}\text{N}$ en árboles de <i>N. antarctica</i> .....	98
5.3.4 Presencia del $^{15}\text{N}$ en el suelo.....	100
5.3.5. Cantidad de N presente en el sistema.....	103
5.4 Discusión.....	104
5.4.1 Biomasa y concentración de $^{15}\text{N}$ en pastos .....	104
5.4.2 Seguimiento del $^{15}\text{N}$ en árboles.....	108
5.4.3 Evolución del $^{15}\text{N}$ en el suelo.....	110
5.4.4 Distribución del N a nivel del sistema .....	110
5.5 Conclusiones .....	112
Capítulo 6. Biomasa y nutrientes en árboles de <i>Nothofagus antarctica</i> en Patagonia Sur:	
Discusión final.....	113
6.1 Introducción .....	114
6.2 La capacidad de adaptarse a sitios de diferente calidad y/o condiciones de luz conlleva cambios tanto en la cantidad total como en la partición de biomasa y nutrientes.....	114
6.3 El ñire como parte de sistemas silvopastoriles al sur de Patagonia: posibles efectos positivos hacia el pastizal natural.....	117
6.4 Implicancias prácticas derivadas de este estudio .....	118
6.5 Futuros lineamientos de investigación en la temática de esta tesis.....	119
Bibliografía.....	120

## INDICE DE TABLAS

Tabla 2.1 Características climáticas y de suelo de los sitios de baja calidad (CS V), mediana calidad (CS IV) y alta calidad (CS III), para <i>N. antarctica</i> .	22
Tabla 2.2. Características medias de los rodales de <i>N. antarctica</i> muestreados, en sitios de baja calidad (CS V), mediana calidad (CS IV) y alta calidad (CS III) en Patagonia, Argentina. Diferentes letras indican diferencias significativas entre rodales de una misma clase de edad creciendo en distintos sitios.	23
Tabla 2.3. Biomasa en los componentes de <i>N. antarctica</i> (kg árbol <sup>-1</sup> ) según la clase de edad y clase de copa, de árboles en tres calidades de sitio, en Patagonia Sur.	26
Tabla 2.4. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de partición de biomasa de <i>N. antarctica</i> entre la parte aérea total ( $M_A$ ), hojas ( $M_H$ ), fuste ( $M_T$ ) y raíces ( $M_R$ ) para todos los datos juntos y también discriminados por clase de sitio (CS). Pre = predicho (de la teoría de TPA); Obs.= observado. IC = Intervalo de Confianza.	28
Tabla 2.5. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de particionamiento de biomasa de <i>N. antarctica</i> entre la parte aérea total ( $M_A$ ), hojas ( $M_H$ ), fuste ( $M_T$ ) y raíces ( $M_R$ ) para los árboles discriminados según la clase de copa.	32
Tabla 3.1. Valores medios de concentración de N (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de <i>N. antarctica</i> , según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.	46
Tabla 3.2. Valores medios de concentración de P (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de <i>N. antarctica</i> , según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.	47
Tabla 3.3. Valores medios de concentración de K (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de <i>N. antarctica</i> , según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.	48
Tabla 3.4. Valores medios de concentración de Ca (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de <i>N. antarctica</i> , según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.	49
Tabla 3.5. Valores medios de concentración de S (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de <i>N. antarctica</i> , según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.	50
Tabla 3.6. Valores medios de concentración de Mg (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de <i>N. antarctica</i> , según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.	51
Tabla 4.1 Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de particionamiento de los nutrientes N, P, K, Ca, S y Mg de <i>N. antarctica</i> entre la parte aérea total, hojas, tallos y raíces (subíndices A, H, T y R, respectivamente) para los datos discriminados por clase de sitio.	70
Tabla 4.2. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de distribución de los nutrientes N, P, K, Ca, S y Mg de <i>N. antarctica</i> entre la parte aérea total, hojas, tallos y raíces (subíndices A, H, T y R, respectivamente) para los datos discriminados según las clases de copas de los árboles.	74

Tabla 5.1. Cálculos del $^{15}\text{N}$ aplicado para cada parcela del sistema silvopastoril y del abierto.....	90
Tabla 5.2 Características del rodal original de <i>N. antarctica</i> en fase de crecimiento óptimo (entre 21 y 110 años), creciendo en clase de sitio III (altura total de árboles dominantes entre 8 y 10 m).....	93
Tabla 5.3 Radiación total incidente (moles de fotones incidentes $\text{m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) correspondiente a la temporada de crecimiento (2006-2007) en el estrato herbáceo de un sistema silvopastoril de ñire ( <i>N. antarctica</i> ) y en un pastizal abierto. ....	94
Tabla 5.4. Características del suelo del sistema silvopastoril de <i>N. antarctica</i> y en un pastizal abierto, en el SO de la provincia de Santa Cruz, Argentina. ....	94
Tabla 5.5. Concentraciones de N total (%), % de $^{15}\text{N}$ en exceso y % de N derivado de fertilizante (Nddf) para la porción aérea y subterránea del estrato herbáceo creciendo en un sistema silvopastoril de <i>N. antarctica</i> bajo dos condiciones de luz (bajo copas y entre copas) y en situación de pastizal abierto, en distintos momentos desde la aplicación del fertilizante marcado con $^{15}\text{N}$ .....	97
Tabla 5.6 Cantidad de N total ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) para el estrato herbáceo creciendo en un sistema silvopastoril con <i>N. antarctica</i> en dos situaciones de luz: bajo copas y entre copas de los árboles, y para un pastizal abierto (sin árboles), en el SO de la provincia de Santa Cruz. ....	98
Tabla 5.7. Concentraciones medias de N, $^{15}\text{N}$ en exceso y N derivado del fertilizante (Nddf) para los distintos componentes arbóreos de <i>N. antarctica</i> , al final de la temporada de crecimiento .....	100
Tabla 5.8. Valores medios de N ( $\text{g árbol}^{-1}$ ) en <i>N. antarctica</i> para árboles de diferentes clases de copas, en sistemas silvopastoriles, en el SO de la provincia de Santa Cruz..	100
Tabla 5.9. N derivado del fertilizante (%Nddf) remanente en el suelo, a lo largo de la temporada de crecimiento (0-20 cm de profundidad) y en el perfil (evaluado al final de la temporada de crecimiento, 150 días posteriores a la aplicación) en un pastizal y en un sistema silvopastoril con <i>N. antarctica</i> en dos situaciones, bajo copa de árboles y entre copas de árboles, en el SO de la provincia de Santa Cruz. ....	103
Tabla 5.10. Cantidades de N y $^{15}\text{N}$ ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) acumulado en un sistema silvopastoril con árboles de <i>N. antarctica</i> en fase de crecimiento óptimo (21-110 años) en una clase de sitio III (altura dominante = 8-10 m) vs. un sistema de pastizal de gramíneas, en el SO de la provincia de Santa Cruz .....	104

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Vista general de los bosques de ñire en la provincia de Santa Cruz, zona de Lago Argentino. ....	4
Figura 2.1. Árboles de <i>N. antarctica</i> correspondientes al rodal en fase de regeneración .....	18
Figura 2.2. Vista transversal de un árbol maduro de <i>N. antarctica</i> . Se visualizan bien definidos los componentes albura, duramen, corteza y pudrición marrón.....	19
Figura 2.3. Excavación de raíces de árboles de <i>N. antarctica</i> en Clase de Sitio IV (altura dominante entre 6 y 8 metros).....	20
Figura 2.4. Estructura de edades de los rodales de <i>Nothofagus antarctica</i> estudiados en distintos sitios y en a) fase de regeneración, b) fase de crecimiento óptimo y c) fase de envejecimiento. ....	24
Figura 2.5. Biomasa total acumulada para árboles A) dominantes, B) codominantes, C) intermedios y D) suprimidos de <i>N. antarctica</i> de diferentes clases de edades, en clase de sitio III, clase de sitio IV y clase de sitio V. ....	27
Figura 2.6. Distribución de la biomasa en <i>N. antarctica</i> (datos transformados a $\log_{10}$ , unidades originales en $\text{kg árbol}^{-1}$ ) para los tres sitios en conjunto: A) biomasa total aérea ( $M_A$ ) vs. biomasa de raíces ( $M_R$ ); B) biomasa de fustes ( $M_S$ ) vs. biomasa de raíces ( $M_R$ ); C) biomasa de hojas vs. biomasa de raíces y D) biomasa de hojas vs. biomasa de tallos. ....	29
Figura 2.7. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) del particionamiento de biomasa para una secuencia de edad de <i>N. antarctica</i> , en clase de sitio III, clase de sitio IV y clase de sitio V. ....	30
Figura 2.8. Distribución de la biomasa total aérea ( $M_A$ ) y raíces ( $M_R$ ) en árboles de <i>N. antarctica</i> de diferentes edades y clases de copa: dominantes ( $\bullet$ ), codominantes ( $\circ$ ), intermedios ( $\Delta$ ) y suprimidos ( $\blacktriangle$ ), creciendo en A) un sitio de alta calidad (CS III); B) mediana calidad (CS IV) y C) baja calidad (CS V). ....	31
Figura 3.1 Concentración media de nutrientes totales (N, P, K, Ca, S y Mg) en los componentes de <i>N. antarctica</i> , discriminados según clase de edad para árboles creciendo en: A: clase de sitio III; B: clase de sitio IV y C: clase de sitio V.....	41
Figura 3.2 Concentración promedio de todos los nutrientes (N, P, K, Ca, Mg y S) en los componentes de <i>N. antarctica</i> según la clase de copa, para árboles creciendo en A: clase de sitio III (CS III: altura dominante entre 8 y 10m); B: clase de sitio IV (CS IV: altura dominante entre 6 y 8 m) y C: clase de sitio V (CS V: altura dominante < 5,3 m). ....	43
Figura 3.3. Concentración media de N, P, K, Ca, S y Mg para árboles creciendo en calidad de sitio III (barras grises), clase de sitio IV (barras rayadas) y clase de sitio V (barras blancas). ....	53
Figura 4.1 Cantidad total de N, P, K, Ca, S y Mg para árboles de distintas clases de edades y copa creciendo en clase de sitio III, clase de sitio IV y clase de sitio V.....	65

- Figura 4.3. Relación aéreo-subterránea (datos transformados a  $\log_{10}$ , unidades originales en  $\text{kg árbol}^{-1}$ ) de la cantidad total de N, P, K, Ca, S y Mg para árboles creciendo en clase de sitio III, clase de sitio IV y clase de sitio V..... 71
- Figura 4.4. Valores de los exponentes  $\alpha$  (pendientes de las rectas ajustadas con el método del eje principal estandarizado) de las cuatro relaciones estudiadas (aéreo-raíces, tallos-raíces, hojas-tallos y hojas-raíces) para la distribución de N, P, K, Ca, S y Mg en árboles de *N. antarctica* en tres calidades de sitio: CS III; CS IV y CS V ..... 73
- Figura 5.2. Vista de la parcela (5 x 5 m) del sistema silvopastoril de *N. antarctica* utilizada para el estudio de dinámica de  $^{15}\text{N}$ ..... 88
- Figura 5.3. Esquema de las parcelas (5 x 5 m) de muestreo utilizadas para el estudio de dinámica de  $^{15}\text{N}$  en el sistema silvopastoril. .... 89
- Figura 5.4. Jaula de clausura donde se evaluó la absorción de N por parte de un pastizal. .... 89
- Figura 5.5 Acumulación de biomasa total (A) y aérea (B) del pastizal abierto (círculos negros) y del estrato herbáceo del sistema silvopastoril de *N. antarctica* ( $\text{kg MS ha}^{-1}$ ) en dos situaciones: bajo copa de árboles (cuadrados negros) y entre copas de árboles (círculos blancos), en la provincia de Santa Cruz. .... 95
- Figura 5.6. Valores medios de concentración de N (A) y  $^{15}\text{N}$  en exceso (B) para hojas, ramas finas y ramas finas del año de *N. antarctica* a lo largo de la temporada de crecimiento. .... 99
- Figura 5.7. Distribución porcentual de N derivado del fertilizante (Nddf) y del suelo (Ndds) para hojas (A), ramas finas (B) y ramas del año (C) de árboles de *N. antarctica* a lo largo de la temporada de crecimiento. .... 99
- Figura 5.8. Evolución de la concentración porcentual de N (A) y  $^{15}\text{N}$  en exceso (B) en el suelo (20 cm de profundidad) a lo largo de la temporada de crecimiento de un pastizal abierto (círculos negros) y de un sistema silvopastoril en situación de bajo copas (círculos blancos) y entre copas (cuadrados negros) de árboles de *N. antarctica*, en el SO de la provincia de Santa Cruz. .... 101
- Figura 5.9. Porcentaje de N total (A) y % de  $^{15}\text{N}$  en exceso (B) a lo largo del perfil de suelo para un pastizal (círculos negros), y en un sistema silvopastoril en situación de bajo copas y entre copas de árboles de *N. antarctica* en el SO de la provincia de Santa Cruz. .... 102
- Figura 6.1. Esquema de las relaciones existentes entre los factores estudiados (calidad de sitio, edad y clase de copa) y la cantidad de nutrientes en árboles individuales de *Nothofagus antarctica*. .... 116
- Figura 6.2 Diagrama de un sistema silvopastoril de *Nothofagus antarctica* vs. un pastizal abierto respecto a la cantidad de  $^{15}\text{N ha}^{-1}$  que fue retenida por cada componente (parte aérea de árboles, raíces de árboles, parte aérea del pastizal, raíces del pastizal y suelo). .... 118

## ABREVIATURAS

á.e.: átomos en exceso  
 $A_{\max}$ : máxima asimilación de  $\text{CO}_2$  foliar (proceso de fotosíntesis)  
át.: átomos  
 $\alpha$ : pendiente de las rectas de ajuste alométrico entre dos variables.  
ANOVA: análisis de la variancia  
 $\beta$ : constante de las relaciones alométricas  
Ca: Calcio  
 $\text{CO}_2$ : dióxido de carbono  
CS: Clase de Sitio  
DAA.: déficit anual de agua  
DPA: días posteriores a la aplicación (del fertilizante).  
gs: conductancia estomática  
ha: hectárea  
IAEA: International Atomic Energy Agency  
K: Potasio  
kg: kilogramo  
 $M_A$ : masa total aérea  
 $M_H$ : masa de hojas  
 $M_R$ : masa de raíces  
 $M_T$ : masa de tallos (fustes de los árboles).  
Mg: Magnesio  
MSD: mínima diferencia significativa  
MS: materia seca  
N: Nitrógeno  
 $^{15}\text{N}$ : isótopo del átomo de Nitrógeno con mayor peso molecular.  
 $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$ : nitrato de amonio enriquecido con  $^{15}\text{N}$   
Nddf: Nitrógeno derivado del fertilizante  
Ndds: Nitrógeno derivado del suelo  
P: Fósforo  
Ppm: partes por millón  
S: Azufre  
 $T^\circ$ : Temperatura  
TPA: Teoría del particionamiento alométrico.

## Resumen

**Título:** Dinámica y distribución de macro nutrientes en *Nothofagus antarctica* creciendo en distintas condiciones en Patagonia Sur

*Nothofagus antarctica* (ñire) es una de las especies forestales más importantes en abundancia en Patagonia Sur, siendo utilizado principalmente bajo sistemas silvopastoriles. En esta tesis se estudió la acumulación de biomasa y nutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg) en componentes aéreos y subterráneos de ñire de distintas edades (5-20, 21-110 y 120-220 años), clases de copa (dominantes, codominantes, intermedios, suprimidos) y creciendo en tres calidades de sitio diferentes (alta, mediana y baja). Se encontró que la cantidad de biomasa y nutrientes varió significativamente según la edad, clase de copa y calidad de sitio, detectándose interacciones entre estos factores. Basado en un enfoque alométrico se determinó que la partición de biomasa varió según el sitio aunque no con la clase de copa, mientras que la partición de nutrientes varió significativamente con ambas. Los árboles creciendo en los mejores sitios destinaron mayor cantidad de todos los recursos hacia el componente aéreo mientras que los sitios de baja calidad incrementaron el destino hacia raíces. Los árboles dominantes destinaron mayor proporción de nutrientes hacia el componente aéreo con excepción del N, el cual fue derivado en mayor proporción hacia la parte aérea por los suprimidos. Por otra parte, se evaluó la dinámica del N en un sistema silvopastoril de ñire (1600 árboles ha<sup>-1</sup>). Se utilizó fertilizante enriquecido con <sup>15</sup>N y se estudió su dinámica en un sistema silvopastoril (estrato herbáceo + árboles + suelo) en comparación con un pastizal abierto adyacente. El sistema silvopastoril absorbió casi tres veces más <sup>15</sup>N que el pastizal abierto, y el estrato herbáceo absorbió casi un 70% más del fertilizante que el componente arbóreo. En conclusión, este estudio brinda información relevante y original en cuanto a dinámica y partición de recursos (biomasa y nutrientes) en ñire, y se presentan reglas alométricas como herramienta para estimaciones a futuro en diversos estudios ecológicos de ciclo de nutrientes y fertilidad mineral. Por otra parte, los resultados obtenidos indican que en sistemas silvopastoriles de ñire existiría un efecto de facilitación de N por parte del componente arbóreo hacia el estrato herbáceo, siendo estos sistemas más eficientes en la absorción y retención de N en comparación a un pastizal abierto.

**Palabras Claves:** *Nothofagus antarctica*, nutrientes, partición, <sup>15</sup>N, sistema silvopastoril.

**Title:** Dynamic and distribution of macro nutrients in *Nothofagus antarctica* trees growing under different conditions in South Patagonia.

**Abstract**

*Nothofagus antarctica* is one of the most abundant tree species in South Patagonia, being used mainly under silvopastoral systems. Biomass and macro nutrients (N, P, K, Ca, S and Mg) accumulation was evaluated on aerial and below-ground tree components according to different ages (5-220 years) and crown classes (dominant, codominant, intermediate and suppressed) growing at three different site qualities (high, medium and low). Biomass and nutrient accumulation varied significantly according to age, crown class and quality site, and also interactions between factors were detected. Based on allometric rules analysis, biomass allocation varied only according to site quality, and nutrient allocation varied according to both site quality and crown classes. Trees growing at the best site allocated more resources to aerial components while trees in the worst site increased allocation to roots. Dominant trees allocated more nutrients to aerial components, except N which was allocated more to aerial components of suppressed trees. On other hand, the N dynamic was evaluated in trees growing under silvopastoral use. In this experiment fertilized enriched with  $^{15}\text{N}$  was used to compare components of a silvopastoral system (trees, grasses, soil) with an adjacent grassland without trees. The silvopastoral system absorbed almost three times more fertilizer than the grassland, and grasses absorbed 70% more than trees. In conclusion, this study provided important and original information about dynamic and partitioning of resources (biomass and nutrients) for ñire trees, where allometric rules can be used as a tool for further ecological studies such as nutrient cycle and system fertility. Also, the results indicated facilitation effects for N from ñire trees to grasses in a silvopastoral system, being more efficient the absorption and retention of this nutrient comparing with open grasslands.

**Keywords:** *Nothofagus antarctica*, nutrient, allocation,  $^{15}\text{N}$ , agroforestry system.



# Capítulo 1. Introducción

## 1.1 Introducción general

*Nothofagus antarctica* es una especie nativa de Patagonia sur que ha sido escasamente estudiada en comparación a otras especies de *Nothofagus* debido, probablemente, a su escaso valor maderero. Sin embargo, esta especie presenta ciertas características particulares, como ser el hecho de crecer en un amplio rango de condiciones ambientales que la hacen interesante desde el punto de vista ecológico. Por otra parte, al ser ampliamente utilizada en la implementación de sistemas silvopastoriles o para la extracción de leña y postes, generar información de base es de fundamental importancia para entender el funcionamiento de estos ecosistemas y poder comenzar a definir las pautas de manejo convenientes para su sustentabilidad.

Actualmente, existen escasos trabajos acerca de la cantidad de biomasa y nutrientes en *Nothofagus antarctica*, y asimismo son más escasos aún los que han evaluado la cantidad de biomasa y/o nutrientes acumulados según la edad de los árboles o su clase de copa. Tener en cuenta estas variables induciría a una interpretación más aproximada de la dinámica de biomasa y nutrientes de estos bosques, ya que en estos ambientes naturalmente existen rodales con distintas proporciones de dominancia y fases de desarrollo (en regeneración de 5-20 años hasta envejecimiento, más de 120 años). Otro punto a resaltar, es que debido al alto esfuerzo que implica trabajar con raíces, muchos estudios en otras especies de *Nothofagus* evalúan solo la biomasa aérea. Sin embargo, el componente subterráneo representa una importante proporción de la biomasa total y su no inclusión subestima la productividad de estos ecosistemas.

Numerosos factores pueden influir en la acumulación y partición de nutrientes en una especie, como ser la concentración de nutrientes de cada componente de la planta, la biomasa acumulada, la edad, la clase de dominancia que presenta y el sitio donde se desarrolla, entre otros. Tener en cuenta todas estas variables hace que la estimación sea más precisa.

El uso de isótopos, y más específicamente el agregado de  $^{15}\text{N}$  *in situ* es totalmente innovador en los bosques de *Nothofagus* en Patagonia. Debido a las dificultades de la aplicación y obtención de datos de campo, muchos de los trabajos que se han realizado de absorción de  $^{15}\text{N}$  en árboles han sido llevados a cabo con plantines y/o en macetas, y muchas veces estos resultados no son extrapolables a situaciones de árboles maduros creciendo en condiciones naturales. El uso de este tipo de técnicas tiene la ventaja de poder seguir el recorrido de un recurso disponible en el suelo (en este caso el N) a través de los distintos componentes de la planta y del sistema. En el caso de los sistemas en los que interactúan estratos herbáceos y arbóreos, es posible determinar, ante una disponibilidad dada del nutriente en el suelo, qué componente (herbáceo o árbol) lo absorbe, hacia donde lo distribuye y si retorna nuevamente al sistema rápidamente (a través de la senescencia de las hojas). Con este tipo de información es posible comenzar a tener noción acerca de las interrelaciones que ocurren entre las especies, como por ejemplo saber si predomina la competencia, o por el contrario, la facilitación del recurso por parte de uno de los componentes del sistema silvopastoril hacia el otro.

En conclusión, el presente estudio pretende generar información actualmente inexistente o escasa de la acumulación de biomasa, concentración y acumulación de nutrientes en rodales de *N. antarctica* creciendo en un gradiente de calidades de sitio y clases de edades, contemplándose, además, las distintas dominancias de copas. Esto significaría un aporte sustancial al conocimiento regional de la ecología y manejo de estos bosques, ya que esta especie ocupa un porcentaje importante del bosque nativo de Patagonia Sur. Asimismo, con el uso adicional de fertilizante marcado con  $^{15}\text{N}$  se obtendrá información de la dinámica de este nutriente y, consecuentemente, de las interrelaciones existentes

en los sistemas silvopastoriles, donde pastos naturales y árboles de ñire interactúan con el ganado vacuno o lanar.

## 1.2 Marco General del Proyecto

La presente Tesis denominada “Dinámica de macro nutrientes en bosques de *Nothofagus antarctica* de Patagonia Sur”, se enmarca en el Proyecto Integrado Nacional de INTA denominado “Sistemas silvopastoriles: Interrelaciones entre componentes, producción y sustentabilidad ambiental, económica y social (código PNFOR 3); y dentro de éste, en el Proyecto Específico “Interacciones ecológicas entre los componentes vegetal (leñoso y herbáceo) y edáfico de sistemas silvopastoriles: Características ecofisiológicas de las especies y modificación de las condiciones ambientales que influyen sobre la productividad” (código PNFOR 3221). De esta manera, la información generada por la investigación de esta tesis aportaría conocimiento sobre la ecología de los bosques de *N. antarctica* y también pautas para su uso como sistemas silvopastoriles en Patagonia Sur.

## 1.3 Antecedentes

### 1.3.1 Características de *Nothofagus antarctica* y la importancia del estudio de nutrientes en bosques nativos de Patagonia Sur

El ñire (*Nothofagus antarctica*) es una especie arbórea caducifolia que crece en el sur de la región patagónica de Argentina y Chile desde los 36° 30' hasta los 56° 00' de latitud Sur, ocupando una superficie de 98.920 hectáreas en la provincia de Santa Cruz (Peri, 2004) y 181.370 hectáreas en Tierra del Fuego (Collado, 2001).

Esta especie es capaz de desarrollarse en sitios donde otros *Nothofagus* no pueden prosperar, como ser en suelos pobremente drenados (vegas o turberas) o secos en el límite del ecotono con la estepa y desde una altura cercana al nivel del mar en el extremo sur hasta aproximadamente los 2000 msnm en la zona norte de Patagonia. En muchos sitios en los que crece se propaga principalmente por medios vegetativos, generando tallos a partir de raíces (Donoso et al., 2006). En algunos lugares también puede reproducirse por semillas, aunque la viabilidad de éstas es generalmente baja, cerca de un 13 % (Premoli, 1991).

*Nothofagus antarctica* crece en sitios de diferentes calidades y en las mejores condiciones puede alcanzar a la madurez una altura de 20 m (Donoso et al., 2006). En cambio, en suelos de menor calidad, rocosos, secos, o en laderas muy expuestas al viento, se desarrolla como un arbusto de aproximadamente 2-3 m de alto (Veblen et al., 1996). Lencinas et al. (2002) definieron una serie de relaciones que permiten clasificar la calidad del sitio según la altura de los árboles dominantes de esta especie. De esta manera se sabe, por ejemplo, que si los árboles dominantes de un determinado sitio son menores o iguales a 5 m de alto, se está en presencia de una clase de sitio V, y si en el otro extremo los árboles alcanzan una altura de 12 m o más, se trata de la mejor calidad de sitio para ñire, es decir la clase de sitio I. Según donde se desarrollan, los rodales maduros de ñire presentan una cantidad de entre 110 y 380 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> de volumen bruto con corteza (Peri et al., 2005a).



Figura 1.1. Vista general de los bosques de ñire en la provincia de Santa Cruz, zona de Lago Argentino.

Los rodales que se desarrollan en un mismo sitio están compuestos por individuos de aproximadamente la misma edad, ya que esta especie se caracteriza por regenerarse “en parches”, es decir en grupos de árboles coetáneos, tras algún disturbio como ser fuego o la caída de un árbol maduro que genera un claro en el bosque (Veblen et al., 1981; Rebertus y Veblen, 1993). Sin embargo, dentro de estos parches coetáneos es muy común observar diferentes tamaños de árboles (o tamaños de copas) que reflejan distintos niveles de dominancia: árboles dominantes, codominantes, intermedios y suprimidos (Oliver y Larson, 1996). Estas diferencias en algunas ocasiones además de representar diferencias en los tamaños de árboles, también pueden implicar diferencias en la eficiencia en el uso de los recursos. Por ejemplo, Binkley et al. (2006) postulan que los árboles dominantes, de mayor dimensión, capturan más luz (y posiblemente otros recursos como nutrientes y agua del suelo) que los árboles de clases de copa inferiores, lo cual produce una retroalimentación positiva que tiende a que se sigan acentuando las diferencias entre los árboles, contribuyendo los dominantes proporcionalmente más al crecimiento del rodal que lo que contribuyen en biomasa del mismo, en un momento determinado que es cuando se cierra el canopy (Binkley, et al. 2006). Sin embargo, este uso diferencial de los recursos según la clase de copa no se ha observado en varias especies de *Pinus*, (Fernández y Gyenge, 2009; Binkley et al., 2006). En el caso particular de árboles individuales de *N. antarctica* se han informado diferencias en la acumulación de carbono y nutrientes evidenciando un claro gradiente entre clases de copas (dominantes > codominantes > intermedios > suprimidos) en distintas edades y

sitios (Peri et al., 2005b; Peri et al., 2010), aunque no se han realizado mediciones que corroboren lo postulado por Binkley et al. (2006) en cuanto al uso diferencial de los recursos.

Las proporciones de las distintas clases de copa pueden variar en el tiempo. Martínez Pastur et al. (2005a) determinaron que las proporciones de clases de copa de *Nothofagus pumilio* variaban de acuerdo a la edad del rodal. Mientras que en fase de crecimiento óptimo inicial (entre 35 y 60 años de edad), el 80 % de los individuos pertenecían a las clases de copas superiores (dominantes y codominantes); en los rodales en fase de envejecimiento (111 a 180 años) las clases de copas superiores solo representaban el 60 %.

Históricamente el ñire ha sido utilizado para la obtención de leña, en algunas ocasiones postes y varas, y actualmente se estima que el 70 % de estos bosques se utilizan como sistemas silvopastoriles (Peri, 2005a). Un sistema silvopastoril se define como un sistema en donde en una misma unidad de superficie interactúan distintos componentes como ser el componente arbóreo, el componente herbáceo (natural o mediante pasturas implantadas) y el pastoreo del ganado ovino o bovino. En este sentido, la densidad arbórea debe ser tal que permita la entrada de luz para estimular el crecimiento herbáceo y a su vez la producción animal. Por este motivo, en bosques de ñire, dichos sistemas se pueden implementar en bosques maduros abiertos (con 350-500 árboles ha<sup>-1</sup>) o en rodales en crecimiento óptimo (21-110 años) pero realizando alguna intervención silvícola que implique la quita de algunos individuos para permitir la entrada de luz. Entre los árboles y el estrato herbáceo circundante se generan procesos de competencia o facilitación. Holmgren et al. (1997) postulan que la condición requerida para que la facilitación ocurra es que el mejoramiento de un factor ambiental (ej. agua, nutrientes) debajo del dosel exceda el incremento en la demanda de ese factor causada por el deterioro en las condiciones de otro factor (ej. luz). Por ejemplo, Vitousek y Sanford (1986) han informado efectos de facilitación de nutrientes en ecosistemas nativos caducifolios mediante el aporte desde horizontes sub-superficiales hacia la pastura a través de la caída anual de hojarasca. En contraste, Clinton y Mead (1994) determinaron que existía un proceso de competencia entre árboles de *Pinus radiata* y pasturas de *Dactylis glomerata*.

Tener conocimiento acerca de la cantidad de biomasa y nutrientes en los diferentes componentes del árbol es esencial con el fin de poder evaluar la importancia e impacto que producen en el bosque las distintas prácticas de manejo silvícolas (extracción de leña o raleos) en la productividad del sitio, la fertilidad mineral, el ciclo de los elementos y los efectos a largo plazo en el balance mineral (Santa Regina, 2000). En la actualidad existen pocos estudios respecto a la dinámica, uso y distribución de nutrientes en los diferentes compartimientos aéreos y subterráneos en bosques de *Nothofagus* (Caldentey, 1992; Veblen et al., 1996; Frangi et al., 2004; Frangi et al., 2005) los cuales son clave para el entendimiento de la funcionalidad del ecosistema (Hart et al., 2003). Asimismo, la mayoría de los estudios se realizaron teniendo en cuenta solamente la biomasa aérea. Sin embargo, está demostrado que las raíces finas y las micorrizas de algunas especies, al descomponerse, pueden aportar al suelo más de cuatro veces en nitrógeno (N) y más de 10 veces de fósforo (P) que el respectivo aporte de esos nutrientes a través de la caída de hojarasca (Bowen, 1984, Frangi et al., 2004). Por otra parte, el componente subterráneo puede representar hasta el 40 % del total de la biomasa arbórea en sistemas boscosos (Birdsey, 1992; Kurz et al., 1996), siendo relevante su cuantificación para una correcta estimación de la dinámica de los nutrientes en los rodales.

En el caso de *N. antarctica*, existen escasos antecedentes de la acumulación de nutrientes según la edad y clase de copa, como así también de la cantidad de nutrientes acumulados según la clase de sitio donde se desarrollan los rodales, a pesar que estas variables son las que más explican el crecimiento individual en estos bosques primarios (Martínez Pastur et al., 2005b).

### 1.3.2 Concentración de nutrientes en los tejidos vegetales.

La concentración de nutrientes (expresada en gramos de nutriente por kilogramo de materia seca) de los distintos tejidos del árbol puede variar de acuerdo a diferentes factores, como ser: el compartimiento del árbol (hojas, fuste, ramas, etc.), la edad, la clase de copa y el sitio donde se desarrolla (Caldentey et al., 1993; Palm, 1995; Lambers et al., 1998; Laclau et al., 2000; Uri et al., 2002; Hart et al., 2003; Das y Chaturverdi, 2005).

#### 1.3.2.1 Concentración de nutrientes según compartimientos

La concentración de nutrientes varía entre los distintos componentes arbóreos. En general los componentes finos como ser hojas, ramas finas, raíces finas y corteza presentan mayores concentraciones que aquellos componentes de mayor biomasa, como por ejemplo el fuste. En Tierra del Fuego, Frangi et al. (2004) determinaron que para ñire el gradiente de concentración de nutrientes fue hojas > flores y frutos > raíces finas > corteza > ramas finas > ramas gruesas > raíces gruesas > albura > duramen, mientras que para lenga (*Nothofagus pumilio*) el orden fue ligeramente diferente: hojas > flores y frutos > raíces finas > ramas finas > corteza > albura > ramas gruesas > raíces gruesas > duramen. Caldentey et al. (1993) y Hart et al. (2003) informaron gradientes de concentración de nutrientes similares para *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus truncata*, respectivamente.

Un punto importante a destacar es que no muchos trabajos discriminan los componentes del “fuste” (por ej. Caldentey et al., 1993; Laclau et al., 2000; Hart et al. 2003; Lodhiyal y Lodhiyal, 2003). Sin embargo, el fuste en muchas especies contiene dos partes bien diferenciadas, la capa más externa que contiene células vivas del xilema, denominada albura, y una capa interna denominada duramen, con células muertas, y que generalmente tiene los vasos bloqueados con tálides (excrecencias de las células parenquimáticas) que pueden acumular compuestos secundarios (Bamber et al., 1985; Hillis, 1987; Stewart, 1966). Por lo tanto, al ser estos dos componentes del fuste funcional y químicamente contrastantes, presentan diferencias en la concentración de nutrientes (Hillis, 1987; Myre y Camiré, 1994). En este sentido, Bamber et al. (1985) fueron los primeros en recopilar datos que informaban una concentración mineral mayor en la albura con respecto al duramen. Más recientemente, Meert (2002) publicó otra revisión bibliográfica donde se muestra que las concentraciones de N, P, potasio (K), calcio (Ca) y magnesio (Mg) eran, generalmente, mayores en la albura que en el duramen. Esto sería debido a una reabsorción de nutrientes producida en la albura antes de convertirse en duramen, la cual tendría un patrón similar a la reabsorción foliar que se produce antes de la senescencia (Meert, 2002). Para *N. antarctica* y *N. pumilio* también se han observado concentraciones de N, K, Ca y Mg mayores en la albura que en el duramen (Frangi et al., 2004).

En cuanto a la concentración de nutrientes en el componente raíces, Gordon y Jackson (2000) indicaron que existía una correlación negativa entre el diámetro de la raíz y la concentración de N, P y Mg, mientras que no hallaron diferencias significativas para Ca

y K. Esta tendencia también han sido observada en *Nothofagus* de Tierra del Fuego para la mayoría de los nutrientes (Frangi et al., 2004).

#### 1.3.2.2 Concentración de nutrientes según la edad de las plantas

Numerosos trabajos han demostrado que la concentración de nutrientes en los distintos componentes arbóreos varía según la edad de las plantas. Por ejemplo, Wang et al. (1996), Lodhiyal y Lodhiyal (2003) y Das y Chaturvedi (2005) trabajando con *Betula papyrifera*, *Dalbergia sissoo* y *Populus deltoides* respectivamente, informaron una disminución de la concentración de nutrientes con la edad en todos sus componentes. Las disminuciones en la concentración con el aumento de la edad se deben principalmente a una continua reducción en la concentración de nutrientes de los tejidos (efecto dilución) a medida que el árbol envejece, ya que existe un incremento de la proporción de las estructuras con carbono (C), como ser las de las paredes celulares (Lambers et al., 1998).

#### 1.3.2.3 Concentración de nutrientes según la clase de copa de los árboles

En general no existen antecedentes de trabajos sobre la variación en la concentración de nutrientes respecto a las clases de copa en especies forestales. Sin embargo, Hikosaka y Hirose (2001) determinaron que plantas dominantes del arbusto *Xanthium canadense* presentaron una mayor tasa de absorción, concentración y eficiencia de uso de N que las plantas suprimidas. En este sentido, y de acuerdo a lo propuesto por Lambers et al. (1998), las plantas poseerían mayores concentraciones de N, P y K cuando las condiciones de crecimiento son más favorables. Siguiendo esta hipótesis, árboles creciendo en condición de dominantes deberían presentar mayores concentraciones de nutrientes, posiblemente debido a una mayor absorción de los mismos, que árboles creciendo en condición de suprimidos.

#### 1.3.2.4 Concentración de nutrientes según las clases de sitio

Numerosos factores determinan que un sitio sea más o menos favorable para el crecimiento. Entre éstos se encuentran la fertilidad del suelo, la cantidad de precipitación, la ubicación topográfica, el tipo y profundidad del sustrato, las características microclimáticas, las prácticas de manejo, etc. (Campbell et al., 1985, Rapp et al., 1992, Wang et al., 1996). Estas características del sitio donde se desarrollan las especies influyen en la concentración de nutrientes de sus tejidos. Actualmente, existen escasos trabajos que relacionen la concentración de nutrientes en árboles de *Nothofagus* con la calidad del sitio donde se desarrollan. Sin embargo, esta variable puede representar una importante fuente de variación cuando se comparan rodales que se desarrollan en distintos sitios. Wang y Kinkla (1997), trabajando con *Picea glauca* informaron una fuerte correlación positiva entre el índice de sitio y la concentración foliar de N, P y K. Según, Budelman (1989), White (1972) y Clarkson (1978), aquellos árboles que crecen en suelos fértiles presentan mayores concentraciones de nutrientes en la biomasa que aquellos que se desarrollan en sitios menos fértiles. Otros autores también postulan que factores distintos a la fertilidad del suelo son los que pueden provocar diferencias en la concentración de nutrientes de las plantas que crecen en sitios diferentes. En este sentido, Austin y Sala (2002) comparando ecosistemas de Patagonia a lo largo de un gradiente de precipitación, observaron que la concentración de N foliar de las especies dominantes decrecía a medida que disminuían las precipitaciones, a pesar de que los suelos de los sitios más áridos presentaban una mayor cantidad de N como nitratos. En este caso, los nitratos no podían ser aprovechados por las plantas por ser el agua el factor limitante.

### 1.3.3 Cantidad y partición de biomasa

#### 1.3.3.1 Biomasa en bosques de *Nothofagus*

Existen escasos datos de biomasa total para bosques de *Nothofagus*. Frangi et al. (2004) informaron valores para ñire de 247,6 Mg ha<sup>-1</sup> a una edad de 200 años en Tierra del Fuego. Por otra parte, rodales de *N. pumilio* presentaron entre 305 y 370 Mg ha<sup>-1</sup> de biomasa aérea (Caldentey, 1992) y 498 Mg ha<sup>-1</sup> de biomasa total (Richter y Frangi, 1992). Por su parte, Hart et al. (2003) observaron en rodales maduros de *N. truncata* en Nueva Zelanda, un total de 424,7 Mg ha<sup>-1</sup> de biomasa.

Es esperable que existan diferencias en la cantidad de biomasa por individuo según la calidad de sitio, ya que aquellas plantas que crecen en sitios más favorables presentan mayores tasas de crecimiento y, por ende, de acumulación de biomasa, que aquellas que se desarrollan en sitios comparativamente más pobres. Craven et al. (2007), comparando 14 especies en Panamá, en dos sitios de distinta calidad en cuanto a precipitaciones y cantidad de nutrientes en el suelo, encontraron que todas las especies del sitio más favorable (húmedo y fértil) presentaban mayor capacidad fotosintética neta e índice de área foliar (ambas medidas de productividad) que las mismas especies pero creciendo en el sitio de inferior calidad. Por su parte, Rapp et al. (1999) comparando rodales de *Quercus pyrenaica* en un gradiente de precipitación, observaron que la biomasa total aérea fue de 98 Mg ha<sup>-1</sup> en un sitio con 720 mm y de 130,8 Mg ha<sup>-1</sup> en un sitio de 1245 mm de precipitación. Inversamente, ellos informaron que en suelos poco fértiles el gradiente de precipitación no tuvo influencia en la biomasa acumulada. Esto indicaría que en suelos pobres, los nutrientes podrían ser el factor limitante, mientras que en suelos con buena disponibilidad de éstos el factor limitante sería el agua. Para *Nothofagus* no existen antecedentes de acumulación de biomasa según la calidad de sitio, pero Capiel et al. (2005), trabajando con *N. pumilio* creciendo en distintas calidades de sitio en Tierra del Fuego, encontraron que aquellos rodales desarrollados en los mejores sitios (CS I y II) presentaron mayor cantidad de volumen total (1109,6 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>) que aquellos que crecieron en la calidad de sitio más baja (CS V), (386,9 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>). Estas diferencias en volumen seguramente denotan diferencias en biomasa.

Si bien no existen muchos antecedentes en cuanto a la discriminación de los árboles por clase de copa, ésta influiría en la cantidad de biomasa acumulada. Los árboles dominantes al ser más grandes presentan mayor cantidad de biomasa que los árboles suprimidos. En este sentido, Le Goff y Ottorini (2001) trabajando con biomasa subterránea de *Fagus sylvatica*, encontraron diferencias según las clases de copa para los tres diámetros de raíces estudiados. Mientras que los dominantes presentaron una cantidad de 21,1 kg árbol<sup>-1</sup> de raíces, los suprimidos sólo contaron con 0,86 kg árbol<sup>-1</sup>. A su vez, el incremento anual en biomasa de raíces fue de 3,4 kg año<sup>-1</sup> para los árboles dominantes y de 0,064 kg año<sup>-1</sup> para los árboles suprimidos.

#### 1.3.3.2 Partición o distribución de la biomasa en los componentes arbóreos.

Existen en la actualidad fundamentalmente dos teorías acerca del particionamiento de la biomasa en los distintos componentes de las plantas (hojas, tallos, raíces). Una de ellas es la denominada “teoría del particionamiento alométrico”, la cual fue desarrollada por Enquist y Niklas (2002) en sus denominadas “reglas canónicas del particionamiento”. Esta teoría básicamente predice que, luego de la transformación logarítmica de los datos de biomasa, la biomasa de hojas escalaría a la <sup>3</sup>/<sub>4</sub> potencia de la biomasa de los tallos y que la biomasa de los tallos escalaría aproximadamente isométricamente (pendiente  $\alpha = 1$ ) con respecto a la biomasa de raíces (West et al., 1997; Niklas y Enquist, 2002;

Enquist y Niklas, 2002). Esta teoría ha sido evaluada por Niklas y Enquist (2002) a lo largo de un gran espectro de plantas vasculares y cubriendo un amplio rango de tamaño de especies y a pesar de la diversidad en ontogenia, anatomía, preferencias de hábitat y caracteres fenotípicos, los valores de los exponentes estuvieron cercanos a los predichos. Por lo tanto, según la teoría mencionada, la partición proporcional de la biomasa parecería ser insensible a variaciones en las condiciones ambientales como ser la fertilidad, precipitación y temperatura media (Niklas y Enquist, 2002; Cheng et al., 2007) y estaría dado fundamentalmente por el tamaño de las plantas.

La otra teoría existente acerca del particionamiento es la denominada “teoría del particionamiento óptimo” la cual postula que las plantas distribuyen preferencialmente la biomasa en aquellos órganos que están adquiriendo el recurso más limitante (Thornley, 1972; Bloom et al., 1985). Por lo cual, dependiendo del ambiente en donde se desarrollan las plantas, éstas distribuirían más biomasa hacia la parte aérea si el recurso limitante fuera la luz y por el contrario, más biomasa hacia las raíces si el factor limitante fuera el agua o los nutrientes. Existen numerosos trabajos que responden y están a favor de una u otra de estas teorías del particionamiento, por lo que parecería ser que no existe una regla general al respecto. En el caso de árboles individuales de *N. antarctica* no existen antecedentes acerca del estudio del particionamiento de la biomasa y su respuesta a distintos factores. Sin embargo, existen informes de estudios de distribución de biomasa por hectárea para bosques de ñire. Frangi et al. (2004) informaron un total de 30,5 Mg ha<sup>-1</sup> de biomasa subterránea, el cual representó el 12% de la biomasa total para bosques maduros de 200 años.

#### 1.3.4 Cantidad y distribución de nutrientes en los componentes arbóreos

Existen en la actualidad pocos estudios sobre el contenido de nutrientes en rodales de *Nothofagus*. Frangi et al. (2004) informaron para bosques maduros de ñire en Tierra del Fuego, un total de 578, 482, 387, 178 y 116 kg ha<sup>-1</sup> para Ca, N, K, P y Mg, respectivamente, mientras que para lenga los valores fueron superiores: 1235, 1009, 806, 166 y 217 Kg ha<sup>-1</sup> para los mismos nutrientes, respectivamente. Hart et al. (2003) informaron un gradiente diferente para árboles maduros de *N. truncata*: 1336, 742, 556, 195 y 114 kg ha<sup>-1</sup> para Ca, K, N, P y Mg, respectivamente; mientras que Santa Regina (2000) y Rapp et al. (1999) informaron que el orden de cantidad para todos los rodales de *Quercus* era: Ca > N > K > Mg > P > Manganeseo (Mn) > hierro (Fe), variando las cantidades según el sitio estudiado. Estas diferencias pueden deberse a diferencias entre especies o entre sitios.

La cantidad de nutrientes por individuo puede variar según la calidad de sitio donde se desarrollan los árboles. Frangi et al. (2005), trabajando con bosques de *N. pumilio* creciendo en un gradiente altitudinal en Tierra del Fuego, encontró que el total de nutrientes (K, Ca, Mg, N y P) del bosque maduro erecto decreció con la altitud. Aunque ellos no clasificaron a sus rodales de acuerdo a la calidad de sitio, denominaron “bosques altos” a los ubicados a menor altura y “bosques bajos” a los ubicados a una mayor elevación, por lo que estas diferencias en la altura de los árboles están probablemente demostrando diferencias entre calidades de sitio.

La cantidad total de nutrientes que contiene el árbol se distribuye de manera diferencial en los distintos componentes de éste. Frangi et al. (2004) determinaron que la distribución de nutrientes en las raíces a nivel rodal para bosques maduros de ñire en Tierra del Fuego fue de 17, 19, 27, 37 y 48% del total de Ca, N, K, Mg y P, respectivamente. Por su parte, Caldentey (1992) informó que en *N. pumilio* el 59% del Ca se encontraba en la corteza, mientras que el fuste acumuló el 65, 63, 52, y el 67% de K, N, P y Mg, respectivamente. El componente hojas, a pesar de representar solo el 1%

de la biomasa total, contenía el 16% del K y N y el 32% de P. Estos porcentajes están referidos a la biomasa aérea, ya que en este trabajo no se muestreó el componente subterráneo. Hart et al. (2003) informó que el fuste de *N. truncata* contenía la mayor cantidad del P (28%) y K (21%), mientras que las hojas, raíces (> 5 mm) y la corteza contenían la mayor cantidad de N (20%), Mg (18%) y Ca (30%) de todos los componentes, respectivamente. Asimismo, informaron que las proporciones de raíz/tallo para N, P, K, Mg y Ca fueron 0,24; 0,4; 0,34; 0,47 y 0,18, respectivamente. No existen trabajos donde se ajusten relaciones alométricas de distribución de nutrientes para *Nothofagus*, y si bien la teoría del particionamiento alométrico y la teoría del particionamiento óptimo han sido muy difundidas en el estudio de biomasa en otras especies, no lo han sido tanto para el caso de los nutrientes. En este sentido, Niklas y Cobb (2005) presentaron relaciones alométricas de distribución del N y P en los distintos componentes de *Eranthis hyemalis* y encontraron que el N escalaba isométricamente ( $\alpha = 1$ ) al contenido de C de la planta mientras que el P lo hacía a la  $\frac{3}{4}$  potencia del C. Estos autores postulan que esta relación no sería única para esta especie y que de cumplirse en forma generalizada explicaría aspectos importantes de la regulación del crecimiento de las plantas en general.

### 1.3.5 Uso de $^{15}\text{N}$ para el estudio de la dinámica del nutriente en el sistema

En N es considerado el nutriente más limitante en los bosques andino-patagónicos, incluyendo los bosques de ñire (Bertiller et al., 2006; Diehl et al., 2008). Existen en la naturaleza una mezcla de dos isótopos estables de N: el  $^{14}\text{N}$  y el  $^{15}\text{N}$ . El  $^{14}\text{N}$  es el más común y abundante (99,6%), mientras que el  $^{15}\text{N}$  se caracteriza por tener la misma cantidad de electrones y protones que el  $^{14}\text{N}$  (lo que le confiere las mismas propiedades químicas) pero posee más neutrones en el núcleo, lo cual lo hace relativamente más pesado. La abundancia natural del  $^{15}\text{N}$  atmosférico es de 0,366% átomos (Fiedler y Proksch, 1975) y puede usarse como patrón debido a que no sufre variaciones temporales y espaciales significativas. Las aplicaciones de fertilizantes enriquecidos en  $^{15}\text{N}$  (o N marcado) permiten evaluar las transformaciones individuales del N en el suelo, conocer cuál es la fuente de absorción de este nutriente (desde el suelo o desde el fertilizante) (Muñoz et al., 1993; Weinbaum et al., 1978; Millard, 1996) y estimar la importancia de la reserva de N previo a la aparición de las hojas (Khemira et al., 1998; Sánchez, 1999). El método marca el camino de los dos isótopos de N ( $^{14}\text{N}$  y  $^{15}\text{N}$ ) simultáneamente, dando información acerca del sistema (suelo-planta-atmósfera) y estimando las tasas de transformación.

Con el N marcado también es posible realizar estudios acerca de las relaciones que existen entre los distintos componentes de un sistema. Por ejemplo, en un sistema silvopastoril se puede conocer qué proporción de N disponible en el suelo es absorbida por los árboles y qué proporción es captada por el estrato herbáceo, y de este modo entender qué tipo de relaciones se establecen entre estos componentes (procesos de competencia o facilitación). En este sentido, Clinton y Mead (1994) aplicaron  $^{15}\text{N}$  en forma de nitrato de amonio a parcelas de 9 árboles de *Pinus radiata* de dos años acompañados con una pastura de *Dactylis glomerata*, y observaron que la pastura capturó el doble de  $^{15}\text{N}$  que los árboles. Estos autores indicaron que quizás existió una sub-estimación del  $^{15}\text{N}$  absorbido por los árboles ya que parte de éste pudo haber sido almacenado en las raíces y/o en los tejidos conductivos los cuales no fueron analizados. Por otra parte, Soethe et al. (2006), aplicando fertilizante marcado a distintas profundidades radicales determinaron que las concentraciones de  $^{15}\text{N}$  fueron siempre mayores en las plantas que crecían con mayor cantidad de precipitación.

Un proceso de facilitación sería por ejemplo, el aporte de nutrientes de los árboles hacia el estrato herbáceo mediante la caída de hojarasca. Si este aporte positivo superara aquellos efectos negativos como ser la competencia por luz y/o agua, la facilitación sería el proceso dominante. En este sentido, Neto et al. (2008) fertilizaron árboles de pera de 4 años de edad con hojas senescentes (de estos mismos árboles) enriquecidas con  $^{15}\text{N}$ , y encontraron que 5 meses después de la aplicación, las hojas y tallos nuevos presentaron cerca del 50% de la cantidad original de  $^{15}\text{N}$ , lo cual confirmó una contribución significativa de N por medio de la caída de hojarasca hacia el suelo.

Actualmente no existen antecedentes de la dinámica de movilización de N incorporado en árboles de ñire. Esta información cobra importancia en sistemas silvopastoriles para conocer hacia qué componente del sistema (árbol o estrato herbáceo) es transportado el N absorbido en una temporada de crecimiento y poder inferir qué tipos de relaciones (facilitación o competencia) predominan entre los componentes de estos sistemas.

### 1.3.6 Importancia del conocimiento de la dinámica de nutrientes: pautas para un manejo sustentable

Debido a que el ñire es utilizado para leña y postes bajo un esquema de uso de sistema silvopastoril, es importante conocer qué cantidad de nutrientes se acumulan en estos árboles en función del tiempo para definir pautas de manejo sustentables. Por ejemplo, a partir de dicha información se podrá inferir el impacto de la exportación de nutrientes por la extracción de árboles del sistema, siendo la cosecha tradicional la extracción del fuste completo con la corteza. La importancia del acopio de elementos minerales en los componentes finos de la biomasa (copa y corteza) hace que la remoción de nutrientes de los ecosistemas sea muy dependiente de los métodos de corte utilizados (Loumeto, 1986; Judd, 1996). Santa Regina (2000) informó que, como las hojas contenían una importante proporción de algunos nutrientes, la cosecha del árbol completo impactaría con mayor magnitud en la pérdida de nutrientes del ecosistema comparado con el método de extraer solo los fustes. Del mismo modo, Wang et al. (1996) propusieron que en rodales de *Betula papyrifera* sería conveniente dejar en el terreno todo el componente hojas, ramas finas y corteza, por ser éstos los que presentaban mayor concentración de nutrientes, y de esta manera minimizar la exportación del sistema. Goya et al. (2003) comparando distintos métodos de extracción de *Pinus taeda* en Misiones informaron que dejar en terreno los componentes finos implicaba exportar el 65% del N, 52% del P, 73% del K y 75% del Mg del contenido total de nutrientes de la biomasa aérea, mientras que la extracción del árbol completo elevaba los porcentajes de exportación a 88% del Ca, 90% del Mg, 94% del K, 77% del P y 83 % del N. Du Toit (2008) comparando distintos tratamientos silvícolas en rodales jóvenes de *Eucalyptus grandis*, encontró que en el tratamiento donde se removió completamente la hojarasca del suelo, la productividad primaria neta se redujo entre un 20 y un 40% según el componente fuera raíces, hojas o fuste. Esta disminución en el crecimiento puede atribuirse a una disminución en el aporte de nutrientes en comparación a los otros tratamientos. Asimismo, Vitousek y Matson (1985) evaluando distintas prácticas de manejo en plantaciones de Pino concluyeron que la mineralización neta del N era menor cuando se realizaba la cosecha del árbol completo que cuando se retiraban solo los fustes. Esto indicaría que la remoción de los componentes hojas y ramas finas, relativamente ricos en N, decrecía el potencial para la mineralización del N, durante los dos años posteriores a la intervención.

El conocimiento de la cantidad y distribución de los nutrientes brinda información útil para conocer, entre otras cosas i) el aporte anual de nutrientes al suelo a través de la caída de hojarasca, ii) en sistemas silvopastoriles, si los árboles facilitan el crecimiento o compiten con el estrato herbáceo circundante, iii) la máxima extracción de árboles que no implique un riesgo en la sustentabilidad del sistema a largo plazo, y iv) cuál es la magnitud del aporte nutricional del componente radicular arbóreo que queda en el suelo una vez que han sido cosechados los fustes.

#### 1.4 Objetivos e Hipótesis de trabajo

De los antecedentes expuestos se desprende la falta de conocimiento sobre importantes aspectos que hacen a la ecología de *N. antarctica*. Consecuentemente, el objetivo general de la presente tesis es “*evaluar la dinámica de biomasa y macro nutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg) en bosques de N. antarctica creciendo en condición de bosques puros y bajo la implementación de un sistema silvopastoril*”. Este tipo de información permitiría generar pautas de manejo que tiendan a la sustentabilidad de estos sistemas. Para el desarrollo de este estudio, del objetivo general se desprenden 4 objetivos específicos, cada uno de los cuales será desarrollado junto con sus respectivas hipótesis en capítulos particulares de esta tesis. Los objetivos específicos son:

**Objetivo específico N° 1:** Evaluar los efectos de la edad y clase de copa en la cantidad y partición de la biomasa total en árboles de *N. antarctica* creciendo en distintas calidades de sitio y determinar si esa partición se ajusta a patrones alométricos definidos.

##### **Preguntas asociadas:**

Se pretenden resolver tres cuestiones principales:

- a) Árboles individuales de *N. antarctica*, ¿presentan patrones alométricos de distribución de biomasa?
- b) De existir estos patrones, ¿concuerdan con los predichos por Niklas y Enquist (2002) en sus denominadas reglas canónicas?
- c) La clase de copa y la calidad de sitio donde se desarrollan los árboles, ¿influyen en los patrones de distribución de biomasa?

**Objetivo específico N° 2:** Determinar la influencia de la edad y la clase de copa en la concentración de los principales nutrientes (N, P, K, Ca, S, Mg) en los distintos componentes aéreos y subterráneos de árboles individuales de *N. antarctica* desarrollándose en un gradiente de calidades de sitio.

##### **Hipótesis asociadas:**

“La concentración de nutrientes en los distintos compartimentos de los árboles de ñire varía según la edad, presentando los árboles más jóvenes concentraciones mayores que los árboles maduros, en todas las clases de sitio estudiadas”.

“Los árboles dominantes presentarán mayores concentraciones de nutrientes que los suprimidos, y estas diferencias se harían más notorias en el sitio de mejor calidad, donde los dominantes aprovecharían mejor el aumento de la disponibilidad de recursos”.

**Objetivo específico N° 3:** Estudiar el contenido total de nutrientes en árboles individuales a lo largo del tiempo para distintas condiciones de copa, y establecer cómo la distribución de los mismos en los distintos componentes arbóreos varía según la edad, la clase de copa y el sitio donde se desarrollan.

**Hipótesis asociadas:**

“La partición de los nutrientes entre los distintos componentes arbóreos diferiría según cada nutriente en particular con patrones de distribución alométricos específicos que no necesariamente concuerdan con los patrones encontrados para la distribución de biomasa”.

“La clase de sitio influiría fuertemente en la distribución de nutrientes, determinando que en los mejores sitios se destine mayor cantidad de recursos hacia las partes aéreas”.

“En todas las clases de sitios, los árboles dominantes presentarían las mayores cantidades de nutrientes, y la distribución de éstos en los distintos componentes sería distinta para las diferentes clases de copa, derivando los suprimidos mayor cantidad de recursos hacia los órganos fotosintéticos, en pos de solventar el factor limitante luz”.

**Objetivo específico N° 4:** Evaluar la dinámica del N entre los componentes suelo, estrato herbáceo y árboles en sistemas silvopastoriles y detectar procesos de competencia o facilitación entre ellos. Asimismo, estimar la distribución del N absorbido en los distintos órganos aéreos y subterráneos tanto del componente herbáceo como del arbóreo.

**Hipótesis asociadas:**

“En ñirantales de uso silvopastoril en CS III de la provincia de Santa Cruz predomina el efecto de facilitación del N por parte de los árboles hacia el estrato herbáceo del sotobosque”.

## 1.5 Organización de la Tesis

La presente tesis consta de una introducción (Capítulo 1) y 5 capítulos. Cada capítulo (con excepción del último) se desarrolla en relación a un objetivo específico (OE) con sus respectivas hipótesis. El Capítulo 2 trata el tema de cantidad y particionamiento de biomasa en árboles de *N. antarctica* (OE N° 1); mientras que el Capítulo 3 estudia la concentración de nutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg) en los distintos componentes arbóreos (OE N° 2) para árboles de distintas edades y clases de copa, creciendo en distintas calidades de sitio. Por su parte, el Capítulo 4 abarca el contenido total de N, P, K, Ca, S y Mg por árboles individuales como así también la distribución de éstos en los distintos componentes arbóreos y las relaciones raíz/tallo de cada uno de ellos para distintas edades y condiciones de sitio (OE N° 3). El Capítulo 5 enfoca el estudio de *N. antarctica* desde una perspectiva de uso silvopastoril y se tratan de inferir las relaciones existentes en el sistema para los componentes suelo, estrato herbáceo y árboles en cuanto a la dinámica de absorción y distribución del N (OE 4). Por último, en el Capítulo 6 se realiza una discusión y análisis general de los resultados obtenidos en todos los capítulos.

**Capítulo 2. Acumulación y distribución de biomasa en  
árboles de *Nothofagus antarctica* creciendo en un  
gradiente de calidades de sitio en Patagonia.**

## 2.1 Introducción

Contar con información acerca de la cantidad de biomasa que acumulan los árboles que integran un sistema forestal es importante como base para diversos estudios como ser la dinámica y secuestro de carbono para modelos de cambio climático (Brown y Lugo, 1982; Dixon et al., 1994; Binkley et al., 2004), características de las adaptaciones de los árboles al ambiente (Bradshaw, 1965; West-Eberhard, 2003) y para evaluar los impactos de las distintas prácticas de manejo silvícolas en la productividad del sitio (Jonson y Todd, 1998; Santa Regina, 2000). En este sentido, es importante destacar que en la mayoría de los estudios de biomasa no se evalúa el componente subterráneo debido a lo difícil y laborioso que es trabajar con raíces, especialmente en individuos de gran tamaño. Sin embargo, el componente radical puede significar una porción importante de la biomasa total y del conjunto de carbono, por lo que su no inclusión subestima fuertemente la productividad de estos sistemas (Kurz et al., 1996; Cairns et al., 1997; Peichl y Arain, 2007). Numerosos factores como ser la edad de los árboles, la clase de copa (dominante, codominante, intermedio, suprimido) y la calidad de sitio donde se desarrollan pueden influir en la acumulación de biomasa (Wang et al., 1996, Le Goff y Ottorini, 2001; Castilho et al., 2006). En este sentido, mientras los efectos de la edad y el sitio han sido más documentados, no muchos trabajos evalúan el efecto de la clase de copa en la acumulación de biomasa, a pesar que las diferencias encontradas entre árboles dominantes y suprimidos han sido importantes, tanto en acumulación de biomasa como en el aporte relativo que realiza cada clase de copa al crecimiento del rodal (Binkley, 2004; Binkley et al., 2006). Otro aspecto importante en el estudio de biomasa es el particionamiento de ésta entre los distintos componentes de las plantas (tallos, hojas, raíces). En este contexto, algunos autores (Huxley y Teissier, 1936; Hunt, 1990) postulan que existen relaciones alométricas consistentes entre los distintos órganos de las plantas. Según esta teoría, la distribución de la biomasa está gobernada principalmente por el tamaño de la planta y es determinada por una función exponencial de la forma  $Y_1 = \beta Y_2^\alpha$  donde  $Y_1$  e  $Y_2$  son dos variables interdependientes (por ejemplo la biomasa del tallo y las raíces),  $\beta$  es la constante alométrica y  $\alpha$  es el exponente. Este exponente, también denominado coeficiente alométrico (Hunt, 1990), determina por ejemplo como la proporción raíz: tallo cambia con el tamaño de la planta. Cuando  $\alpha = 1$  la ecuación describe una relación isométrica, es decir, una que representa una línea recta tanto en ejes lineales como logarítmicos, mientras que si  $\alpha \neq 1$  describe una relación alométrica, es decir, una que representa una línea recta solo en ejes logarítmicos. Posteriormente, Niklas y Enquist (2002) postularon “las reglas canónicas” del particionamiento o la “teoría del particionamiento alométrico” para explicar los patrones generales de distribución de la biomasa en los distintos órganos de las plantas. Estas reglas predicen que luego de la transformación logarítmica de los datos de biomasa ( $\log Y_1 = \log \beta + \alpha \log Y_2$ ), la biomasa foliar escalaría a la  $3/4$  potencia de la biomasa del tallo ( $\alpha = 0,75$ ) y que, a su vez, la biomasa del tallo escalaría isométricamente ( $\alpha = 1$ ) con respecto a la biomasa de raíces (West et al., 1997; Niklas y Enquist, 2002; Enquist y Niklas, 2002). Una característica importante de estas relaciones es que parecerían ser insensibles a las variaciones en las condiciones ambientales como ser la precipitación y temperatura media (Cheng et al., 2007). El único parámetro que varía según las especies es  $\beta$ , cuyo valor permite estimar la cantidad absoluta de biomasa de los diferentes componentes arbóreos (Enquist y Niklas, 2002). Sin embargo, a pesar de que estas reglas han sido derivadas de un gran compendio de datos de biomasa arbórea compilado por Cannell (1982), Robinson (2004) postuló que estas no son universalmente aplicables y que muestran una gran discrepancia entre la biomasa radical medida y la

predicha en ecosistemas forestales. El indicó que este hecho estaría relacionado con los problemas prácticos en la toma de muestras de raíces y biomasa de hifas en árboles grandes, las cuales serían subestimadas. Otra teoría muy popular acerca del particionamiento de la biomasa en los distintos componentes, es la denominada “teoría del particionamiento óptimo” la cual postula que las plantas distribuirían preferentemente la biomasa hacia aquellos órganos que se encuentran cosechando el o los recursos más limitantes para el crecimiento (Thornley, 1972; Bloom et al., 1985). Esto significaría que, dependiendo del ambiente en donde se desarrollan las plantas, éstas colocarían mayor proporción de biomasa hacia los órganos aéreos (hojas por ejemplo) si el recurso limitante fuera la luz y más hacia las raíces si el factor limitante fueran el agua o los nutrientes. Esta predicción representa una aparente contradicción con la teoría alométrica la cual postula que la relación raíz: tallo está regulada por el tamaño total de la planta, siguiendo una relación escalar característica de cada especie (Müller et al., 2000). Para muchas especies, el coeficiente alométrico de raíz: tallo determina que las plantas pequeñas, ya sea debido a que son jóvenes o por que se encuentran bajo la influencia de cualquier factor que limita el crecimiento, tienen una mayor proporción de raíces que las plantas adultas o no estresadas. En cambio en la teoría del particionamiento óptimo, las condiciones ambientales son el principal determinante de la relación raíz: tallo de las plantas.

Los esfuerzos en investigación se han focalizado muchas veces en tratar de predecir la biomasa subterránea a partir de mediciones de los componentes aéreos, los cuales contribuyen a estimar el comúnmente faltante de información de la biomasa subterránea en los estudios ecológicos. En este sentido, el uso de herramientas alométricas sería de suma utilidad para predecir la distribución de la biomasa en los distintos componentes de las plantas. En este contexto, se estudió la acumulación y particionamiento de la biomasa en árboles individuales de *N. antarctica* para resolver tres cuestiones principales:

- a) árboles individuales de *N. antarctica*, ¿presentan patrones alométricos de distribución de biomasa?
- b) De existir estos patrones, ¿conducen con los predichos por Niklas y Enquist (2002) en sus denominadas reglas canónicas?
- c) La clase de copa y la calidad de sitio donde se desarrollan los árboles, ¿influyen en los patrones de distribución de biomasa?

Para resolver estas cuestiones el objetivo de este capítulo fue evaluar los efectos de la edad y clase de copa en la acumulación y particionamiento de la biomasa total en árboles de *N. antarctica* creciendo en un gradiente de calidades de sitio y determinar si el particionamiento de la biomasa se ajusta a patrones alométricos definidos.

## 2.2 Materiales y Métodos

### 2.2.1 Sitio de Estudio.

La toma de muestras se realizó en el veranos 2006- 2007 en distintos rodales puros de *N. antarctica* que crecían en forma natural en el SO de la provincia de Santa Cruz, Argentina, en tres calidades de sitio (CS) diferentes, definidas por la altura de árboles maduros dominantes de ñire. En este sentido, sitios de alta, mediana y baja calidad estuvieron representados por las clases de sitio III, IV y V respectivamente, según la clasificación propuesta por Lencinas et al. (2002). En CS III, ubicado en la Estancia “Cancha Carreras” (51° 13' 21" S, 72° 15' 34" O), los árboles maduros dominantes

alcanzan una altura de entre 8 y 10 m, mientras que en CS IV, que se encuentra en las inmediaciones de la ciudad de Río Turbio (51° 34' S, 72° 14' O), los árboles maduros dominantes alcanzan una altura de entre 6 y 8 m. Por último, la CS V se encuentra ubicada en la Estancia "La Conversada" (51° 40' 59" S, 72° 15' 56" O) y representa un sitio más marginal, expuesto a fuertes vientos y con suelos rocosos, donde la altura de los árboles maduros dominantes no supera los 5,3 m.

El clima en toda la zona es templado frío con una temperatura media anual entre 5,5 y 8° C y la precipitación media anual se incrementa de Este a Oeste desde aproximadamente 300 a 800 mm (Oliva et al., 2001). Las características climáticas de cada clase de sitio en particular fueron derivadas del software Worldclim (Hijmans et al., 2005) por carecer en la zona de estaciones meteorológicas. Los suelos del área de estudio pertenecen al orden Molisoles (haploboroles énticos), y para su caracterización en cada clase de sitio se tomaron muestras al azar de los horizontes 5-20 cm; 20-40 cm y 40-60 cm de profundidad antes del inicio del estudio, a razón de 30 muestras por profundidad con un barreno y cada muestra a su vez estaba compuesta por tres submuestras correspondientes a tres tomas con el barreno. Dichas muestras fueron secadas al aire, tamizadas y se midió el contenido nitrógeno (N) total, carbono orgánico (CO), textura, cationes intercambiables (Ca, K y Mg), fósforo (P) extraíble, pH y resistencia de la pasta. El carbono orgánico se determinó de acuerdo a Kurmies (espectrofotometría) posterior a la oxidación húmeda en medio ácido (Houba et al., 1988); el contenido de nitrógeno total se determinó por método Kjeldhal; el contenido de fósforo disponible (ppm) por el método de Truog (Sparks, 1996). Los cationes intercambiables (Ca y K) se midieron con una solución extractante de acetato de amonio, posteriormente el K se determinó por espectrofotometría de llama y el Ca se obtuvo a través de colorimetría con solución de EDTA 0,01 N. El pH se obtuvo por medición potenciométrica en pasta saturada con agua y la conductividad eléctrica por conductimetría del extracto de saturación con agua (Richards, 1954). La determinación de textura se realizó a través del método densimétrico de Bouyoucos y tamizado de las fracciones de arena.

### 2.2.2 Caracterización de los rodales de *N. antarctica*.

En cada clase de sitio se eligieron rodales en distintas fases de desarrollo o clases de edades: fase de regeneración (árboles entre 5 y 20 años), fase de crecimiento óptimo (árboles entre 21 y 110 años) y fase de envejecimiento (árboles de entre 111 y 220 años), de donde se extraerían los individuos representativos para el muestreo. Se efectuó la caracterización del estrato arbóreo de los distintos rodales a partir de parcelas circulares de 500 m<sup>2</sup> en las cuales se midió: diámetro a la altura del pecho, (DAP, medido a 1,3 m del nivel del suelo, en cm), altura total (m) y área basal del rodal (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Asimismo, siguiendo la clasificación propuesta por Kraft (1884), cada individuo fue discriminado según su clase de copa en:

dominantes (D): cuando la copa se eleva por encima del nivel general de dosel superior del bosque, quedando expuestos a la radiación total en su parte superior y en forma parcial en sus partes laterales;

codominantes (C): de menor altura que los primeros, reciben la luz sólo en la parte superior, siendo confinados por los dominantes en las partes laterales;

intermedios (I): la copa se encuentra en una posición subordinada y sujeta a una competencia lateral por las otras dos clases anteriores; pudiendo recibir alguna porción de luz directa por su parte superior y a través de las aberturas del dosel principal;

suprimidos (S): árbol que se encuentra totalmente por debajo de los otros miembros de la comunidad vegetal y casi no recibe luz directa, sobreviviendo gracias a la luz que puede filtrarse por pequeños orificios del dosel superior. En general mucho más débiles y de crecimiento más lento. Esta clasificación se ha mostrado satisfactoria en otros estudios de contenido de carbono y nutrientes en *N. antarctica*, presentándose como una alternativa a considerar en la clasificación de los individuos (Peri et al., 2010; Peri et al., 2005b).

Para caracterizar las estructuras de edades de los rodales de este estudio, a cada árbol se le extrajeron muestras con un barreno de Pressler, a la altura del tocón, para el conteo de anillos y así establecer la edad. En caso de presencia de pudriciones, la edad de la sección faltante fue estimada utilizando las funciones de crecimiento en diámetro elaboradas para ñire en distintas clases de sitio (Martínez Pastur et al., 2005c).

### 2.2.3 Determinación de biomasa

La biomasa arbórea fue determinada mediante mediciones directas de rodales homogéneos creciendo en clases de sitio III, IV y V. En cada clase de sitio se muestrearon, mediante el método destructivo, 36 árboles, distribuidos de la siguiente manera: 12 árboles en regeneración, 12 árboles en crecimiento óptimo y 12 árboles en envejecimiento. Asimismo, dentro de cada clase de edad, se tomaron tres individuos (repeticiones) por cada clase de copa: 3 dominantes, 3 codominantes, 3 intermedios y 3 suprimidos (Figura 2.1).

Figura 2.1. Árboles de *N. antarctica* correspondientes al rodal en fase de regeneración.

De izquierda a derecha: diferencias entre clases de copa, dominante, codominante y suprimido.



A cada árbol seleccionado se le midió la altura total, el DAP y su edad mediante el conteo de anillos a la altura del tocón. El fuste se trozó a las siguientes alturas: 0,1 m

(tocón), 1,0 m, 1,3 m y luego cada 1,0 m hasta una punta fina de 10 mm. En cada troza se midió diámetro mayor y menor, longitud, espesor de la corteza, diámetro de duramen y área de podredumbre (Figura 2.2). El volumen total del fuste, del fuste sin corteza, del duramen y de la podredumbre se calculó mediante la fórmula de Smalian:

Volumen Total =  $(\text{Diámetro mayor} + \text{Diámetro menor}/2)^2 \times \pi/4 \times \text{longitud de troza}$ .

La albura se obtuvo por diferencia. Asimismo, debido a que tanto la densidad como la concentración de nutrientes puede variar a lo largo del fuste de cada árbol se tomaron tres rodajas pertenecientes al tramo inicial, tramo medio y tramo final y se las separó en corteza, albura, duramen y podredumbre. De cada componente individual se determinó la densidad por desplazamiento de agua y la biomasa de cada componente se calculó multiplicando el volumen por su densidad correspondiente. El componente fuste está integrado por la suma de los componentes corteza, albura, duramen y podredumbre, en caso de existir.

La biomasa de las ramas gruesas (> 10 mm) se estimó mediante el mismo procedimiento.

Figura 2.2. Vista transversal de un árbol maduro de *N. antarctica*. Se visualizan bien definidos los componentes albura, duramen, corteza y pudrición marrón.



La totalidad de ramas finas (<10 mm) y de hojas se pesaron a campo (peso fresco) y se tomaron tres muestras al azar de 500 gramos por árbol para conocer la proporción de ramas finas y hojas. Dichas muestras se secaron en estufa a 65° hasta peso constante (peso seco) para determinar su biomasa.

El muestreo de raíces se hizo mediante la excavación de las mismas en forma manual con palas. Se comenzó a partir del fuste y se siguió horizontalmente todo el largo de las raíces principales (llegando a una longitud máxima de 12 m desde el fuste). La profundidad de excavación fue de entre 0,5 y 0,6 m dependiendo del sitio. Una vez excavado todo el perímetro siguiendo las raíces principales y con éstas al descubierto, se descalzó el árbol del terreno y se separaron del fuste las raíces principales con motosierra. A su vez, se recolectaron cuidadosamente todas las raíces medias y finas que se desprendían de las primeras. Todas las raíces se separaron en tres clases: raíces finas (<2 mm), raíces medias (<30 mm) y raíces gruesas (>30 mm), midiéndolas con un calibre. Las raíces de cada clase fueron limpiadas con la utilización de cepillos para eliminar la tierra adherida, se pesó en fresco y se tomaron muestras para determinar el

peso seco (Figura 2.3). Un detalle a considerar es que no se realizó una separación de las raíces finas vivas de muertas, pudiendo este hecho provocar una leve sobreestimación de la biomasa radicular de árboles individuales de ñire.

Aunque el método de excavación no es muy preciso para determinar la cantidad de raíces finas (Lõmhus y Oja, 1983; Lõmhus et al., 1991), éstas representan una ínfima proporción de la biomasa total, por lo que el error de muestreo no es considerado importante (Le Goff y Ottorini, 2001). Laclau et al. (2000), trabajando con clones de *Eucalyptus* indicaron que el impacto de una mala estimación al no utilizar los cilindros para muestrear raíces finas sería limitado, debido a que esta fracción representa menos del 10 % de la biomasa subterránea y menos del 2 % de la biomasa total. En concordancia, de los datos publicados por Frangi et al. (2004) se deduce que la fracción de raíces finas en *N. antarctica* correspondía a un 1,2% de la biomasa total y a un 9,8% de la biomasa subterránea en bosques de Tierra del Fuego.

Figura 2.3. Excavación de raíces de árboles de *N. antarctica* en Clase de Sitio IV (altura dominante entre 6 y 8 metros).



#### 2.2.4 Relaciones de partición de la biomasa

Para estudiar los patrones de partición de la biomasa, los datos fueron transformados a escala logarítmica en base 10 y se ajustaron funciones alométricas. Estas funciones grafican la biomasa total aérea ( $M_A$ ) vs. biomasa de raíces ( $M_R$ ), biomasa de tallos o fuste ( $M_T$ ) vs.  $M_R$ , biomasa de hojas ( $M_H$ ) vs.  $M_T$  y  $M_H$  vs.  $M_R$ . El ajuste de funciones se realizó tanto para todos los datos juntos como discriminados según la clase de sitio y clase de copa.

#### 2.2.5 Análisis estadísticos

Las diferencias en cantidad de biomasa según la edad, clase de copa y clase de sitio fueron detectadas por análisis de la varianza (ANOVA) y las medias fueron separadas usando el test de mínima diferencia significativa (MSD) a un valor  $p < 0,001$ , con el paquete estadístico Genstat (Genstat 5, 1995). Es importante destacar que las clases de

sitio no fueron replicadas, por lo que estos datos constituyen pseudo-réplicas. En consecuencia, todas las tendencias referidas a calidad de sitio son solo aplicables a los sitios particulares analizados en este estudio (Hurlbert, 1984).

Para las relaciones de particionamiento de la biomasa se utilizaron regresiones estandarizadas al eje principal (standardized major axis) para ajustar las pendientes de dichas regresiones (el componente exponencial  $\alpha_{SMA}$ ) y la constante alométrica ( $\beta_{SMA}$ ) utilizando el paquete estadístico SMATR para el software R (Warton et al., 2006). Se prefiere este modelo de regresión en vez de la regresión común cuando las variables de interés son biológicamente interdependientes, sujetas a errores de medición, y cuando se quieren estudiar relaciones funcionales en lugar de predictoras (Warton et al., 2006). Este tipo de regresiones también son conocidas con el nombre de regresiones tipo II o regresiones del eje reducido; sin embargo Warton et al. (2006) desalientan el uso de estos términos al entender que producen confusión y no son específicos. Las diferencias entre las pendientes según la calidad de sitio y la clase de copa fueron analizadas mediante ANOVA y las diferencias significativas fueron separadas utilizando el test de mínima diferencia significativa (MSD) a un valor  $p < 0,001$ .

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Características ambientales de los sitios estudiados

De los datos derivados del software Wordclim se pudo observar que la clase de sitio III muestra la precipitación media anual más alta ( $563 \text{ mm año}^{-1}$ ) y el menor déficit anual de agua ( $-422,4 \text{ mm año}^{-1}$ ). En el otro extremo, la clase de sitio V presenta la menor precipitación media anual ( $335 \text{ mm año}^{-1}$ ) y el mayor déficit de agua anual ( $-177,4 \text{ mm año}^{-1}$ ) (Tabla 2.1). Con respecto a las características del suelo, todos los sitios presentaron alrededor del 50% de arena y la máxima distribución de raíces fue de 0,6 m para CS III y IV y de 0,5 m para CS V. La concentración de nutrientes en general decrece con la profundidad en los tres sitios. La clase de sitio III presenta mayores concentraciones de C y N a lo largo de todo el perfil, mientras que las clases de sitio IV y V presentan mayores concentraciones de P, K, Mg en los primeros horizontes del suelo. Asimismo, la mayor concentración de Ca se observó en la CS IV a nivel superficial. La relación C/N fue casi el doble en la CS V (18,0) comparado con en el mejor sitio (9,5) en los primeros cm de profundidad, diferencia que se incrementó hasta los 20 cm. (Tabla 2.1).

Tabla 2.1 Características climáticas y de suelo de los sitios de baja calidad (CS V), mediana calidad (CS IV) y alta calidad (CS III), para *N. antarctica*.

	<b>Clase de Sitio III</b>				<b>Clase de Sitio IV</b>			<b>Clase de Sitio V</b>		
	T° media anual: 5,9°C				T° media anual: 5,4 °C			T° media anual: 5,0 °C		
	Precipitación: 563 mm año <sup>-1</sup>				Precipitación: 422 mm año <sup>-1</sup>			Precipitación: 335 mm año <sup>-1</sup>		
	Evapotranspiración: 985,4 mm año <sup>-1</sup>				Evapotranspiración: 1210,1 mm año <sup>-1</sup>			Evapotranspiración: 1512,4 mm año <sup>-1</sup>		
	*DAA: -422,4 mm año <sup>-1</sup>				DAA: -788,1 mm año <sup>-1</sup>			DAA: -1177,4 mm año <sup>-1</sup>		
Profundidad (cm)	1-5	5-20	20-40	40-60	1-5	5-20	40-60	1-5	5-20	40-50
Arcilla (%)	-	8,0	8,2	14,5	-	20	20	-	26,0	25,0
Limo (%)	-	36,2	35,9	24,7	-	30	60	-	22,5	19,9
Arena (%)	-	55,8	55,9	60,8	-	50	20	-	51,5	55,1
pH	5,6	4,8	4,8	4,6	6,1	4,8	4,8	5,6	4,7	4,5
Resistencia (ohm.cm)	3345	7695	10764	13226	4170	8800	5810	5430	7690	10445
C orgánico (%)	16,2	5,6	3,5	2,6	14,2	1,1	0,42	9,38	3,16	1,50
N total (%)	1,7	0,598	0,332	0,227	0,867	0,088	0,046	0,519	0,281	0,189
Relación C/N	9,5	3,34	10,5	11,4	16,4	12,5	9,1	18,1	11,2	7,9
P truog (ppm)	16,0	23,5	10,7	10	129	12	6	66	25	6
K (cmol <sup>-</sup> kg <sup>-1</sup> )	0,9	0,37	0,2	0,4	4,2	0,3	0,1	1,3	0,9	0,5
Ca (cmol <sup>+</sup> kg <sup>-1</sup> )	42,6	21,4	16,3	12,6	52,4	11,3	20,7	24,6	8,5	5,1
Mg (cmol <sup>+</sup> kg <sup>-1</sup> )	2,8	5,0	2,5	1,7	10,6	4,2	8,0	6,3	2,3	2,1

\* DAA: déficit de agua anual (precipitación – evapotranspiración); T°: temperatura

### 2.3.2 Características de los rodales estudiados

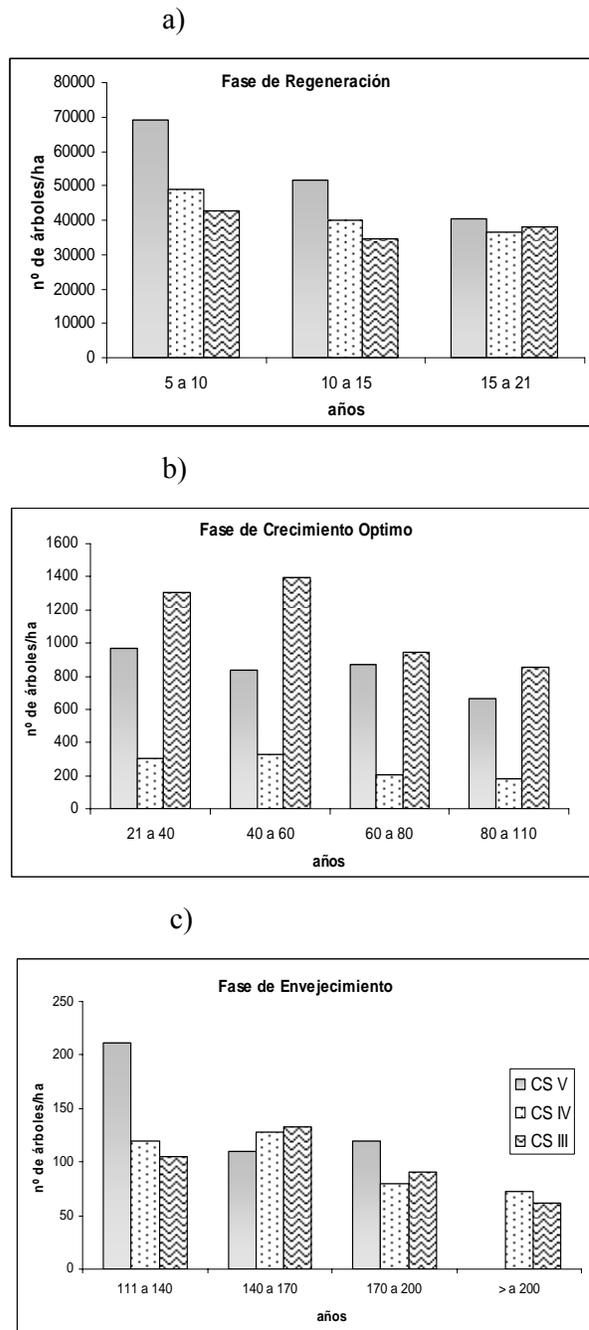
La Tabla 2.2 muestra las características dasométricas de los rodales estudiados. La densidad arbórea decreció con la edad en los tres sitios. El DAP medio también varió con la edad y en general presentó menores valores en la clase de sitio más baja. Si bien se observan diferencias según el sitio, las mismas no siempre fueron significativas, sobre todo en las clases de edades de regeneración y crecimiento óptimo. La altura media total por ejemplo, no varió entre los tres sitios en la clase de edad de regeneración, mientras que en crecimiento óptimo solo los árboles creciendo en el peor sitio obtuvieron significativamente una altura menor al resto, y en envejecimiento se diferenciaron los árboles del mejor con los del peor sitio solamente. Sin embargo, se debe destacar que lo que denota las diferencias entre calidades de sitio es la altura de los árboles dominantes, ya que si se comparan las características medias de los rodales no suelen encontrarse diferencias significativas.

Tabla 2.2. Características medias de los rodales de *N. antarctica* muestreados, en sitios de baja calidad (CS V), mediana calidad (CS IV) y alta calidad (CS III) en Patagonia, Argentina. Diferentes letras indican diferencias significativas entre rodales de una misma clase de edad creciendo en distintos sitios.

Clase de Sitio	Clase de edad	Densidad (árboles ha <sup>-1</sup> )	Altura (m)	DAP (cm)	Área Basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	% de clases de copa			
						D	C	I	S
CS III	5 -20	40050 ± 2459	1,5 ± 0,5 a	1,7 ± 1,0 ab	44,5 ± 4,8 a	24	26	30	20
	21-110	5820 ± 1088	5,8 ± 0,8 a	9,5 ± 3,0 a	31,3 ± 3,9 a	28	30	28	14
	120-220	390 ± 89	8,4 ± 1,5 a	26,8 ± 6,8 a	38,8 ± 4,1 a	40	28	25	7
CS IV	5 -20	23500 ± 1504	1,2 ± 0,4 a	3,0 ± 0,3 a	39,4 ± 3,8 a	21	17	28	34
	21-110	4950 ± 980	4,3 ± 0,7 a	8,8 ± 1,0 a	28,7 ± 6,8 a	30	26	23	21
	120-220	460 ± 55	6,2 ± 1,6 ab	23,6 ± 5,5a	30,8 ± 5,6 ab	35	30	22	13
CS V	8-20	161200 ± 10800	1,1 ± 0,6 a	2,0 ± 0,3 b	32,3 ± 3,1 b	20	24	25	31
	21-110	5540 ± 2300	2,7 ± 0,8 b	8,0 ± 0,2 a	29,3 ± 2,3 a	25	28	24	23
	120-180	440 ± 35	5,3 ± 0,3 ab	20,2 ± 5,0 a	25,4 ± 2,7 b	36	27	23	14

Las frecuencias de edades que conforman cada clase de edad en los distintos rodales muestran que la en clase de sitio más baja (CS V) en fase de regeneración predominan los árboles de entre 5 y 10 años, en fase de crecimiento óptimo la distribución es más homogénea, existiendo aproximadamente la misma cantidad de árboles entre las edades de 21 y 100 años, y que en la fase de envejecimiento predominan los árboles de entre 111 a 140 años (Figura 2.4). Se observa además que en este sitio no existen árboles con edad superior a los 200 años, mientras que en los otros dos sitios sí. En el otro extremo, en la clase de sitio de mejor calidad (CS III), la distribución del número de árboles según las clases de edades es más homogénea en la fase de regeneración y envejecimiento respecto al peor sitio. En crecimiento óptimo predominan árboles de entre 40 a 60 años seguidos por árboles de entre 21 a 40 años (Figura 2.4).

Figura 2.4. Estructura de edades de los rodales de *Nothofagus antarctica* estudiados en distintos sitios y en a) fase de regeneración, b) fase de crecimiento óptimo y c) fase de envejecimiento.



### 2.3.3 Biomasa de los componentes arbóreos

Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,001$ ) en la cantidad de biomasa por individuo según la edad y clase de copa de los árboles en todos los sitios estudiados (Tabla 2.3). Los árboles maduros siempre presentaron mayor cantidad de biomasa comparada con aquella de árboles más jóvenes. En todos los casos se encontró el siguiente gradiente de acumulación entre clases de copa: dominantes > codominantes > intermedios > suprimidos (Tabla 2.3). Los componentes arbóreos que presentaron

mayor cantidad de biomasa fueron los fustes y las raíces gruesas (Tabla 2.3). Por ejemplo, los fustes de árboles maduros dominantes presentaron 329,3, 240,5 y 126,6 kg árbol<sup>-1</sup> para la clase de sitio III, IV y V respectivamente, mientras que los suprimidos de la misma edad acumularon un total de 50,0, 33,1 y 23,7 kg árbol<sup>-1</sup> en clase de sitio III, IV y V, respectivamente.

El componente subterráneo representó una fracción importante de la biomasa total y éste se incrementó con la edad. Por ejemplo in CS III, las raíces de los árboles dominantes incrementaron de 11,1 kg árbol<sup>-1</sup> en edades tempranas hasta 121,2 kg árbol<sup>-1</sup> en árboles maduros. La contribución relativa de la biomasa de raíces a la biomasa total decreció con la edad, y la magnitud de este cambio varió según el sitio, siendo más evidente en CS III que en CS V. Los componentes subterráneos variaron de 72 a 26 % en CS III, de 65 a 31% en CS IV y de 49 a 47 % en CS V para biomasa en árboles jóvenes y maduros, respectivamente.

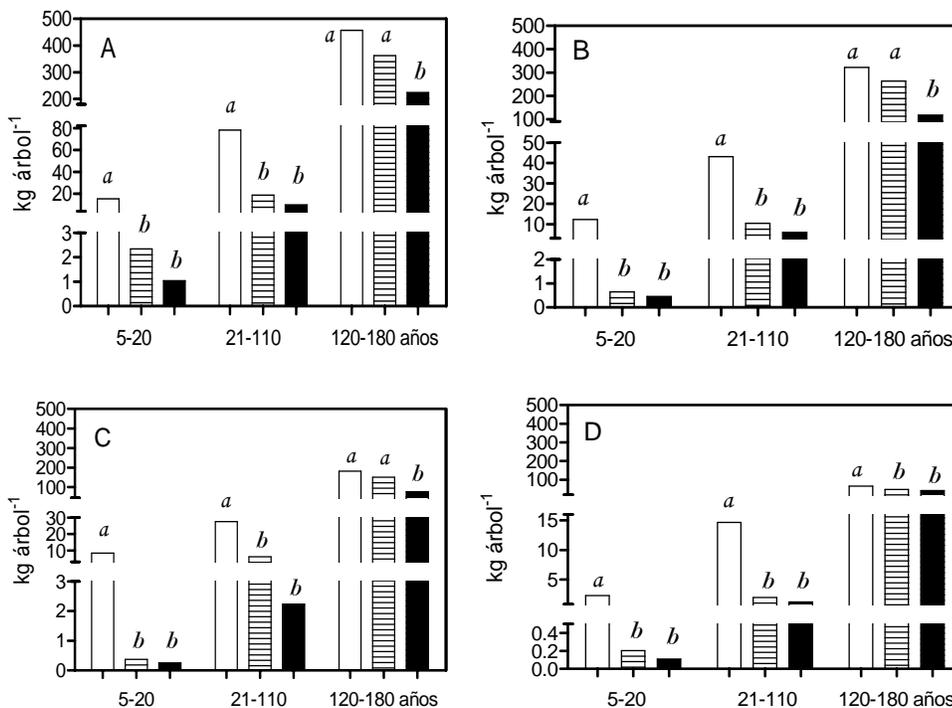
La cantidad de biomasa por individuo también varió según la calidad de sitio. A edades tempranas, los árboles creciendo en la mejor calidad de sitio (CS III) presentaron significativamente más biomasa que los árboles creciendo en los otros dos sitios, en todas las clases de copa (Figura 2.5). Asimismo, los árboles maduros de todas las clases de copa en la CS III y IV presentaron significativamente más biomasa que los árboles maduros creciendo en la clase de sitio de peor calidad (CS V). La única excepción fueron los árboles suprimidos, donde solo los de CS III difirieron del resto (Figura 2.5 D). Asimismo, las diferencias entre clases de sitios fueron más evidentes cuando se compararon árboles dominantes, mientras que entre árboles suprimidos de distintos sitios las diferencias no fueron tan notorias (Tabla 2.3). Al realizar un análisis relativizando los tamaños de los individuos con respecto a los dominantes, se observó que para árboles maduros desarrollándose en el mejor sitio los suprimidos acumulaban un 15% de la biomasa de los dominantes, mientras que en el sitio de peor calidad, los suprimidos contaban con el 18% de la biomasa de los dominantes.

Tabla 2.3. Biomasa en los componentes de *N. antarctica* (kg árbol<sup>-1</sup>) según la clase de edad y clase de copa, de árboles en tres calidades de sitio, en Patagonia Sur.

<b>Clase de sitio III: altura media de árboles maduros dominantes = 10 m</b>							
Clase de edad	Clase de Copa	Hojas	Fuste	Raíces			Total
				< 2 mm	< 30 mm	> 30 mm	
<b>5 – 20 años</b>	Dominantes	0,3	3,9	0,3	2,8	8,0	15,3
	Codominantes	0,3	3,1	0,3	2,2	6,3	12,2
	Intermedios	0,2	2,2	0,2	1,5	4,4	8,5
	Suprimidos	0,02	0,7	0,05	0,4	1,2	2,4
<b>21-110 años</b>	Dominantes	2,3	51,9	0,5	8,2	15,2	78,1
	Codominantes	1,2	28,7	0,4	4,3	8,5	43,1
	Intermedios	0,3	16,2	0,4	4,4	6,2	27,5
	Suprimidos	0,8	8,0	0,4	2,9	2,7	14,8
<b>120-220 años</b>	Dominantes	6,1	329,3	0,7	18,9	101,6	456,6
	Codominantes	5,5	231,0	0,5	13,3	71,5	321,8
	Intermedios	4,5	129,8	0,3	7,4	39,9	181,9
	Suprimidos	0,4	50,0	0,1	2,5	13,5	66,5
<i>Efecto de la edad</i>	<i>MSD</i>	0,35*	16,4*	0,06*	1,2*	5,2*	22,9*
<i>Efecto C. copa</i>	<i>MSD</i>	0,41*	18,9*	0,07*	1,3*	6,0*	26,4*
<i>Interacción</i>	<i>MSD</i>	0,71*	32,8*	0,12*	2,3*	10,3*	45,8*
<b>Clase de sitio IV : altura media de árboles maduros dominantes = 7,8 m</b>							
<b>5 – 20 años</b>	Dominantes	0,1	0,7	0,1	1,0	0,4	2,3
	Codominantes	0,03	0,2	0,04	0,3	0,1	0,7
	Intermedios	0,02	0,1	0,02	0,2	0,06	0,4
	Suprimidos	0,008	0,1	0,01	0,1	0,03	0,2
<b>21-110 años</b>	Dominantes	1,1	11,4	0,2	1,9	4,2	18,8
	Codominantes	0,2	6,8	0,1	1,0	2,3	10,4
	Intermedios	0,2	3,9	0,1	0,6	1,3	6,1
	Suprimidos	0,05	1,2	0,02	0,2	0,4	1,9
<b>120-220 años</b>	Dominantes	7,9	240,5	1,7	18,0	93,8	361,9
	Codominantes	2,3	179,1	1,3	12,9	67,3	262,9
	Intermedios	1,9	101,8	0,7	7,4	38,5	150,3
	Suprimidos	0,78	33,1	0,2	2,4	12,6	49,1
<i>Efecto de la edad</i>	<i>MSD</i>	0,19*	6,9*	0,05*	0,5*	2,6*	10,2*
<i>Efecto C. copa</i>	<i>MSD</i>	0,22*	7,9*	0,05*	0,6*	3,1*	11,8*
<i>Interacción</i>	<i>MSD</i>	0,38*	13,7*	0,1*	1,0*	5,3*	20,5*
<b>Clase de sitio V : altura media de árboles maduros dominantes = 5,3 m</b>							
<b>5 – 20 años</b>	Dominantes	0,04	0,5	0,09	0,3	0,1	1,0
	Codominantes	0,03	0,2	0,04	0,1	0,05	0,4
	Intermedios	0,02	0,1	0,02	0,08	0,03	0,3
	Suprimidos	0,007	0,05	0,01	0,03	0,01	0,1
<b>21-110 años</b>	Dominantes	0,4	6,1	0,3	1,7	2,0	10,5
	Codominantes	0,2	3,7	0,2	1,0	1,1	6,2
	Intermedios	0,09	1,4	0,06	0,4	0,4	2,3
	Suprimidos	0,08	0,7	0,03	0,2	0,2	1,2
<b>120-180 años</b>	Dominantes	3,0	126,6	0,6	14,3	98,9	243,4
	Codominantes	2,1	72,1	0,3	6,9	47,9	129,3
	Intermedios	2,1	48,3	0,2	4,5	31,2	86,3
	Suprimidos	0,8	23,7	0,1	2,5	17,6	44,7
<i>Efecto de la edad</i>	<i>MSD</i>	0,09*	3,5*	0,01*	0,4*	2,6*	6,8*
<i>Efecto C. copa</i>	<i>MSD</i>	0,11*	4,0*	0,01*	0,4*	3,0*	7,9*
<i>Interacción</i>	<i>MSD</i>	0,19*	7,0*	0,02*	0,7*	5,3*	13,7*

\*Diferencias significativas ( $p < 0,001$ ) entre edades y clases de copa para cada componente

Figura 2.5. Biomasa total acumulada para árboles A) dominantes, B) codominantes, C) intermedios y D) suprimidos de *N. antarctica* de diferentes clases de edades, en clase de sitio III (barras blancas), clase de sitio IV (barras rayadas) y clase de sitio V (barras negras). Letras diferentes indican diferencias significativas entre calidades de sitio.



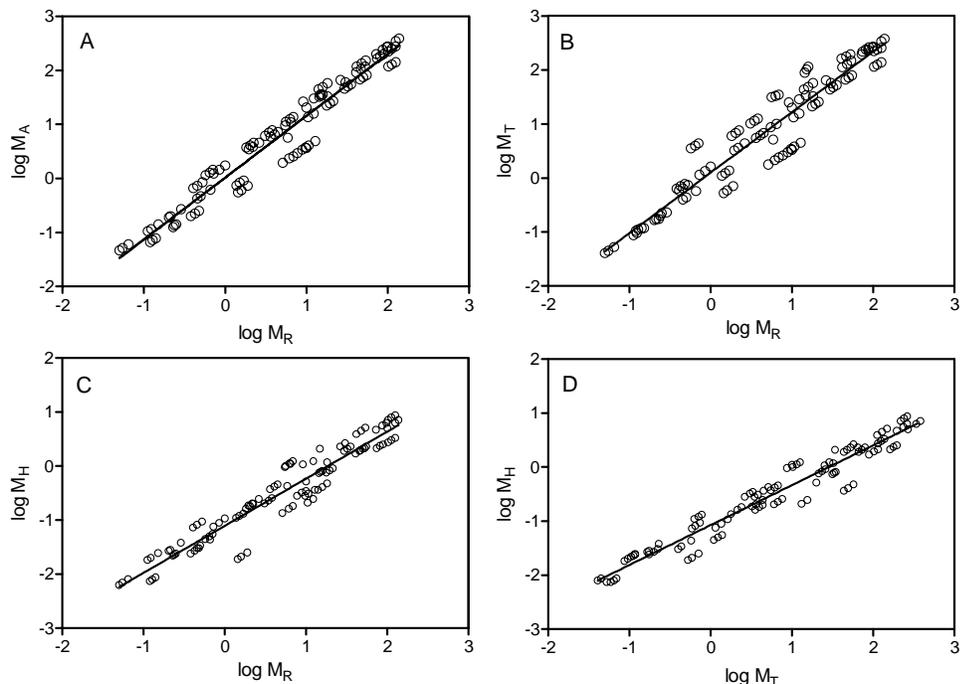
### 2.3.4 Relaciones alométricas de partición de la biomasa

Los patrones de partición de la biomasa entre los principales componentes del árbol se representan mediante relaciones lineales con los datos transformados a escala logarítmica en base 10 (Figura 2.6). Los ajustes de estas relaciones ( $r^2$ ) variaron de 0,85 a 0,99 (Tabla 2.4). Analizando todos los datos juntos, los exponentes para las relaciones  $M_T$  vs.  $M_R$ ,  $M_H$  vs.  $M_R$  y  $M_H$  vs.  $M_T$  fueron 1,17; 0,91 y 0,76, respectivamente (Tabla 2.4, Figura 2.6). Con excepción de  $M_H$  vs.  $M_T$ , estos exponentes fueron un poco más altos que los predichos por Niklas y Enquist (2002) en la teoría del particionamiento alométrico. Asimismo, la relación biomasa aérea vs. biomasa subterránea ( $M_A$  vs.  $M_R$ ) también fue controlada y el valor observado no difirió de aquel estimado para  $M_T$  vs.  $M_R$  (Tabla 2.4), indicando que el fuste representa la mayor proporción de la biomasa aérea.

Tabla 2.4. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de partición de biomasa de *N. antarctica* entre la parte aérea total ( $M_A$ ), hojas ( $M_H$ ), fuste ( $M_T$ ) y raíces ( $M_R$ ) para todos los datos juntos y también discriminados por clase de sitio (CS). Pre = predicho (de la teoría de TPA); Obs.= observado. IC = Intervalo de Confianza.

	$\alpha$ Pre.	$\alpha$ Obs.	95 % IC	$\beta$ Obs.	95 % IC	n	$r^2$
<b>Todos los datos juntos</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,17	1,12 – 1,22	-0,007	-0,06 – 0,05	108	0,95
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,17	1,11 – 1,24	0,06	-0,01 – 0,14	108	0,91
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	0,91	0,86 – 0,96	-1,13	-1,19 – -1,07	108	0,92
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,76	0,73 – 0,79	-1,09	-1,14 – -1,04	108	0,94
<b>CS III: HT= 10 m</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,63	1,45 – 1,83	-0,64	-0,89 – -0,40	36	0,88
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,64	1,46 – 1,85	-0,68	-0,93 – -0,43	36	0,88
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	1,38	1,21 – 1,59	-1,79	-2,04 – -1,54	36	0,84
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,84	0,74 – 0,96	-1,22	-1,39 – -1,04	36	0,85
<b>CS IV: HT= 7,8m</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,23	1,17 – 1,30	0,0007	-0,07 – 0,07	36	0,97
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,20	1,10 – 1,31	0,28	0,17 – 0,40	36	0,94
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	0,94	0,87 – 1,00	-1,13	-1,20 – -1,06	36	0,96
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,74	0,69 – 0,81	-1,10	-1,18 – -1,02	36	0,95
<b>CS V: HT= 5,3 m</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,05	1,02 – 1,08	0,09	0,05 – 0,12	36	0,99
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,07	1,03 – 1,10	0,05	0,01 – 0,09	36	0,99
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	0,75	0,72 – 0,77	-1,05	-1,08 – -1,01	36	0,99
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,80	0,76 – 0,85	-1,02	-1,06 – -0,97	36	0,98

Figura 2.6. Distribución de la biomasa en *N. antarctica* (datos transformados a  $\log_{10}$ , unidades originales en  $\text{kg árbol}^{-1}$ ) para los tres sitios en conjunto: A) biomasa total aérea ( $M_A$ ) vs. biomasa de raíces ( $M_R$ ); B) biomasa de fustes ( $M_S$ ) vs. biomasa de raíces ( $M_R$ ); C) biomasa de hojas vs. biomasa de raíces y D) biomasa de hojas vs. biomasa de tallos.



Cuando las relaciones de particionamiento fueron analizadas con los datos discriminados según la clase de sitio, se encontraron diferencias significativas en los valores  $\alpha$  según el sitio donde se desarrollaban los árboles (Figura 2.7). En este caso solamente los exponentes correspondientes a CS V fueron muy cercanos a los predichos por la teoría del particionamiento alométrico (Tabla 2.4). Para la relación de biomasa aérea vs. biomasa de raíces ( $M_A$  vs.  $M_R$ ) los valores del exponente  $\alpha$  variaron significativamente y decrecieron a medida que bajaba la calidad de sitio, siendo 1,63; 1,23 y 1,05 para clase de sitio III, IV y V respectivamente (Tabla 2.4, Figura 2.8). De manera similar, los valores  $\alpha$  de la relación  $M_H$  vs.  $M_R$  también cambiaron significativamente según la calidad de sitio y fueron 1,38; 0,94 y 0,75 para las clases de sitio III, IV y V, respectivamente. En contraste, para la relación  $M_H$  vs.  $M_T$  solo el mejor sitio se diferenció estadísticamente de los otros dos (Figura 2.7).

Figura 2.7. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) del particionamiento de biomasa para una secuencia de edad de *N. antarctica*, en clase de sitio III (barras blancas), clase de sitio IV (barras rayadas) y clase de sitio V (barras negras). Letras diferentes indican diferencias significativas entre calidades de sitio.

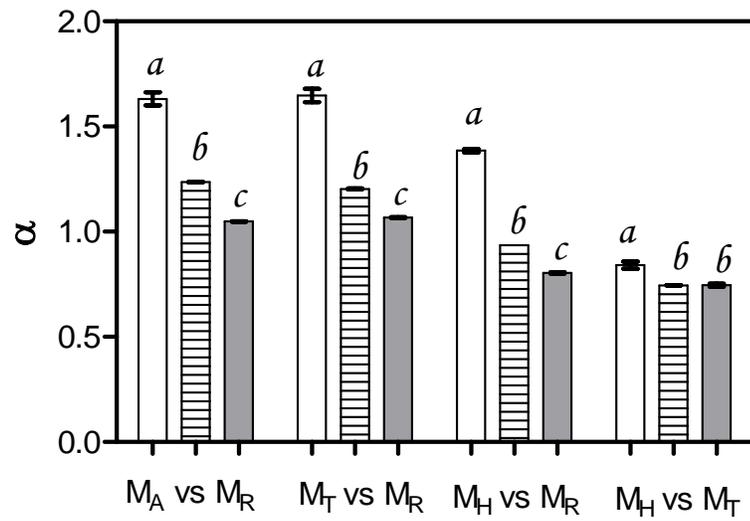
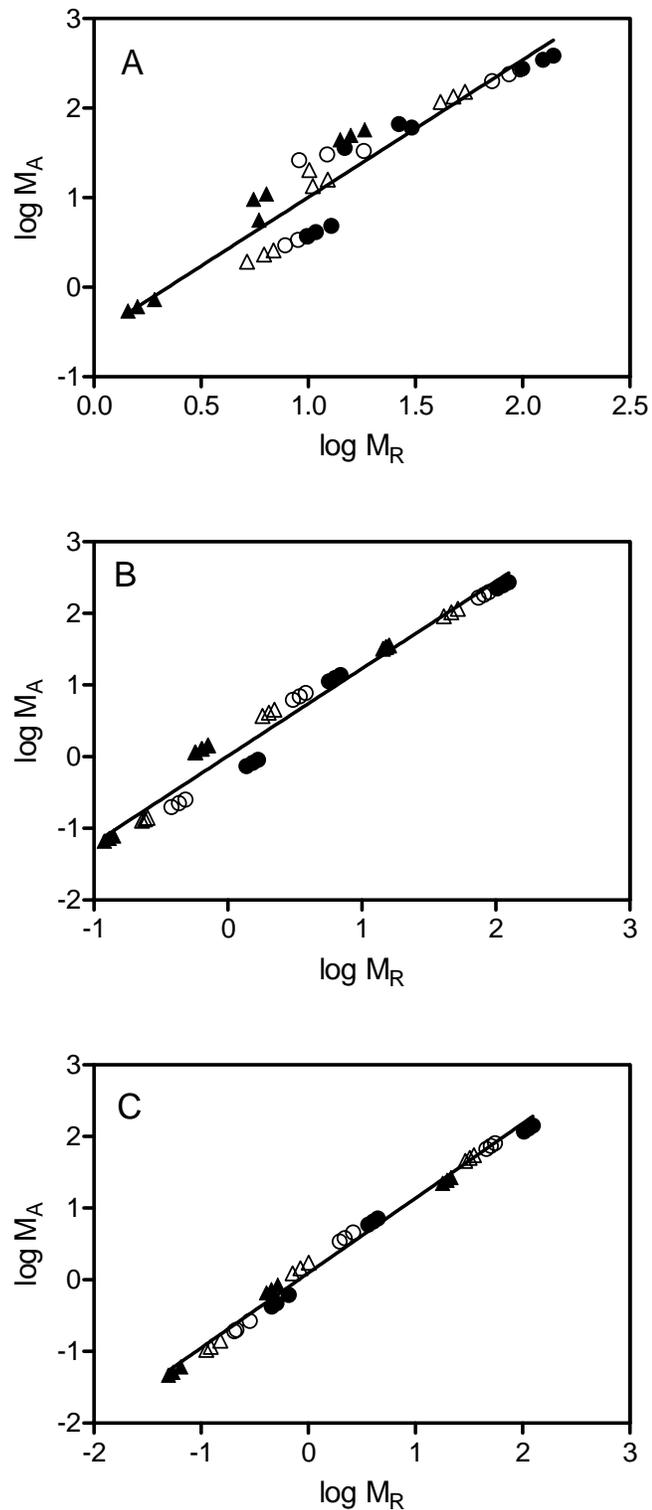


Figura 2.8. Distribución de la biomasa total aérea ( $M_A$ ) y raíces ( $M_R$ ) en árboles de *N. antarctica* de diferentes edades y clases de copa: dominantes (●), codominantes (○), intermedios (△) y suprimidos (▲), creciendo en A) un sitio de alta calidad (CS III); B) mediana calidad (CS IV) y C) baja calidad (CS V).



A diferencia de lo ocurrido con la clase de sitio, los árboles no distribuyeron de manera diferente su biomasa según la clase de copa. Los dominantes, codominantes, intermedios y suprimidos superpusieron sus intervalos de confianza para las cuatro relaciones estudiadas ( $M_A$  vs.  $M_R$ ;  $M_T$  vs.  $M_R$ ,  $M_H$  vs.  $M_R$  y  $M_H$  vs.  $M_T$ ), indicando que no existen diferencias en la distribución de biomasa según este factor (Tabla 2.5). Asimismo, no se encontraron diferencias significativas entre los exponentes de las relaciones  $M_A$  vs.  $M_R$  y  $M_H$  vs.  $M_R$  y las diferencias en las otras relaciones fueron despreciables. Por otra parte, las relaciones  $M_T$  vs.  $M_R$  y  $M_H$  vs.  $M_T$  en todas las clases de copa incluyeron en el intervalo de confianza el valor predicho por la teoría del particionamiento alométrico; la única excepción fue la relación  $M_H$  vs.  $M_R$  la cual en todos los casos presentó valores  $\alpha$  más altos que los predichos (Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de particionamiento de biomasa de *N. antarctica* entre la parte aérea total ( $M_A$ ), hojas ( $M_H$ ), fuste ( $M_T$ ) y raíces ( $M_R$ ) para los árboles discriminados según la clase de copa. Los exponentes son derivados del análisis de regresión del eje principal (standardized major axis ( $\alpha_{SMA}$ )) de los datos transformados a logaritmos en base 10 (unidades originales en kg árbol<sup>-1</sup>). Pre = predicho (de la teoría de TPA); Obs.= observado; IC = Intervalo de Confianza.

	$\alpha$ Pre.	$\alpha$ Obs.	95 % IC	$\beta$ Obs.	95 % IC	n	r <sup>2</sup>
<b>Dominantes</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,21	1,09 – 1,34	-0,12	-0,29 – 0,05	27	0,93
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,19	1,04 – 1,36	-0,05	-0,26 – 0,17	27	0,89
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	0,92	0,81 – 1,05	-1,09	-1,25 - -0,93	27	0,90
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,75	0,70 – 0,81	-0,96	-1,05 - -0,87	27	0,96
<b>Codominantes</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,20	1,09 – 1,32	-0,04	-0,18 – 0,10	27	0,94
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,15	1,03 – 1,29	0,07	-0,08 – 0,23	27	0,92
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	0,87	0,80 – 0,94	-1,10	-1,19 - -1,01	27	0,96
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,71	0,66 – 0,76	-1,04	-1,10 - -0,97	27	0,97
<b>Intermedios</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,18	1,07 – 1,29	0,005	-0,11 – 0,12	27	0,95
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,20	1,08 – 1,33	0,04	-0,10 – 0,18	27	0,93
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	0,87	0,77 – 0,97	-1,10	-1,21 – -0,99	27	0,92
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,72	0,66 – 0,78	-1,06	-1,14 – 0,98	27	0,96
<b>Suprimidos</b>							
$M_A$ vs. $M_R$	1,00	1,18	1,07 – 1,30	0,06	-0,04 – 0,16	27	0,94
$M_T$ vs. $M_R$	1,00	1,24	1,08 – 1,42	0,15	-0,005 – 0,31	27	0,88
$M_H$ vs. $M_R$	0,75	0,90	0,77 – 1,06	-1,20	-1,33 - -1,06	27	0,84
$M_H$ vs. $M_T$	0,75	0,74	0,65 – 0,85	-1,21	-1,32 - -1,10	27	0,90

## 2.4 Discusión

La biomasa total acumulada por *N. antarctica* varió de acuerdo a la edad, la clase de copa y el sitio donde se desarrollaron los árboles. Existen en la actualidad pocos estudios que incluyan la variable clase de copa en las estimaciones de biomasa. Sin embargo, en este trabajo se observó un claro gradiente de biomasa por individuo (tanto en el total como discriminado en componentes aéreos y subterráneos) de acuerdo a la clase de copa (dominantes > codominantes > intermedios > suprimidos). Esto es concordante con Peri et al. (2006) quienes informaron para esta especie una serie de funciones de acumulación de biomasa discriminadas por clases de copa, en una

secuencia de edad en donde los árboles dominantes, a una edad de 160 años, acumularon 336 kg árbol<sup>-1</sup> de biomasa mientras que los suprimidos solo acumularon 47 kg árbol<sup>-1</sup>. Los resultados hallados en este estudio en cuanto a los componentes subterráneos también concuerdan con Le Goff y Ottorini (2001) quienes, trabajando con biomasa subterránea de *Fagus sylvatica*, encontraron diferencias según la clase de copa de los árboles. Mientras los dominantes contaron con 18,9, 1,2 y 1,0 kg de biomasa de raíces gruesas, medias y finas respectivamente, los suprimidos presentaron solamente 0,7, 0,09 y 0,07 kg árbol<sup>-1</sup>, respectivamente.

De los resultados obtenidos en este estudio es posible derivar funciones para la estimación de biomasa por individuo según la edad de los árboles. Este tipo de información es importante debido a que esta especie regenera luego de disturbios como ser el fuego o la caída de algún árbol (Veblen et al., 1981), determinando bosques que a escala de paisaje constituyen una mezcla de rodales jóvenes y maduros.

La biomasa de los árboles fue diferente según la clase de sitio. En este estudio, se encontró que ésta disminuyó a medida que la calidad de sitio decreció desde CS III a CS V. La máxima diferencia se observó cuando se compararon árboles dominantes; mientras que entre suprimidos éstas no fueron tan notorias. Esto indicaría que la condición de suprimidos de los árboles (limitados por luz) mitigaría los beneficios de un buen sitio. Otros autores también han cuantificado la biomasa por individuo según un gradiente de calidades de sitio. Por ejemplo, Wang et al. (1996) trabajando con *Betula papyrifera* informaron que la biomasa variaba entre 155,8 a 233,5 Mg ha<sup>-1</sup>, en sitios pobres y buenos, respectivamente. En su sitio de estudio, la disponibilidad de agua era el factor limitante lo cual se reveló en una fuerte correlación positiva entre el índice de sitio (pobre, medio y bueno) y el régimen de humedad del suelo (Simard y Vyse, 1992). La relación entre el agua y la biomasa también fue observada por Rapp et al. (1999) en rodales de *Quercus pyrenaica*. Ellos informaron que la biomasa aérea variaba de 98 Mg ha<sup>-1</sup> en un sitio con 720 mm de precipitación a 130,8 Mg ha<sup>-1</sup> en un sitio con 1245 mm. En los sitios de este estudio probablemente el agua también sea el principal factor limitante (Tabla 2.1). En este sentido, Bahamonde et al. (2009) realizando mediciones directas en los mismos sitios (rodales CS IV y CS V) que los utilizados en este estudio, informaron que la clase de sitio V presentaba menores valores de precipitación (487 mm) que la clase de sitio IV (582 mm) y a su vez, mayores valores de velocidad de viento (9,4 m seg<sup>-1</sup>) que el sitio intermedio (5,6 m seg<sup>-1</sup>). Esta combinación de menor precipitación y mayor velocidad del viento, seguramente hace que el balance hídrico sea más negativo en el peor sitio. La temperatura podría ser además, otro factor limitante entre los sitios de este estudio ya que se observó un gradiente decreciente de temperatura media anual de CS III a CSV (Tabla 2.1). En este sentido, Stecconi et al. (2000) informaron que la tasa de elongación de tallos en *N. antarctica* estaba positivamente relacionada con la temperatura, esto podría derivar en una mayor producción anual de biomasa en los mejores sitios.

Una mayor distribución de biomasa hacia las raíces en etapas tempranas del desarrollo puede ser una estrategia general de la plantas para lograr un buen establecimiento y aumentar la capacidad de absorción de nutrientes (Weiner, 1990). En concordancia con esta predicción, en este estudio se observó que las raíces presentaron la mayor proporción de la biomasa total en árboles jóvenes (excepto en CS V), mientras que los árboles maduros distribuyeron más biomasa hacia los fustes. De manera similar, Peichl y Arain (2007) informaron que la proporción de raíces en *Pinus strobus* decreció con la edad de 24 % a los dos años a 18 % en árboles de 65 años. En este punto es necesario destacar que el ñire tiene la capacidad de rebrotar desde raíces, por ejemplo tras un episodio de fuego (Donoso et al., 2006), por lo que puede ocurrir que el sistema

radicular sea más antiguo que la formación del fuste. Debido a esto, y a que en el presente estudio no se pudo discriminar si los individuos provenían de semillas o de rebrote, no es posible determinar si el sistema radical de los árboles estudiados era de edad similar o superior al de los fustes, por lo que este factor podría estar influyendo en la partición aéreo-subterráneo de la biomasa.

En cuanto al particionamiento de la biomasa, los análisis de regresión con sus altos coeficientes de determinación (de 0,84 a 0,99) demostraron que la distribución de biomasa en *N. antarctica* sigue estrictas reglas de particionamiento. Por este motivo, las relaciones alométricas entre los órganos de estas plantas parecen ser una herramienta útil para describir los patrones de distribución de biomasa en esta especie. Asimismo, en este estudio se utilizaron los datos de biomasa para testear las “reglas canónicas del particionamiento” derivadas por Enquist y Niklas (2002), las cuales predicen valores específicos para los exponentes o pendientes de las rectas. En este sentido, se encontró que los exponentes para las relaciones  $M_A$  vs.  $M_R$ , y  $M_T$  vs.  $M_R$ , fueron ligeramente más altos que los valores predichos por esas reglas cuando todos los datos fueron analizados en forma conjunta siendo el particionamiento entre los órganos aéreos ( $M_H$  vs.  $M_T$ ) el que presentó el mejor ajuste con los valores predichos por Enquist y Niklas (2002). Sin embargo, cuando los datos fueron analizados discriminados según la calidad de sitio donde se desarrollaban los árboles, se observó que los exponentes de las regresiones fueron largamente afectados por el ambiente y muy diferentes a los predichos por las “reglas canónicas”, con excepción de la relación  $M_H$  vs.  $M_T$ , la cual no mostró variaciones. Estos resultados indican que i) el modelo propuesto por Enquist y Niklas provee un marco cuantitativo para describir patrones globales de distribución de recursos en *N. antarctica*; ii) la aproximación alométrica permite la identificación de variaciones en el particionamiento de la biomasa a una escala de mayor detalle dada por las restricciones ambientales que no son cubiertas por ese modelo; y iii) el particionamiento entre los componentes aéreos (fustes y hojas) es menos afectado por el ambiente que el particionamiento entre los componentes aéreos y subterráneos. De hecho, el factor clase de sitio fuertemente afectó todos los exponentes de las relaciones que involucraban raíces ( $M_A$  vs.  $M_R$ ,  $M_T$  vs.  $M_R$ , y  $M_H$  vs.  $M_R$ ) disminuyendo la distribución hacia los fustes de la mejor a la peor calidad de sitio. Esto indica que *N. antarctica* distribuyó más biomasa hacia los componentes aéreos (hojas y tallos) en la mejor calidad de sitio mientras que las raíces se convirtieron en el destino más importante en el peor sitio. Estos resultados son consistentes con la teoría del particionamiento óptimo, la cual sugiere que las plantas destinarían mayor proporción de biomasa hacia aquellos órganos que se encuentran cosechando el recurso más limitante (Thornley, 1972; Bloom et al., 1985). La calidad de sitio en los bosques del sur de Patagonia se encuentra definida por numerosos factores incluyendo la disponibilidad de agua y nutrientes, la altitud y la temperatura. En el caso particular de los sitios seleccionados en este estudio, la disponibilidad de agua es quizás el principal factor limitante que define el gradiente de calidades de sitio (Tabla 2.1). Shipley y Meziane (2002) también validaron la teoría del particionamiento óptimo para 22 especies determinando que la relación alométrica entre hojas y raíces variaba según el suplemento externo de nutrientes y luz. Asimismo, McCarthy y Enquist (2007) informaron que *Cryptomeria japonica* seguía las predicciones de la teoría del particionamiento óptimo incrementando la masa de hojas a expensas de tallos y raíces a medida que aumentaba la precipitación. Estos autores también compararon esta teoría con la del particionamiento alométrico en un análisis intraespecífico con *C. japonica* y un análisis interespecífico para un amplio rango de especies. Ellos concluyeron que mientras que la variación intraespecífica mostró una alta correlación con las variables

ambientales, como lo predice la teoría del particionamiento óptimo, estos patrones no aparecieron o fueron largamente reducidos cuando se compararon las distintas especies. Esto es consistente con nuestro estudio, en donde los exponentes del particionamiento variaron según la teoría del particionamiento óptimo cuando fueron analizados discriminados según la calidad de sitio donde se desarrollaban los árboles. Esta capacidad de modificar la distribución de biomasa según los impedimentos ambientales probablemente contribuye a la habilidad de *N. antarctica* de crecer en un amplio rango de condiciones ambientales. Esta especie es capaz de crecer en ambientes secos y húmedos (incluso inundables) y también en sitios que varían fuertemente en altitud y temperatura media anual (Mc Queen, 1976; Veblen et al., 1996). Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la capacidad de adaptarse al ambiente y cambiar la distribución de recursos en respuesta a las condiciones externas le confiere a este árbol una alta flexibilidad para ocupar un amplio rango de hábitats. Es interesante destacar que otros *Nothofagus* (como por ejemplo *N. pumilio*) de los bosques patagónicos no exhiben adaptaciones tan amplias a la diversidad ambiental (Alberdi et al., 1985).

En contraste a lo observado con la calidad de sitio, el factor clase de copa no influyó en el particionamiento de la biomasa. A pesar de que los árboles dominantes, codominantes, intermedios y suprimidos mostraron una gran variación en cuanto a la acumulación de biomasa (Figura 2.1), éstos distribuyeron su biomasa en los distintos órganos de manera similar. La luz sería el principal factor limitante en el crecimiento de los árboles suprimidos, que se encuentran ubicados debajo de las copas de los dominantes. Sin embargo, la respuesta de estos árboles a estas condiciones no involucró cambios en la distribución de biomasa como se esperaría según la teoría del particionamiento óptimo, esto es, un incremento en la proporción de biomasa destinada a la porción aérea para capturar el recurso limitante. Esto podría deberse a que *N. antarctica* es una especie intolerante a la sombra y cuenta con cierto grado de plasticidad fisiológica en las hojas que le permite reaccionar a diferentes niveles de intensidad de luz (Peri et al., 2009). Este tipo de adaptaciones es crítica para especies que deben convivir con un régimen fluctuante de luz, por ejemplo aquellas que crecen en el sotobosque por algún período de tiempo (Reich et al., 1998; Delgrange et al., 2004). En este sentido, los árboles suprimidos de ñire, sin tener necesariamente que destinar mayor proporción de biomasa hacia las hojas, podrían aumentar la eficiencia de captación de luz o la ganancia de carbono modificando ciertos mecanismos fotosintéticos como ser la eficiencia fotoquímica, la asimilación máxima de CO<sub>2</sub> foliar ( $A_{max}$ ), la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la actividad de la Rubisco, entre otros (ej. Valladares et al., 2002; Delgrange et al., 2004). En cambio las especies que se definen como tolerantes a la sombra, ante variaciones en las condiciones lumínicas, suelen presentar principalmente variaciones morfológicas (estructura de la copa, disposición de ramas, etc.) antes que fisiológicas (Valladares et al., 2002). Por otra parte, en vista del ambiente particular en donde se desarrolla *N. antarctica*, otra hipótesis que explicaría el fenómeno de no presentar mayor proporción de biomasa aérea por parte de los suprimidos sería el hecho de que, independientemente de la clase de sitio donde se están desarrollando, estos árboles deben resistir la acción de los vientos extremadamente fuertes que azotan a toda la región. Por lo tanto, la necesidad de los suprimidos de capturar más luz se vería atenuada por la necesidad de desarrollar un fuerte sistema radical capaz de prevenir la caída del árbol. En este sentido, la distribución de biomasa hacia las raíces estructurales es probablemente de mayor importancia y restringiría la plasticidad de dar la prioridad a la proporción aérea en el caso de los suprimidos. En contraste a lo encontrado en este estudio, Ilomäki et al. (2003) y Naidú et al. (1998),

trabajando con *Betula pendula* y *Pinus taeda*, respectivamente, informaron que los árboles en condición de suprimidos distribuían más biomasa hacia los tallos y menos hacia las hojas que los dominantes, como estrategia para mantener el follaje alto en la canopia para interceptar luz.

## 2.5 Conclusiones

En este Capítulo se demostró que las relaciones alométricas proveen estimaciones precisas de la distribución de biomasa en esta especie que ocupa un amplio rango de hábitats en el sur de Patagonia. Por lo tanto, la alometría se presenta como una herramienta de utilidad para dar descripciones precisas del patrón de distribución de biomasa y predicciones razonables de la biomasa radical a partir de medidas de la porción aérea. Los exponentes obtenidos en las relaciones de particionamiento en general fueron ligeramente más altos que los propuestos por Niklas y Enquist (2002) cuando todos los datos fueron analizados en conjunto. Sin embargo, cuando los datos de biomasa fueron discriminados según la calidad de sitio donde se desarrollaban los árboles, los exponentes obtenidos difirieron largamente de los valores predichos. Considerando la complejidad del muestreo del sistema radical, especialmente en individuos de gran tamaño, los coeficientes alométricos obtenidos podrían ser empleados en muchos aspectos de la ecología forestal donde los datos de la biomasa subterránea son necesarios, como por ejemplo, en el secuestro de carbono. Sin embargo, se debe recordar que la biomasa radical viva (tanto medida directamente como a través de relaciones alométricas) subestima la distribución de recursos hacia los componentes subterráneos debido a que una considerable cantidad de carbono es continuamente liberada desde las raíces hacia el suelo. Los resultados obtenidos en este capítulo indican también que la relación raíz:tallo y las otras relaciones de particionamiento en *N. antarctica* no están reguladas solo por el tamaño total de la planta sino también por la calidad de sitio donde se desarrollan. En contraste, la clase de copa no influyó en los patrones de partición. Debido a que estos bosques están constituidos por una mezcla de rodales de diferentes edades, clases de copas y desarrollándose en calidades de sitios diferentes, la discriminación de estos árboles según estas variables es de fundamental importancia para las estimaciones de biomasa a escala de paisaje.

**Capítulo 3. Concentración de nutrientes en los distintos componentes arbóreos de *N. antarctica* según edad, clases de copa y calidades de sitio.**

### 3.1 Introducción

El estudio de la concentración de nutrientes en los distintos componentes arbóreos es importante como base para el entendimiento de diversos procesos que van desde la distribución total de nutrientes en la planta hasta los ciclos biogeoquímicos en el sistema. Para cuantificar la cantidad total de nutrientes que contienen los árboles, se necesita conocer la biomasa total que acumulan y la concentración de nutrientes en cada uno de sus componentes. Mientras las estimaciones de biomasa son más abundantes ya que pueden ser derivadas de mediciones simples de inventario (como diámetro y altura) con funciones pre-establecidas, las mediciones de concentración de nutrientes son menos frecuentes (Arthur et al., 1999). Además, la mayoría de los estudios se centran en la concentración de los nutrientes que suelen ser más limitantes, frecuentemente N y P. Sin embargo, contar con información detallada de la concentración de los principales elementos constitutivos como ser N, P, K, Ca, S y Mg es muy importante como base para el estudio de diversos procesos, entre ellos las tasas de crecimiento y absorción de nutrientes por parte de los árboles, reabsorciones, eficiencias de uso de nutrientes, aportes al sistema mediante caída de hojarasca y demás procesos que intervienen en el ciclo de nutrientes a nivel sistema.

La concentración de cada nutriente en un componente se encuentra estrechamente relacionada con su función específica. De esta manera se sabe, por ejemplo, que en muchas especies arbóreas la concentración de N es más alta en hojas que en raíces (Dyck et al., 1988) debido a las cantidades significativas de N que se encuentran en la ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco) (Evans, 1983; Zhang et al., 2003) y a que es parte integral de la molécula de clorofila (Nelson y Cox, 2004a). El componente hojas es el que ha sido más estudiado y numerosos trabajos relacionaron la concentración de nutrientes en hojas con la calidad de sitio y/o la productividad del rodal (Wang y Kinkla, 1997). Los otros componentes como las raíces finas y los compartimentos del fuste, albura y duramen, han comenzado a tener relevancia en cuanto al estudio de concentración de nutrientes poco tiempo atrás. Las raíces finas, por su rol fundamental en el ciclado de nutrientes en el suelo (Jackson et al., 1997) y el fuste, por procesos de retranslocación de nutrientes desde los anillos de albura senescentes previo a su conversión en duramen (Meerts, 2002).

Numerosos factores pueden influir en la concentración de nutrientes. Entre estos se encuentran la edad de los árboles, la clase de copa y el sitio donde se desarrollan. Distintos autores, entre ellos Laclau et al. (2000); Ponette et al. (2001), Lodhiyal y Lodhiyal (2003), Das y Chaturvedi (2005), Portsmouth et al. (2005), trabajando con distintas especies arbóreas han informado reducciones en la concentración de nutrientes a medida que aumenta la edad de los árboles. Por otra parte, otros autores (Budelman, 1989; White, 1972; Clarkson, 1978, Diehl et al., 2003) han observado que aquellos árboles que crecen en suelos fértiles presentan mayores concentraciones de nutrientes en la biomasa que aquellos que se desarrollan en suelos menos fértiles. Si bien los efectos de la edad y el sitio han sido bien documentados, existen escasos antecedentes acerca de la concentración de nutrientes para distintas clases de copa de los árboles. Sin embargo, la gran diferencia que suele encontrarse en biomasa entre árboles dominantes y suprimidos podría tener algún tipo de influencia en la concentración de nutrientes. Weiner (1990); Nagashima y Terashima (1995) y Anten y Werger (1996) han documentado variaciones importantes en las características fisiológicas y morfológicas entre las plantas dominantes y las suprimidas. Por su parte Hikosaka y Hirose (2001) en un estudio con plantas de *Xanthium canadense* encontraron que las dominantes presentaban mayores absorciones y eficiencia en el uso del N, que las suprimidas. Es

probable que los árboles dominantes de *N. antarctica*, al poseer copas más desarrolladas (que no cuentan con la limitante por luz que sí poseen los suprimidos) y un sistema radical más extenso, puedan obtener mayores absorciones de nutrientes. Estas mayores absorciones podrían verse reflejadas en concentraciones de nutrientes más altas en los distintos componentes arbóreos en comparación a las clases de copas inferiores. Sin embargo la información existente acerca de cómo varía la concentración de nutrientes con la clase de copa de los árboles y las interacciones existentes entre clase de copas y otros factores como ser edad o clase de sitio es muy escasa. Frangi et al. (2004) informaron valores de concentración de nutrientes en componentes de árboles de *N. antarctica* creciendo en Tierra del Fuego, aunque no brindaron mayor información acerca de las variaciones de éstos según la edad, sitio y clase de copa.

En consecuencia, el objetivo del presente trabajo fue determinar la influencia de la edad y la clase de copa en la concentración de los principales nutrientes (N, P, K, Ca, S, Mg) en los distintos componentes aéreos y subterráneos de árboles individuales de *N. antarctica* que se desarrollan en distintas calidades de sitio. Siguiendo este objetivo, se plantearon las siguientes hipótesis: a) La concentración de nutrientes en los distintos compartimentos de los árboles de ñire varía según la edad, presentando los árboles más jóvenes concentraciones mayores que los árboles maduros, en todas las clases de sitio estudiadas y b) Los árboles dominantes presentarían mayores concentraciones de nutrientes que los suprimidos, siendo estas diferencias más notorias en el sitio de mejor calidad, donde los dominantes aprovecharían mejor el aumento de la disponibilidad de recursos.

### 3.2 Materiales y Métodos

Los sitios de estudio y el muestreo de los árboles seleccionados se detallan en el Capítulo 2, Sección 2.2.1 y 2.2.2.

A cada árbol seleccionado para el muestreo de biomasa se lo dividió en sus distintos componentes: albura, duramen, corteza, podredumbre, ramas finas, hojas, raíces gruesas (> 30 mm), raíces medias (entre 2 y 30 mm) y raíces finas (< 2 mm). De los componentes albura, duramen, podredumbre y corteza se tomaron tres muestras a distintas alturas del fuste (cerca del tocón, medio y tramo final), las cuales fueron unidas para formar tres sub-muestras de aproximadamente 150 gramos y analizar la concentración de nutrientes. Del total de ramas finas y hojas que fue pesado en fresco, también se tomaron 10 muestras al azar de distintas porciones de la copa las cuales fueron unidas para formar tres submuestras de 150 gramos para analizar. Un procedimiento similar fue realizado con las raíces de cada clase (finas, medias y gruesas), previo a una limpieza mediante el uso de cepillos para despegar las partículas del suelo. Todas las muestras fueron secadas en estufa a 55° C hasta peso constante y molidas (0,2 mm) para su posterior análisis químico. Todas las muestras fueron enviadas al laboratorio LANAQUI de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, donde se le realizaron los análisis correspondientes para la determinación de la concentración de los principales macro nutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg). El contenido de N se determinó mediante la técnica de Kjeldhal, y el contenido de P, K, Ca, Mg y S se determinaron por Espectrometría de emisión atómica por plasma inducido (Shimadzu ICPS – 1000 III - Japón), con nebulización convencional según Norma EPA 200, previa digestión húmeda con mezcla nítrico/ perclórico (rel. 2:1) en caliente (235 °C) a reflujo durante 3 horas (Johnson y Ulrich, 1959).

Se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) para detectar diferencias en la concentración de los distintos nutrientes (N, P, K, Ca, Mg y S) según la clase de edad y

clase de copa en cada uno de los compartimentos de los árboles. También se realizaron ANOVAs para detectar diferencias según la calidad de sitio. Debido a que las calidades de sitio no fueron replicadas, estas muestras constituyen pseudo-réplicas, por lo que las diferencias encontradas entre sitios son solo aplicables a los sitios de este estudio (Hulbert, 1984).

Las diferencias significativas entre medias fueron separadas con el test de Tukey con un nivel de significancia de  $p < 0,05$ . Estos análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa Genstat (Genstat 5 –v. 1997).

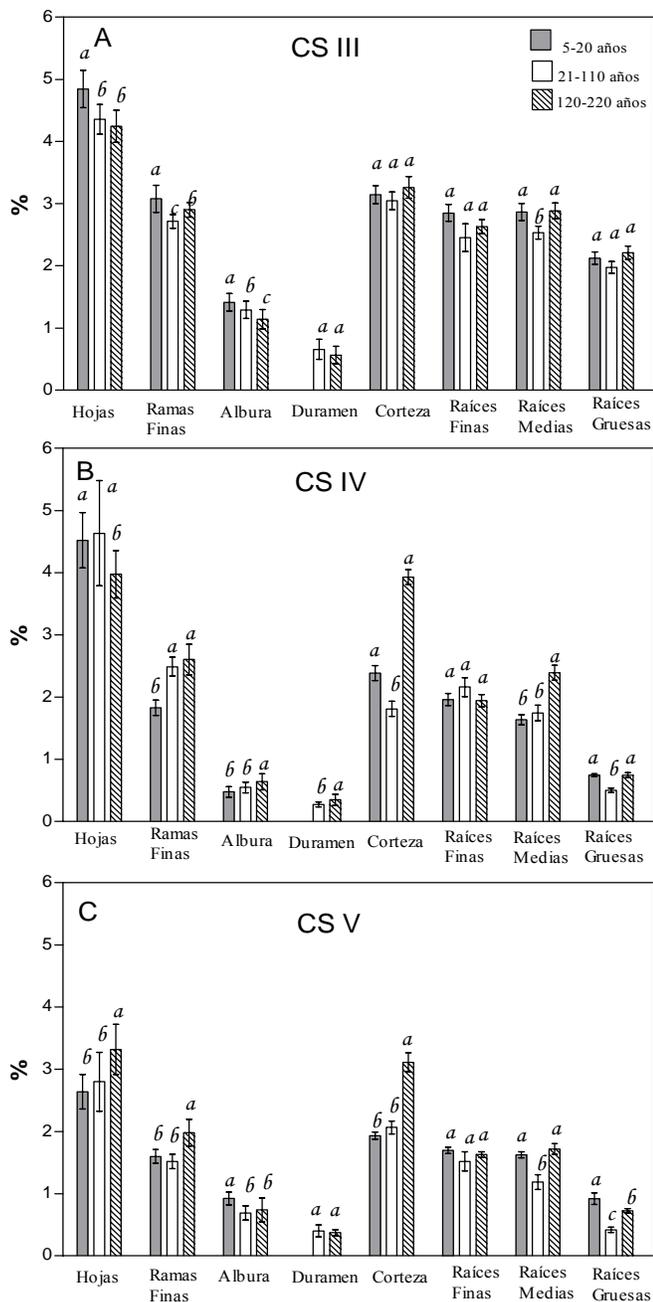
### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Concentración total de nutrientes por componente arbóreo

En las tres clases de sitio estudiadas, el componente hojas fue el que contuvo mayor concentración total de nutrientes (entre 2,7 y 4,7%, según el sitio), seguido por corteza (entre 2,0 y 3,5%) y ramas finas (entre 1,5 y 3%) (Figura 3.1). Con respecto a la concentración de nutrientes del fuste, se observó que la albura presentó en todos los casos aproximadamente el doble de concentración de nutrientes que el duramen. Por otra parte, de los componentes subterráneos las raíces finas y medias fueron las que presentaron las mayores concentraciones (Figura 3.1).

La concentración total de nutrientes varió de acuerdo a la edad de los árboles y esta variación fue diferente según la calidad de sitio y cada componente en particular. Por ejemplo, en clase de sitio III, la concentración disminuyó con la edad en hojas, ramas finas y albura, mientras que no se encontraron diferencias significativas en corteza y raíces medias y gruesas (Figura 3.1 A). En la calidad de sitio intermedia (CS IV), la concentración total de nutrientes disminuyó con la edad en hojas a la vez que aumentó en ramas finas, albura, duramen, corteza y raíces medias (Figura 3.1 B). Al analizar los nutrientes por separado se verá que no todos presentan el mismo patrón y en este sitio en particular el principal responsable del aumento de la concentración con la edad fue el Ca (ver sección 3.3.2). Por último, en la clase de sitio de inferior calidad (CS V), la concentración de nutrientes aumentó con la edad en hojas, ramas finas y corteza, mientras que disminuyó en albura y raíces gruesas (Figura 3.1 C).

Figura 3.1 Concentración media de nutrientes totales (N, P, K, Ca, S y Mg) en los componentes de *N. antarctica*, discriminados según clase de edad para árboles creciendo en: A: clase de sitio III (CS III: altura dominante entre 8 y 10m); B: clase de sitio IV (CS IV: altura dominante entre 6 y 8 m) y C: clase de sitio V (CS V: altura dominante < 5,3 m). Diferentes letras indican diferencias significativas entre clases de edad ( $p < 0,05$ ).

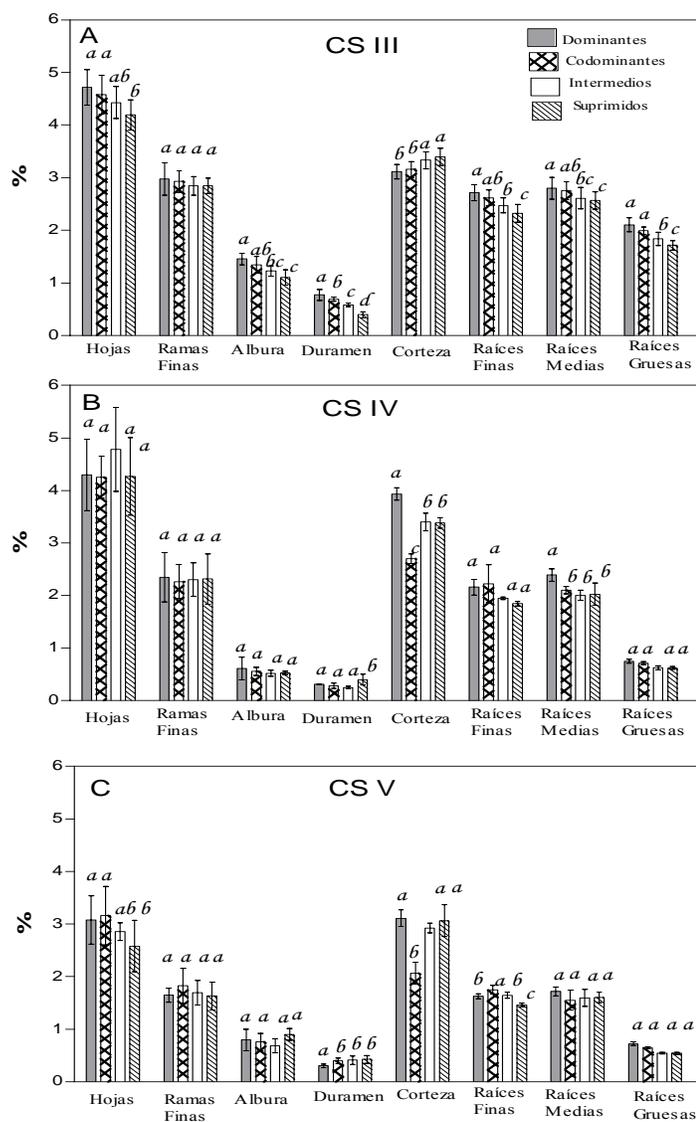


La Figura 3.2 muestra la variación de la concentración total de nutrientes en los distintos componentes según la clase de copa de los árboles. Nuevamente, las variaciones fueron diferentes según la calidad de sitio y los componentes. Por ejemplo, en la clase de sitio de mejor calidad (CS III) se encontraron diferencias significativas en todos los componentes a excepción de ramas finas. En casi todos los casos se observa

que las clases de copa superiores (dominantes y codominantes) presentaron concentraciones totales superiores a las clases de copas inferiores (intermedios y suprimidos). La única excepción fue el componente corteza, donde los árboles intermedios y suprimidos fueron los que presentaron las mayores concentraciones (Figura 3.2 A). Por su parte, en la calidad de sitio intermedia (CS IV) se encontraron diferencias significativas solo en duramen, corteza y raíces medias y a excepción del primero, los dominantes presentaron las mayores concentraciones totales (Figura 3.2 B). Por último en CS V los dominantes y codominantes presentaron mayores concentraciones en hojas y raíces finas (Figura 3.2 C).

La calidad de sitio donde se desarrollan los árboles influyó en la concentración total de nutrientes de los componentes. Los valores de concentración fueron más altos en CS III, seguidos por CS IV y CS V (Figura 3.1). En el sitio de mejor calidad (CS III) la concentración total de nutrientes fue entre 28 y 45% mayor que en la peor calidad de sitio (CS V), según el componente estudiado, con excepción de las raíces gruesas donde la diferencia se acentuó hasta un 68 % (Figuras 3.1 y 3.2).

Figura 3.2 Concentración promedio de todos los nutrientes (N, P, K, Ca, Mg y S) en los componentes de *N. antarctica* según la clase de copa, para árboles creciendo en A: clase de sitio III (CS III: altura dominante entre 8 y 10m); B: clase de sitio IV (CS IV: altura dominante entre 6 y 8 m) y C: clase de sitio V (CS V: altura dominante < 5,3 m). Letras diferentes indican diferencias significativas entre clases de copas ( $p < 0,05$ ).



### 3.3.2 Concentración de cada nutriente en los distintos componentes arbóreos

Las Tablas 3.1, 3.2, 3.3, 3.4, 3.5 y 3.6 muestran la concentración de N, P, K, Ca, S y Mg respectivamente, en los distintos componentes arbóreos según la edad y clase de copa de los árboles para las tres clases de sitio estudiadas. Se observó como tendencia que la distribución de nutrientes en los distintos componentes arbóreos fue similar en las tres

clases de sitio. Por ejemplo, en todas las edades, N y K fueron más concentrados en hojas (Tablas 3.1 y 3.3) y el Ca en corteza (Tabla 3.4). El S también se concentró más en hojas, a excepción de la fase de crecimiento óptimo en CS III, donde lo fue en corteza (Tabla 3.5). Del mismo modo el P fue más concentrado en hojas, seguido por raíces medias y gruesas, con excepción de la clase de sitio V, donde a edades tempranas (regeneración y crecimiento óptimo) se observó una mayor concentración en el componente raíces finas (Tabla 3.2). En cuanto al Mg, éste fue en todos los casos más concentrado en hojas y raíces finas (Tabla 3.6). En el fuste, todos los nutrientes en todas las edades presentaron concentraciones mayores en la albura que en el duramen.

Se encontraron diferencias significativas en la concentración de nutrientes de acuerdo a la edad de los árboles. Sin embargo, estas diferencias fueron distintas según la calidad de sitio estudiada. Por ejemplo en la clase de sitio de mejor calidad (CSIII), en todos los componentes y para todos los nutrientes predominó la tendencia de que los árboles más jóvenes presentaron mayor concentración que los árboles maduros (Tablas 3.1 a 3.6), con excepción del P y K en duramen (Tablas 3.2 y 3.3, respectivamente) y el S en la corteza (Tabla 3.5), donde se observó el patrón inverso. Contrariamente, el Ca fue el único nutriente que, en todos los componentes, incrementó su concentración con la edad (Tabla 3.4). Por su parte, en la clase de sitio intermedia (CS IV) se observaron patrones similares a CS III, donde los árboles jóvenes presentaron una concentración de nutrientes significativamente mayor que los árboles maduros en todos los componentes a excepción del K en albura, duramen y podredumbre (Tabla 3.3); del P, Ca y Mg en podredumbre (Tablas 3.2, 3.3 y 3.6, respectivamente) y del S en duramen y podredumbre (Tabla 3.5) donde no hubieron diferencias significativas. Nuevamente en este sitio el Ca presentó un patrón inverso, aumentando su concentración con la edad en casi todos los componentes (Tabla 3.4). En el otro extremo, en la clase de sitio de peor calidad (CS V), muchos componentes no presentaron diferencias significativas en concentración según la clase de edad de los árboles. Asimismo, a diferencia de los otros sitios, algunos nutrientes aumentaron significativamente su concentración con la edad. Por ejemplo en hojas, aumentó la concentración de N, P y K con la edad (Tablas 3.1, 3.2 y 3.3, respectivamente) y lo mismo ocurrió en raíces finas, con el N, K, S y Mg (Tablas 3.1, 3.3, 3.5 y 3.6, respectivamente) mientras que disminuyó la de P (Tabla 3.2). En raíces medias disminuyó la concentración de N y P con la edad (Tablas 3.2 y 3.3) y las raíces gruesas experimentaron un aumento con la edad de la concentración de P (Tabla 3.2) y una disminución del N (Tabla 3.1). Nuevamente, el Ca fue el único nutriente el cual aumentó su concentración en todos los componentes con la edad de los árboles (Tabla 3.4).

La clase de copa de los árboles también influyó significativamente en la concentración de nutrientes y esta influencia fue mucho más importante en la clase de sitio de mejor calidad. Aquí, (CS III) se encontraron diferencias significativas en los componentes para la mayoría de los nutrientes observándose el siguiente orden de concentración: dominantes > codominantes > intermedios > suprimidos (Tablas 3.1, 3.2, 3.3, 3.5 y 3.6). El Ca fue la única excepción, el cual presentó exactamente el orden inverso (Tabla 3.4). En CS IV se observó un patrón similar, a excepción del N y Mg en podredumbre (Tablas 3.1 y 3.6), y del K y S en duramen y podredumbre (Tablas 3.3 y 3.5) los cuales no presentaron diferencias. En general los árboles dominantes presentaron mayores concentraciones de nutrientes que los árboles de las clases de copas inferiores, con excepción del K en hojas y corteza (Tabla 3.3) y del Ca en todos los componentes (Tabla 3.4), los cuales mostraron el patrón inverso (suprimidos mayor concentración que dominantes). Por último en la clase de sitio de peor calidad (CS V) no todos los componentes presentaron diferencias en concentración según la clase de copa y en este

caso no se observó un gradiente definido como en los otros sitios. En general las diferencias encontradas separaron a los árboles dominantes de los suprimidos o a las clases de copa superiores (dominantes y codominantes) de las inferiores (intermedios y suprimidos). Las diferencias significativas corresponden a N en hojas, corteza y raíces medias (Tabla 3.1), P y S en duramen y raíces (Tablas 3.2 y 3.5), K en hojas, duramen y raíces finas y gruesas (Tabla 3.3), y Mg en raíces finas (Tabla 3.6). En todos estos casos las clases de copa superiores presentaron mayor concentración que las clases inferiores. El Ca fue la única excepción dado que se encontraron diferencias significativas en todos los componentes según la clase de copa y el orden de concentración; en general fue el inverso al anterior, es decir, clases de copa inferiores > clase de copa superiores (Tabla 3.4).

Tabla 3.1. Valores medios de concentración de N (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de *N. antarctica*, según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.

		N								
		Hojas	Ramas Finas	Albura	Duramen	Podredumbre	Corteza	Raíces finas	Raíces medias	Raíces gruesas
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio III: altura de árboles dominantes entre 8 y 10 m</b>								
5-20 años		2,471 a	0,977 a	0,810 a	0,598 a	-	0,794 a	0,507 a	0,369 a	0,337 a
21-110 años		2,328 b	0,898 b	0,759 b	0,502 b	-	0,669 b	0,450 b	0,289 b	0,252 b
111-220 años		2,201 c	0,857 c	0,621 c	0,393 c	0,354	0,601 c	0,374 c	0,255 b	0,216 c
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		2,453 a	1,009 a	0,874 a	0,670 a	0,309 b	0,858 a	0,521 a	0,382 a	0,384 a
Codominantes		2,369 b	0,951 b	0,768 b	0,568 b	0,360 b	0,757 b	0,486 c	0,329 b	0,300 b
Intermedios		2,313 c	0,866 c	0,682 c	0,475 c	0,449 a	0,623 c	0,429 b	0,271 c	0,242 c
Suprimidos		2,198 d	0,818 d	0,597 d	0,278 d	0,297 c	0,515 d	0,339 d	0,235 d	0,149 d
<i>Efecto edad</i>		***	***	***	***	***	***	***	***	***
<i>Efecto C. copa</i>		***	***	***	***	-	***	***	***	***
<i>Interacción</i>		***	***	***	***	-	***	**	ns	**
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio IV: altura de árboles dominantes entre 6 y 8 m</b>								
5-20 años		2,380 a	0,626 a	0,257 a	-	-	0,518 a	0,339 a	0,275 a	0,217 a
21-110 años		2,310 a	0,537 b	0,227 ab	0,200 a	0,262 a	0,313 b	0,224 b	0,263 a	0,193 ab
111-220 años		2,040 b	0,564 ab	0,166 b	0,142 b	0,254 a	0,270 b	0,259 ab	0,212 b	0,144 b
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		2,480 a	0,611 a	0,289 a	0,210 a	0,268 a	0,308 a	0,335 a	0,288 a	0,227 a
Codominantes		2,290 b	0,604 ab	0,180 b	0,190 ab	0,254 a	0,256 b	0,283 ab	0,275 a	0,214 a
Intermedios		2,270 b	0,585 b	0,186 b	0,146 b	0,249 a	0,260 b	0,275 ab	0,237 ab	0,174 b
Suprimidos		2,070 c	0,548 b	0,176 b	0,137 b	0,257 a	0,244 b	0,202 b	0,199 b	0,127 c
<i>Efecto edad</i>		**	**	**	**	ns	**	**	**	**
<i>Efecto copa</i>		**	**	**	**	ns	**	**	**	**
<i>Interacción</i>		ns	*	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio V: altura de árboles dominantes = 5,3 m</b>								
5-20 años		1,288 b	0,503 a	0,235 a	-	-	0,461 a	0,418 b	0,376 a	0,234 a
21-110 años		1,469 ab	0,522 a	0,260 a	0,156 a	0,185 a	0,286 b	0,435 ab	0,389 ab	0,161 b
111-220 años		1,690 a	0,481 a	0,236 a	0,179 a	0,167 b	0,293 b	0,467 a	0,321 b	0,181 b
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		1,553 a	0,498 a	0,248 a	0,155 a	0,225 a	0,244 ab	0,440 a	0,362 ab	0,210 a
Codominantes		1,476 ab	0,529 a	0,229 a	0,158 a	0,203 b	0,313 a	0,451 a	0,400 a	0,200 a
Intermedios		1,521 a	0,469 a	0,218 a	0,191 a	0,150 c	0,343 a	0,462 a	0,380 ab	0,191 a
Suprimidos		1,410 b	0,480 a	0,229 a	0,202 a	0,125 d	0,190 b	0,430 a	0,311 b	0,160 a
<i>Efecto edad</i>		**	ns	ns	ns	***	**	*	*	*
<i>Efecto C. copa</i>		**	ns	ns	ns	***	**	ns	*	ns
<i>Interacción</i>		ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns

Ref.: \* =  $p < 0,05$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$ ; ns = no significativas

Tabla 3.2. Valores medios de concentración de P (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de *N. antarctica*, según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.

		<b>P</b>								
		Hojas	Ramas Finas	Albura	Duramen	Podredumbre	Corteza	Raíces finas	Raíces medias	Raíces gruesas
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio III: altura de árboles dominantes entre 8 y 10 m</b>								
5-20 años	0,317 a	0,145 a	0,094 a	0,007 c	-	0,061 a	0,185 a	0,293 a	0,252 a	
21-110 años	0,246 b	0,094 b	0,064 b	0,012 b	-	0,030 b	0,152 b	0,218 b	0,184 b	
111-220 años	0,198 c	0,082 c	0,058 c	0,017 a	0,050	0,019 c	0,100 c	0,177 c	0,131 c	
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes	0,304 a	0,148 a	0,092 a	0,017 a	0,062 a	0,047 a	0,185 a	0,297 a	0,285 a	
Codominantes	0,256 b	0,110 b	0,077 b	0,014 b	0,050 b	0,041 b	0,153 b	0,245 b	0,199 b	
Intermedios	0,231 c	0,102 c	0,068 c	0,010 c	0,048 b	0,032 c	0,131 c	0,209 c	0,156 c	
Suprimidos	0,225 d	0,068 d	0,052 d	0,008 d	0,040 c	0,027 d	0,115 d	0,166 d	0,115 d	
<i>Efecto edad</i>	***	***	***	***	-	***	***	***	***	
<i>Efecto copa</i>	***	***	***	***	***	***	***	***	***	
<i>Interacción</i>	***	***	***	***	-	***	***	***	***	
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio IV: altura de árboles dominantes entre 6 y 8 m</b>								
5-20 años	0,261 a	0,116 a	0,063 a	-	-	0,066 a	0,189 a	0,236 a	0,126 a	
21-110 años	0,236 ab	0,084 b	0,035 b	0,005 a	0,045 a	0,031 b	0,168 ab	0,196 ab	0,113 ab	
111-220 años	0,215 b	0,083 b	0,010 c	0,011 b	0,045 a	0,025 b	0,125 b	0,155 b	0,100 b	
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes	0,252 a	0,102 a	0,052 a	0,019 a	0,045 a	0,061 a	0,197 a	0,238 a	0,141 a	
Codominantes	0,239 ab	0,102 a	0,042 ab	0,015 ab	0,039 a	0,044 ab	0,185 ab	0,200 ab	0,115 ab	
Intermedios	0,232 ab	0,097 ab	0,035 bc	0,006 b	0,044 a	0,032 ab	0,147 ab	0,195 ab	0,105 ab	
Suprimidos	0,216 b	0,087 b	0,022 c	0,007 b	0,042 a	0,022 b	0,113 b	0,152 b	0,091 b	
<i>Efecto edad</i>	**	**	**	**	ns	**	**	**	*	
<i>Efecto copa</i>	**	**	**	**	ns	**	**	**	**	
<i>Interacción</i>	ns	*	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio V: altura de árboles dominantes = 5,3 m</b>								
5-20 años	0,156 b	0,048 a	0,052 a	-	-	0,058 a	0,321 a	0,111 ab	0,050 b	
21-110 años	0,139 ab	0,075 a	0,038 a	0,011 a	0,039 a	0,037 a	0,308 a	0,163 a	0,039 ab	
111-220 años	0,195 a	0,071 a	0,062 a	0,016 a	0,032 b	0,018 a	0,141 b	0,078 b	0,139 a	
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes	0,176 a	0,070 a	0,060 a	0,022 a	0,039 a	0,017 a	0,331 a	0,117 a	0,140 a	
Codominantes	0,176 a	0,073 a	0,050 a	0,014 ab	0,038 a	0,016 a	0,280 ab	0,150 ab	0,091 ab	
Intermedios	0,148 a	0,047 a	0,061 a	0,015 ab	0,036 b	0,016 a	0,200 bc	0,141 ab	0,050 b	
Suprimidos	0,147 a	0,068 a	0,042 a	0,004 b	0,030 c	0,020 a	0,181 c	0,060 b	0,040 b	
<i>Efecto C. de edad</i>	*	ns	ns	ns	***	ns	**	**	**	
<i>Efecto C. de copa</i>	ns	ns	ns	*	***	ns	**	*	**	
<i>Interacción</i>	ns	ns	ns	ns	***	ns	*	ns	ns	

Ref.: \* = p &lt; 0,05 ; \*\* = p &lt; 0,01; \*\*\* = p &lt; 0,001; ns = no significativas

Tabla 3.3. Valores medios de concentración de K (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de *N. antarctica*, según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.

<b>K</b>									
	Hojas	Ramas Finas	Albura	Duramen	Podredumbre	Corteza	Raíces finas	Raíces medias	Raíces gruesas
<b>Clase de Sitio III: altura de árboles dominantes entre 8 y 10 m</b>									
Clase de edad									
5-20 años	0,772 a	0,474 a	0,196 a	0,013 c	-	0,383 a	0,475 a	0,562 a	0,298 a
21-110 años	0,597 b	0,310 b	0,155 b	0,021 b	-	0,303 b	0,418 b	0,494 b	0,183 b
111-220 años	0,553 c	0,285 c	0,134 c	0,031 a	0,418	0,261 c	0,385 c	0,473 c	0,144 c
<i>Clase de copa</i>									
Dominantes	0,780 a	0,452 a	0,191 a	0,030 a	0,390 c	0,414 a	0,546 a	0,637 a	0,277 a
Codominantes	0,711 b	0,385 b	0,170 b	0,025 b	0,445 b	0,356 b	0,498 b	0,565 b	0,243 b
Intermedios	0,622 c	0,314 c	0,149 c	0,017 c	0,493 a	0,276 c	0,372 c	0,476 c	0,203 c
Suprimidos	0,449 d	0,273 d	0,136 d	0,014 d	0,345 d	0,216 d	0,290 d	0,361 d	0,111 d
<i>Efecto C. de edad</i>	***	***	***	***	-	***	***	***	***
<i>Efecto C. de copa</i>	***	***	***	***	***	***	***	***	***
<i>Interacción</i>	***	***	***	***	-	***	***	***	***
<b>Clase de Sitio IV: altura de árboles dominantes entre 6 y 8 m</b>									
Clase de edad									
5-20 años	0,841 a	0,438 a	0,142 a	-	-	0,394 a	0,505 a	0,502 a	0,229 a
21-110 años	0,823 ab	0,394 b	0,141 a	0,005 a	0,360 a	0,328 ab	0,349 ab	0,433 ab	0,214 a
111-220 años	0,651 b	0,351 b	0,131 a	0,005 a	0,380 a	0,229 b	0,291 b	0,364 b	0,161 b
<i>Clase de copa</i>									
Dominantes	0,715 b	0,410 a	0,164 a	0,006 a	0,390 a	0,197 b	0,506 a	0,511 a	0,245 a
Codominantes	0,717 b	0,377 b	0,143 ab	0,005 a	0,345 a	0,167 b	0,405 ab	0,475 ab	0,217 ab
Intermedios	0,782 ab	0,414 a	0,125 b	0,005 a	0,385 a	0,241 ab	0,330 bc	0,398 bc	0,196 ab
Suprimidos	0,818 a	0,391 ab	0,148 b	0,005 a	0,358 a	0,295 a	0,288 c	0,349 c	0,144 b
<i>Efecto C. de edad</i>	**	**	ns	ns	ns	**	**	**	**
<i>Efecto C. de copa</i>	**	*	*	ns	ns	**	**	**	**
<i>Interacción</i>	*	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
<b>Clase de Sitio V: altura de árboles dominantes = 5,3 m</b>									
Clase de edad									
5-20 años	0,240 b	0,156 a	0,149 a	-	-	0,130 a	0,162 b	0,149 a	0,123 b
21-110 años	0,272 ab	0,165 a	0,137 a	0,074 a	0,236 a	0,103 a	0,180 b	0,171 a	0,101 b
111-220 años	0,336 a	0,185 a	0,159 a	0,073 a	0,214 b	0,069 a	0,262 a	0,159 a	0,168 a
<i>Clase de copa</i>									
Dominantes	0,312 a	0,167 a	0,162 a	0,069	0,243 a	0,062 a	0,281 a	0,159 a	0,122 ab
Codominantes	0,327 a	0,181 a	0,147 a	0,075	0,233 b	0,058 a	0,221 ab	0,179 a	0,158 a
Intermedios	0,259 b	0,182 a	0,139 a	0,077	0,222 c	0,081 a	0,200 ab	0,162 a	0,130 a
Suprimidos	0,259 b	0,175 a	0,156 a	0,071	0,202 d	0,075 a	0,121 b	0,142 a	0,080 b
<i>Efecto C. de edad</i>	*	ns	ns	ns	***	ns	**	ns	*
<i>Efecto C. de copa</i>	*	ns	ns	ns	***	ns	**	ns	*
<i>Interacción</i>	ns	ns	ns	ns	***	ns	*	ns	ns

Ref.: \* =  $p < 0,05$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$ ; ns = no significativas

Tabla 3.4. Valores medios de concentración de Ca (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de *N. antarctica*, según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.

		<b>Ca</b>								
		Hojas	Ramas Finas	Albura	Duramen	Podredumbre	Corteza	Raíces finas	Raíces medias	Raíces gruesas
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio III: altura de árboles dominantes entre 8 y 10 m</b>								
5-20 años		0,672 b	1,176 c	0,129 c	0,049 c	-	1,724 c	0,965 b	1,159 c	0,818 c
21-110 años		0,670 b	1,152 b	0,155 b	0,053 b	-	1,994 b	1,019 b	1,242 b	0,955 b
111-220 años		0,861 a	1,453 a	0,193 a	0,066 a	0,513	2,210 a	1,412 a	1,716 a	1,312 a
<b>Clase de copa</b>										
Dominantes		0,584 d	1,047 d	0,105 d	0,033 d	0,517 a b	1,548 d	0,991 d	1,152 d	0,883 d
Codominantes		0,694 c	1,196 c	0,154 c	0,051 c	0,478 a	1,791 c	1,079 c	1,337 c	1,001 c
Intermedios		0,784 b	1,316 b	0,183 b	0,064 b	0,495 b	2,219 b	1,176 b	1,425 b	1,033 b
Suprimidos		0,875 a	1,483 a	0,195 a	0,076 a	0,561 a	2,345 a	1,282 a	1,576 a	1,197 a
<i>Efecto C. edad</i>		***	***	***	***	-	***	***	***	***
<i>Efecto C. de copa</i>		***	***	***	***	*	***	***	***	***
<i>Interacción</i>		***	***	***	***	-	***	***	***	***
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio IV: altura de árboles dominantes entre 6 y 8 m</b>								
5-20 años		0,666 b	0,676 b	0,061 b	-	-	1,227 b	0,789 b	0,681 b	0,068 b
21-110 años		0,645 b	1,069 ab	0,069 b	0,055 b	0,546 a	1,303 b	0,866 a	0,595 b	0,095 ab
111-220 años		0,712 a	1,389 a	0,108 a	0,073 a	0,525 a	2,641 a	0,892 a	1,309 a	0,123 a
<b>Clase de copa</b>										
Dominantes		0,593 b	0,952 b	0,076 ab	0,041 c	0,551 ab	2,048 a	0,742 b	0,752 c	0,062 a
Codominantes		0,621 b	0,951 b	0,051 b	0,039 c	0,502 b	2,689 bc	0,856 a	0,862 b	0,085 ab
Intermedios		0,715 a	1,036 ab	0,080 ab	0,073 b	0,504 b	2,950 c	0,884 a	0,898 bc	0,102 bc
Suprimidos		0,720 a	1,046 a	0,106 a	0,102 a	0,586 a	2,624 b	0,914 a	0,936 a	0,132 c
<i>Efecto C. de edad</i>		*	**	**	**	ns	**	**	**	**
<i>Efecto C. de copa</i>		**	**	**	**	*	**	**	**	**
<i>Interacción</i>		ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio V: altura de árboles dominantes = 5,3 m</b>								
5-20 años		0,595 b	0,721 b	0,135 b	-	-	1,123 b	0,373 b	0,795 ab	0,071 b
21-110 años		0,644 ab	0,742 b	0,150 ab	0,152 a	0,367 a	1,647 ab	0,384 b	0,773 b	0,062 b
111-220 años		0,834 a	0,888 a	0,180 a	0,160 a	0,315 b	2,508 a	0,449 a	0,969 a	0,190 a
<b>Clase de copa</b>										
Dominantes		0,703 b	0,656 b	0,216 b	0,078 b	0,357 a	2,435 bc	0,416 ab	0,882 a	0,081 a
Codominantes		0,767 a	0,659 b	0,241 ab	0,106 ab	0,351 b	2,122 a	0,382 a	0,811 ab	0,110 ab
Intermedios		0,810 a	0,771 ab	0,163 b	0,153 a	0,356 a	2,349 ab	0,441 bc	0,929 bc	0,152 bc
Suprimidos		0,625 b	0,841 a	0,317 a	0,160 a	0,298 c	2,624 c	0,500 c	1,050 c	0,220 c
<i>Efecto C. de edad</i>		**	*	*	ns	***	**	*	**	*
<i>Efecto C. de copa</i>		*	*	**	*	***	*	*	*	**
<i>Interacción</i>		ns	ns	ns	*	***	ns	ns	ns	ns

Ref.: \* =  $p < 0,05$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$ ; ns = no significativas

Tabla 3.5. Valores medios de concentración de S (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de *N. antarctica*, según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.

		<b>S</b>								
		Hojas	Ramas Finas	Albura	Duramen	Podredumbre	Corteza	Raíces finas	Raíces medias	Raíces gruesas
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio III: altura de árboles dominantes entre 8 y 10 m</b>								
5-20 años		0,293 a	0,154 a	0,066 a	0,047 a	-	0,128 a	0,138 a	0,129 a	0,117 a
21-110 años		0,248 b	0,140 b	0,059 b	0,040 b	-	0,530 b	0,117 b	0,116 b	0,106 b
111-220 años		0,215 c	0,119 c	0,052 c	0,035 c	0,094	0,096 c	0,108 c	0,100 c	0,102 b
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		0,290 a	0,166 a	0,072 a	0,050 a	0,099 a	0,133 c	0,148 a	0,133 a	0,125 a
Codominantes		0,263 b	0,149 b	0,066 b	0,045 b	0,094 a	0,114 c	0,129 b	0,120 b	0,116 b
Intermedios		0,231 c	0,130 c	0,053 c	0,037 c	0,102 a	0,394 a	0,113 c	0,110 c	0,103 c
Suprimidos		0,224 d	0,105 d	0,044 d	0,030 d	0,081 b	0,364 b	0,094 d	0,097 d	0,089 d
<i>Efecto C. edad</i>		***	***	***	***	-	***	***	***	***
<i>Efecto C. de copa</i>		***	***	***	***	***	***	***	***	***
<i>Interacción</i>		***	***	***	***	-	***	***	***	***
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio IV: altura de árboles dominantes entre 6 y 8 m</b>								
5-20 años		0,269 a	0,127 a	0,060 a	-	-	0,106 a	0,118 a	0,096 a	0,094 a
21-110 años		0,211 b	0,117 ab	0,058 a	0,044 a	0,098 a	0,097 b	0,103 b	0,092 a	0,062 b
111-220 años		0,219 b	0,101 b	0,045 b	0,044 a	0,092 a	0,104 a	0,105 b	0,056 b	0,062 b
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		0,233 ab	0,120 a	0,062 a	0,043 a	0,096 a	0,115 a	0,125 a	0,101 a	0,098 a
Codominantes		0,223 b	0,117 ab	0,055 bc	0,042 a	0,094 a	0,086 b	0,112 ab	0,084 b	0,072 b
Intermedios		0,255 a	0,116 ab	0,058 bc	0,045 a	0,092 a	0,109 ab	0,102 bc	0,072 bc	0,064 c
Suprimidos		0,224 b	0,108 b	0,060 c	0,045 a	0,096 a	0,105 ab	0,096 c	0,068 c	0,057 c
<i>Efecto C. edad</i>		*	*	**	ns	ns	*	*	**	**
<i>Efecto C. de copa</i>		*	*	**	ns	ns	*	*	**	**
<i>Interacción</i>		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio V: altura de árboles dominantes = 5,3 m</b>								
5-20 años		0,118 a	0,075 a	0,056 a	-	-	0,070 a	0,061b	0,069 a	0,021 b
21-110 años		0,140 a	0,079 a	0,054 a	0,015 a	0,069 a	0,075 a	0,072 ab	0,059 a	0,047 ab
111-220 años		0,152 a	0,086 a	0,048 a	0,021 a	0,053 b	0,075 a	0,106 a	0,080 a	0,062 a
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		0,146 a	0,075 a	0,056 a	0,012 b	0,066 a	0,076 a	0,101 a	0,069 a	0,071 a
Codominantes		0,143 a	0,081 a	0,042 a	0,013 ab	0,061 b	0,070 a	0,110 a	0,088 a	0,050 b
Intermedios		0,127 a	0,080 a	0,041 a	0,015 ab	0,066 a	0,075 a	0,081 ab	0,059 a	0,049 bc
Suprimidos		0,136 a	0,083 a	0,041 a	0,050 a	0,052 c	0,078 a	0,039 b	0,061 a	0,021c
<i>Efecto C. de edad</i>		ns	ns	ns	ns	***	ns	*	ns	*
<i>Efecto C. de copa</i>		ns	ns	ns	*	***	ns	*	ns	*
<i>Interacción</i>		ns	ns	ns	*	***	ns	ns	ns	ns

Ref.: \* =  $p < 0,05$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$ ; ns = no significativas

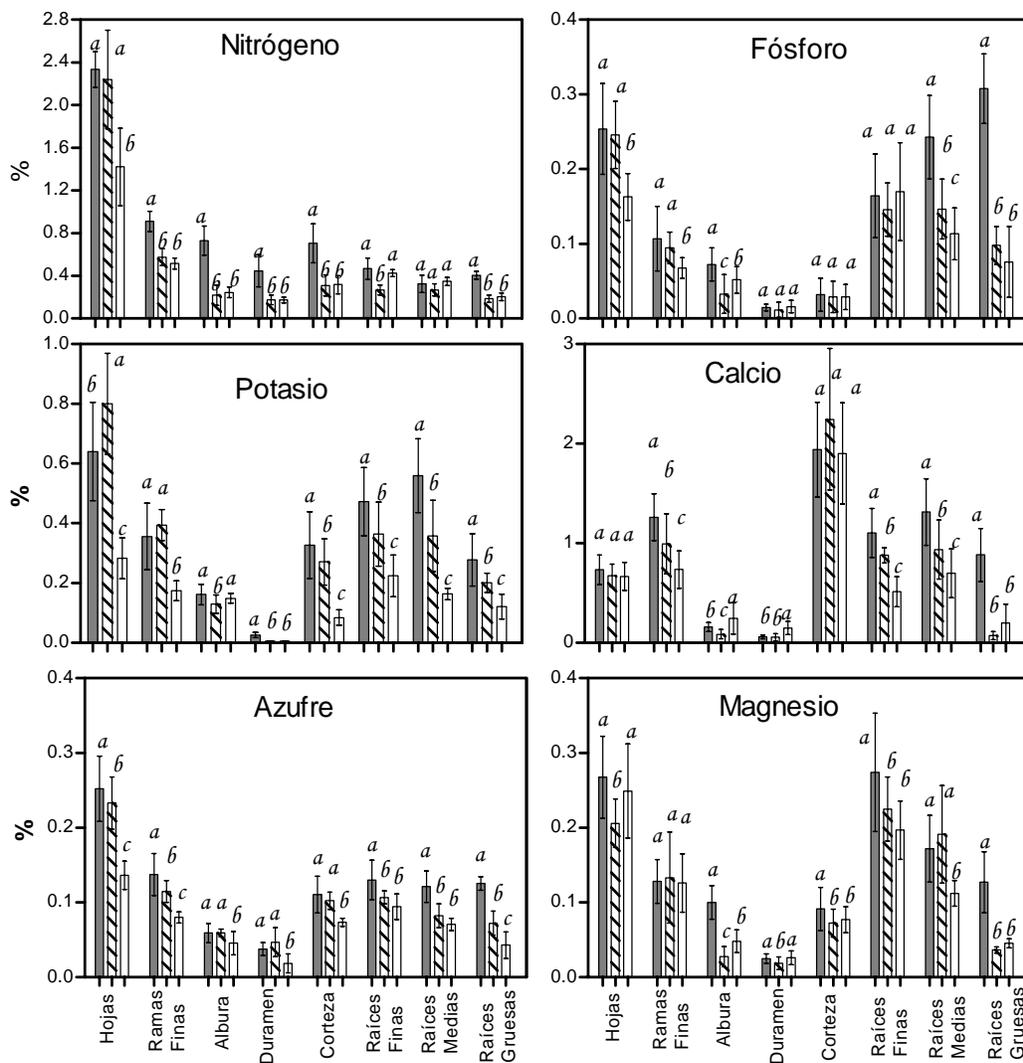
Tabla 3.6. Valores medios de concentración de Mg (expresados en % de materia seca) en los distintos componentes de *N. antarctica*, según clases de edad, clases de copa y clases de sitio.

		<b>Mg</b>								
		Hojas	Ramas Finas	Albura	Duramen	Podredumbre	Corteza	Raíces finas	Raíces medias	Raíces gruesas
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio III: altura de árboles dominantes entre 8 y 10 m</b>								
5-20 años		0,318 a	0,154 a	0,120 a	0,040 a	-	0,095 a	0,323 a	0,172 a	0,121 a
21-110 años		0,267 b	0,122 b	0,098 b	0,022 b	-	0,089 b	0,216 b	0,151 b	0,085 b
111-220 años		0,218 c	0,108 c	0,082 c	0,028 c	0,076	0,073 c	0,227 c	0,135 c	0,071 c
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		0,310 a	0,156 a	0,118 a	0,038 a	0,082 a	0,115 a	0,325 a	0,200 a	0,127 a
Codominantes		0,289 b	0,136 b	0,108 b	0,034 b	0,078 a	0,087 b	0,275 b	0,148 b	0,096 b
Intermedios		0,248 c	0,120 c	0,094 c	0,026 c	0,080 a	0,075 c	0,232 c	0,135 c	0,079 c
Suprimidos		0,223 d	0,100 d	0,080 d	0,021 d	0,066 b	0,065 d	0,189 d	0,128 d	0,066 d
<i>Efecto C. edad</i>		***	***	***	***	-	***	***	***	***
<i>Efecto C. de copa</i>		***	***	***	***	***	***	***	***	***
<i>Interacción</i>		***	***	***	***	-	***	***	***	***
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio IV: altura de árboles dominantes entre 6 y 8 m</b>								
5-20 años		0,226 a	0,120 a	0,033 a	-	-	0,079 a	0,295 a	0,143 a	0,040 a
21-110 años		0,195 b	0,124 a	0,033 b	0,024 a	0,079 a	0,076 ab	0,192 b	0,125 ab	0,039 a
111-220 años		0,196 b	0,080 b	0,017 b	0,010 b	0,083 a	0,074 b	0,207 c	0,107 b	0,031 b
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		0,225 a	0,121 a	0,036 a	0,023 a	0,084 a	0,082 a	0,332 a	0,152 a	0,047 a
Codominantes		0,197 b	0,114 ab	0,033 ab	0,022 a	0,080 a	0,075 ab	0,214 b	0,141 ab	0,041 ab
Intermedios		0,190 b	0,107 bc	0,029 bc	0,017 b	0,079 a	0,063 bc	0,192 bc	0,113 bc	0,032 bc
Suprimidos		0,205 ab	0,097 c	0,024 c	0,013 bc	0,081 a	0,059 c	0,185 c	0,095 c	0,026 c
<i>Efecto C. de edad</i>		**	**	**	**	ns	**	**	**	**
<i>Efecto C. de copa</i>		**	**	**	*	ns	**	**	**	**
<i>Interacción</i>		*	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
<b>Clase de edad</b>		<b>Clase de Sitio V: altura de árboles dominantes = 5,3 m</b>								
5-20 años		0,242 a	0,090 b	0,037 a	-	-	0,090 a	0,168 b	0,127a	0,048a
21-110 años		0,319 a	0,136 a	0,050 a	0,033 a	0,056 a	0,098 a	0,251 a	0,123a	0,039a
111-220 años		0,290 a	0,153 a	0,055 a	0,022 a	0,050 b	0,068 a	0,205 ab	0,114a	0,050a
<i>Clase de copa</i>										
Dominantes		0,261 a	0,161 a	0,046 a	0,022 a	0,056 a	0,074 a	0,281 a	0,121 a	0,047 a
Codominantes		0,272 a	0,144 a	0,049 a	0,028 a	0,054 b	0,051 a	0,220 b	0,142 a	0,049 a
Intermedios		0,231 a	0,104 a	0,062 a	0,035 a	0,053 c	0,063 a	0,201 b	0,110 a	0,039 a
Suprimidos		0,229 a	0,128 a	0,045 a	0,020 a	0,048 d	0,049 a	0,152 c	0,103 a	0,031 a
<i>Efecto C. de edad</i>		ns	*	ns	ns	***	ns	*	ns	ns
<i>Efecto C. de copa</i>		ns	ns	ns	ns	***	ns	*	ns	ns
<i>Interacción</i>		ns	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns

Ref.: \* =  $p < 0,05$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$ ; ns = no significativas

En la mayoría de los componentes arbóreos se encontraron diferencias significativas en la concentración de nutrientes según la clase de sitio (Figura 3.3). Las únicas excepciones donde no se encontraron diferencias fueron N en raíces medias; P en albura, duramen, corteza y raíces finas; Ca en hojas y corteza; y Mg en ramas finas (Figura 3.3). Para el caso del N, los árboles creciendo en la mejor calidad de sitio presentaron concentraciones significativamente mayores en todos los componentes. Con respecto al P los árboles creciendo en la peor calidad de sitio presentaron concentraciones inferiores en hojas, ramas finas, y raíces medias. Asimismo, para el nutriente K se observó un claro gradiente  $CS\ III > CS\ IV > CS\ V$  en raíces y corteza, mientras que los árboles creciendo en la calidad de sitio intermedia (CS IV) presentaron la mayor concentración en hojas (Figura 3.3). Para el Ca se encontró el siguiente gradiente  $CS\ III > CS\ IV > CS\ V$  en ramas finas, y raíces finas y medias, mientras que en albura y duramen la peor calidad de sitio presentó las mayores concentraciones (Figura 3.3). A su vez, para el S se encontró el gradiente mencionado anteriormente en hojas, ramas finas y raíces gruesas, mientras que los árboles en la peor calidad de sitio presentaron concentraciones inferiores en albura, duramen, corteza y raíces finas y medias. Por último en el caso del Mg, los árboles del sitio de calidad intermedia (CS IV) presentaron concentraciones menores en hojas, albura y duramen, y para el resto de los componentes en CS III las concentraciones fueron mayores (Figura 3.3).

Figura 3.3. Concentración media de N, P, K, Ca, S y Mg para árboles creciendo en calidad de sitio III (barras grises), clase de sitio IV (barras rayadas) y clase de sitio V (barras blancas). Diferentes letras indican diferencias significativas entre clases de sitio ( $p < 0,05$ ).



### 3.4. Discusión

#### 3.4.1 Concentración de nutrientes según compartimentos

El ranking de los componentes arbóreos que presentaron mayor concentración total de nutrientes (hojas > corteza > ramas finas > raíces medias > raíces finas > raíces gruesas > alburá > duramen) fue similar al informado por Frangi et al. (2004) para árboles maduros de ñire en Tierra del Fuego (hojas > flores + frutos > raíces finas > corteza > ramas finas > raíces gruesas > alburá > duramen). Asimismo, el orden encontrado en este estudio concuerda con el observado por Caldentey et al. (1993) para *Nothofagus*

*pumilio* y con Uri et al. (2002) para una plantación joven de *Alnus incana*. Por su parte, Hart et al. (2003), en rodales maduros de *Nothofagus truncata*, encontraron un orden ligeramente diferente de concentración de nutrientes: hojas > ramas finas > raíces medias > raíces gruesas > corteza > raíces finas > fuste. En este caso la corteza no fue un destino tan importante de nutrientes como el observado en el presente estudio. Por otra parte, Das y Chaturvedi (2005) trabajando con *Populus deltoides*, determinaron una distribución similar de la concentración de nutrientes: hojas > ramas finas > raíces finas > ramas gruesas > fuste. Es importante destacar que el “fuste” en muchos trabajos es analizado como una unidad sin discriminar los componentes albura y duramen. Sin embargo el fuste no es necesariamente “homogéneo” en cuanto a concentración de nutrientes (Hillis, 1987; Myre y Camiré, 1994). Bamber y Fukazawa (1985) fueron unos de los primeros en informar una concentración mineral mayor en la albura con respecto al duramen, coincidente con lo hallado en este trabajo. En la madera o fuste, la capa más externa, denominada albura, se caracteriza por contener algunas células vivas (células axiales y radiales del parénquima, o fibra) y muchas que han sufrido un proceso de apoptosis (que conforman los elementos traquearios de conducción). En la mayoría de los árboles, aunque no en todas las especies, los anillos de la parte interior de la albura se convierten gradualmente en lo que se conoce como duramen (Meerts P., 2002). El duramen no contiene células vivas, generalmente tiene los vasos bloqueados con tilides (excrecencias de las células parenquimáticas que se encuentran en contacto con un vaso) y se pueden acumular compuestos secundarios (Bamber et al., 1985; Hillis, 1987; Stewart, 1966). Estudios previos realizados en árboles de *N. antarctica* y *N. pumilio* en Tierra del Fuego también indicaron que la albura contenía mayor cantidad de N, K, Ca, y Mg que el duramen (Frangi et al., 2004). En concordancia, los resultados presentados en este estudio para *N. antarctica* también indican diferencias sustanciales entre la albura y el duramen en cuanto a concentración de nutrientes. En los tres sitios el componente albura siempre presentó aproximadamente el doble de concentración de todos los nutrientes (Figura 3.1). El hecho de que el duramen tenga menor concentración de nutrientes puede deberse a que, al igual que las hojas que reabsorben nutrientes antes de la senescencia, la albura reabsorba nutrientes antes de formar duramen. Colin-Belgrand et al. (1996) han demostrado que los nutrientes minerales son removidos de la albura senescente, si bien una sustancial proporción de nutrientes puede también fluir en dirección vertical. Meerts (2002) realizando una revisión de datos publicados de albura y duramen para numerosas especies, encontró que el duramen siempre presenta menores concentraciones de N, P y K comparado con la albura y, a pesar de las vastas diferencias que existen en composición química entre los tejidos de madera y el tejido foliar, el patrón de reabsorción parece respetarse bastante bien:  $N \approx P > K > Mg > Ca$ .

La concentración de cada nutriente en particular varió según los distintos componentes del árbol. Los resultados de concentración de nutrientes en *N. antarctica* fueron concordantes con los presentados por Frangi et al. (2004) para rodales maduros de *N. antarctica* y *N. pumilio* y por Hart et al. (2003) para *N. truncata*, siendo el N y K mayor en hojas, el P más concentrado en hojas y raíces finas, el Ca en la corteza y el Mg en hojas y raíces finas. Diehl et al. (2003), trabajando con hojas de varias especies de *Nothofagus*, observaron que el N fue el nutriente más concentrado seguido por K y P. A su vez, estos autores informaron que mientras *Nothofagus oblicua* presentó la mayor concentración de N, P y K, *Nothofagus pumilio* presentó mayor cantidad de N y K que *N. antarctica* pero menor concentración de P. Por su parte, Santa Regina (2000) en *Quercus pyrenaica* igualmente encontró que N, Mg, P y K fueron más concentrados en hojas, mientras que el Ca y el sodio (Na) tuvieron mayores concentraciones en el fuste.

Asimismo, Harmand et al. (2004) informaron que para *Acacia polyacantha*, *Senna siamea* y *Eucalyptus camaldulensis*, las concentraciones de nutrientes siguieron el siguiente orden para N, P, K y Mg: hojas > corteza o ramas > fuste y para el Ca: corteza > hojas > ramas > fuste. Por otra parte, si bien la distribución de los nutrientes fue similar a las informadas por otros autores, los valores encontrados varían según cada caso. Por ejemplo, Frangi et al. (2004) observaron que en hojas, los valores de N, Ca y Mg fueron similares a los de este estudio, aunque los niveles de P y K fueron superiores; en ramas finas, observaron menores concentraciones de N y Ca y mayores de P, K y Mg; en albura, similares valores de todos los nutrientes con excepción del N que fue inferior; en corteza, menores concentraciones de N, K y Ca; aunque mayor concentración de Mg; en raíces finas, mayores concentraciones de N, P y Mg y menores de K y Ca; y en raíces gruesas, mayor concentración de P y menor en el resto de los nutrientes. Estas diferencias pueden deberse a que los datos obtenidos en bosques maduros de ñire en Tierra del Fuego por Frangi et al. (2004) correspondan a otra calidad de sitio (en dicho trabajo no se especifica la clase de sitio) o condiciones ambientales. Por su parte, Hart et al. (2003) encontraron menores valores de concentración de N, P y Mg en hojas (1,2; 0,1 y 0,1%, respectivamente) y en general también, menor concentración en raíces de N, P, K, Ca y Mg que las observadas en este estudio. Muchas de las diferencias pueden deberse a diferencias en la fertilidad del suelo donde se desarrollan las especies o a diferentes eficiencias en el uso de los nutrientes. Por ejemplo, Romanya et al. (2005) informaron que *Nothofagus pumilio* crece en suelos con mayor fertilidad y en consecuencia presenta mayores concentraciones de nutrientes en hojas, comparado con otras especies de *Nothofagus*. En este estudio también se observó esto para el caso del K, el cual fue más alto en hojas de árboles en CS IV, probablemente debido a que este nutriente presentó mayores valores de concentración en el suelo de este sitio.

La concentración de cada nutriente en los distintos órganos de las plantas se encuentra estrechamente relacionada con las funciones fisiológicas que cada elemento ejerce en ese órgano o componente específico. Por ejemplo en muchas especies arbóreas la concentración de N es más alta en hojas (Dyck et al., 1988), debido a las cantidades significativas de N que se encuentran en la ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco) en los órganos fotosintéticos (Evans 1983, Zhang et al., 2003). También este nutriente es parte constituyente de las moléculas de clorofila, donde cuatro átomos de N se sitúan alrededor de uno de Mg para formar la parte de central de dichas moléculas, las cuales se encuentran en los cloroplastos de las hojas (Nelson y Cox, 2004a). Una situación similar se da con el P, el cual presenta concentraciones elevadas en hojas donde ejerce numerosas funciones en el metabolismo de hidratos de carbono y activación de enzimas. Para el caso del S, se determinó en *Quercus pyrenaica* que sus concentraciones en hojas eran tres veces mayor que en los tejidos maderables (Quilchano et al., 2002) y esto es concordante con lo encontrado en el presente estudio. En bosques no contaminados la entrada de S al sistema se debe principalmente a deposiciones secas y húmedas desde la atmósfera y la absorción desde las hojas representa hasta un 30% del total de S, lo cual suele ser una característica común en bosques no contaminados (Jonson, 1986). Este nutriente es constituyente de membranas formando lípidos sulfurados, los cuales son abundantes en las plantas (Nelson y Cox, 2004b) y también compone los aminoácidos metionina y cisteína cuyos puentes sulfurados son esenciales para la estructura terciaria de las proteínas (Nelson y Cox, 2004c). Asimismo, las reacciones fisiológicas redox de la fotosíntesis y respiración requieren S, lo que explica que su concentración sea elevada en las hojas. El S también en compuestos secundarios de las plantas juega un rol importante en la resistencia

contra pestes, factores patogénicos y enfermedades (Ceccotti, 1995). Con respecto al Mg, se sabe que éste es el átomo central de la molécula de clorofila y también actúa como elemento puente para la agregación de ribosomas, lo cual hace que su concentración sea elevada en hojas (Shaul, 2002). Este nutriente también es esencial para el funcionamiento de numerosas enzimas, de las cuales algunas son clave para el funcionamiento de los cloroplastos (Shaul, 2002). Contrariamente a lo ocurrido con la mayoría de los nutrientes, el Ca presentó concentraciones más elevadas en componentes leñosos como ser la corteza, raíces y ramas finas. Esto estaría relacionado con su intervención en la estructura y estabilidad de las paredes celulares que componen la estructura de la madera de los árboles (McLaughlin y Wimmer, 1999). Asimismo, también interviene en numerosos procesos como ser la formación y función de los sistemas de membranas que controlan el flujo de líquidos y solutos y en los procesos metabólicos que ayudan a regular el flujo y balance de los carbohidratos, incluyendo crecimiento y defensa contra enfermedades (McLaughlin y Wimmer, 1999).

Otro aspecto importante observado en este estudio son las elevadas concentraciones que presentó el componente raíces, sobre todo las raíces finas y medias, las cuales representan para todos los nutrientes (con excepción del N) el destino principal luego de las hojas (o corteza en el caso del Ca). Otros autores también han destacado que las raíces finas son un importante destino de asimilados ya que están en continuo crecimiento y expansión, lo cual puede explicar el por qué tienen altas concentraciones de nutrientes (Gordon y Jackson, 2000; Newman y Hart, 2006). En el caso particular del P, se observó que las raíces, en muchos casos, presentaron concentraciones incluso superiores a las encontradas en las hojas. Esto podría estar relacionado al hecho de que *N. antarctica*, al igual que otros *Nothofagus*, presenta asociaciones con ectomicorrizas las cuales ayudarían, entre otras cosas, a la captación de este nutriente (Veblen et al., 1996). Diehl et al. (2008) observaron en ñire altos porcentajes de asociación con ectomicorrizas (70-79%), las cuales facilitarían la absorción del P haciendo que éste nutriente no se muestre limitante. Por otra parte, es probable que las raíces estén actuando también como órganos de almacenamiento de este nutriente, como se ha visto en otras especies caducifolias para el caso de otros nutrientes como por ejemplo el N (Grassi et al., 2003).

El hecho de que las raíces presenten concentraciones tan altas de nutrientes demuestra que ejercen un rol fundamental a nivel de ecosistema mediante su potencial aporte en el ciclo de nutrientes. Es este sentido, y a diferencia de las hojas que en muchas especies caducifolias presentan altas reabsorciones que pueden exceder hasta el 50% (Aerts, 1996; Killingbeck, 1996), en raíces finas de distintos tipos funcionales de plantas no se han encontrado diferencias significativas en la concentración de N, Ca y Mg entre raíces vivas y muertas (Gordon y Jackson, 2000). Incluso para el caso de nutrientes que sí presentaron concentraciones significativamente inferiores (P y K) en raíces muertas, la tasa de reabsorción informada fue del orden del 30 %, mucho inferior a las observadas en hojas (Gordon y Jackson, 2000). Esta capacidad de las raíces de ceder nutrientes es de fundamental importancia en la dinámica de nutrientes del sistema.

#### 3.4.2 Concentración de nutrientes vs. edad de las plantas

En las clases de sitio de mejor calidad (CS III y IV) para la mayoría de los compartimentos y nutrientes, los árboles jóvenes presentaron mayores concentraciones que los árboles maduros. La única excepción fue el Ca, el cual aumentó su concentración con la edad. Similares resultados fueron hallados por Ponette et al. (2001)

en rodales de *Pseudotsuga menziesii* donde observaron una disminución con la edad en la concentración de N, P, K y Mg en el fuste, pero un aumento del Ca en la corteza. Asimismo, Das y Chaturvedi (2005) trabajando con *Populus deltoides*; Wang et al. (1996) con *Betula papyrifera* y Lodhiyal y Lodhiyal (2003) con *Dalbergia sissoo*, también observaron una disminución de la concentración de nutrientes con la edad en todos los componentes. En forma similar Laclau et al. (2000), en una plantación de *Eucalyptus* híbridos en Congo, encontraron que los componentes hojas, madera, ramas y raíces gruesas presentaron una reducción sistemática en la concentración de todos los elementos (con excepción del N en hojas) durante el ciclo de crecimiento. Las disminuciones en la concentración de nutrientes con el aumento de la edad se deberían a que se produce una continua reducción en la concentración de nutrientes de los tejidos (efecto dilución) debido a un incremento de la proporción de las estructuras con C, como ser las de las paredes celulares (Lambers et al., 1998). Portsmouth et al. (2005) trabajando con rodales de *Pinus sylvestris* informaron que la concentración media del N disminuía a medida que aumentaba la edad de los árboles, pero esta concentración en las hojas era independiente de la edad, lo que refleja que la disminución en la concentración se debía a un aumento en los tejidos de estructuras de soporte. En el caso particular del Ca, es probable que se acumule con la edad de los árboles ya que forma parte principalmente de estructuras de soporte de la madera (que se acumulan con el tiempo) y de las paredes celulares. Por otra parte, se trata de un elemento muy poco móvil (no se retransloca) que tiende a moverse en conjunto con el agua hacia arriba a través del sistema de transpiración, pero una vez depositado, es casi inmóvil (Hirschi, 2004). Un sitio específico donde suele acumularse Ca una vez en la célula, es en las vacuolas (Marschner, 1986). A diferencia de lo expuesto anteriormente, en la clase de sitio de peor calidad (CS V) muchos componentes no presentaron diferencias significativas en la concentración de nutrientes con la edad, y además la concentración de algunos nutrientes aumentó con la edad de los árboles. Considerando que este sitio es el que presenta las condiciones más extremas para el desarrollo de ñire, es posible que un crecimiento más lento determine que los efectos de dilución mencionados anteriormente no sean tan marcados, explicando las pocas diferencias en la concentración con la edad o incluso, a su acumulación con la misma.

### 3.4.3 Concentración de nutrientes según la clase de copa de los árboles

Se constató que la clase de copa influye en la concentración de nutrientes en concordancia con la hipótesis planteada. Las diferencias entre clases de copa fueron más marcadas en la clase de sitio de mejor calidad (CS III) donde en la mayoría de los componentes se observó un gradiente bien definido para la concentración de la mayoría de los nutrientes (excepto el Ca) de: dominantes > codominantes > intermedios > suprimidos. El motivo de este gradiente puede deberse a que árboles dominantes al ser más vigorosos con mayor producción de biomasa (ver Capítulo 2, sección 2.3.1) y por ende de raíces y hojas (copas más desarrolladas), tengan una mayor capacidad de absorber y acumular nutrientes que aquellos árboles que se encuentran en una condición de competencia inferior, donde la luz es el factor limitante. En los otros dos sitios, si bien no se observó un gradiente como en CS III, se determinó claramente que existían diferencias entre las clases de copas superiores (dominantes y codominantes) y las inferiores (intermedios y suprimidos). Este hecho podría estar indicando que en los sitios de mejor calidad, donde los árboles pueden desarrollar más su potencial, es posible que se acentúen las diferencias entre las clases de copa, siendo la luz el principal

factor limitante de las clases de copas inferiores. Las plantas dominantes, al ser más grandes, pueden colocar sus hojas en la capa superior del canopy, donde reciben la mayor densidad de flujo de fotones, mientras que las plantas suprimidas producen hojas en una porción más baja y sombreada del canopy (Ford, 1975; Hirose y Werger, 1994). A su vez, la tasa de fotosíntesis se encuentra positivamente relacionada con la densidad de flujo de fotones incidentes y al contenido de N por unidad de área foliar (Field y Money 1986, Hirose y Werger 1987, Evans, 1989), por lo que árboles en condición de dominantes, al recibir más luz incidente presentarían mayor contenido de N por unidad de área foliar y a su vez mayor capacidad fotosintética que las plantas suprimidas (Anten y Werger, 1996). Por su parte, Hikosaka y Hirose (2001) trabajando con plantas dominantes y suprimidas de *Xanthium canadense* encontraron que las dominantes presentaban mayores absorciones de N, mayor productividad por unidad de N incorporado y mayor tiempo medio de residencia de este nutriente en la planta, con la consiguiente mayor eficiencia de uso de N en la planta (según la definición de eficiencia dada por Berendse y Aerts, 1987). En este sentido, para plantas no adaptadas a la sombra como el caso *Xanthium canadense* y también para *N. antarctica* en este estudio, las suprimidas no tendrían la capacidad de aumentar el tiempo medio de residencia de los nutrientes y de esta manera aumentar la eficiencia, ya que estas plantas tienden a utilizar la estrategia de “evitar” la sombra en lugar de “adaptarse” a ella. Asimismo, otro aspecto a tener en cuenta es que debido a que la absorción de nitrato por parte de las raíces ocurre principalmente por flujo masal, los árboles dominantes al tener una copa más grande (mayor cantidad de hojas) presentarían también una transpiración mayor y por ende una mayor entrada de agua y N que los árboles suprimidos.

Si bien no existen muchos antecedentes en cuanto al patrón seguido por el resto de los nutrientes esenciales según la clase de copa de los árboles, es probable que el hecho descrito para el N sea extensible a otros nutrientes, o bien que el resultado de una mayor capacidad fotosintética en los árboles dominantes conlleve a su vez a una mayor capacidad de absorción y metabolismo del resto de los nutrientes. Ello explicaría que éstos presenten concentraciones de nutrientes superiores, comparados con árboles suprimidos.

Un caso diferente en cuanto a lo expresado anteriormente es el del Ca, donde su concentración en la mayoría de los componentes y clases de sitios fue mayor en árboles suprimidos que en dominantes. Posiblemente este fenómeno puede estar relacionado a la naturaleza del movimiento del Ca dentro de la planta. Este nutriente, si bien se mueve en conjunto con el flujo de transpiración de la planta, su movimiento no es totalmente pasivo, si no que forma parte de un complejo de intercambio de iones donde es adsorbido y liberado por los sitios de intercambio ubicados dentro de las paredes celulares del xilema a medida que el Ca fluye a través de éste (Ferguson y Bollard, 1976; Hanger, 1979). Por otra parte, la tasa de crecimiento parece estar inversamente relacionada a la actividad potencial de intercambio de iones Ca en el xilema (McLaughlin y Wimmer, 1999). Esto ocurre debido a que un mayor crecimiento está asociado a la existencia de vasos conductores del agua más anchos, mientras árboles de crecimiento más lento presentan vasos conductores más chicos, y a la vez, mayor número de éstos (Over van Den et al., 1981; Bass, 1982) con la consiguiente mayor área de superficies de paredes celulares que están incluidas en la sección transversal conductora. Este hecho incrementa el potencial intercambio y adsorción de Ca con las paredes celulares a lo largo del xilema (McLaughlin y Wimmer, 1999). En este sentido, Helińska-Rackowska (1994) estudiando árboles dominantes y suprimidos de *Quercus petraea* observó que los dominantes presentaban vasos conductores más anchos y en menor cantidad que los árboles suprimidos de una misma edad. Es probable que un

proceso similar esté ocurriendo entre árboles dominantes y suprimidos de *N. antarctica*, ya que los primeros poseen una tasa de crecimiento mucho mayor que los últimos (Peri et al., 2006).

#### 3.4.4 Concentración de nutrientes vs. clases de sitio

Los resultados presentados en este estudio muestran que la concentración total de nutrientes en los distintos componentes arbóreos varió según el sitio donde se desarrollaban los árboles. En general los árboles creciendo en la mejor calidad de sitio presentaron concentraciones mayores de casi todos los nutrientes comparados con los árboles creciendo en el peor sitio (con excepción del Ca y S en algunos componentes). La calidad de sitio está determinada por la combinación de factores ambientales (edáficos, de exposición y climáticos) que inciden en la productividad de un sitio en particular. Boerner (1984) trabajando con distintas especies de *Quercus* en dos sitios de distinta fertilidad, encontró que los árboles creciendo en aquél más fértil presentaban concentraciones foliares de N y P más altas comparadas con los árboles que crecían en el sitio menos fértil. Por su parte Wang y Kinkla (1997) trabajando con rodales de *Picea glauca* observaron que la concentración foliar de N, P, K, S, Mg y Ca estaban significativamente relacionadas con el índice de sitio y que a su vez la fertilidad del suelo solo explicó una pequeña porción de la variación total de la concentración foliar, por lo que otros factores distintos, como por ejemplo la humedad del suelo también afectarían la concentración de nutrientes en hojas. Austin y Sala (2002) observaron que en ecosistemas de Patagonia con un gradiente de precipitación, en suelos más áridos existía una mayor cantidad de nitratos, pero que éstos no podían ser aprovechados por las plantas por ser el agua el factor limitante. Este podría ser el caso también del presente estudio, donde las diferencias entre calidades de sitios estarían dadas principalmente por la disponibilidad de agua en el período de crecimiento, la cual sería el factor limitante. Esto sería particularmente cierto para el caso de la clase de sitio V, la cual presenta la condición más extrema definida para el desarrollo de los árboles de ñire y se ubica en el límite con la estepa, es decir en el ecotono, donde el régimen hídrico es diferente y presenta comparativamente una más alta evapo-transpiración al estar los árboles mucho más expuestos a la acción de los fuertes vientos (Capítulo 2, Tabla 2.1). Con respecto al Ca, quizás era esperable que los árboles creciendo en la peor calidad de sitio, al tener un crecimiento más lento, presentaran mayores concentraciones que los árboles creciendo en el mejor sitio (ver sección 3.4.3). Si bien este fenómeno se presentó en albura y duramen, en la mayoría del resto de los componentes arbóreos sucedió lo contrario. Esto puede estar relacionado con que el Ca es absorbido y se mueve en la planta por flujo masal con el agua, y al ser en el peor sitio el agua el principal recurso limitante, es probable que este factor esté limitando también la absorción y acumulación del Ca. Arthur et al. (1999) trabajando con *Fagus grandifolia* encontraron que los árboles creciendo en sitios más húmedos presentaban concentraciones de Ca mayores que aquellos que crecían en sitios más secos, sugiriendo que la absorción de Ca puede estar limitada por la humedad del suelo, la cual influencia tanto en el flujo masal de los nutrientes como en la difusión de éstos hacia las raíces (Arthur et al., 1999).

El último punto a resaltar con respecto a las diferencias encontradas entre las clases de sitios es el hecho de que se deberían realizar otros estudios que incluyan más repeticiones de los sitios a fin de corroborar si las tendencias encontradas en este trabajo se repiten, ya que el hecho de trabajar con pseudo-réplicas hace que los resultados no sean extrapolables a otros sitios diferentes a los de este estudio.

### 3.5. Conclusiones

La mayor concentración de nutrientes en *N. antarctica* se encuentra en los componentes hojas, ramas finas y corteza. En el fuste, la concentración de todos los nutrientes fue mayor en la albura que en el duramen.

La concentración de N, K y S fue siempre más alta en hojas, mientras que el Ca lo fue en la corteza, el P en hojas y raíces medias, y el Mg en hojas y raíces finas.

La edad de las plantas influyó en la concentración de todos los nutrientes principalmente en los sitios de mejor calidad, donde los árboles jóvenes presentaron mayores concentraciones que los maduros, con excepción del Ca el cual fue el único que aumentó con la edad.

La clase de copa también influyó en la concentración de la mayoría de los nutrientes, siendo los dominantes quienes en general presentaron las mayores concentraciones, con excepción del Ca en donde las mayores concentraciones se observaron en los árboles suprimidos. Además se observó que las diferencias entre clases de copa se acentuaron a medida que mejoró la calidad de sitio.

Por último, la clase de sitio donde se desarrollan los árboles también influyó en la concentración de nutrientes. Los árboles creciendo en la mejor calidad de sitio siempre presentaron concentraciones mayores de todos los nutrientes en la mayoría de los componentes.

**Capítulo 4. Cantidad y distribución de macro  
nutrientes en árboles de *N. antarctica* de distinta edad y  
clase de copa desarrollándose en un gradiente de  
calidades de sitio.**

## 4.1 Introducción

El conocimiento de la acumulación y distribución de macronutrientes en los distintos componentes arbóreos es importante como base para el entendimiento de la dinámica de los mismos en los sistemas forestales. Este tipo de información permite, por ejemplo, evaluar los impactos que producen en la fertilidad edáfica y el ciclo de los nutrientes los distintos usos que se hacen del bosque (Santa Regina, 2000).

En esta tesis se constató anteriormente (Capítulo 2) que el enfoque alométrico resultó una herramienta útil tanto para evaluar la distribución de la biomasa en los distintos componentes arbóreos de *N. antarctica* como así también la influencia que ejercen distintos factores como ser la calidad de sitio y la clase de copa en dicha distribución. Sin embargo, si bien el enfoque alométrico ha sido ampliamente utilizado y recomendado para el estudio de partición de la biomasa entre los distintos órganos de la plantas (Poorter y Nagel, 2000), esta herramienta ha sido escasamente implementada en el estudio de la distribución de nutrientes en especies herbáceas (Niklas y Cobb, 2005) y no existen antecedentes para árboles. En este sentido, surgen algunos interrogantes en cuanto al uso de este enfoque en el estudio de nutrientes, como por ejemplo: ¿la distribución de biomasa entre componentes aéreos y subterráneos determina la distribución de los nutrientes en general (N, P, K, Ca, S y Mg)? ¿O en la distribución de éstos predomina más fuertemente la función que desempeña cada uno en determinados órganos específicos? En este sentido, algunos autores postulan que no puede asumirse que la distribución de biomasa refleja también la distribución de todos los recursos (Abrahamson y Caswell, 1982; Romero y Marañón, 1996; Rubio y Lavado, 1999). Para el caso *N. antarctica*, en esta tesis se observó que los árboles creciendo en calidades de sitio bajas destinaban proporcionalmente mayor cantidad de biomasa hacia órganos subterráneos. Si la biomasa fuera el patrón determinante de la distribución también de los nutrientes, sería de esperar que éstos igualmente sean destinados hacia raíces en sitios pobres. Sin embargo, debido a la función específica de cada nutriente, probablemente dichas distribuciones no concuerden. Un ejemplo claro sería el N, el cual se esperaría que fuera derivado principalmente hacia órganos fotosintéticos, incluso en sitios de mala calidad. Por otra parte, en esta tesis también se observó que la clase de copa no influyó fuertemente en la distribución de biomasa, pero nuevamente, para el caso de nutrientes, es probable que este factor ejerza más influencia, ya que los árboles suprimidos, al verse fuertemente limitados por luz, probablemente deriven mayor cantidad de N hacia órganos fotosintéticos (Anten y Werger, 1996; Hikosaka y Hirose, 2001). Para resolver estos cuestionamientos, en el presente capítulo se propone utilizar las mismas relaciones alométricas propuestas en el estudio de partición de biomasa (aéreo-subterráneo, tallo-raíces, hojas-raíces y hojas-tallos) para determinar la distribución de los principales nutrientes en los distintos componentes de *N. antarctica*, por lo que el objetivo principal de este capítulo fue estimar la cantidad total de N, P, K, Ca, S y Mg y su distribución en los distintos componentes arbóreos. Asimismo se pretende evaluar que efecto ejercen las variables clase de copa y calidad de sitio en estos patrones de distribución. Las hipótesis asociadas al presente trabajo son: 1) la partición de los nutrientes entre los distintos componentes arbóreos diferiría según cada nutriente en particular con patrones de distribución alométricos específicos que no necesariamente concuerdan con los patrones encontrados para la distribución de biomasa; 2) la clase de sitio influiría fuertemente en la distribución de nutrientes, determinando que en los mejores sitios se destine mayor cantidad de recursos hacia las partes aéreas y 3) en todas las clases de sitios, los árboles dominantes presentarían las mayores cantidades de nutrientes, y la distribución de éstos en los distintos

componentes sería distinta para las diferentes clases de copa, derivando los suprimidos mayor cantidad de recursos hacia los órganos fotosintéticos, en pos de solventar el factor limitante luz.

## 4.2 Materiales y Métodos

### 4.2.1 Determinación de cantidad total de nutrientes y su distribución en el árbol

Los sitios de estudio y el muestreo de los árboles seleccionados se detallan en el Capítulo 2, Secciones 2.2.1 y 2.2.2.

El contenido total de N, P, K, Ca, S y Mg en los distintos componentes arbóreos como ser el fuste (compuesto por albura, duramen, corteza, pudriciones), ramas finas, hojas y raíces (gruesas, medias y finas) fue determinado multiplicando la biomasa de cada componente (Capítulo 2, Sección 2.2.3) por la concentración del nutriente correspondiente (Capítulo 3, sección 3.2).

Para el estudio y comparación de los patrones de distribución de los nutrientes, los datos de contenidos de nutrientes fueron transformados a escala logarítmica en base 10 y se ajustaron funciones alométricas (Capítulo 2, Sección 2.2.4) para cada nutriente. Estas funciones analizan cómo se distribuye la cantidad total de nutrientes entre los siguientes componentes: parte aérea (tallos + hojas), tallos (fuste + ramas finas), raíces y hojas. De esta manera, para un nutriente dado,  $X$ , se ajustaron las siguientes relaciones:

Cantidad aérea vs. cantidad en raíces:  $X_A$  vs.  $X_R$

Cantidad en tallos vs. cantidad en raíces:  $X_T$  vs.  $X_R$

Cantidad en hojas vs. cantidad en tallos:  $X_H$  vs.  $X_T$

Cantidad en hojas vs. cantidad en raíces:  $X_H$  vs.  $X_R$

El ajuste de estas funciones se realizó utilizando árboles de distintas edades y se analizaron los patrones para las distintas clases de copa y las distintas clases de sitio. El ajuste de este tipo de funciones en escala logarítmica derivan de la función exponencial de la forma  $Y_1 = \beta Y_2^\alpha$  donde  $Y_1$  e  $Y_2$  son dos variables interdependientes (por ejemplo g de N en tallo y en raíces),  $\beta$  es la constante alométrica y  $\alpha$  es el exponente. Cuando  $\alpha = 1$  la ecuación describe una relación isométrica, es decir, una que representa una línea recta tanto en ejes lineales como logarítmicos, mientras que si  $\alpha \neq 1$  describe una relación alométrica, es decir, una que representa una línea recta solo en ejes logarítmicos. Niklas y Enquist (2002) postularon la “teoría del particionamiento alométrico” para explicar los patrones generales de distribución de la biomasa en los distintos órganos de las plantas (Capítulo 2). En el presente capítulo se ajustaron estas mismas funciones propuestas por Niklas y Enquist (2002) pero para nutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg), a fin de poder comparar estos patrones de distribución con los encontrados para la biomasa (Capítulo 2).

### 4.2.2 Análisis estadísticos

Las diferencias en acumulación de cada nutriente según la edad, clase de copa y clase de sitio fueron detectadas por análisis de la varianza (ANOVA) y las medias fueron separadas usando el test Tukey a un valor  $p < 0.05$ , con el paquete estadístico Genstat (Genstat 5, 1995). Es importante destacar que las clases de sitios no fueron replicadas, por lo que estos datos constituyen pseudo-réplicas. En consecuencia, todas las tendencias referidas a calidad de sitio son solo aplicables a los sitios particulares analizados en este estudio (Hurlbert, 1984).

Para las relaciones de distribución de nutrientes en los componentes arbóreos se utilizaron regresiones estandarizadas al eje principal (standarized major axis) para ajustar las pendientes de dichas regresiones (el componente exponencial  $\alpha_{SMA}$ ) y la constante alométrica ( $\beta_{SMA}$ ) utilizando el paquete estadístico SMATR para el software R (Warton et al., 2006). Las diferencias entre las pendientes según la calidad de sitio y la clase de copa fueron analizadas mediante ANOVA y las medias fueron separadas utilizando el test de Tukey a un valor  $p < 0.05$ .

### 4.3 Resultados

#### 4.3.1 Cantidad total de Nutrientes en árboles de ñire

La Figura 4.1 muestra la cantidad total de cada nutriente para los árboles individuales según la edad y clase de copa desarrollándose en las calidades de sitio estudiadas. En todas las edades y sitios se presentó el mismo orden:  $Ca > N > K > P > S \approx Mg$ . La cantidad de dichos nutrientes varió según la edad ( $p < 0,001$ ), siendo los árboles en envejecimiento los que presentaron la mayor cantidad de nutrientes. Los valores medios acumulados para árboles dominantes en envejecimiento fueron  $1927 \text{ g Ca árbol}^{-1}$ ;  $1430 \text{ g N árbol}^{-1}$ ;  $610 \text{ g K árbol}^{-1}$ ;  $279 \text{ g P árbol}^{-1}$ ;  $251 \text{ g S árbol}^{-1}$ ; y  $217 \text{ g Mg árbol}^{-1}$ , respectivamente. Los árboles dominantes más jóvenes presentaron en promedio  $41 \text{ g Ca árbol}^{-1}$ ,  $36 \text{ g N árbol}^{-1}$ ,  $25 \text{ g K árbol}^{-1}$ ,  $16 \text{ g P árbol}^{-1}$ ,  $8 \text{ g S árbol}^{-1}$  y  $11 \text{ g Mg árbol}^{-1}$  (Figura 4.1).

Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,001$ ) en la cantidad de nutrientes por individuo según la clase de copa de los árboles, en todos los sitios estudiados. Estas diferencias fueron más acentuadas en árboles de edades intermedias y maduros, donde se observó el gradiente: dominantes  $>$  codominantes  $>$  intermedios  $>$  suprimidos para todos los nutrientes. En este sentido, por ejemplo en clase de sitio III, las cantidades de nutrientes para árboles maduros dominantes y suprimidos fueron:  $2983 \text{ vs. } 472 \text{ (Ca)}$ ;  $2578 \text{ vs. } 159 \text{ (N)}$ ;  $839 \text{ vs. } 66 \text{ (K)}$ ;  $393 \text{ vs. } 22 \text{ (P)}$ ;  $365 \text{ vs. } 33 \text{ (S)}$  y  $357 \text{ vs. } 25 \text{ (Mg) g árbol}^{-1}$ , respectivamente (Figura 4.1).

Figura 4.1 Cantidad total de N, P, K, Ca, S y Mg para árboles de distintas clases de edades y copa creciendo en CSIII: clase de sitio III (altura media de árboles dominantes = 10 m), CS IV) clase de sitio IV (altura media de árboles dominantes = 7,8 m) y CS V) clase de sitio V (altura media de árboles dominantes = 5,3 m). Diferentes letras indican diferencias significativas entre clases de copa. D: dominantes, C: codominantes, I: intermedios, S: suprimidos.

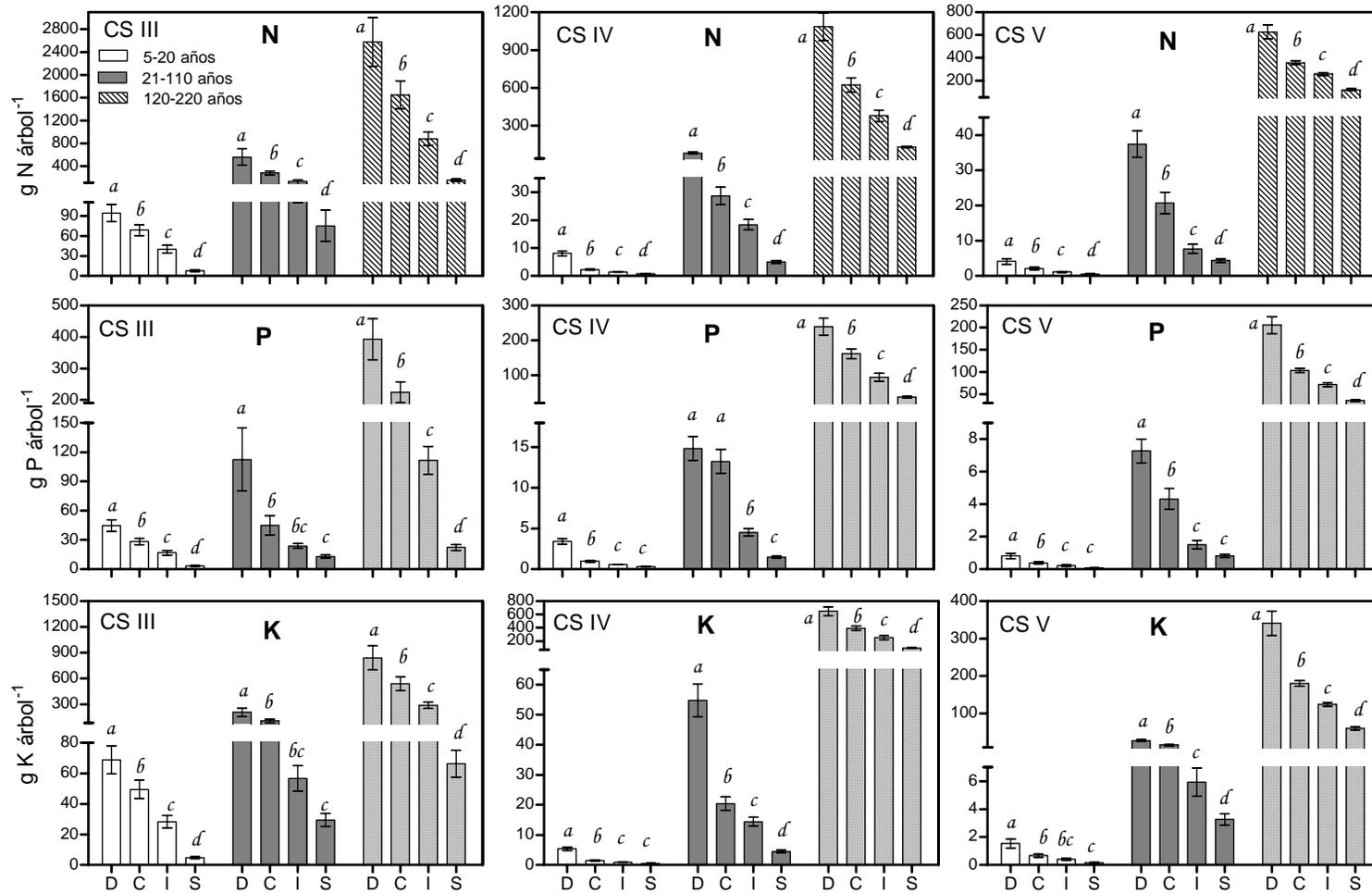
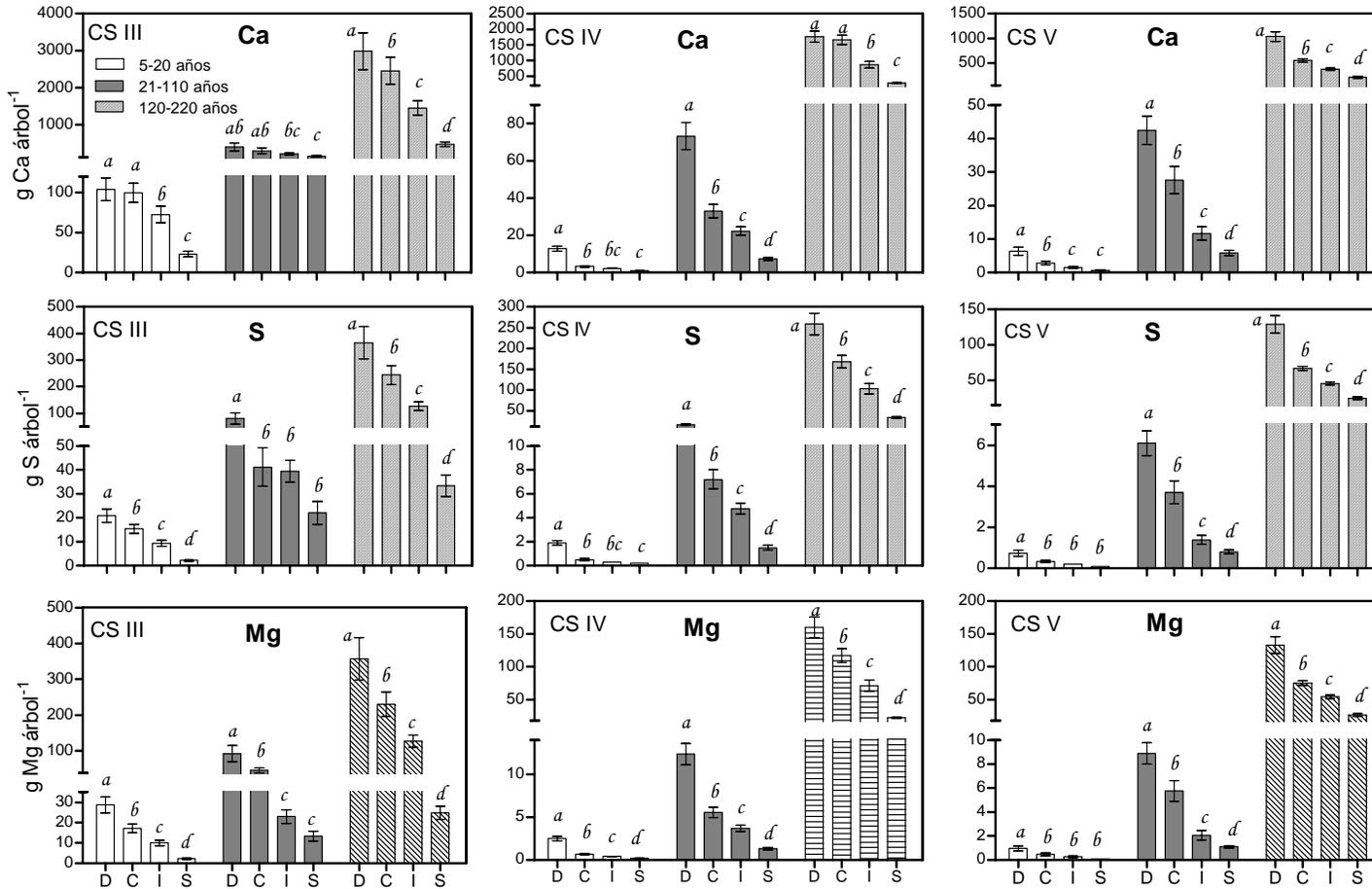


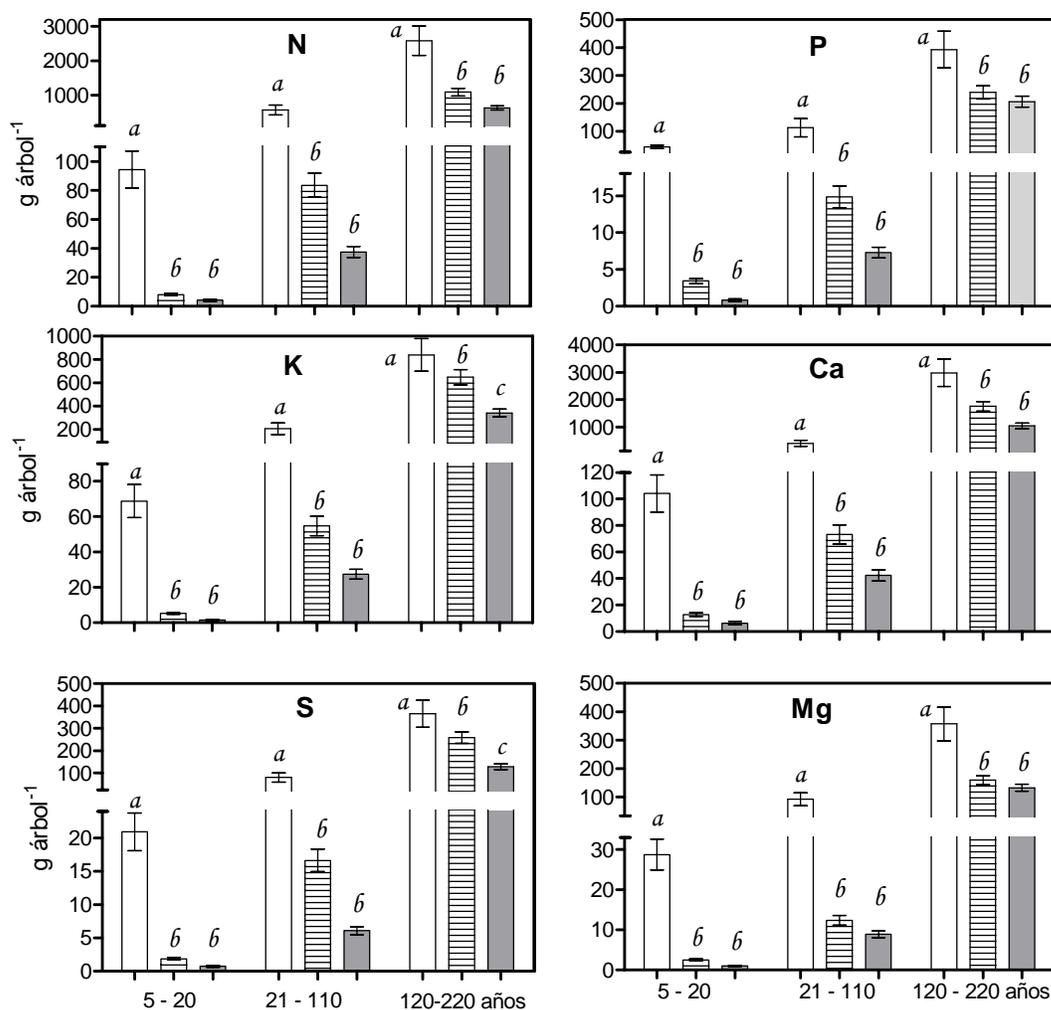
Figura 4.1 (Continuación).



Para el caso de los árboles más jóvenes, el gradiente entre clases de copas se encontró solo en la clase de sitio de mejor calidad (CS III), mientras que en las clases de sitio inferiores dicho gradiente no fue tan definido, diferenciándose en general los árboles dominantes del resto (Figura 4.1). Esto denota la interacción existente entre la clase de sitio y la clase de copa de los árboles, la cual fue significativa para todos los nutrientes ( $p < 0,001$ ).

Por otra parte, se encontraron diferencias significativas en la cantidad de nutrientes acumuladas según la calidad de sitio donde crecían los árboles, en todas las edades analizadas (Figura 4.2). En este sentido y según lo observado en el Capítulo 2 (donde se comprobó que los árboles dominantes son los que mejor expresan las cualidades de un sitio en particular), en la Figura 4.2 se grafican las cantidades acumuladas de cada uno de los nutrientes por los árboles dominantes. En todas las edades se observó el gradiente de acumulación: CS III > CS IV > CS V para todos los nutrientes. Sin embargo, este gradiente fue significativo sólo para K y S en árboles maduros (120-220 años) y para el resto de las clases de edad sólo los árboles de CS III difirieron significativamente del resto (Figura 4.2). En este sentido, mientras los árboles maduros dominantes creciendo en el mejor sitio (CS III) acumularon un total de 2983, 2578, 839, 393, 365 y 357 g árbol<sup>-1</sup> de Ca, N, K, P, S y Mg respectivamente, los árboles maduros de la peor calidad de sitio (CS V) acumularon 1039, 626, 341, 206, 129 y 132 g árbol<sup>-1</sup> de Ca, N, K, P, S y Mg, respectivamente (Figura 4.2). También se observó que las mayores diferencias entre sitios se dieron a edades tempranas (5-20 años), donde los árboles dominantes de clase de sitio III acumularon en todos los casos más del doble de nutrientes que los árboles desarrollándose en los otros dos sitios. Estas diferencias fueron disminuyendo en magnitud a medida que los árboles llegaron a las edades maduras (Figura 4.2), lo que se evidenció con una interacción significativa entre la calidad de sitio y la clase de edad de los árboles en todos los nutrientes ( $p < 0,001$ ).

Figura 4.2 Acumulación total de N, P, K, Ca, S y Mg en árboles dominantes de distintas edades creciendo en clase de sitio III (barras blancas, altura media de los árboles = 10 m), clase de sitio IV (barras rayadas, altura media de los árboles = 7,8 m) y clase de sitio V (barras grises, altura media de los árboles = 5,3 m). Diferentes letras indican diferencias significativas entre clases de sitios.



#### 4.3.2 Distribución de nutrientes en los componentes arbóreos

La Tabla 4.1 muestra los valores de los exponentes  $\alpha$  (pendientes de las rectas) para las distintas relaciones estudiadas: aéreo-subterráneo; tallos-raíces; hojas-tallos y hojas raíces de árboles desarrollándose en distintas calidades de sitio, para N, P, K, Ca, S y Mg, respectivamente. Los ajustes de las relaciones oscilaron entre 0,77 y 0,99, dependiendo del nutriente y la calidad de sitio (Tabla 4.1), lo que denota que éstas se

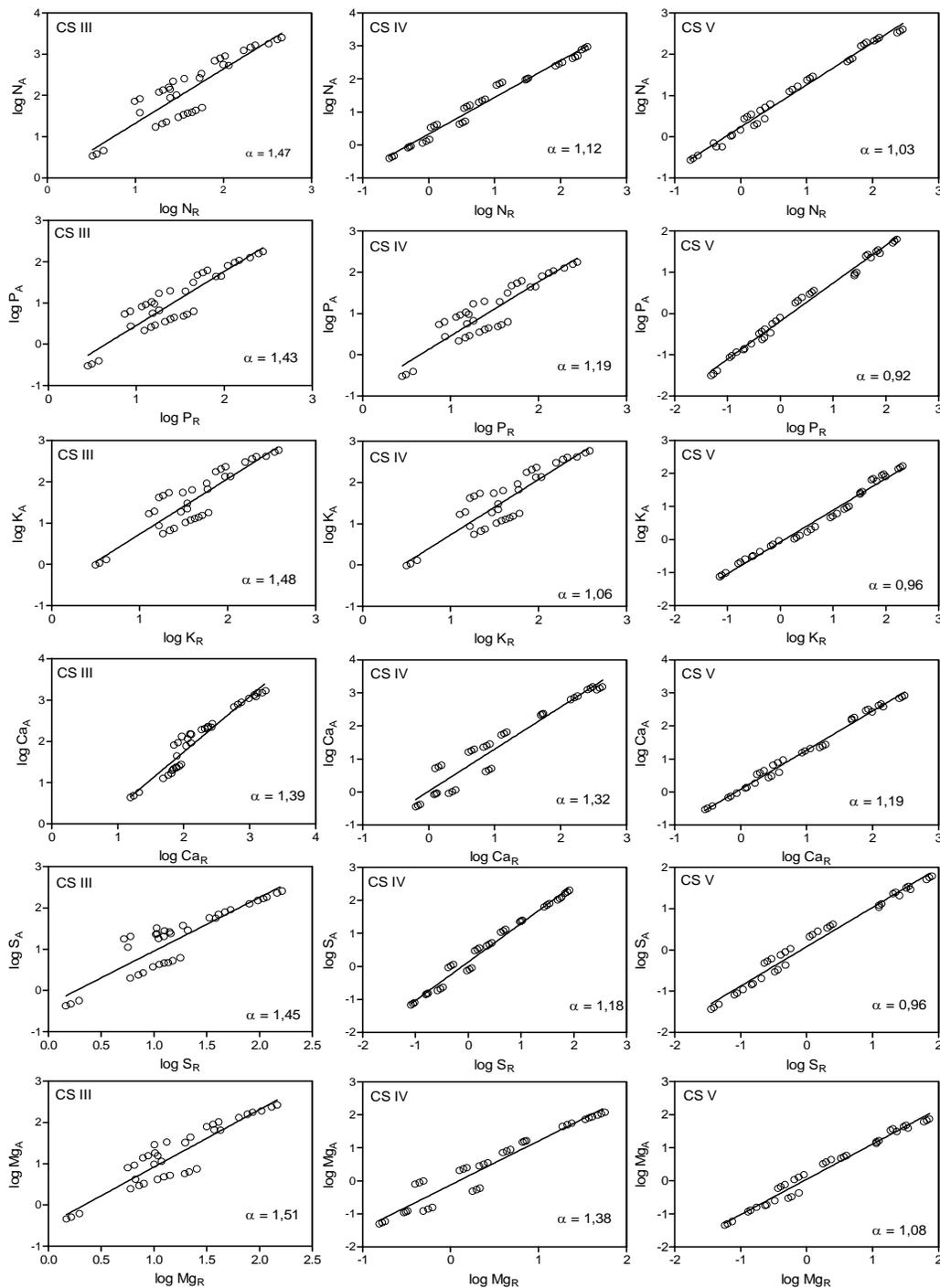
mostraron adecuadas para el estudio de la distribución de nutrientes entre los componentes de árboles de *N. antarctica*.

Al igual que lo ocurrido con la distribución de biomasa (Capítulo 2), se encontraron diferencias significativas en la distribución de los nutrientes según la calidad de sitio donde se desarrollan los árboles (Tabla 4.1). En general, se observó que en todas las relaciones que involucraban el componente raíces los exponentes  $\alpha$  fueron más altos en CS III, seguidos por CS IV y CS V, indicando una tendencia de distribuir mayor cantidad de nutrientes hacia la parte aérea en el sitio de mejor calidad (Tabla 4.1). Por ejemplo, para el caso de la distribución aéreo-subterráneo se encontraron diferencias significativas para todos los nutrientes con excepción del Ca (Tabla 4.1, Figura 4.3). En todos los casos, el valor del exponente  $\alpha$  decreció desde la mejor (CS III) hacia la peor calidad de sitio (CS V). Estos valores para árboles creciendo en clase de sitio III fueron de: 1,47, 1,43, 1,48, 1,45 y 1,51 para N, P, K, S y Mg respectivamente, mientras que en la peor calidad de sitio los valores fueron 1,03, 0,92, 0,96, 0,96 y 1,08 para N, P, K, S y Mg, respectivamente (Figura 4.3). Una tendencia similar se observó en la relación tallos-raíces para los nutrientes N, P y K, mientras que para Ca, S y Mg sólo los árboles creciendo en la peor calidad de sitio difirieron del resto, con valores de  $\alpha$  significativamente inferiores (Tabla 4.1). En cuanto a la relación hojas-raíces, los nutrientes N, P, K y S presentaron diferencias significativas entre los tres sitios, mostrando el gradiente: CS III > CS IV > CS V para el exponente  $\alpha$ . Para Ca y Mg en cambio, solo los árboles en CS III presentaron un valor  $\alpha$  significativamente mayor que el resto (Tabla 4.1). Por último, analizando la distribución entre hojas-tallos, el patrón fue diferente según cada nutriente. Por ejemplo, para Ca, se encontraron diferencias significativas entre los tres sitios siguiendo el gradiente anteriormente mencionado, mientras que para el P, K y Mg sólo los árboles creciendo en CS III presentaron un  $\alpha$  significativamente mayor que el resto, y en el caso del N no se encontraron diferencias significativas entre las clases de sitio.

Tabla 4.1 Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de particionamiento de los nutrientes N, P, K, Ca, S y Mg de *N. antarctica* entre la parte aérea total, hojas, tallos y raíces (subíndices A, H, T y R, respectivamente) para los datos discriminados por clase de sitio. Diferentes letras indican diferencias significativas entre valores  $\alpha$  de distintas clases de sitios.

Nutriente	n	Clase de sitio III H = 10 m				Clase de sitio IV H = 7,8 m				Clase de sitio V H = 5,3 m			
		$\alpha$	95 % IC	$r^2$	$\beta$	$\alpha$	95 % IC	$r^2$	$\beta$	$\alpha$	95 % IC	$r^2$	$\beta$
<b>N</b>													
N <sub>A</sub> vs. N <sub>R</sub>	36	1,47a	1,26 – 1,72	0,79	-0,24	1,12b	1,07 – 1,18	0,98	0,32	1,03c	0,99 – 1,07	0,99	0,22
N <sub>T</sub> vs. N <sub>R</sub>	36	1,50a	1,28 – 1,76	0,79	-0,36	1,19b	1,12 – 1,26	0,97	0,09	1,05c	1,01 – 1,09	0,99	0,08
N <sub>H</sub> vs. N <sub>R</sub>	36	1,30a	1,11 – 1,53	0,77	-0,89	0,97b	0,90 – 1,05	0,95	-0,11	0,92c	0,86 – 0,98	0,96	-0,32
N <sub>H</sub> vs. N <sub>T</sub>	36	0,87a	0,78 – 0,96	0,91	-0,57	0,82a	0,76 – 0,88	0,96	-0,19	0,87a	0,82 – 0,92	0,97	-0,39
<b>P</b>													
P <sub>A</sub> vs. P <sub>R</sub>	36	1,43a	1,24 – 1,64	0,83	-1,03	1,19b	1,09 – 1,29	0,94	-0,46	0,92c	0,89 – 0,96	0,99	-0,19
P <sub>T</sub> vs. P <sub>R</sub>	36	1,46a	1,27 – 1,68	0,83	-1,16	1,25b	1,13 – 1,37	0,92	-0,65	0,95c	0,92 – 0,99	0,99	-0,30
P <sub>H</sub> vs. P <sub>R</sub>	36	1,32a	1,13 – 1,54	0,80	-1,67	1,03b	0,95 – 1,12	0,94	-0,98	0,81c	0,77 – 0,84	0,99	-0,85
P <sub>H</sub> vs. P <sub>T</sub>	36	0,90a	0,81 – 1,00	0,90	-0,62	0,83b	0,76 – 0,90	0,93	-0,44	0,84b	0,82 – 0,87	0,99	-0,59
<b>K</b>													
K <sub>A</sub> vs. K <sub>R</sub>	36	1,48a	1,28 – 1,72	0,81	-0,84	1,06b	1,02 – 1,10	0,99	0,03	0,96c	0,93 – 1,01	0,98	-0,08
K <sub>T</sub> vs. K <sub>R</sub>	36	1,51a	1,29 – 1,76	0,79	-0,95	1,09b	1,04 – 1,13	0,99	-0,09	0,99b	0,95 – 1,03	0,98	-0,16
K <sub>H</sub> vs. K <sub>R</sub>	36	1,42a	1,24 – 1,62	0,85	-1,66	0,94b	0,88 – 1,00	0,97	-0,59	0,83c	0,79 – 0,88	0,97	-0,88
K <sub>H</sub> vs. K <sub>T</sub>	36	0,94a	0,83 – 1,06	0,87	-0,77	0,86b	0,82 – 0,91	0,98	-0,51	0,84b	0,81 – 0,88	0,98	-0,75
<b>Ca</b>													
Ca <sub>A</sub> vs. Ca <sub>R</sub>	36	1,39a	1,27 – 1,52	0,93	-1,04	1,32a	1,20 – 1,45	0,93	-0,03	1,19b	1,15 – 1,23	0,99	0,07
Ca <sub>T</sub> vs. Ca <sub>R</sub>	36	1,40a	1,28 – 1,53	0,93	-1,09	1,35a	1,23 – 1,49	0,92	-0,10	1,21b	1,16 – 1,25	0,99	0,02
Ca <sub>H</sub> vs. Ca <sub>R</sub>	36	1,29a	1,13 – 1,46	0,86	-2,16	0,96b	0,85 – 1,08	0,88	-0,85	0,99b	0,93 – 1,05	0,97	-0,85
Ca <sub>H</sub> vs. Ca <sub>T</sub>	36	0,92a	0,83 – 1,03	0,90	-1,15	0,71b	0,64 – 0,78	0,92	-0,77	0,82c	0,78 – 0,86	0,98	-0,87
<b>S</b>													
S <sub>A</sub> vs. S <sub>R</sub>	36	1,45a	1,24 – 1,68	0,80	-0,52	1,18b	1,12 – 1,23	0,98	0,13	0,96c	0,92 – 1,01	0,98	0,07
S <sub>T</sub> vs. S <sub>R</sub>	36	1,48a	1,26 – 1,73	0,78	-0,62	1,22a	1,16 – 1,28	0,98	0,02	0,98b	0,94 – 1,03	0,98	0,00
S <sub>H</sub> vs. S <sub>R</sub>	36	1,32a	1,15 – 1,52	0,84	-1,37	0,95b	0,88 – 1,02	0,95	-0,63	0,85c	0,80 – 0,90	0,97	-0,74
S <sub>H</sub> vs. S <sub>T</sub>	36	0,89a	0,78 – 1,03	0,83	-0,82	0,78b	0,72 – 0,84	0,95	-0,65	0,86a	0,83 – 0,89	0,99	-0,74
<b>Mg</b>													
Mg <sub>A</sub> vs. Mg <sub>R</sub>	36	1,51a	1,32 – 1,74	0,84	-0,62	1,38b	1,26 – 1,51	0,93	-0,14	1,08c	1,02 – 1,13	0,98	0,04
Mg <sub>T</sub> vs. Mg <sub>R</sub>	36	1,54a	1,34 – 1,78	0,83	-0,72	1,45a	1,31 – 1,60	0,92	-0,28	1,14b	1,08 – 1,19	0,98	-0,09
Mg <sub>H</sub> vs. Mg <sub>R</sub>	36	1,39a	1,21 – 1,59	0,84	-1,41	1,13b	1,03 – 1,23	0,94	-0,78	0,86b	0,79 – 0,93	0,95	-0,60
Mg <sub>H</sub> vs. Mg <sub>T</sub>	36	0,90a	0,80 – 1,00	0,89	-0,77	0,78b	0,72 – 0,84	0,94	-0,56	0,76b	0,72 – 0,80	0,98	-0,53

Figura 4.3. Relación aéreo-subterránea (datos transformados a  $\log_{10}$ , unidades originales en  $\text{kg árbol}^{-1}$ ) de la cantidad total de N, P, K, Ca, S y Mg para árboles creciendo en clase de sitio III (CS III: altura media de árboles dominantes = 10 m), clase de sitio IV (CS IV: altura media de árboles dominantes = 7,8 m) y clase de sitio V (CS V: altura media de árboles dominantes = 5,3 m). A = aéreo, R = Raíces,  $\alpha$  = pendiente de la recta calculada mediante el método del eje principal estandarizado.



La distribución entre los componentes fue diferente según el nutriente considerado (Figura 4.4). Para el caso de la relación aéreo-subterráneo, en la mejor calidad de sitio (CS III) el mayor valor de  $\alpha$  lo presentó el Mg (1,51) (Figura 4.4), mientras que el Ca obtuvo el menor exponente (1,39), observándose valores superiores a la unidad para todos los nutrientes (Tabla 4.1). Por su parte, la distribución aérea-subterránea en la calidad de sitio intermedia mostró diferencias significativas entre todos los nutrientes con el siguiente gradiente para el exponente  $\alpha$ : Mg > Ca > P > S > N > K; mientras que en la clase de sitio de peor calidad (CS V) no todos los nutrientes presentaron diferencias significativas siendo el gradiente: Ca > N > Mg > P = K = S (Figura 4.4). La relación tallo-raíz mostró el mismo patrón observado para aéreo-subterráneo en CS III y CS IV, mientras que en CS V fue ligeramente diferente: Ca > N = Mg > P = K = S (Figura 4.4). Asimismo, en la relación hojas-raíces se encontró que en CS III los nutrientes Mg y K presentaron valores  $\alpha$  significativamente mayores al resto, indicando una mayor distribución de éstos hacia las hojas, mientras que en CS IV lo fueron el Mg y P, y en CS V Ca y N (Figura 4.4). Por último, en la relación que estudia la distribución entre los componentes aéreos (hojas-tallos), se observó que en CS III y CS IV, el K obtuvo el mayor valor  $\alpha$ , mientras que en CS V los mayores valores fueron para el N y S.

La clase de copa de los árboles también influyó en la distribución de nutrientes, aunque no de una manera tan determinante como lo ocurrido con las clases de sitio (Tabla 4.2). Por ejemplo, en la relación de distribución aéreo-subterránea sólo se encontraron diferencias en los nutrientes Ca y Mg en donde, en ambos casos, los árboles intermedios y suprimidos presentaron un valor  $\alpha$  significativamente menor que los dominantes y codominantes (Tabla 4.2). En cuanto a la relación tallo-raíces los árboles suprimidos presentaron exponentes significativamente menores en los nutrientes N, Ca y Mg. La relación hojas-raíces mostró un patrón diferente según los distintos nutrientes: para el N los árboles suprimidos presentaron exponentes significativamente mayores que las otras clases. Sin embargo, para los nutrientes K, Ca y S los árboles dominantes fueron los que presentaron los mayores exponentes. Por último, para hojas vs. tallos los árboles dominantes fueron los que presentaron los mayores exponentes, con excepción del N, siendo los árboles suprimidos los que obtuvieron el valor  $\alpha$  significativamente mayor (Tabla 4.2).

Figura 4.4. Valores de los exponentes  $\alpha$  (pendientes de las rectas ajustadas con el método del eje principal estandarizado) de las cuatro relaciones estudiadas (aéreo-raíces, tallos-raíces, hojas-tallos y hojas-raíces) para la distribución de N, P, K, Ca, S y Mg en árboles de *N. antarctica* en tres calidades de sitio: CS III (altura dominante entre 8 y 10m); CS IV (altura dominante entre 6 y 8 m) y CS V (altura dominante < 5,3 m). Diferentes letras indican diferencias significativas entre nutrientes.

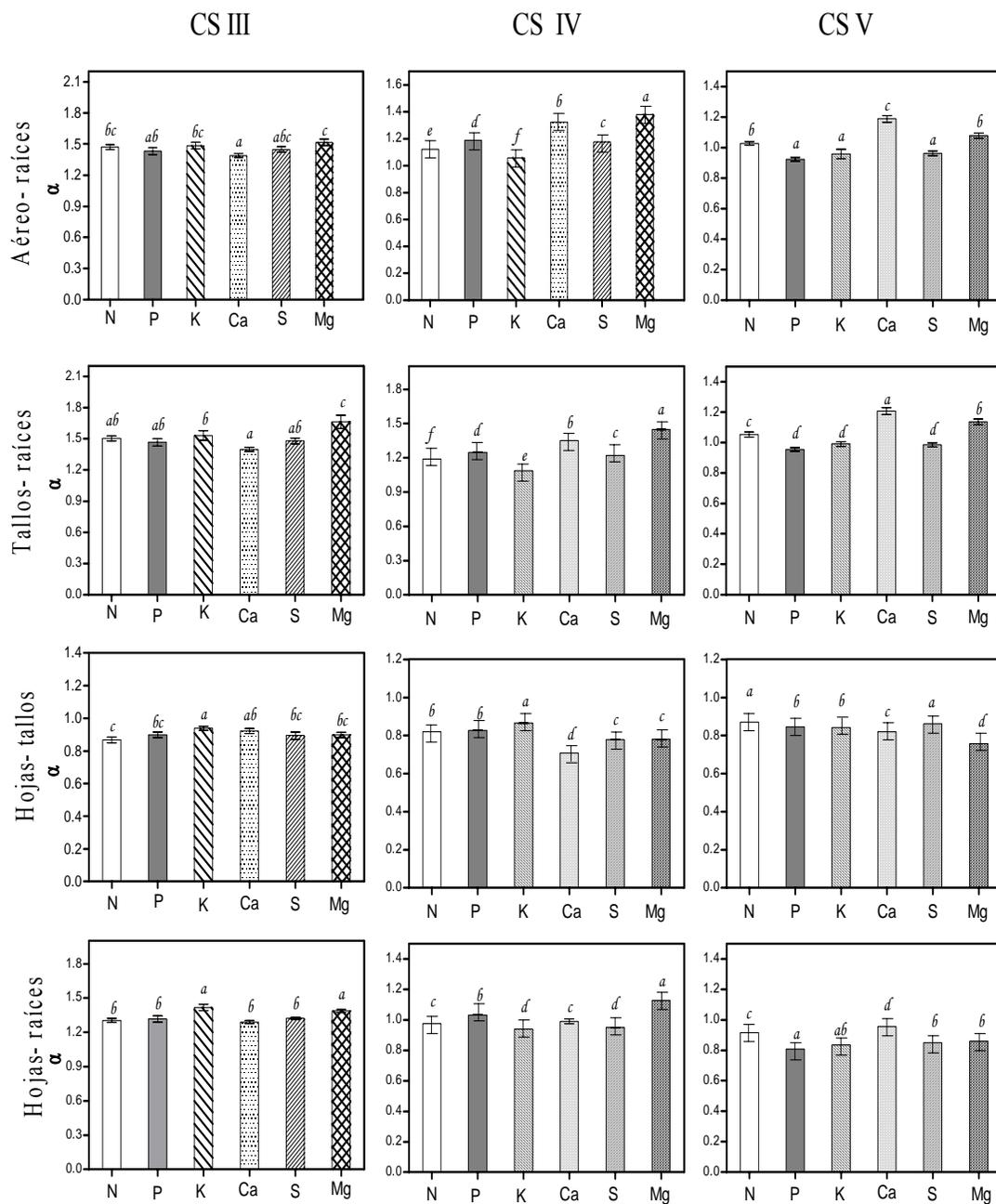


Tabla 4.2. Valores de los exponentes ( $\alpha$ ) y constantes alométricas ( $\beta$ ) para las relaciones de distribución de los nutrientes N, P, K, Ca, S y Mg de *N. antarctica* entre la parte aérea total, hojas, tallos y raíces (subíndices A, H, T y R, respectivamente) para los datos discriminados según las clases de copas de los árboles. Diferentes letras indican diferencias significativas entre valores  $\alpha$  de distintas clases de copas.

Nutriente/ Relación	Dominantes				Codominantes				Intermedios				Suprimidos			
	A	95 % IC	r <sup>2</sup>	$\beta$	$\alpha$	95 % IC	r <sup>2</sup>	$\beta$	$\alpha$	95 % IC	r <sup>2</sup>	$\beta$	$\alpha$	95 % IC	r <sup>2</sup>	$\beta$
<b>N</b>																
N <sub>A</sub> vs. N <sub>R</sub>	1,19a	1,06 – 1,34	0,91	0,09	1,18a	1,07 – 1,31	0,94	0,17	1,18a	1,08 – 1,29	0,95	0,23	1,17a	1,05 – 1,29	0,94	0,3
N <sub>T</sub> vs. N <sub>R</sub>	1,25a	1,12 – 1,40	0,93	-0,12	1,25a	1,13 – 1,39	0,94	-0,03	1,26a	1,15 – 1,37	0,95	0,01	1,20b	1,08 – 1,32	0,94	0,17
N <sub>H</sub> vs. N <sub>R</sub>	0,99b	0,83 – 1,18	0,81	-0,31	0,94a	0,86 – 1,02	0,95	-0,25	0,97ab	0,86 – 1,10	0,91	-0,24	1,06c	0,92 – 1,21	0,89	-0,33
N <sub>H</sub> vs. N <sub>T</sub>	0,79a	0,70 – 0,88	0,92	-0,22	0,75b	0,71 – 0,79	0,98	-0,22	0,77a	0,70 – 0,85	0,95	-0,25	0,88c	0,79 – 0,99	0,92	-0,48
<b>P</b>																
P <sub>A</sub> vs. P <sub>R</sub>	1,06a	0,94 – 1,18	0,92	-0,43	1,04a	0,91 – 1,19	0,90	-0,31	1,02a	0,93 – 1,13	0,99	-0,32	1,06a	0,93 – 1,21	0,90	-0,36
P <sub>T</sub> vs. P <sub>R</sub>	1,10a	0,98 – 1,23	0,92	-0,61	1,11a	0,96 – 1,27	0,88	-0,48	1,07a	0,97 – 1,19	0,94	-0,47	1,10a	0,96 – 1,25	0,90	-0,48
P <sub>H</sub> vs. P <sub>R</sub>	0,94a	0,82 – 1,09	0,87	-0,96	0,84b	0,76 – 0,92	0,95	-0,85	0,88b	0,78 – 0,99	0,92	-0,93	0,93a	0,81 – 1,08	0,87	-1,02
P <sub>H</sub> vs. P <sub>T</sub>	0,86a	0,77 – 0,96	0,83	-0,44	0,75b	0,71 – 0,80	0,98	-0,49	0,82c	0,75 – 0,88	0,96	-0,54	0,85a	0,77 – 0,94	0,95	-0,61
<b>K</b>																
K <sub>A</sub> vs. K <sub>R</sub>	0,92a	0,83 – 1,03	0,93	0,14	0,94a	0,85 – 1,03	0,95	0,12	0,95a	0,85 – 1,05	0,93	0,07	0,92a	0,82 – 1,03	0,93	0,05
K <sub>T</sub> vs. K <sub>R</sub>	1,10a	0,98 – 1,22	0,93	-0,25	1,09a	0,99 – 1,20	0,95	-0,24	1,09a	0,99 – 1,21	0,94	-0,19	1,11a	0,99 – 1,24	0,93	-0,14
K <sub>H</sub> vs. K <sub>R</sub>	1,04a	0,89 – 1,21	0,86	-0,93	0,93b	0,85 – 1,01	0,95	-0,79	0,91b	0,79 – 1,05	0,88	-0,77	0,93b	0,81 – 1,08	0,88	-0,85
K <sub>H</sub> vs. K <sub>T</sub>	0,95a	0,85 – 1,05	0,93	-0,70	0,85b	0,80 – 0,89	0,98	-0,59	0,83b	0,77 – 0,90	0,96	-0,61	0,84b	0,75 – 0,94	0,96	-0,73
<b>Ca</b>																
Ca <sub>A</sub> vs. Ca <sub>R</sub>	1,13a	0,97 – 1,31	0,86	-0,13	1,15a	1,00 – 1,33	0,88	-0,10	1,09b	0,94 – 1,26	0,87	0,02	1,10b	0,95 – 1,28	0,87	0,03
Ca <sub>T</sub> vs. Ca <sub>R</sub>	1,15a	0,99 – 1,33	0,87	-0,20	1,17a	1,02 – 1,35	0,88	-0,16	1,11b	0,96 – 1,29	0,87	-0,04	1,12b	0,97 – 1,30	0,87	-0,02
Ca <sub>H</sub> vs. Ca <sub>R</sub>	0,91a	0,75 – 1,11	0,77	-0,91	0,86b	0,75 – 0,98	0,89	-0,89	0,84b	0,72 – 0,99	0,84	-0,87	0,85b	0,70 – 1,04	0,78	-0,97
Ca <sub>H</sub> vs. Ca <sub>T</sub>	0,79a	0,72 – 0,87	0,94	-0,75	0,73b	0,67 – 0,80	0,95	-0,77	0,76b	0,67 – 0,83	0,94	-0,84	0,76b	0,68 – 0,85	0,93	-0,95
<b>S</b>																
S <sub>A</sub> vs. S <sub>R</sub>	1,10a	0,98 – 1,23	0,92	-0,02	1,08a	0,98 – 1,19	0,95	0,01	1,08a	0,98 – 1,20	0,94	0,08	1,11a	0,98 – 1,25	0,92	0,10
S <sub>T</sub> vs. S <sub>R</sub>	1,12a	1,00 – 1,26	0,92	-0,12	1,12a	1,01 – 1,23	0,94	-0,08	1,13a	1,01 – 1,25	0,93	-0,02	1,14a	1,01 – 1,28	0,92	0,04
S <sub>H</sub> vs. S <sub>R</sub>	0,97a	0,84 – 1,13	0,87	-0,75	0,87b	0,81 – 0,94	0,97	-0,72	0,86b	0,77 – 0,97	0,92	-0,72	0,90b	0,78 – 1,04	0,87	-0,81
S <sub>H</sub> vs. S <sub>T</sub>	0,87a	0,79 – 0,95	0,95	-0,64	0,78b	0,73 – 0,83	0,97	-0,65	0,77b	0,68 – 0,86	0,92	-0,70	0,79b	0,73 – 0,85	0,97	-0,84
<b>Mg</b>																
Mg <sub>A</sub> vs. Mg <sub>R</sub>	1,26a	1,11 – 1,43	0,90	-0,30	1,26a	1,13 – 1,41	0,92	-0,17	1,20b	1,09 – 1,34	0,94	-0,04	1,21b	1,1 – 1,36	0,91	-0,01
Mg <sub>T</sub> vs. Mg <sub>R</sub>	1,32a	1,17 – 1,50	0,91	-0,47	1,33a	1,19 – 1,49	0,92	-0,31	1,28b	1,15 – 1,42	0,94	-0,18	1,27b	1,12 – 1,43	0,91	-0,11
Mg <sub>H</sub> vs. Mg <sub>R</sub>	1,00a	0,84 – 1,19	0,91	-0,77	0,97a	0,86 – 1,09	0,92	-0,75	0,94a	0,81 – 1,06	0,89	-0,71	0,99a	0,82 – 1,15	0,83	-0,79
Mg <sub>H</sub> vs. Mg <sub>T</sub>	0,75a	0,69 – 0,82	0,96	-0,41	0,73b	0,69 – 0,77	0,98	-0,52	0,73b	0,68 – 0,78	0,97	-0,58	0,77a	0,67 – 0,87	0,90	-0,70

#### 4.4 Discusión

Existen en la actualidad pocos estudios que evalúen la acumulación de nutrientes en distintos órganos de *Nothofagus*. En este sentido, Frangi et al. (2004) informaron un orden de cantidad de nutrientes similar al observado en este estudio ( $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{P} > \text{Mg}$ ) para árboles maduros de ñire creciendo en Tierra del Fuego mientras que Richter y Frangi (1992), Caldentey (1992) y Frangi et al. (2005) encontraron el mismo orden también en árboles de *N. pumilio*. Por su parte, Hart et al. (2003) observaron un orden diferente para árboles maduros de *N. truncata*:  $\text{Ca} > \text{K} > \text{N} > \text{P} > \text{Mg}$  mientras que Santa Regina (2000) y Rapp et al. (1999) informaron que el orden para *Quercus* fue:  $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{Mg} > \text{P}$  variando las cantidades según el sitio estudiado. Esto resalta la variación interespecífica que existe en la magnitud de acumulación de los distintos nutrientes.

La cantidad de nutrientes por individuo en *N. antarctica* aumentó con la edad de los árboles. Debido a que esta especie posee la característica de regenerar tras episodios de disturbios como el fuego o tras la caída de árboles maduros por el viento (Veblen et al., 1981), suele constituir bosques heterogéneos donde coexisten rodales maduros junto a rodales jóvenes. Consecuentemente, contar con la información de las cantidades según las clases de edad es importante para poder realizar estimaciones por unidad de superficie. Asimismo, discriminar por clases de edad es necesario para realizar estudios de ciclos de nutrientes, ya que los rodales jóvenes presentan mayores proporciones de componentes finos (hojas, ramas finas y raíces finas y medias) que se caracterizan por sus altas concentraciones de nutrientes (Capítulo 3, Sección 3.3.2) y, consecuentemente, se diferencian de los rodales maduros tanto en las tasas de absorción como en el aporte de nutrientes que hacen al sistema (por caída de hojarasca y detritos).

Al igual que lo ocurrido con la biomasa, un factor determinante en la cantidad de nutrientes por individuo fue la calidad de sitio en donde se desarrollaban los árboles. En este estudio se encontró que de todos los nutrientes decrecieron en cantidad desde CS III a CS V. Frangi et al. (2005) comparando bosques de *N. pumilio* a lo largo de un gradiente altitudinal (calidades de sitio) también encontraron diferencias en el total de nutrientes: mientras los bosques a una altura de 220 m a nivel del mar acumularon 925, 576, 372, 180 y 133 kg árbol<sup>-1</sup> de Ca, N, K, Mg y P, respectivamente, los mismos bosques pero a una altura de 540 m acumularon un total de 212, 176, 147, 64 y 51 kg árbol<sup>-1</sup> de esos nutrientes. Es importante destacar que no evaluaron el componente subterráneo, por lo que las cantidades presentadas son relativas solo a la parte aérea de estos bosques. Como se mencionó en el Capítulo 2, la principal diferencia existente entre clases de sitio en este estudio estaría dada por diferencias en el agua disponible para las plantas (Capítulo 2, Tabla 2.1). En este sentido, el factor agua se encontraría limitando la absorción y acumulación de nutrientes ya que, por un lado, afecta la adquisición y transporte en xilema y floema de muchos de los nutrientes al disminuir la absorción de agua (Hsiao, 1973) y, por el otro, el estrés hídrico produce el cierre estomático limitando el proceso de fotosíntesis. Las plantas estresadas por sequía muestran una mayor producción de ácido absísico (ABA) (e.g., Xiong et al., 2002), que altera la morfología de la planta para reducir las pérdidas de agua ajustando el cierre estomático, el cual reduce la actividad fotosintética (Lebourgeois et al., 1998). Además, el efecto de la sequía en la acumulación de nutrientes puede estar conectado a una reducción de la energía disponible para la asimilación de C, N, P y S, ya que éstos son absorbidos en formas químicas determinadas ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$  y  $\text{SO}_4^{2-}$ ) que necesitan ser convertidas en procesos que requieren energía antes de ser utilizados para

el crecimiento y desarrollo de las plantas (Grossman y Takahashi, 2001). Peuke y Rennenber (2004), trabajando con plántulas de *Fagus sylvatica*, observaron que la sequía afectó principalmente la absorción y acumulación del P, el cual disminuyó la cantidad total en todos los órganos (hojas, raíces y tallos), mientras que la cantidad de  $\text{NO}_3^-$  disminuyó en raíces. Asimismo, el P se caracteriza por tener una muy baja movilidad en el suelo, la cual ocurre por una lenta difusión (Rausch y Bucher, 2002) que es aún más reducida por la sequía (Passioura, 2002). Con respecto al N, debido a que su llegada a la rizósfera (como ión  $\text{NO}_3^-$ ) ocurre por flujo masal, una disminución de la entrada de agua por el cese de transpiración puede hacer disminuir la absorción de este nutriente (Lawlor y Cornic, 2002).

Por otra parte, algunos autores postulan la “hipótesis de la limitación hidráulica” para explicar por qué los árboles no alcanzan su altura máxima potencial (y consiguientemente la mayor acumulación de nutrientes) en sitios pobres. Esta hipótesis (Ryan y Yoder, 1997) postula que la resistencia del recorrido hidráulico aumenta a medida que los árboles se aproximan a su altura máxima debido a una combinación de factores que incluyen la gravedad, un recorrido hidráulico más largo a través de los fustes y ramas, mayor tortuosidad de dicho recorrido (coyuntura de ramas) y una reducción de la distribución de recursos hacia las raíces. Este incremento en la resistencia hidráulica podría disminuir el suministro de agua para transpiración, el cual a su vez limitaría la conductancia estomática y la fotosíntesis, con la consecuente disminución en la absorción de nutrientes. Bond (2000) plantea que esta misma hipótesis podría explicar el menor crecimiento de los árboles en sitios pobres, ya que es probable que árboles chicos desarrollados en ambientes pobres tengan una resistencia total mayor que aquellos árboles desarrollados en mejores sitios. Algo similar podría ocurrir con *N. antarctica*, ya que el aumento de la tortuosidad a medida que baja la calidad de sitio es sumamente evidente en esta especie, donde los ejemplares desarrollados en calidades de sitio III o de mejor calidad presentan fustes de crecimiento recto mientras que aquellos árboles creciendo en los peores sitios (inferiores a CS IV) presentan un porte de crecimiento retorcido más similar a los arbustos (Veblen et al., 1996; Donoso et al., 2006).

No muchos estudios han evaluado el efecto de la clase de copa en la acumulación de nutrientes. En este trabajo se observó un gradiente bien definido (dominantes > codominantes > intermedios > suprimidos) para todos los nutrientes y en los tres sitios. Estas diferencias entre clases de copa fueron más marcadas a medida que se incrementaba la edad de los árboles y se debieron, como es esperable, en gran parte a las diferencias en biomasa (Capítulo 2, Sección 2.3.1) y, en menor medida, a diferencias en la concentración de nutrientes (Capítulo 3, Sección 3.3.2). Como se mencionara en el Capítulo 3, los árboles situados por debajo de las copas de los dominantes se encuentran principalmente limitados por luz, y se sabe que existe una relación positiva entre el flujo de fotones incidentes y la capacidad fotosintética de las hojas de ñire (Peri et al., 2009). Esta disminución en la actividad fotosintética podría derivar en una menor tasa de crecimiento de la planta, y esto conllevar a una menor absorción de nutrientes en los árboles de clases de copas inferiores. En este sentido, Reich et al. (1998) comparando 9 especies diferentes en cuanto a tolerancia a la sombra, encontraron una relación positiva entre la tasa de crecimiento relativa de las plántulas y la tasa de absorción de N. Por otra parte, en el Capítulo 3 se observó que las clases de copas inferiores presentaron también inferiores concentraciones de la mayoría de los nutrientes. En el caso particular del N, existe una relación positiva entre la cantidad de N foliar y la capacidad fotosintética (Anten y Werger, 1996) por lo que estos árboles estarían limitando su fotosíntesis, además del factor luz al estar sombreados por dominantes, por la menor cantidad de N

foliar disponible. Un tercer aspecto que produce que los suprimidos tengan una menor capacidad fotosintética es que éstos son los que serían más afectados por la falta de agua, ya que normalmente sus sistemas radicales no son tan extensos como los de árboles dominantes, los cuales aventajan en la competencia por la humedad del suelo (Kloepfel et al., 1993; Van Lear y Kapeluck, 1995). Otro aspecto a destacar es que los árboles dominantes pueden hacer un mayor uso de los recursos y además en muchos casos también hacer un uso más eficiente de los mismos (Binkley et al., 2002). En este sentido, Gyenge et al. (2008) observaron que a medida que aumentaba el DAP de los árboles de *N. antarctica*, éstos hacían un uso más eficiente del agua. Una situación similar pudo haberse dado también en el presente estudio, donde los árboles dominantes no solamente presentaron mayores cantidades de nutrientes si no también probablemente hayan hecho un uso más eficiente de los mismos.

Un aspecto importante observado en este trabajo fue la interacción existente entre la clase de edad y las clases de copa. En este sentido, se observó que las clases de copa mostraron las mayores diferencias entre ellas a partir de edades intermedias y maduras, probablemente relacionado al hecho de que a estas edades más avanzadas el desarrollo de las copas es mayor, ocupando el mayor espacio posible, magnificándose las diferencias de aquellos árboles que lograron sobresalir del resto (ganaron en competencia a sus vecinos). Una excepción fueron los árboles creciendo en la mejor calidad de sitio, donde a edades tempranas ya se observaron claramente las diferencias entre las clases de copas. En este caso, es probable que al presentar el sitio mejores condiciones para el desarrollo, los individuos alcancen antes el nivel máximo de crecimiento donde la competencia se hace importante. En cambio en las clases de sitio más bajas es probable que las diferencias entre clases de copa tarden más tiempo en manifestarse debido a que los árboles presentan menores tasas de crecimiento, haciendo todo el proceso más lento. Asimismo, se observó una interacción entre la clase de copa y la clase de sitio, en donde los árboles creciendo en el mejor sitio presentaban mayores diferencias en acumulación de nutrientes entre clases de copa, y además, estas diferencias se evidenciaban a edades más tempranas que en los otros sitios. Esta interacción estaría indicando que, en los mejores sitios donde los árboles se encuentran menos limitados por recursos, la competencia entre ellos es más intensa provocando una mayor diferenciación entre los individuos. Estos resultados son concordantes con Reid et al. (2004) quienes trabajando con *Pinus contorta* encontraron una interacción positiva entre clase de copa y clase de sitio donde las diferencias en crecimiento volumétrico entre clases de copa eran mayores en los sitios de mejor calidad. Estas diferencias en crecimiento seguramente conllevan diferencias en la absorción y acumulación de nutrientes.

Se observó una interacción entre clase de edad y clase de sitio, ya que a edades tempranas (5-20 años) los árboles dominantes de clase de sitio III acumularon más del doble de nutrientes que los árboles desarrollándose en los otros dos sitios, pero estas diferencias fueron disminuyendo en magnitud a medida que los árboles llegaron a edades maduras. Este fenómeno podría deberse a tasas de crecimiento diferencial entre los sitios estudiados, las cuales se magnifican a edades tempranas cuando los árboles se encuentran en el período de mayor productividad, es decir, la parte exponencial de su curva de crecimiento (Martínez Pastur et al., 1997; Bond, 2000). Es probable que los árboles jóvenes en el mejor sitio desarrollen antes un sistema radical extenso (Capítulo 2, Tabla 2.3) que les permita alcanzar mayor cantidad de agua y favorecer de esta manera el crecimiento, otorgándoles mayores tasas de transpiración y fotosíntesis que los árboles más chicos (Dawson y Ehleringer, 1993; Dawson, 1996). Sin embargo, cuando los árboles en el mejor sitio terminan la parte exponencial de su curva de

crecimiento (por factores propios de la edad), es probable que sean equiparados por los árboles maduros que crecen en los sitios de menor calidad (CS IV y CS V). Estos, por factores de estrés (limitante de agua) tardan más tiempo tanto en desarrollar un sistema radical extenso como en alcanzar el nivel exponencial en su curva de crecimiento.

Los resultados encontrados en este trabajo indican que el enfoque alométrico se muestra como una herramienta útil para evaluar la distribución de nutrientes en los distintos componentes arbóreos, lo cual quedó demostrado al evaluar los altos coeficientes de determinación encontrados (entre 0,77 y 0,99). La distribución de nutrientes se ve influenciada en gran parte por la partición de biomasa. Sin embargo, en este trabajo se encontró que los valores de los exponentes para la distribución de nutrientes ( $\alpha$ ) entre los componentes aéreos-subterráneos, tallos-raíces, hojas-raíces y hojas-tallos fueron diferentes a los informados para la distribución de biomasa (Capítulo 2), siendo en algunos casos superiores o inferiores dependiendo de cada nutriente y la calidad de sitio donde se desarrollaban los árboles. Estos resultados concuerdan con la hipótesis 1 planteada y contrastan con lo observado por Niklas y Cobb (2005) en *Eranthis hyemalis*, quienes detectaron que el N escalaba casi isométricamente ( $\alpha = 1$ ) con respecto al Carbono (C). Si se considera que el C en *N. antarctica* es relativamente homogéneo en concentración entre los distintos componentes arbóreos (Peri et al., 2010), según lo observado por Niklas y Cobb (2005), sería de esperar que el N escale isométricamente con la biomasa, hecho que no se detectó en este estudio. Los exponentes para este nutriente en los tres sitios fueron inferiores a los observados para la biomasa, indicando que se destina, en comparación, más biomasa hacia las partes aéreas que lo ocurrido con el N, el cual fue también fuertemente demandado por las raíces. La única excepción fue la relación hojas-tallos donde los exponentes correspondientes al N fueron superiores a los informados para la biomasa, indicando de esta manera que el N aéreo se distribuyó principalmente hacia las hojas. Con respecto al resto de los nutrientes, se observó que para la relación aéreo-subterráneo todos presentaron exponentes inferiores a los observados para la biomasa, indicando que las raíces compiten de una manera más intensa por estos recursos que lo sucedido para la partición de biomasa. Las únicas excepciones fueron el Ca y Mg en las calidades de sitio IV y V, los cuales presentaron exponentes superiores a los de la biomasa, indicando en éstos una mayor distribución hacia la parte aérea. En el caso particular del Ca, como fuera explicado en el Capítulo 3, existe una relación inversa entre tasa de crecimiento y poder de adsorción de este nutriente. Los árboles con menor tasa de crecimiento (como los que crecen en CS IV y CS V) tendrían vasos conductores del agua más angostos y a su vez un mayor número de éstos por superficie, con una consiguiente mayor superficie de adsorción de este ión en su paso por las paredes celulares del xilema (Capítulo 3, Sección 3.4.3). Por su parte, el Mg es principal constituyente de las moléculas de clorofila por lo que en condiciones de estrés su distribución ha sido priorizada hacia la parte aérea, principalmente hojas. Los resultados encontrados en este estudio concuerdan con los presentados por Frangi et al. (2004) para árboles maduros de ñire creciendo en Tierra del Fuego, donde observaron que los árboles destinaban proporcionalmente mayor cantidad de P, K y Mg hacia raíces que lo que destinaban en biomasa. Las únicas excepciones fueron para el N y Ca los cuales presentaron una distribución similar a la distribución de biomasa. Hart et al. (2003) también observaron que los árboles de *N. truncata* distribuían, en proporción, mayor cantidad de P y K hacia las raíces en comparación a la biomasa, y mayores cantidades de Ca y N hacia la parte aérea. En cuanto a la relación que analiza la distribución entre hojas-raíces, se observaron exponentes superiores a los informados para la biomasa en la mayoría de los nutrientes, indicando que los nutrientes se distribuyeron más hacia los

órganos fotosintéticos que lo ocurrido para el caso de la biomasa. Las únicas excepciones fueron P, Ca y S en clase de sitio III, los cuales tuvieron exponentes inferiores a los de partición de biomasa, probablemente debido a que en este sitio de buena calidad al presentar los árboles sistemas radicales más extensos demanden mayor cantidad de nutrientes para su sustento. Hart et al. (2003) también informaron una mayor distribución de N, P, K y Ca hacia los órganos fotosintéticos en comparación a la distribución de la biomasa. Por último para la relación hojas-tallos la mayoría de los exponentes de todos los nutrientes fueron superiores a los de biomasa, indicando nuevamente mayor preponderancia en la distribución de éstos hacia los órganos fotosintéticos que aquella. Esto condice con el hecho de que los fustes son el componente que presenta menor concentración de nutrientes, ya que su mayor volumen está dado principalmente por acumulación de estructuras de carbono, mientras que las hojas son el componente que presenta las mayores concentraciones de nutrientes (Capítulo 3). De esta manera no se rechaza la hipótesis 1 de este trabajo, la cual planteaba que la partición de los nutrientes entre los distintos componentes arbóreos diferiría según cada nutriente en particular y seguiría patrones de distribución alométricos específicos que no necesariamente concuerdan con los patrones encontrados para la distribución de biomasa.

La distribución entre los componentes arbóreos varió según cada nutriente y sitio particular. Para la relación aéreo-subterránea, en clase de sitio III, si bien todos los exponentes presentaron valores mayores a la unidad, el nutriente que más se derivó hacia la parte aérea fue el Mg, debido probablemente a que desempeña principalmente funciones en las hojas tanto formando parte de la molécula de clorofila como en la agregación de ribosomas (Capítulo 3, Sección 3.4.1). En las clases de sitio IV y V, los nutrientes que más se distribuyeron hacia la parte aérea fueron Ca y Mg, el primero seguramente debido al fenómeno de mayor adsorción que en las paredes del xilema cuando las tasas de crecimiento son más lentas (McLaughlin y Wimmer, 1999; Capítulo 3, Sección 3.4.3) y a su acumulación en la corteza. En el sitio de peor calidad (CS V) además del Ca y Mg, también el N fue derivado mayoritariamente hacia la parte aérea, ya que es requerido para el proceso de fotosíntesis. Contrariamente, los nutrientes P, K y S no difirieron en su distribución, presentado valores  $\alpha$  entre 0,92 y 0,96, lo que demuestra su preponderancia a ser distribuidos hacia las raíces, probablemente para promover el desarrollo de éstas en pos de solventar el factor limitante (agua). En cuanto a la distribución entre hojas-raíces, se observó que en clase de sitio III todos los nutrientes presentaron exponentes similares (valores  $\alpha$  entre 1,29 y 1,42), preponderando la distribución hacia hojas. Esto denota la importancia que tiene este componente, el cual si bien representa una ínfima proporción de la biomasa total, muy por debajo de la biomasa acumulada por las raíces (Capítulo 2, Tabla 2.3), alberga una cantidad importante de nutrientes, lo cual se explica en parte por las altas concentraciones que presentan las hojas (Capítulo 3, Sección 3.4.1). En clase de sitio IV y V, si bien muchos valores se ubicaron por debajo de la unidad (ver más adelante, distribución según clases de sitio), los mayores exponentes los presentaron Mg en el primer caso y Ca en el segundo.

La distribución entre los componentes arbóreos fue influenciada de manera significativa por la calidad de sitio, lo cual concuerda con la hipótesis 2 propuesta. Se observó en todas las relaciones que involucraban raíces la misma tendencia observada para la biomasa con respecto a la clase de sitio, es decir, se mantuvo el gradiente CS III > CS IV > CS V, reafirmando el hecho de que en los mejores sitios se distribuyeron más recursos hacia la parte aérea. En la mejor calidad de sitio (CS III), los exponentes para la relación aéreo-subterránea oscilaron entre 1,39 y 1,51, indicando claramente la

tendencia de mayor distribución de nutrientes hacia los componentes aéreos. Gran proporción de estos nutrientes fueron derivados hacia los órganos fotosintéticos, los cuales se caracterizan por su alta concentración en N, P, K, S y Mg (Capítulo 3, Sección 3.3.2). El fuste fue otro destino importante de nutrientes, principalmente las ramas (las cuales son más abundantes en árboles de este sitio, ya que poseen copas más grandes), el componente albura, que posee concentraciones considerables de todos los nutrientes y a su vez representa una importante proporción de la biomasa del fuste en este sitio; y la corteza, que se caracteriza por acumular principalmente Ca (Capítulo 3, sección 3.2). Estos resultados son concordantes con lo encontrado por Hart et al. (2003) para *N. truncata*, en donde la mayor proporción de todos los nutrientes fueron destinados hacia la parte aérea (84, 81, 75, 72 y 68% para Ca, N, K, P y Mg, respectivamente). Por su parte, en la clase de sitio intermedia (CS IV), el valor  $\alpha$  para la distribución aéreo-subterráneo osciló entre 1,38 y 1,06, mostrando el gradiente  $Mg > Ca > P > S > N > K$ . En comparación al mejor sitio, aquí las raíces aumentaron su importancia como destino de nutrientes, sobre todo para P, S, N y K, posiblemente debido a una mayor demanda de este componente al crecer en busca del factor limitante (agua). Lodhiyal y Lodhiyal (2003) estudiando bosques de *Dalbergia sissoo* en una calidad de sitio intermedia a baja, también observaron que K y P eran distribuidos con un mayor porcentaje hacia raíces (28 y 24%, respectivamente) en comparación con el N (3%). En la clase de sitio de peor calidad (CS V) el componente raíces aumentó aún más su demanda de recursos lo que se vio reflejado en los exponentes de todos los nutrientes de la relación área-subterránea que oscilaron entre 0,96 y 1,19, siendo nuevamente Ca y Mg los que presentaron la mayor distribución hacia la parte aérea. La relación de distribución hojas-raíces confirmó la tendencia observada anteriormente, ya que en el mejor sitio la distribución fue principalmente hacia las hojas (valores  $\alpha > 1,29$ ), mientras que en el sitio de peor calidad el destino principal fueron las raíces (valores  $\alpha$  entre 0,81 y 0,99). El hecho de que las hojas de los árboles en el mejor sitio hayan sido el destino principal se debe en parte a que éstas presentan altas concentraciones de todos los nutrientes (Capítulo 3). A su vez, estos árboles presentan una copa más grande y desarrollada, por lo que la demanda de nutrientes aumenta también por la existencia de un mayor número de hojas por árbol. Esto es consistente con lo observado por Newman y Hart (2006) quienes en una revisión de muchos trabajos que involucraban nutrientes en hojas y raíces finas en distintas especies, encontraron que a medida que aumentaba la concentración foliar de N y Ca (relacionada a una mayor fertilidad del sitio), proporcionalmente mayores cantidades de estos nutrientes eran distribuidos hacia las hojas.

En cuanto a la relación que evalúa la distribución aérea de nutrientes (relación hojas-tallos) se observó que en el mejor sitio los exponentes oscilaron entre 0,87 y 0,94, indicando que, a pesar de que las hojas representan una ínfima cantidad de biomasa en comparación a los fustes, la distribución de nutrientes hacia éstas fue considerablemente alta. Estos resultados son concordantes con Ponette et al. (2001) quienes observaron que el contenido de nutrientes presente en la copa de *Pseudotsuga menziesii* era mucho mayor al esperable en base a la biomasa acumulada por ésta, acumulando entre 45 y 76% del contenido total de nutrientes (N, P, K, Ca y Mg).

Por su parte, en el sitio de peor calidad (CS V) los exponentes para la relación hoja-tallo oscilaron entre 0,76 y 0,87, siendo los valores observados para P, K, Ca y Mg inferiores a los encontrados en el mejor sitio (CS III). Sin embargo, un hecho importante de destacar es que no se encontraron diferencias significativas entre calidades de sitio para los nutrientes N y S, indicando que a pesar de que los árboles que se desarrollan en la peor calidad de sitio presentan una copa significativamente inferior en cuanto a biomasa

acumulada, estos nutrientes fundamentales en el proceso de fotosíntesis fueron distribuidos con una mayor intensidad hacia las hojas, equiparando incluso la distribución observada en los árboles desarrollados en el mejor sitio. Contrariamente a lo observado en este estudio, donde la clase de sitio influyó en la distribución de nutrientes, Peuke y Renennber (2004) trabajando con plántulas de *Fagus sylvatica* encontraron que la distribución del N, P y S en los distintos órganos de la planta no varió entre plantas afectadas por sequía y plantas testigos.

El factor clase de copa también influyó en la distribución de los nutrientes. A diferencia de lo ocurrido con la biomasa, donde los árboles no presentaron diferencias en la distribución según la clase de copa (Capítulo 2, Sección 2.3), los nutrientes sí se distribuyeron de manera diferencial. Los árboles dominantes y codominantes distribuyeron mayor cantidad de N, Ca y Mg hacia la parte aérea que los intermedios y suprimidos, lo cual sería debido a que los primeros presentan copas más grandes e incluso se sitúan en la porción superior del canopy, característica principal que denota la diferencia entre clases de copas (Oliver y Larson, 1996). Además, se sabe que la cantidad de N, por ejemplo, está relacionada directamente con la cantidad de luz recibida (Field y Money 1986; Hirose y Werger 1987; Evans, 1989; Anten y Werger, 1996). Para el caso de la distribución hojas-raíces se encontró que los árboles dominantes presentaron exponentes mayores para K, Ca, y S, y los árboles suprimidos presentaron valores  $\alpha$  mayores para N y P. Árboles en condición de suprimidos, al estar esencialmente limitados por luz, distribuyeron comparativamente mayor cantidad de estos nutrientes hacia las hojas, posiblemente en pos de solventar el factor limitante, ya que estos elementos son esenciales en el proceso de fotosíntesis y en las reacciones energéticas (Capítulo 3, sección 3.4.1). Los resultados encontrados en este estudio concuerdan parcialmente también con la hipótesis 3 propuesta, la cual mencionaba que los árboles distribuirían de manera diferente los nutrientes, siendo los suprimidos los que derivarían mayor cantidad de recursos hacia órganos fotosintéticos. Para el caso del Mg en cambio, no se encontraron diferencias entre clases de copas, por lo que todos los árboles distribuyeron este elemento de manera similar (aproximadamente equitativamente entre hojas y raíces). Por su parte, en la relación hojas-tallos, se observó que si bien los dominantes distribuyeron hacia las hojas la mayor cantidad de todos los nutrientes, para el caso del N, fueron los suprimidos los que comparativamente presentaron la mayor distribución hacia las hojas, lo que demuestra nuevamente una diferenciación en la distribución al estar éstos últimos limitados por luz.

De los resultados obtenidos en este estudio es posible derivar funciones para la estimación de la acumulación de nutrientes a lo largo de la vida de *N. antarctica* en distintas clases de sitio. Este tipo de información es importante para evaluar el impacto que producen en el bosque las distintas prácticas de manejo silvícolas (extracción de leña o raleos) en la productividad del sitio, la fertilidad mineral, el ciclo de los elementos y los efectos a largo plazo en el balance mineral (Santa Regina, 2000), como así también su uso como sistemas silvopastoriles. En este capítulo se observó por ejemplo que las hojas, si bien no representan una fracción importante de la biomasa total, constituyen un componente importante como destino de la mayoría de los nutrientes en *N. antarctica*. La importancia de la acumulación de elementos minerales en los componentes finos de la biomasa (copa y corteza) hace que la remoción de nutrientes de los ecosistemas sea muy dependiente de los métodos de corte utilizados (Loumeto, 1986; Judd, 1996). Santa Regina (2000) informó que, como las hojas contenían una buena proporción de algunos nutrientes, la cosecha del árbol completo impactaría con mayor magnitud en la pérdida de nutrientes del ecosistema comparado con el otro método de retirar solo los fustes. Del mismo modo, Wang et al. (1996) y

Goya et al. (2003) en rodales de *Betula papyrifera* y *Pinus taeda* respectivamente, propusieron que sería conveniente dejar en el terreno todo el componente hojas, ramas finas y corteza, por ser éstos los que presentaron mayor concentración de nutrientes, y de esta manera minimizar la exportación de nutrientes desde el sistema como así también el ciclo de los distintos nutrientes. En este sentido, Vitousek y Matson (1985) informaron que la cosecha del árbol completo en plantaciones de pino disminuía la cantidad de mineralización neta del N por parte de la población microbiana, como así también se incrementaban las pérdidas de N por lixiviación cuando la cubierta vegetal era removida por completo por el uso de herbicidas. La práctica de llevarse del terreno solo la porción del fuste sería la más conveniente también en *N. antarctica*, permaneciendo en el terreno las hojas que se caracterizan por contener la mayor proporción de nutrientes de la parte aérea de estos árboles. Asimismo, sería conveniente descortezar los fustes antes de retirarlos para dejar en el terreno este componente que se caracteriza por su alta concentración de Ca (Capítulo 3, Figura 3.3).

Otro aspecto relevante derivado de este Capítulo es la importancia que presenta el componente raíces como destino de nutrientes. Esta relevancia fue aún más marcada en aquellos árboles que se encuentran creciendo en sitios menos favorables (clases de sitio IV y V) donde, para la mayoría de los nutrientes, la distribución hacia este componente fue superior que el destino aéreo. Son mayoría los estudios que se focalizan en la parte aérea o “visible” de los sistemas forestales, probablemente debido a lo laborioso y costoso que resulta involucrar a las raíces. Sin embargo, al igual que muestran otros trabajos (Frangi et al., 2004), este estudio denota la importancia de considerar al sistema radical cuando se realizan estudios de absorción, acumulación y ciclo de nutrientes en sistemas dominados por *N. antarctica*, ya que una gran proporción del total se encuentra en la parte subterránea. De todos modos, es importante tener en cuenta como fuera mencionado en el Capítulo 2, que dado que el ñire tiene la capacidad de rebrotar, cabe la posibilidad de que el sistema radical sea más antiguo que la edad del fuste, por lo que este hecho podría estar influyendo en la distribución de nutrientes entre las porciones aéreas y subterráneas. Asimismo, se debe tener en cuenta también la incurrancia de algún tipo de sobreestimación de la fracciones media y fina de raíces, ya que éstas si bien fueron limpiadas a cepillo antes del pesado, pudieron haber tenido algo de material fino del suelo adherido.

## 4.5. Conclusiones

El enfoque alométrico se presentó como una herramienta útil para evaluar los distintos patrones de distribución, siendo este enfoque original en el sentido que las reglas de partición (aéreo-subterráneo, tallos-raíces, hojas-tallos y hojas-raíces) que fueran propuestas por Enquist y Niklas (2002) para estudiar la distribución de la biomasa en distintas especies no habían sido, hasta el momento, aplicadas para nutrientes en árboles. En este estudio se observó que a pesar de que la cantidad de nutrientes contenida por individuo fue influenciada por la cantidad de biomasa, los valores de los exponentes de las relaciones de distribución evaluadas no coincidieron con los valores encontrados para la partición de biomasa. Para la relación aéreo-subterránea los valores de los exponentes  $\alpha$  de la distribución de nutrientes fueron inferiores a los observados para la biomasa, mientras que para las relaciones hojas-raíces y hojas-tallos los exponentes de la mayoría de los nutrientes fueron mayores, indicando, en concordancia con la hipótesis 1 propuesta, que la biomasa y los nutrientes presentan patrones de distribución diferentes.

La distribución de nutrientes en los distintos componentes arbóreos varió principalmente con la calidad de sitio, y en menor medida con la clase de copa. Los árboles creciendo en el mejor sitio destinaron mayor cantidad de todos los nutrientes hacia las partes aéreas, mientras que en los peores sitios el componente raíces aumentó su importancia como destino de nutrientes, lo cual se condice con la hipótesis 2 propuesta.

Por otra parte, se observó que la distribución de nutrientes fue diferente según las clases de copa. Los árboles dominantes y codominantes distribuyeron mayor cantidad de N, Ca y Mg hacia la parte aérea, y mayor cantidad de K, Ca, y S hacia las hojas en la relación hojas-raíces. Sin embargo, los árboles suprimidos distribuyeron mayores cantidades de N y P hacia las hojas, probablemente para favorecer al órgano que adquiere el factor limitante, luz. Estos resultados fueron concordantes con la hipótesis 3 propuesta.

El componente raíces fue un destino preponderante para la mayoría de los nutrientes y su importancia relativa aumentó a medida que decreció la calidad de sitio. Esto evidenció la importancia de involucrar al sistema radical en los estudios de acumulación y partición de nutrientes en ambientes dominados por *N. antarctica*.

El componente hojas, a pesar de representar una ínfima proporción de biomasa, representó un destino fundamental para la mayoría de los nutrientes, superando en algunos casos la demanda de todo el sistema radical completo.

**Capítulo 5. Dinámica de  $^{15}\text{N}$  agregado en sistemas silvopastoriles de *Nothofagus antarctica* y pastizal natural en Patagonia: Evidencias de procesos de facilitación**

## 5.1 Introducción

Un alto porcentaje de los bosques de ñire en Patagonia Sur son utilizados como sistemas silvopastoriles (Peri et al, 2005a), en donde los árboles se conjugan con el crecimiento del estrato herbáceo mayoritariamente natural y la producción ovina o vacuna. La mayoría de estos sistemas son utilizados de manera extensiva sin pautas de manejo preestablecidas. Sin embargo, existen algunas evidencias de que los sistemas silvopastoriles pueden ser manejados de manera tal que permita optimizar el uso de los recursos espacial, temporal y físicamente, maximizando las interacciones positivas (facilitación) y minimizando las negativas (competencia) entre los componentes (Jose et al., 2000). Holmgren et al. (1997) postulan que debido a que los procesos de facilitación y competencia se dan simultáneamente, la condición requerida para que la facilitación ocurra es que el mejoramiento de un factor ambiental (ej. agua, nutrientes) debajo del dosel exceda al incremento en la demanda de ese factor causada por el deterioro en las condiciones de otro factor (ej.: luz). En este sentido, si bien los ejemplos de facilitación han sido documentados en distintos ambientes, estas interacciones positivas aún no han sido enmarcadas en las teorías ecológicas clásicas (competencia, nicho ecológico, densidad de población, etc.) ya que se trata de procesos que han recibido atención a partir del último tiempo (Bruno et al., 2003). Bertness y Callaway (1994) postularon que la importancia de la facilitación en comunidades de plantas aumenta con el incremento de un estrés abiótico. Por el contrario, en ausencia de éste, aumenta la importancia de la competencia. Bajo la presencia de un estrés severo (hídrico, calor, frío extremo, etc.) se restringe la habilidad de las plantas para adquirir los recursos, por lo que cualquier disminución de dicho estrés producida por los “vecinos” incentivaría más el crecimiento de lo que podría intervenir negativamente la competencia. En concordancia con este supuesto, se observó que en sistemas silvopastoriles de *Nothofagus antarctica* al sur de Patagonia la productividad del estrato herbáceo, como así también el contenido de proteína bruta, en sitios de mediana y baja calidad era mayor bajo cierta cobertura arbórea comparados con la situación abierta (pastizal sin árboles), mientras que por el contrario, en sitios de calidad óptima se observaba el patrón inverso (Peri, 2005; Peri et al., 2005a). Esto indicaría probablemente que en sitios menos favorables los árboles producirían un efecto de “protección” o “facilitación” de recursos, mientras que en sitios muy buenos predominaría la competencia. Se conoce que los árboles modifican las condiciones microclimáticas y provocan reducciones de la velocidad del viento, cambios en la cantidad y calidad de luz que llega al estrato herbáceo, un régimen más moderado de temperaturas (menores amplitudes térmicas), menores tasas de evapotranspiración y, en algunas ocasiones, mayores niveles de humedad del suelo en comparación con un pastizal creciendo en condición abierta (Martsof, 1966; Morecroft et al., 1998).

El nitrógeno (N) es uno de los recursos considerados más limitantes en la mayoría de los ecosistemas (Vitousek y Howarth, 1991) y ha sido informado como el nutriente más limitante también en los bosques andino-patagónicos de ñire (Bertiller et al., 2006; Diehl et al., 2008). En el caso de los sistemas silvopastoriles los trabajos acerca de competencia por nutrientes entre componentes son escasos (Jose et al., 2004). Esto, sumado a la amplia implementación actual de sistemas silvopastoriles en bosque de ñire otorgan relevancia a la obtención de información de base que permita entender el funcionamiento y dinámica de estos sistemas a fin de generar tecnologías que tiendan a un uso sustentable de los mismos. En este sentido, los objetivos del presente capítulo fueron; i) el de evaluar la dinámica del N entre los componentes suelo, estrato herbáceo y árboles en sistemas silvopastoriles de ñire comparados con un sistema de pastizal

abierto; y ii) detectar si predominan procesos de facilitación o competencia entre los componentes vegetales (árboles y pastos) por este recurso. La hipótesis de trabajo fue que en ñirantales de uso silvopastoril en Santa Cruz en clases de sitio III, a las densidades arbóreas habituales, predominaría el efecto de facilitación del N por parte de los árboles hacia el estrato herbáceo. Para probar dicha hipótesis se planteó un estudio de dinámica y seguimiento de N en el sistema mediante la utilización de fertilizante enriquecido con  $^{15}\text{N}$  en parcelas establecidas a campo. Debido a las dificultades de la aplicación y obtención de datos de campo, muchos de los trabajos que se han realizado de absorción de  $^{15}\text{N}$  en árboles han sido llevados a cabo con plantines y/o en macetas (Khemira et al., 1998; Sánchez, 1999). Sin embargo, los resultados de este tipo de estudios no son extrapolables a situaciones de bosques maduros creciendo en condiciones naturales. El uso de este tipo de técnicas tiene la ventaja de poder seguir el recorrido de un recurso disponible en el suelo (en este caso el N) a través de los distintos componentes de la planta y del sistema. En el caso de los sistemas en los que interactúan pastizales con árboles, es posible determinar, ante una disponibilidad dada del nutriente en el suelo, qué componente (pastos o árbol) lo absorbe, hacia donde lo distribuye y la tasa de retorno al sistema (a través de la caída de las hojas). Con este tipo de información es posible conocer las interrelaciones (competencia o facilitación) entre algunos componentes del sistema silvopastoril respecto al uso de este recurso. Es importante destacar que no existen antecedentes en el uso de isótopos en especies arbóreas nativas en Patagonia Sur, aunque sí existen algunas experiencias realizadas con árboles frutales de cereza (San Martino et al., 2010).

## 5.2 Materiales y Métodos

### 5.2.1 Sitio de estudio

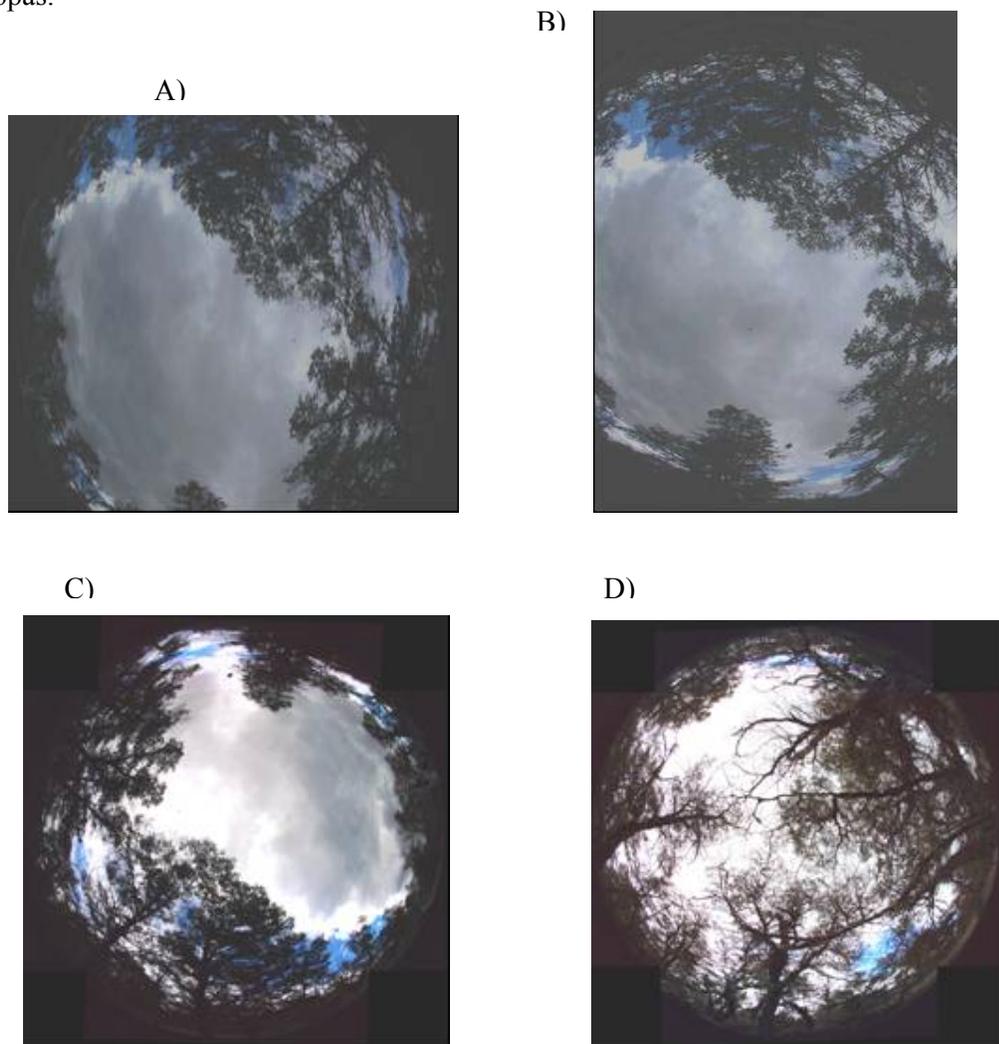
El estudio se realizó en un bosque de *N. antarctica* en fase de crecimiento óptimo (entre 21 y 110 años) desarrollándose en una clase de sitio III, la cual se caracteriza por ser de calidad relativamente buena, donde los árboles alcanzan alturas finales de entre 8 y 10 m, este ecosistema se denominó bosque de ñire en sistema silvopastoril, y en una zona aledaña sin árboles, que se denominó pastizal abierto. Ambos sitios se encuentran ubicados en la Estancia Cancha Carreras (51° 13' 21" S, 72° 15' 34" O) cuyas características climáticas fueron descritas oportunamente en el Capítulo 2 (sección 2.2.1). Para caracterizar el rodal donde se realizó el experimento se hicieron 3 parcelas de 100 m<sup>2</sup> donde se midió la altura total, el DAP y el % de individuos por cada clase de copa.

El pastizal presenta una cobertura vegetal de 80 a 100%, conformado principalmente por gramíneas entre las que se destacan, como más comunes, *Agrostis capillaris*, *Festuca gracillima*, *Festuca magellanica*, *Dactylis glomerata*, *Bromus setifolius* y *Carex sp.* En menor proporción se encuentran algunas dicotiledóneas como *Taraxacum officinale*, *Acaena poeppigiana*, *Luzula chilensis* y *Vicia magellanica*. El estrato herbáceo del bosque de ñire presentaba las mismas especies que el pastizal abierto, aunque sin la presencia de *Dactylis glomerata*, *Bromus setifolius* y *Vicia magellanica*, las cuales son características de ambientes relativamente más húmedos.

La radiación total incidente que llega al sotobosque del sistema silvopastoril fue medida en las situaciones contrastantes: bajo copa y entre copas. Para ello se tomaron fotos hemisféricas del canopy forestal a 1 m de altura desde el nivel del suelo durante la temporada de crecimiento correspondiente a la máxima expansión foliar y durante el periodo sin hojas. Se tomaron 3 fotos para cada situación de cobertura de copas. Las

fotos fueron obtenidas mediante el uso de un lente ojo de pescado (marca Nikon, modelo Sigma EX DG, Japón) 8 mm montado en un cuerpo de cámara digital de 35 mm (marca Nikon, modelo D 70, Japón) con un trípode nivelado para asegurar la posición horizontal del lente y la altura. Cada foto fue tomada de modo que la misma estuviera orientada con referencia al norte magnético y evitando la influencia directa del sol, bajo un cielo cubierto de nubes, temprano en la mañana o durante la tarde luego de la caída del sol. Para el análisis de las fotos se empleó el software Gap Light Analyzer v.2.0 (Robison y McCarthy, 1999; Frazer et al., 2001) obteniendo los siguientes parámetros: cobertura de copas como el porcentaje de canopeo forestal en la foto; radiación global al nivel del sotobosque como el total de radiación directa y difusa que es transmitida a través del canopeo (Figura 5.1).

Figura 5.1. Fotos hemisféricas tomadas con lente ojo de pescado en el sitio de estudio. A y B representan componentes de una misma foto. C y D son fotos analizadas con el software Gap Light Analyzer v.2.0: C corresponde a una situación ente copas y D a bajo copas.



El suelo de los sitios estudiados fue caracterizado tomando 5 muestras (compuestas a su vez de 5 sub-muestras) a las profundidades 0-20, 20-40, 40-60 y 60-70 cm, las cuales fueron analizadas en el laboratorio siguiendo los procedimientos descriptos en el Capítulo 2 (Sección 2.2.1).

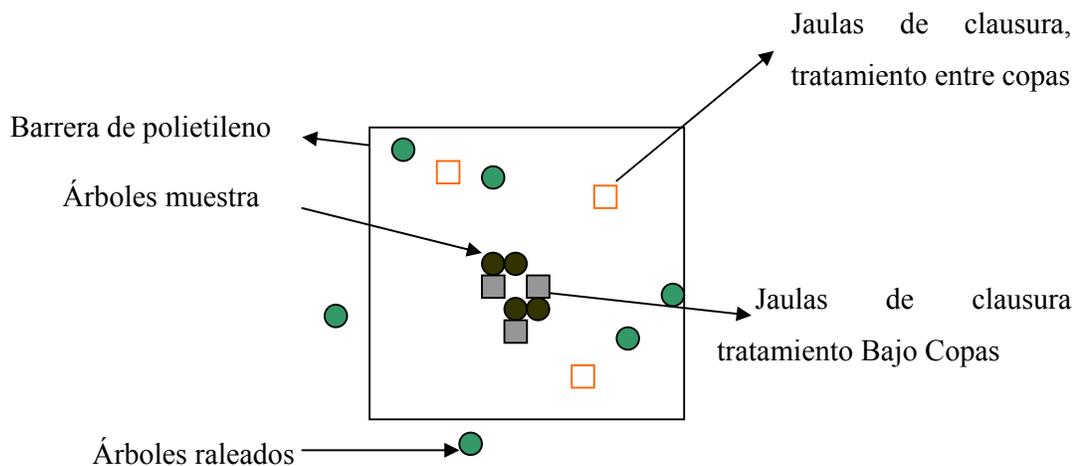
### 5.2.2 Detalle del experimento para el estudio de dinámica de $^{15}\text{N}$

Para determinar la existencia de procesos de competencia o facilitación ante una disponibilidad conocida de N, se instaló un ensayo para evaluar la respuesta del estrato herbáceo creciendo en dos condiciones o tratamientos: condición abierta (pastizal) y en sistema silvopastoril (bosque de ñire). Asimismo, dentro de éste último se compararon dos situaciones: bajo copa de árboles (sombra severa) y entre copas (sombra media), para captar la variabilidad espacial del sistema. Se asumió que en el sistema silvopastoril, de predominar el proceso de competencia entre los árboles y el estrato herbáceo, este último presentaría menor absorción y acumulación del N proporcionado que el pastizal abierto. Por el contrario, si predominara el efecto de facilitación, se observaría el efecto inverso. En este sentido para evaluar el sistema silvopastoril se establecieron dos parcelas de  $25\text{ m}^2$  ( $5 \times 5\text{ m}$ ) donde la estructura original del bosque de ñire fue raleada hasta llegar a una densidad final de  $1600\text{ árboles ha}^{-1}$  y dejando un representante por cada clase de copa (dominante, codominante, intermedio y suprimido) (Figura 5.2). Se colocaron barreras de polietileno en todo el perímetro de cada sitio experimental hasta una profundidad mayor que la distribución vertical de las raíces arbóreas (60 cm) para evitar movimientos laterales del fertilizante y también evitar que las raíces de árboles que se encuentran por fuera del sitio de estudio puedan absorber parte del N aplicado. Dentro de cada parcela se colocaron 3 jaulas de clausura de  $1,8\text{ m}^2$  por cada tratamiento: bajo copa y entre copas para evaluar la dinámica del  $^{15}\text{N}$  del estrato herbáceo (Figura 5.3).



Figura 5.2. Vista de la parcela ( $5 \times 5\text{ m}$ ) del sistema silvopastoril de *N. antarctica* utilizada para el estudio de dinámica de  $^{15}\text{N}$ .

Figura 5.3. Esquema de las parcelas (5 x 5 m) de muestreo utilizadas para el estudio de dinámica de  $^{15}\text{N}$  en el sistema silvopastoril.



Para el tratamiento de pastizal, se eligió una zona adyacente de pastizal natural donde se colocaron 3 jaulas de 1,2 x 1,5 m (1,8 m<sup>2</sup>) (Figura 5.4). Estas jaulas también fueron rodeadas en su perímetro con barreras de polietileno hasta una profundidad de 40 cm (máxima distribución vertical de las raíces del estrato herbáceo).



Figura 5.4. Jaula de clausura donde se evaluó la absorción de N por parte de un pastizal.

Previo a la aplicación del  $^{15}\text{N}$ , se realizó un corte de homogeneización a 2 cm de altura tanto en las parcelas como en las jaulas de clausura. Para cada tratamiento se agregó una cantidad conocida de nitrato de amonio enriquecido ( $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$ ) al 10 % de átomos en exceso (á.e.) de  $^{15}\text{N}$  al inicio de la temporada de crecimiento (noviembre 2006). La cantidad de nitrato de amonio a aplicar se calculó en base a los datos de biomasa de

árboles individuales de *N. antarctica* en fase de crecimiento óptimo (Capítulo 2, Sección 2.3.1) y a los datos de concentración de N observados para estos mismos árboles (Capítulo 3, Sección 3.3.2), lo cual determinó una cantidad de 8 g de N por árbol. En el caso del estrato herbáceo, se aplicó una cantidad total de 24,7 kg N ha<sup>-1</sup> (2,47 g m<sup>-2</sup>). Este valor se derivó de la producción anual de materia seca (MS) de este estrato en sistemas silvopastoriles desarrollándose en CS III (1497 kg MS ha año<sup>-1</sup>), y del contenido medio de proteína bruta del mismo (10,3 %) (Peri et al., 2005a). En la Tabla 5.1 se presentan los cálculos del total de <sup>15</sup>N aplicado en cada tratamiento, su equivalente en nitrato de amonio y el plus considerando una eficiencia de absorción de N del fertilizante por parte de las plantas del 70 %. Según lo expuesto se agregó un total de 10,3 g m<sup>-2</sup> y 13,4 g m<sup>-2</sup> de nitrato de amonio marcado en el pastizal abierto y en las parcelas de sistema silvopastoril, respectivamente.

Tabla 5.1. Cálculos del <sup>15</sup>N aplicado para cada parcela del sistema silvopastoril y del abierto.

Sitios	g de <sup>15</sup> N a aplicar por sitio		Total g <sup>15</sup> N aplicado	<sup>3</sup> Equivalente en <sup>15</sup> NH <sub>4</sub> <sup>15</sup> NO <sub>3</sub>	<sup>4</sup> Más un plus del 30 %
	4 árboles	Estrato herbáceo			
Sistema Silvopastoril	32	58,5 <sup>1</sup>	90,5	258,6	336,2
Pastizal abierto	-	5 <sup>2</sup>	5	14,3	18,6

<sup>1</sup>: Se deriva de la superficie de parcela de 25 m<sup>2</sup> ocupada con el estrato herbáceo, descontando un 5% de ocupación por los árboles (total 23,7 m<sup>2</sup>)

<sup>2</sup>: Tamaño de jaula 2 m<sup>2</sup>,

<sup>3</sup>: Se deduce de la relación: 28,016 g de N en 80,048 g de NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>

<sup>4</sup>: Se considera una eficiencia de absorción por parte de las plantas del 70 %.

La cantidad de nitrato de amonio necesaria para el tratamiento bosque de ñire en sistema silvopastoril y pastizal abierto (Tabla 5.1) fue diluida en agua destilada y se aplicó en forma de lluvia fina y homogénea cubriendo toda la superficie de la parcela de 25 m<sup>2</sup> en el sistema silvopastoril y de 2 m<sup>2</sup> en el área del pastizal. Seguidamente, se realizó un riego leve para facilitar la incorporación del fertilizante marcado al suelo.

### 5.2.3 Evaluación de la absorción de N por parte del estrato herbáceo

Para determinar la absorción de N se cuantificó la biomasa aérea de hojas del estrato herbáceo realizando cortes adentro de las jaulas con un marco de 0,1 m<sup>2</sup> (0,5 x 0,2 m) a los 30, 60, 90, 120 y 150 días posteriores a la aplicación del nitrato de amonio marcado. Los cortes con el marco se hicieron en cinco sitios predeterminados en el interior de la jaula (uno por mes) y el material obtenido se separó en hojas, base de macollos (desde el nivel del suelo a 2 cm de alto), inflorescencia y material muerto. A su vez, luego de realizado los cortes se tomaron 3 muestras de 100 gr del componente raíces que se encontraba por debajo de la parte defoliada para realizar análisis químicos. Las mismas fueron trasladadas al laboratorio y fueron lavadas con agua destilada. Se tomaron 3 sub-muestras representativas al azar de 50 g, de cada uno de los componentes (hojas, macollos y raíces) y se colocaron en estufa a 55° C hasta peso constante.

Posteriormente las muestras fueron pesadas y molidas para evaluar la concentración de N y de  $^{15}\text{N}$ . Los valores de concentración de nitrógeno en los distintos componentes aéreos fueron ponderados por la proporción del compartimento en la biomasa para obtener el valor de concentración ponderada de la porción aérea.

La cuantificación de la biomasa total subterránea y de base de los macollos del estrato herbáceo se efectuó al final de la temporada de crecimiento, correspondiente al último corte. Se asume que la biomasa de raíces y base de macollos se mantiene constante a lo largo del período de crecimiento por tratarse de un pastizal establecido (Rao et al., 2001). Se excavaron un total de 3 marcos de  $0,1 \text{ m}^2$  por cada situación (bajo copa, entre copas y pastizal abierto) hasta una profundidad de  $0,4 \text{ m}$  (máxima distribución vertical de raíces del estrato herbáceo). Se extrajo el total de raíces y macollos y se trasladaron a laboratorio, donde fueron separados y lavados con agua destilada. Luego se colocó la totalidad de raíces y macollos a secar en estufa a  $60^\circ$  hasta peso constante y se determinó el peso seco de cada fracción. Se tomaron 3 muestras al azar de cada fracción para análisis químicos.

Todas las muestras fueron convenientemente embaladas y enviadas al laboratorio CATNAS (Montevideo, Uruguay) para el análisis de concentración de N total y abundancia de  $^{15}\text{N}$ . La determinación de N total de las muestras vegetales se realizó por Kjeldhal (Axmann et al., 1990) y la abundancia de  $^{15}\text{N}$  por espectrometría de emisión (Faust et al., 1987) en un espectrómetro NOI-6EPC (Fischer Analysen Instrumente, GMBH, Alemania, 1988). Con los datos suministrados (concentración de N total y % de á.e. de  $^{15}\text{N}$  en las muestras), se calculó la fracción de N derivado del fertilizante marcado (%Nddf) (Fiedler y Proksch, 1975) utilizando la fórmula:

$$\% \text{ Nddf} = [\% \text{ a.e. } ^{15}\text{N} \text{ en planta} / \% \text{ a.e. } ^{15}\text{N} \text{ en fertilizante}] \times 100$$

En donde:

% á.e. = % de átomos en exceso, el cual se obtiene del % total de átomos de  $^{15}\text{N}$  en la muestra menos la abundancia natural de  $^{15}\text{N}$  ( $0,3663 \%$  át.  $^{15}\text{N}$ ) (Fiedler y Proksch, 1975). Se utilizó un valor de a.e.  $^{15}\text{N}$  del fertilizante del  $10,00\%$ .

La cantidad total de N por hectárea se determinó multiplicando la biomasa de cada componente del estrato herbáceo por su correspondiente concentración de N. En el caso del sistema silvopastoril, al calcular lo acumulado por hectárea se restó la superficie ocupada por árboles, la cual se estimó desde el área basal arbórea, la cual correspondió a un total de  $31,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ .

#### 5.2.4 Evaluación de la absorción de N por parte de los árboles

En las parcelas previamente descritas (Sección 5.2.2) se tomaron al azar a cada uno de los árboles  $150 \text{ gramos}$  de las hojas nuevas completamente expandidas y ramas finas ( $< 1 \text{ cm}$ ) de la zona externa y media de la copa a los 30, 60, 90, 120 y 150 días posteriores a la aplicación del nitrato marcado a fin de evaluar la evolución de la concentración de  $^{15}\text{N}$ . Asimismo, se instalaron en cada parcela 3 trampas de  $1 \text{ m}^2$  debajo de las copas para coleccionar la caída de hojarasca.

Al final de la temporada de crecimiento (mayo) se cosecharon los 8 árboles (total ambas parcelas), se cuantificó la biomasa total y concentración de  $^{15}\text{N}$  en cada uno de los compartimentos del árbol (fuste, corteza, ramas, hojas, raíces gruesas, medias y finas) siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 2, Sección 2.2.3. y se calculó el N total y el Nddf. Todos los componentes fueron luego sumados para determinar la cantidad total aérea y subterránea por individuo. También en esta fecha se colectó toda la hojarasca retenida en las trampas para realizar análisis químicos de concentración de N y  $^{15}\text{N}$  á.e.

Todas las muestras fueron secadas en horno a 55° y enviadas al laboratorio CATNAS para determinación de la concentración de N total y abundancia de  $^{15}\text{N}$  (ídem punto 5.2.3).

#### 5.2.5 Evaluación del N en el suelo

Se tomaron 3 muestras compuestas de suelo a los 20 cm de profundidad en los tratamientos bajo copa, entre copas y pastizal abierto a los 30, 60, 90, 120 y 150 días posteriores a la aplicación del fertilizante marcado. Asimismo, al terminar la temporada de crecimiento (mayo), se tomaron 3 muestras (compuestas) de suelo en cada tratamiento a los 20, 40, 60 y 70 cm de profundidad para estimar la distribución del N original y del fertilizante a lo largo del perfil del suelo al cabo del tiempo transcurrido. Todas las muestras fueron secadas al aire y a la sombra, envasadas y enviadas al laboratorio CATNAS (Montevideo, Uruguay). En el laboratorio, las muestras fueron molidas a polvo fino en un molino rotativo y sub-muestras fueron pesadas dentro de cápsulas de estaño. La determinación de N total y de  $^{15}\text{N}$  se realizó en un sistema de Espectrometría de Masa de Relaciones Isotópicas de flujo continuo (continuous-flow IRMS system) que consiste de un analizador elemental FLASH EA 1112 (Milan, Italia) interfaceado vía ConFlo III (Finnigan MAT, Bremen, Germany, 2001) con el espectrómetro de masa de relaciones isotópicas de gases DELTAPlus XL (Termo Finnigan, Alemania). El carbono orgánico se determinó de acuerdo a Kormier (espectrofotometría) posterior a la oxidación húmeda en medio ácido (Houba et al., 1988). El pH se obtuvo por medición potenciométrica en pasta saturada con agua y la conductividad eléctrica por conductimetría del extracto de saturación con agua (Richards, 1954). La determinación de textura se realizó a través del método densimétrico de Bouyoucos y tamizado de las fracciones de arena.

#### 5.2.6 Cantidades de N a nivel sistema

Con los datos de N presente en el estrato herbáceo, en los árboles y en el suelo se calcularon las cantidades de N por hectárea para visualizar la distribución de este nutriente a nivel sistema. Asimismo, con los %Nddf se calcularon las cantidades de  $^{15}\text{N}$  retenido en cada uno de estos componentes, en una temporada de crecimiento. Se utilizaron los valores de N total en el pastizal obtenidos a los 150 días posteriores a la aplicación del fertilizante (fin de la temporada de crecimiento) por representar (luego del rebrote que ocurre en abril) los mayores valores de N (Tabla 5.6). Para estimar la superficie del estrato herbáceo en situación de bajo copa y entre copas se midió el radio de copas (en 8 direcciones) de 20 árboles y se calculó la superficie proyectada por éstos mediante el programa Arc View GIS (3.2, 1999).

Para determinar la cantidad de N por hectárea en los árboles, los valores observados en árboles individuales fueron multiplicados por la cantidad de árboles existentes en el sistema silvopastoril bajo estudio (1600 árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) y respetando la proporción de clases de copas observada en las parcelas (25% dominante, 25% codominantes, 25% intermedios y 25% de suprimidos). Por último, para determinar la cantidad de N en el suelo se utilizaron los datos de concentración de N y los valores de densidad aparente tomados bajo copas y entre copas, y se ponderó por superficie de la misma manera que para el estrato herbáceo.

### 5.2.7 Análisis estadísticos

Para detectar diferencias en biomasa, concentración y acumulación de nutrientes en los árboles según el tiempo de aplicación y la clase de copa, se realizaron ANOVAS con el test F. Las diferencias entre medias fueron separadas mediante el test de Tukey a un nivel de significancia de  $p < 0,05$ . Asimismo, para la comparación de biomasa, concentración de N, cantidad de N y % de Nddf entre los distintos tratamientos realizados en el estrato herbáceo (bajo copa de árboles, entre copas de árboles y pastizal abierto), en cada una de las fechas de defoliación, también se realizaron análisis de la varianza con el test F. Las diferencias significativas entre medias fueron separadas mediante el test de Tukey a un nivel de significancia de  $p < 0,05$ .

Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa Genstat (Genstat 5 –v. 1997).

## 5.3 Resultados

### 5.3.1 Estructura forestal y mediciones ambientales

Los datos dasométricos del sitio de estudio muestran que el rodal original contenía una densidad de 4750 árboles  $\text{ha}^{-1}$  con un DAP medio de 9,05 y una altura media de 5,8 m (Tabla 5.2).

Tabla 5.2 Características del rodal original de *N. antarctica* en fase de crecimiento óptimo (entre 21 y 110 años), creciendo en clase de sitio III (altura total de árboles dominantes entre 8 y 10 m). D= dominantes; C= codominantes; I= intermedios; S= suprimidos.

Densidad (árboles $\text{ha}^{-1}$ )	Altura (m)	DAP (cm)	Área Basal ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ )	% de clases de copa			
				D	C	I	S
4750 ± 855	5,8 ± 0,8	9,05 ± 1,5	31,3 ± 3,9	19	31	29	21

La caracterización de la luz incidente mediante las fotos hemisféricas dio que el valor máximo de radiación total lo obtuvo el pastizal abierto y correspondió a 44 moles de fotones incidentes  $\text{m}^{-2} \text{día}^{-1}$  durante los meses de verano. En este mismo período, mientras el estrato herbáceo creciendo entre copas presentó alrededor de 32% menos de radiación incidente, la reducción de la radiación en el estrato herbáceo creciendo bajo copas fue de casi 60% (Tabla 5.3).

Tabla 5.3 Radiación total incidente (moles de fotones incidentes  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) correspondiente a la temporada de crecimiento (2006-2007) en el estrato herbáceo de un sistema silvopastoril de ñire (*N. antarctica*) y en un pastizal abierto.

Mes / tratamiento	Sistema Silvopastoril		Pastizal Abierto
	Bajo Copas	Entre Copas	
Noviembre	16	30	44
Diciembre	16	30	44
Enero	16	30	44
Febrero	15	27	39
Marzo	10	18	27
Abril	6	11	16

El análisis textural del suelo determinó una textura franca a franca-arenosa y es importante destacar la existencia de una capa compacta a los 70 cm de profundidad, la cual no era atravesada por las raíces de los árboles que llegaron a una profundidad máxima de 60 cm. Por su parte, las raíces de los pastos se concentraron en profundidades menores (hasta 40 cm aproximadamente). El suelo del pastizal abierto presentó mayores cantidades de N total y carbono orgánico (CO) mientras que el suelo del sistema silvopastoril presentó mayores cantidades de nitratos (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Características del suelo del sistema silvopastoril de *N. antarctica* y en un pastizal abierto, en el SO de la provincia de Santa Cruz, Argentina.

Profundidad (cm)	Sistema silvopastoril				Pastizal abierto			
	0-20	20-40	40-60	60-70	0-20	20-40	40-60	60-70
Arcilla (%)	8,0	8,3	14,5	12,5	16,5	18,5	22,0	16,0
Limo (%)	36,2	35,9	24,8	21,2	53,6	41,3	34,1	31,1
Arena (%)	55,8	55,8	60,7	66,3	29,9	40,2	43,9	52,9
pH	4,9	4,9	4,7	4,9	5,3	5,2	5,3	5,8
Resistencia (ohm.cm)	7695	10764	13256	-	4040	4901	5416	-
C O (%)	5,6	3,5	2,6	0,7	6,6	5,5	3,0	0,4
N total (%)	0,6	0,3	0,2	0,05	1,2	0,6	0,3	0,04
N (Nitratos) (ppm)	4,6	4,7	3,9	6,1	2,9	2,1	1,7	1,2
Relación C/N	9,3	11,7	13	14	5,5	9,2	10	10

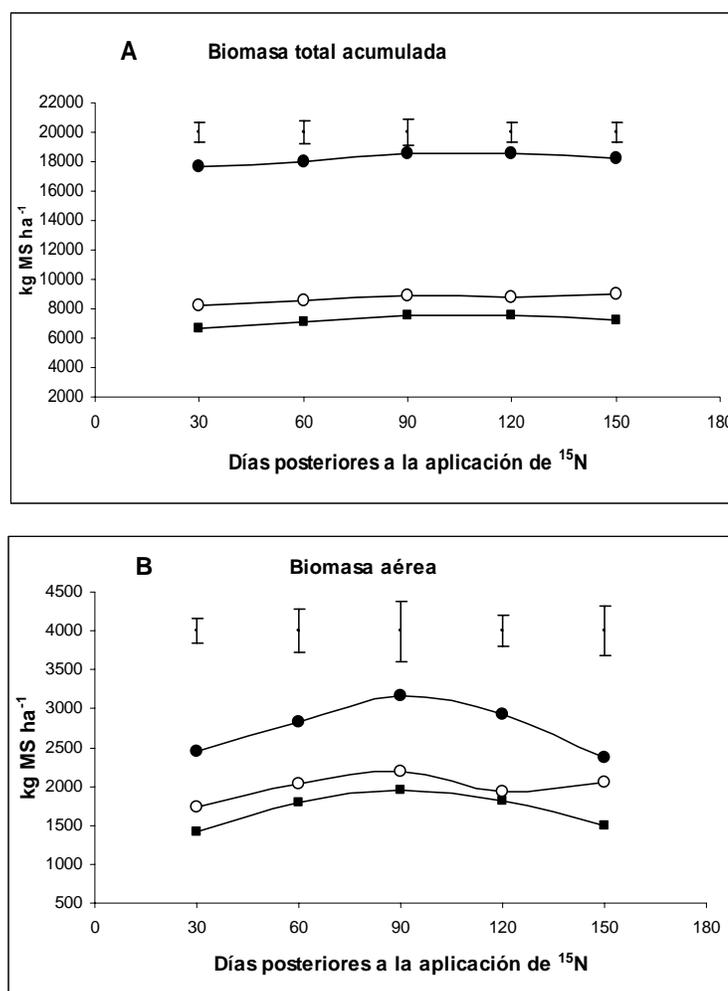
### 5.3.2 Biomasa y concentración de $^{15}\text{N}$ en el estrato herbáceo.

En la Figura 5.5 se observa que la biomasa total (aérea + subterránea) varió según los distintos tratamientos, donde el pastizal abierto acumuló significativamente mayor

cantidad de biomasa ( $p < 0,05$ ). Dentro del sistema silvopastoril, si bien el estrato herbáceo de entre copas presentó mayor biomasa que el ubicado bajo copas, estas diferencias no fueron significativas. El pico de mayor producción se dio en todos los casos a los 90 días posteriores a la aplicación del fertilizante (mes de marzo) y correspondió a un total de 7533, 8853 y 18597 kg MS ha<sup>-1</sup> para los tratamientos estrato herbáceo bajo copas, entre copas y pastizal abierto, respectivamente. Según el muestreo realizado al final de la temporada de crecimiento, se observó que el componente subterráneo representa una fracción importante de la biomasa total del estrato herbáceo, siendo el 73 % en el sistema silvopastoril y 84% en el pastizal abierto. Este componente representó en promedio, una relación raíz/tallo de 3,2; 3,3 y 5,6 para los tratamientos bajo copas, entre copas y pastizal abierto, respectivamente.

La parte aérea del estrato herbáceo (hojas + base de macollos) presentó mayores variaciones a lo largo de la temporada, presentando una cantidad máxima de 1983, 2200 y 3165 kg MS ha<sup>-1</sup> para los tratamientos bajo copas, entre copas y pastizal abierto, respectivamente (Figura 5.5).

Figura 5.5 Acumulación de biomasa total (A) y aérea (B) del pastizal abierto (círculos negros) y del estrato herbáceo del sistema silvopastoril de *N. antarctica* (kg MS ha<sup>-1</sup>) en dos situaciones: bajo copa de árboles (cuadrados negros) y entre copas de árboles (círculos blancos), en la provincia de Santa Cruz. Las barras indican el error estándar de la diferencia de medias.



La concentración de N en el estrato herbáceo varió según el tratamiento y la fecha analizada (Tabla 5.5). Esta fue siempre superior en el componente aéreo y tendió a disminuir con el tiempo, excepto en la última fecha de muestreo donde se observó un incremento en la concentración. Los valores oscilaron desde 2,26, 1,80 y 1,13 %N a 1,32, 1,51, y 0,95% N para el estrato herbáceo creciendo bajo copas, entre copas y del pastizal abierto, respectivamente. Asimismo, se encontraron diferencias significativas en la concentración del N aéreo entre los tratamientos, siendo el pastizal abierto el que presentó las menores concentraciones. En el sistema silvopastoril, si bien el estrato herbáceo bajo copas en general presentó mayores concentraciones que el de entre copas, estas diferencias no fueron significativas (Tabla 5.5).

Contrariamente a lo observado en la porción aérea, las raíces no difirieron en concentración de N entre tratamientos, variando de 0,63 a 1,66% dependiendo del momento en la temporada de crecimiento (Tabla 5.5).

Con respecto al % de átomos en exceso (a.e.) de  $^{15}\text{N}$  detectado en las plantas del estrato herbáceo, se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en todas las fechas de muestreo. La porción aérea del pastizal abierto presentó concentraciones de  $^{15}\text{N}$  significativamente inferiores a los pastos creciendo dentro del sistema silvopastoril. Asimismo, a los 90 y 120 días posteriores a la aplicación del fertilizante se observaron diferencias también entre los tratamientos del sistema silvopastoril, siguiendo el gradiente bajo copas > entre copas > pastizal abierto (Tabla 5.5). El componente subterráneo por su parte, también presentó diferencias significativas entre tratamientos, siendo el pastizal abierto nuevamente el que contó con cantidades significativamente inferiores de  $^{15}\text{N}$  absorbido en toda la temporada de crecimiento. Asimismo, a los 120 días posteriores se detectaron también diferencias en el sistema silvopastoril, siendo el estrato herbáceo bajo copas el que presentó mayores concentraciones (Tabla 5.5).

El porcentaje de nitrógeno derivado del fertilizante (%Nddf) permite evaluar en qué proporción las plantas captaron el N agregado. En la porción aérea del estrato herbáceo se observaron altos porcentajes de Nddf, con valores que oscilaron entre el 60-69; 47-61 y 20-31% para los tratamientos bajo copas, entre copas y pastizal abierto, respectivamente (Tabla 5.5). Asimismo, en toda la temporada de crecimiento el estrato herbáceo del sistema silvopastoril tuvo valores significativamente mayores que el pastizal abierto (Tabla 5.5). Aunque en menor medida, las raíces también fueron destino para el N aplicado, presentando valores de %Nddf de 33-57%, 28-37% y 6-10% para los tratamientos bajo copas, entre copas y pastizal abierto, respectivamente (Tabla 5.5).

Tabla 5.5. Concentraciones de N total (%), % de  $^{15}\text{N}$  en exceso y % de N derivado de fertilizante (Nddf) para la porción aérea y subterránea del estrato herbáceo creciendo en un sistema silvopastoril de *N. antarctica* bajo dos condiciones de luz (bajo copas y entre copas) y en situación de pastizal abierto, en distintos momentos desde la aplicación del fertilizante marcado con  $^{15}\text{N}$ . Diferentes letras indican diferencias significativas entre tratamientos, para un mismo componente del estrato.

DPA*	% N total			% $^{15}\text{N}$ a.e.			% Nddf		
	Bajo Copas	Entre Copas	Pastizal Abierto	Bajo Copas	Entre Copas	Pastizal Abierto	Bajo Copas	Entre Copas	Pastizal Abierto
<b>30</b>									
Aéreo	2,26 a	1,80 a	1,13 b	6,55 a	5,47 a	2,65 b	65,5 a	54,7 a	26,6 b
Raíces	1,06 a	0,94 a	0,80 a	3,53 a	3,02 a	0,96 b	35,3 a	30,2 a	9,6 b
<b>60</b>									
Aéreo	1,67 a	1,58 a	1,03 b	6,55 a	6,16 a	3,05 b	65,5 a	61,6 a	30,5 b
Raíces	0,84 a	0,83 a	0,87 a	3,30 a	2,85 a	0,96 b	33,0 a	28,5 a	9,6 b
<b>90</b>									
Aéreo	1,55 a	1,53 a	0,91 b	6,91 a	5,63 b	3,07 c	69,1 a	56,3 b	30,6 c
Raíces	0,75 a	0,92 a	0,67 a	3,76 a	3,78 a	1,02 b	37,6 a	27,8 a	10,2 b
<b>120</b>									
Aéreo	1,23 a	1,35 a	0,72 b	6,03 a	5,68 a	2,35 b	60,3 a	56,8 a	23,5 b
Raíces	0,88 a	0,86 a	0,63 a	5,25 a	3,68 b	0,98 c	52,5 a	36,8 b	9,8 c
<b>150</b>									
Aéreo	1,32 a	1,51 a	0,95 a	6,22 a	4,66 b	2,02 c	62,1 a	46,6 b	20,2 c
Raíces	1,03 a	1,06 a	1,04 a	3,04 a	2,34 a	0,60 b	30,4 a	23,4 a	6,0 b

\*DPA: Días posteriores a la aplicación del fertilizante marcado.

Con los valores de biomasa por componente y de concentración de N en los distintos tratamientos, se calculó el N total por hectárea (Tabla 5.6). En general, se observó el gradiente pastizal abierto > estrato herbáceo entre copas > estrato herbáceo bajo copas. El pastizal abierto presentó significativamente mayor cantidad de N por hectárea que el estrato herbáceo creciendo dentro del sistema silvopastoril (excepto a los 60 días posteriores a la aplicación). La cantidad de N total tendió a disminuir a medida que transcurrió la temporada de crecimiento hasta los 120 días posteriores a la aplicación, para luego incrementarse en la última fecha evaluada (150 días posteriores). En cuanto a la cantidad de N  $\text{ha}^{-1}$  en la parte aérea, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en ningún momento de muestreo, obteniéndose valores de entre 24 y 37 kg de N  $\text{ha}^{-1}$ . Por otra parte, las raíces fueron un destino muy importante de N, ya que estas contaron con un total de entre 39-56, 55-68, y 101-157 kg  $\text{ha}^{-1}$  para los tratamientos bajo copas, entre copas y pastizal abierto, respectivamente. Este componente fue el único que registró diferencias significativas entre tratamientos. En general, el pastizal abierto acumuló significativamente ( $p < 0,05$ ) mayor cantidad de N  $\text{ha}^{-1}$  en raíces que el estrato herbáceo creciendo bajo el sistema silvopastoril (Tabla 5.6).

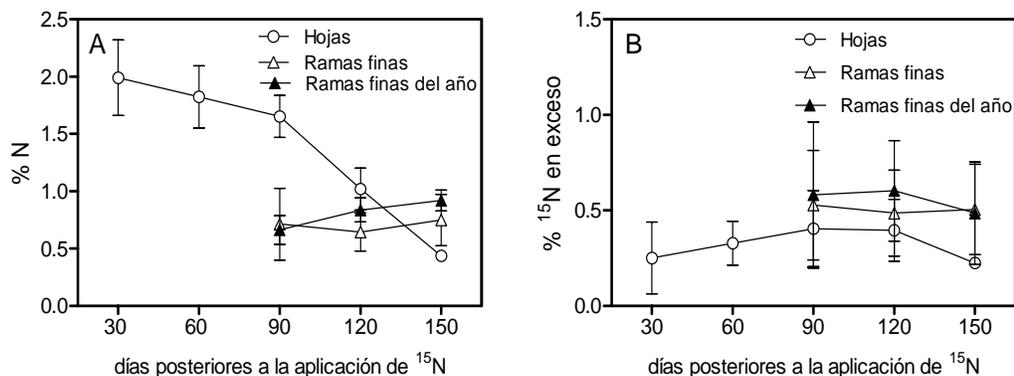
Tabla 5.6 Cantidad de N total ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) para el estrato herbáceo creciendo en un sistema silvopastoril con *N. antarctica* en dos situaciones de luz: bajo copas y entre copas de los árboles, y para un pastizal abierto (sin árboles), en el SO de la provincia de Santa Cruz. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre situaciones del estrato herbáceo (bajo copas, entre copas y pastizal abierto) para un mismo componente.

Días posteriores a la aplicación de $^{15}\text{N}$	Cantidad de N total ( $\text{kg ha}^{-1}$ )		
	Bajo Copas	Entre Copas	Pastizal Abierto
<b>30</b>			
Aéreo	33,0 a	32,5 a	28,7 a
Raíces	56,1 b	60,5 b	121,6 a
<b>TOTAL</b>	<b>89,1 b</b>	<b>93,0 b</b>	<b>150,3 a</b>
<b>60</b>			
Aéreo	31,3 a	33,8 a	29,6 a
Raíces	44,1 a	55,1 a	129,8 a
<b>TOTAL</b>	<b>75,4 a</b>	<b>88,9 a</b>	<b>159,4 a</b>
<b>90</b>			
Aéreo	33,7 a	36,5 a	31,0 a
Raíces	39,3 b	60,6 ab	101,9 a
<b>TOTAL</b>	<b>73,0 b</b>	<b>97,1 ab</b>	<b>132,9 a</b>
<b>120</b>			
Aéreo	27,8 a	32,3 a	24,5 a
Raíces	46,5 b	55,2 b	95,1 a
<b>TOTAL</b>	<b>74,3 b</b>	<b>87,5 ab</b>	<b>119,6 a</b>
<b>150</b>			
Aéreo	24,5 a	36,8 a	28,9 a
Raíces	54,3 a	68,1 a	157,1 b
<b>TOTAL</b>	<b>78,8 b</b>	<b>104,9 b</b>	<b>186,0 a</b>

### 5.3.3 $^{15}\text{N}$ en árboles de *N. antarctica*

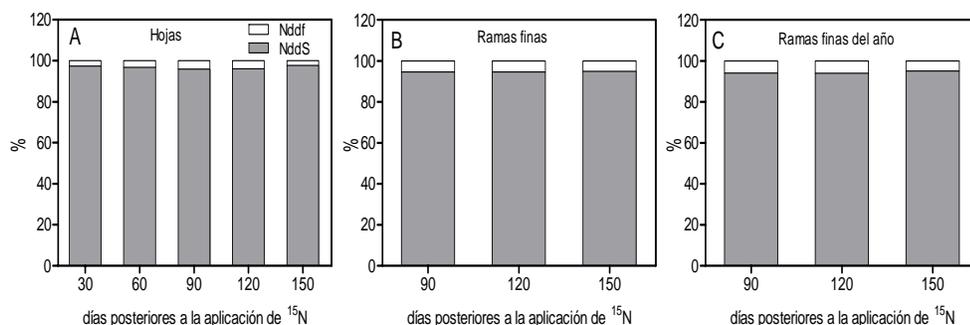
No se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de N,  $^{15}\text{N}$  marcado o N derivado del fertilizante aplicado entre los árboles según la clase de copas de éstos; por este motivo, todos los valores fueron promediados. La Figura 5.6 A muestra la variación del % N en hojas, ramas finas y ramas gruesas del año de los árboles a lo largo de la temporada de crecimiento. Se observó que el % N en hojas disminuyó con el tiempo, desde un valor inicial de 2 % a los 30 días posteriores a la aplicación del fertilizante, hasta un 1,0% detectado en las hojas verdes a los 120 días. Contrariamente a lo observado en hojas, en las ramas finas el % N se incrementó con el tiempo, situación que fue aún más evidente en las ramas gruesas del año (Figura 5.6 A). El %  $^{15}\text{N}$  á.e. encontrado en hojas también varió a lo largo del tiempo, presentando un valor de 0,25 % á.e. a los 30 días y aumentando a un máximo a los 90 días (0,4%) (Figura 5.6 B), mientras que en ramas finas el % de  $^{15}\text{N}$  se mantuvo más estable (0,5-0,6%). La hojarasca colectada a los 150 días posteriores de aplicación presentaba una concentración de N de 0,44%, lo que representa una reabsorción foliar de aproximadamente un 76%. El valor de  $^{15}\text{N}$  encontrado en la hojarasca también fue menor que en hojas verdes, presentando un valor de 0,22% (Figura 5.6 B).

Figura 5.6. Valores medios de concentración de N (A) y  $^{15}\text{N}$  en exceso (B) para hojas, ramas finas y ramas finas del año de *N. antarctica* a lo largo de la temporada de crecimiento. Las barras indican el desvío estándar de las medias. El valor de % N y  $^{15}\text{N}$  a.e. a los 150 días en hojas corresponde a la hojarasca capturada con trampas.



Por otro lado, las hojas presentaron bajos % Nddf, comenzando con valores de 2,5 % a los 30 días posteriores a la aplicación, llegando a un máximo de 4% a los 90 días y bajando nuevamente a un 2,2% a los 150 días (Figura 5.7). Las ramas finas y las ramas finas del año presentaron valores estables de alrededor del 5-6 % Nddf (Figura 5.7).

Figura 5.7. Distribución porcentual de N derivado del fertilizante (Nddf) y del suelo (Ndds) para hojas (A), ramas finas (B) y ramas del año (C) de árboles de *N. antarctica* a lo largo de la temporada de crecimiento. El valor de 150 días corresponde al de la hojarasca recolectada mediante trampas.



A los 150 días posteriores a la aplicación del fertilizante, el  $^{15}\text{N}$  aplicado se detectó también en los componentes leñosos de los árboles, aunque en menor proporción que en hojas y ramas finas (Tabla 5.7). La albura y las raíces finas fueron los que presentaron los mayores valores de  $^{15}\text{N}$  en exceso, con un 0,55 y 0,42 %, respectivamente (Tabla 5.7), mientras que el duramen fue el que presentó el mínimo valor (0,04%).

Con respecto al % de N total en cambio, la corteza fue la que presentó el mayor valor (0,41%) seguido por raíces finas y medias (Tabla 5.7).

Tabla 5.7. Concentraciones medias de N,  $^{15}\text{N}$  en exceso y N derivado del fertilizante (Nddf) para los distintos componentes arbóreos de *N. antarctica*, al final de la temporada de crecimiento (150 días posteriores a la aplicación del fertilizante).

Componente	% N	% $^{15}\text{N}$ á.e.	% Nddf
Albura	0,25 ( $\pm$ 0,05)	0,55 ( $\pm$ 0,33)	5,5
Duramen	0,08 ( $\pm$ 0,03)	0,04 ( $\pm$ 0,01)	0,4
Corteza	0,41 ( $\pm$ 0,11)	0,24 ( $\pm$ 0,17)	2,4
Raíces finas	0,43 ( $\pm$ 0,08)	0,42 ( $\pm$ 0,22)	4,1
Raíces Medias	0,29 ( $\pm$ 0,06)	0,30 ( $\pm$ 0,22)	3,0
Raíces Gruesas	0,19 ( $\pm$ 0,11)	0,34 ( $\pm$ 0,26)	3,4

Al calcular el % Nddf en los componentes arbóreos al final de la temporada, se observó que la albura presentó el mayor valor con un 5,5 %, seguido por raíces finas (4,1%), raíces gruesas (3,4 %), raíces medias (3,1%), corteza (2,4 %) y por último el duramen (0,4 %) (Tabla 5.7).

La cantidad de N total fue mayor en árboles dominantes y codominantes comparados con los intermedios y suprimidos, principalmente en hojas y albura (Tabla 5.8). El fuste fue el componente que acumuló la mayor cantidad de N, con valores que oscilaron entre 169 y 41 g árbol<sup>-1</sup> para dominantes y suprimidos, respectivamente. Las raíces en conjunto acumularon alrededor de un 25% del N total en los árboles dominantes y codominantes, mientras que en intermedios y suprimidos representaron el 36 y el 28 % del N total, respectivamente (Tabla 5.8). Estas diferencias en raíces no fueron significativas. En cuanto a la acumulación total de N por árbol, se encontraron diferencias significativas entre clases de copas, variando desde 226 a 57 g árbol<sup>-1</sup> para dominantes y suprimidos, respectivamente.

Tabla 5.8. Valores medios de N (g árbol<sup>-1</sup>) en *N. antarctica* para árboles de diferentes clases de copas, en sistemas silvopastoriles, en el SO de la provincia de Santa Cruz. Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre clases de copas para un mismo componente.

Componente	Dominantes	Codominantes	Intermedios	Suprimidos
Hojas	44,6 a	22,0 ab	6,7 b	11,4 b
Fuste	124,6 a	79,2 a	44,3 a	29,6 a
<b>Total aéreo</b>	169,2 a	101,2 a	51,0 a	41,0 a
Raíces	56,4 a	33,9 a	29,2 a	15,8 a
<b>Total</b>	<b>225,6 a</b>	<b>135,1 ab</b>	<b>80,2 ab</b>	<b>56,8 b</b>

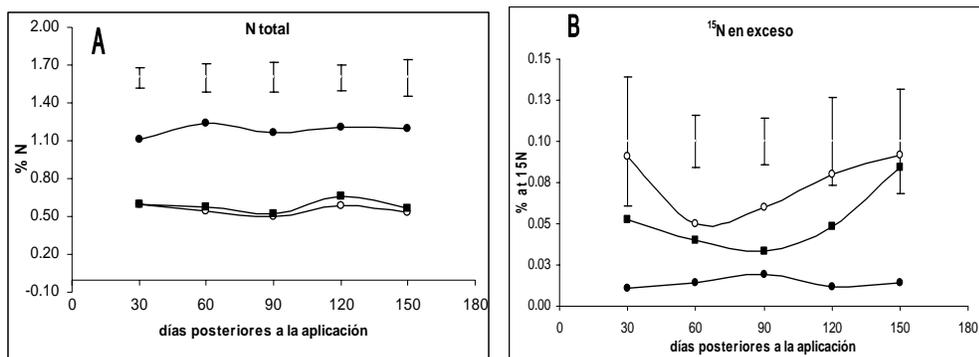
#### 5.3.4 Presencia del $^{15}\text{N}$ en el suelo

Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en la concentración de N total en el suelo entre el sistema silvopastoril y el pastizal abierto, a los 20 cm (Figura 5.8 A). Sin

embargo, no se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos bajo y entre copas. La concentración de N en el suelo no presentó grandes variaciones entre fechas de muestreos (Figura 5.8 A).

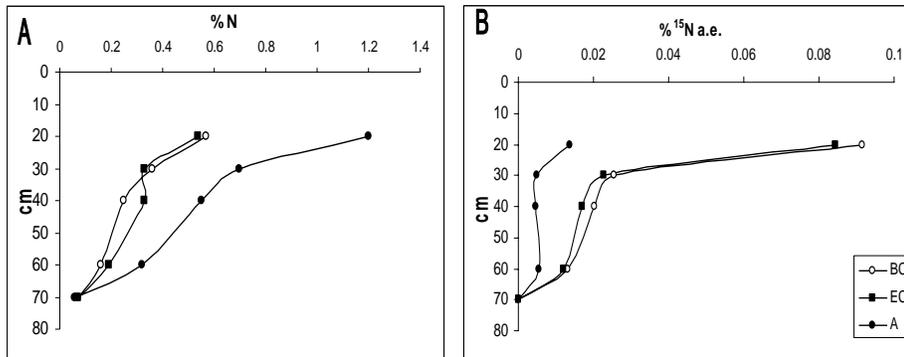
El  $^{15}\text{N}$  aplicado también fue detectado en el suelo y si bien en todos los casos el pastizal creciendo bajo copa presentó los mayores valores y el pastizal abierto los mínimos, estas diferencias no fueron significativas. Los valores de  $^{15}\text{N}$  en exceso fueron mucho más variables en el tiempo que el % de N total (Figura 5.8 B).

Figura 5.8. Evolución de la concentración porcentual de N (A) y  $^{15}\text{N}$  en exceso (B) en el suelo (20 cm de profundidad) a lo largo de la temporada de crecimiento de un pastizal abierto (círculos negros) y de un sistema silvopastoril en situación de bajo copas (círculos blancos) y entre copas (cuadrados negros) de árboles de *N. antarctica*, en el SO de la provincia de Santa Cruz. Las barras representan desvíos estándar de la diferencia de medias.



Al finalizar la temporada de crecimiento, a los 150 días posteriores a la aplicación del fertilizante, se observó que el % N total disminuyó abruptamente con la profundidad en todos los tratamientos (Figura 5.9). Por ejemplo, disminuyó de 0,5 y 1,2% a los 20 cm de profundidad hasta 0,07 y 0,06% a los 70 cm, para el sistema silvopastoril y el pastizal abierto, respectivamente. Asimismo, se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre tratamientos a los 30, 40 y 60 cm, siendo el pastizal el que presentó significativamente los mayores valores de %N. A los 70 cm en cambio, todos los tratamientos presentaron cantidades muy pequeñas (alrededor de 0,07%). Por su parte, el %  $^{15}\text{N}$  a.e. también disminuyó con la profundidad, encontrándose valores de 0 (cero) a los 70 cm, lo que indica la ausencia de fertilizante marcado a este nivel. A diferencia de lo ocurrido con el porcentaje de N total, no se encontraron diferencias significativas a ninguna profundidad entre tratamientos, aunque el pastizal siempre presentó valores inferiores que el sistema silvopastoril.

Figura 5.9. Porcentaje de N total (A) y % de  $^{15}\text{N}$  en exceso (B) a lo largo del perfil de suelo para un pastizal (círculos negros), y en un sistema silvopastoril en situación de bajo copas (círculos blancos) y entre copas (cuadrados negros) de árboles de *N. antarctica* en el SO de la provincia de Santa Cruz.



Los valores de N derivados del fertilizante encontrados en el suelo fueron esperadamente inferiores a los hallados en los componentes vegetales, debido a la gran dilución que ocurre con el  $^{15}\text{N}$  en el suelo (Tabla 5.9). A los 20 cm de profundidad, los %Nddf oscilaron entre 0,11 y 1,09, dependiendo de la fecha de muestreo y el tratamiento. En general, a los 20 cm de profundidad se encontró el gradiente de % Nddf bajo copas > entre copas > pastizal abierto a lo largo de toda la temporada de crecimiento, pero estas diferencias fueron significativas solo a los 120 días posteriores a la aplicación del fertilizante (Tabla 5.9). A los 150 días posteriores a su aplicación se observó que solo a los 40 cm de profundidad las diferencias de %Nddf fueron significativas entre tratamientos, siendo la situación bajo copas la que presentó mayores valores (Tabla 5.9). Asimismo, se observó que el %Nddf disminuyó con la profundidad en todos los tratamientos, no detectándose  $^{15}\text{N}$  a los 70 cm de profundidad (Tabla 5.9).

Tabla 5.9. N derivado del fertilizante (%Nddf) remanente en el suelo, a lo largo de la temporada de crecimiento (0-20 cm de profundidad) y en el perfil (evaluado al final de la temporada de crecimiento, 150 días posteriores a la aplicación) en un pastizal y en un sistema silvopastoril con *N. antarctica* en dos situaciones, bajo copa de árboles y entre copas de árboles, en el SO de la provincia de Santa Cruz. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos para una misma fecha de muestreo y profundidad.

Profundidad (cm)	Tiempo posterior de aplicación (días)	Bajo copas	Entre Copas	Pastizal abierto
<b>20</b>				
	30	1,09 a	0,52 a	0,11 a
	60	0,50 a	0,40 a	0,14 a
	90	0,58 a	0,33 a	0,19 a
	120	0,80 a	0,48 b	0,12 b
	150	0,91 a	0,84 a	0,14 a
<b>30</b>	150	0,33 a	0,36 a	0,69 a
<b>40</b>	150	0,20 a	0,17 b	0,05 b
<b>60</b>	150	0,13 a	0,12 a	0,05 a
<b>70</b>	150	0,0	0,0	0,0

### 5.3.5. Cantidad de N presente en el sistema

La superficie del estrato herbáceo afectada bajo las copas resultó en un 54,1 % del total, para este rodal en sistema silvopastoril (densidad de 1600 árboles ha<sup>-1</sup>) quedando el restante 45,9% de la superficie en situación de entre copas. Estos datos se utilizaron para ponderar los valores de cantidad por hectárea, conformando el total para el sistema silvopastoril. Los resultados a nivel del sistema demostraron que el suelo fue el componente que presentó mayor cantidad de N total, obteniéndose valores de 13656 y 30098 kg ha<sup>-1</sup> para el sistema silvopastoril y pastizal abierto, respectivamente (Tabla 5.10). La distribución en profundidad del N total fue diferente entre pastizal abierto y sistema silvopastoril. Mientras que en el primero la mayor acumulación ocurrió a los 20-40 cm de profundidad (39%), en el sistema silvopastoril se detectó en los primeros 20 cm (43%) (Tabla 5.10).

En cuanto al N retenido en el componente vegetal, el sistema silvopastoril presentó mayor cantidad que el pastizal abierto (290 vs. 186 kg N ha<sup>-1</sup>), debido en gran parte al aporte de los árboles (199 kg ha<sup>-1</sup>) (Tabla 5.10). Con respecto a los pastos, el pastizal abierto contó con casi el doble de N que el estrato herbáceo creciendo en el sistema silvopastoril, siendo el componente raíces el que presentó la mayor proporción del N (85,5 % en el pastizal abierto vs. 66,6% en el sistema silvopastoril) (Tabla 5.10).

El seguimiento del <sup>15</sup>N aplicado permitió estimar lo ocurrido con este nutriente a lo largo de la temporada de crecimiento. Este fue absorbido en mucha mayor proporción en el sistema silvopastoril que en el pastizal abierto (Tabla 5.10). Por ejemplo, mientras que el estrato herbáceo dentro del sistema silvopastoril contó con un total de 32,4 kg ha<sup>-1</sup> de N marcado, el pastizal abierto sólo presentó casi 15 kg <sup>15</sup>N ha<sup>-1</sup>. Asimismo, dentro del sistema silvopastoril, una parte también fue absorbida por los árboles (10 kg <sup>15</sup>N ha<sup>-1</sup>

<sup>1</sup>), mientras que la proporción más alta fue detectada en el suelo (68 kg <sup>15</sup>N ha<sup>-1</sup>), sobre todo en los primeros 20 cm (Tabla 5.10). En forma general, entre todos los componentes, en el sistema silvopastoril se recuperó casi tres veces más de <sup>15</sup>N marcado que en el sistema de pastizal abierto (110 vs. 38 kg <sup>15</sup>N ha<sup>-1</sup>). Un aspecto a destacar es el rol ejercido por las raíces, sobre todo en el estrato herbáceo, el cual absorbió el 50 y el 63% del total del <sup>15</sup>N. Los árboles por su parte, derivaron hacia las raíces una proporción muy inferior, cerca del 19% del <sup>15</sup>N absorbido (Tabla 5.10).

Tabla 5.10. Cantidades de N y <sup>15</sup>N (kg ha<sup>-1</sup>) acumulado en un sistema silvopastoril con árboles de *N. antarctica* en fase de crecimiento óptimo (21-110 años) en una clase de sitio III (altura dominante = 8-10 m) vs. un sistema de pastizal de gramíneas, en el SO de la provincia de Santa Cruz. Entre paréntesis se observa el desvío estándar de las medias.

Componente	Sistema Silvopastoril		Pastizal abierto (solo componente herbáceo)	
	N total	<sup>15</sup> N	N total	<sup>15</sup> N
<b>Arbóreo</b>				
Aéreo	144,8 (± 23,5)	8,0 (±0,9)	-	-
Subterráneo	54,2 (± 6,7)	1,9 (± 0,2)	-	-
<b>Total</b>	<b>199,0 (±30,0)</b>	<b>9,9 (± 1,5)</b>	-	-
<b>Herbáceo</b>				
Aéreo	30,4 (± 9,2)	16,0 (± 4,7)	28,9 (± 2,3)	5,5 (±1,0)
Subterráneo	60,7 (± 7,5)	16,4 (± 1,8)	157,2 (±15,6)	9,4 (± 3,4)
<b>Total</b>	<b>91,1 (± 6,1)</b>	<b>32,4 (± 5,5)</b>	<b>186,1 (± 17,1)</b>	<b>14,9 (±2,8)</b>
<b>Suelo</b>				
0-20 cm	5872,9 (±1408,6)	53,5 (± 39,4)	9502,2 (±1693,7)	12,9 (± 2,6)
20-40 cm	4625,6 (±1287,4)	10,5 (± 7,2)	11623,6 (± 287,0)	5,6 (± 1,0)
40-60 cm	3157,5 (± 938)	4,2 (± 2,8)	8972,3 (± 655,8)	4,9 (± 1,0)
<b>Total</b>	<b>13656,0 (± 3621,8)</b>	<b>68,2 (± 49,3)</b>	<b>30098,1 (± 882,7)</b>	<b>23,4 (± 3,2)</b>
<b>Total Sistema</b>	<b>13946,1</b>	<b>110,5</b>	<b>30284,2</b>	<b>38,3</b>

## 5.4 Discusión

### 5.4.1 Biomasa y concentración de <sup>15</sup>N en pastos

Los valores de biomasa aérea en el estrato herbáceo encontrados en este estudio para una clase de sitio III, se encuentran entre los informados por Peri et al. (2005a) para estratos herbáceos creciendo en sistemas silvopastoriles de *N. antarctica*.

En el presente estudio se observó que el estrato herbáceo creciendo dentro del sistema silvopastoril produjo menor cantidad de biomasa, posiblemente debido a la menor disponibilidad de luz en comparación al pastizal abierto. Algunos autores han observado que existe una relación exponencial negativa entre la producción del sotobosque y la biomasa, cobertura de copas o área basal arbórea (Scholes y Archer, 1997). Otros efectos negativos de los árboles sobre el estrato herbáceo pueden ser la intercepción de

precipitación, la acumulación de detritos u hojarasca, la competencia entre raíces o una combinación de éstos (Scholes y Archer, 1997). Sin embargo, estas relaciones estarían reguladas por la calidad de sitio. En efecto, Peri et al. (2005a) trabajando con sistemas silvopastoriles de ñire observaron que en calidades de sitio bajas (altura dominante < 6 m), el estrato herbáceo creciendo dentro del sistema silvopastoril producía mayores cantidades que el pastizal abierto, mientras que en calidades de sitio intermedias a buenas, se producía el efecto inverso. Los resultados encontrados por Peri y colaboradores así como Holmgreen et al. (1997), indican que los procesos de competencia o facilitación en los sistemas silvopastoriles están lejos de responder a leyes generales. En condiciones ambientales desfavorables, la presencia de árboles aportaría mayores beneficios como por ejemplo al crear mejores condiciones micro climáticas, como proteger al estrato herbáceo de la acción desecante de los fuertes vientos. En sitios mejores, sería más importante el proceso de competencia; al limitar los árboles el crecimiento del estrato herbáceo mediante una mayor captura de luz. El presente estudio fue realizado en una calidad de sitio intermedia y los resultados indican que el patrón de respuesta se acercaría al de los hábitats de mejor calidad.

En cuanto a la distribución de la biomasa del estrato herbáceo es importante destacar el rol de las raíces. Este componente representó entre el 73 y 83% de la biomasa total en el sistema silvopastoril y pastizal abierto respectivamente, con una consiguiente relación raíz/tallo de 3,3 y 5,6 y si bien podría haber una posible sobreestimación de la fracción subterránea por no haber discriminado raíces finas vivas de muertas, estos valores se encuentran dentro del rango informado por Mokani et al. (2006) para pastizales abiertos fríos templados. Fernández et al. (2004) observaron que las raíces de *Festuca pallelescens* creciendo en el norte de Patagonia representaron entre el 60 y el 70% de la biomasa total de estas plantas, según éstas crecieran bajo sombra de *Pinus ponderosa* o en condición abierta (sin árboles). Pérez y Frangi (2000), trabajando con pastizales en Sierra de la Ventana a lo largo de un gradiente altitudinal, también observaron que la proporción de raíces representaba una fracción importante de la biomasa total variando de 73% (410 g m<sup>2</sup>) en el sitio más bajo a 87% (904 g m<sup>2</sup>) en el sitio más elevado de la pendiente, en respuesta a un descenso de la temperatura y a una menor capacidad de retener agua en los suelos del sitio más elevado. Asimismo, Wong et al. (1991) han observado que muchas plantas creciendo bajo sombra incrementan el destino de recursos hacia las hojas a expensas de las raíces, resultando en relaciones más bajas de raíz/tallo, principalmente en gramíneas. Sin embargo, Beleski (2005) observó que si bien las raíces de *Dactylis glomerata* representaban una alta proporción de la biomasa total (63 %), éstas no variaban a lo largo de un gradiente de luz producido por árboles de *Quercus*. Estos resultados contrastantes indican que diferentes especies reaccionan de manera diferente a la sombra, dependiendo de su capacidad de adaptación a ésta. Con respecto a la porción subterránea del estrato herbáceo informada en este estudio se debe tener en cuenta que no se realizaron cálculos de productividad subterránea, si no que se cuantificó en una sola fecha de muestreo (al final de la temporada de crecimiento), por lo que estos resultados representan la situación en un momento determinado.

Además de la competencia por luz, otros factores pueden influir en la relación raíz/tallo, como ser la disponibilidad de agua y nutrientes del sitio. Es probable que las diferencias en raíz/tallo encontradas en este estudio entre el estrato herbáceo del sistema silvopastoril y el pastizal abierto hayan sido debido a una combinación de éstos. Por un lado, el primero, al experimentar sombra producida por los árboles, destinaría más recursos hacia la parte aérea para aumentar la captación del factor limitante luz. Por otro lado, el pastizal abierto, al estar más expuesto al viento y experimentar una mayor evapotranspiración, y además al presentar una textura del suelo más fina (mayor

porcentaje de limo y arcilla) que dificultaría la extracción del agua (Tabla 5.1), tendría como factor limitante la disponibilidad hídrica. Por consiguiente, posiblemente destine mayor cantidad de recursos hacia la parte subterránea (“teoría del particionamiento óptimo”, discutida en el Capítulo 2).

La concentración de N de la porción aérea disminuyó a medida que avanzó la temporada de crecimiento. Esto es esperable ya que medida que avanza el estado fenológico de la planta, aumenta la proporción de estructuras de carbono en las paredes celulares y la lignificación de éstas, con una consiguiente disminución de la concentración de N (Jensen et al., 2003; Distel et al., 2005; Peri y Lasagno, 2010). Asimismo, al inicio de la temporada de crecimiento podría existir dilución debido a la expansión foliar, mientras que hacia el final de la temporada la reducción de concentración también puede deberse a una reabsorción antes de la senescencia.

Observamos que la concentración de N fue mayor en el estrato herbáceo del sistema silvopastoril comparado con el pastizal abierto, lo cual es concordante con Peri et al. (2005a) quienes comparando sistemas silvopastoriles de ñire en distintas calidades de sitio también observaron que el % de proteína bruta era siempre mayor en el sistema silvopastoril y que disminuía a medida que aumentaba la transmisividad lumínica. El sistema silvopastoril se caracteriza por proveer sombra al pastizal, y varios estudios han constatado que las plantas que se desarrollan en condiciones de intensidad de luz limitada incrementan el contenido de N y proteína bruta (Deinum, 1984; Wong, 1991; Kephart y Buxton, 1993; Lin et al., 2001; Perry et al., 2009). Kephart y Buxton (1993) postularon que una reducción en el tamaño celular, con una relativamente constante cantidad de N por célula, produciría un efecto concentrador. Asimismo, Peri et al. (2007) trabajando con plantas de *Dactylis glomerata* observaron que éstas derivaban mayor cantidad de N hacia la clorofila cuando eran sometidas a niveles de sombra, como forma de adaptación a la baja intensidad de luz.

Para la cantidad de N total ( $\text{kg N ha}^{-1}$ ), se observó el siguiente gradiente: pastizal abierto > estrato herbáceo entre copas > estrato herbáceo bajo copas, debido fundamentalmente a las diferencias observadas en producción de biomasa, la cual siguió el mismo patrón. Asimismo, la cantidad de N total tendió a disminuir a medida que avanzó la temporada de crecimiento, con excepción a la última fecha de muestreo (mayo) donde aumentó. Esta tendencia se debe a que la concentración de N disminuyó a medida que avanzó el estado fenológico de la planta. El aumento en la cantidad de N observado al final de la temporada se debe fundamentalmente al período de rebrote en abril que posee este pastizal (segundo pico de crecimiento), el cual coincide con una mayor humedad disponible en el suelo. Fernández et al. (2002) también encontraron dos picos de crecimiento (uno en primavera –verano y otro en otoño) para el estrato herbáceo de *Stipa speciosa* creciendo en un sistema silvopastoril en el norte de Patagonia.

En cuanto a la distribución del N total en las plantas del estrato herbáceo, las raíces fueron en todos los casos el componente con mayor cantidad, siendo mayor en el pastizal abierto (82%) respecto al estrato herbáceo del sistema silvopastoril (63%). Estos resultados son concordantes con Pérez y Frangi (2007) quienes trabajaron con pastizales de Sierra de la Ventana a lo largo de un gradiente altitudinal y encontraron que en el sitio más alto (con mayor estrés por menores temperaturas y menor capacidad de retención de agua de los suelos) el pastizal presentaba el 78% del N total ( $61,3 \text{ kg N ha}^{-1}$ ) en las raíces, mientras que esta proporción disminuía a 58% ( $29,1 \text{ kg N ha}^{-1}$ ) en el pastizal ubicado en el sitio más bajo en la pendiente.

Por otra parte, en el estrato herbáceo del sistema silvopastoril de este estudio el N fue destinado en mayor proporción hacia la parte aérea en comparación con la biomasa. En este sentido, mientras la biomasa subterránea contaba con cerca del 74% de la biomasa

total, el N subterráneo solo alcanzó el 63% del N total, lo cual evidencia una mayor distribución de N hacia los órganos fotosintéticos, posiblemente en pos de solventar el factor limitante, la luz.

El  $^{15}\text{N}$  aplicado permite observar entre otras cosas, qué cantidad del N disponible fue absorbida en una temporada de crecimiento y hacia qué órganos fue destinado. Los valores de %Nddf indican que la porción aérea fue el principal destino del N aplicado, presentando el estrato herbáceo del sistema silvopastoril valores de hasta un 60-70% del N derivado del fertilizante. Rowe et al. (2001) también observaron valores de hasta un 73% de N del fertilizante en porciones aéreas de plantas de maíz instaladas en un sistema de inter-sembrado con árboles de *Gliricidia sepium* y *Peltophorum dasyrrachis* en Sumatra (Indonesia). Asimismo, Aandereud y Bledsoe (2009) informaron valores de recuperación del fertilizante marcado del orden del 73,5 y 51,4% según el fertilizante fuera amonio o nitrato, en tallos de *Bromus diandrus*. Logan y Thomas (1999) también obtuvieron valores de recuperación del fertilizante entre 42 y 74% en tallos de ryegras, dependiendo del tipo de suelo analizado. Por su parte, en el pastizal abierto del presente estudio los valores de %Nddf observados en la parte aérea fueron marcadamente inferiores (entre 21 y 35%). Diversas razones pueden explicar estas diferencias de absorción entre ambos pastizales. Por un lado, el pastizal abierto al estar más expuesto al viento, posiblemente haya sufrido mayores pérdidas de N por efecto del viento durante el período inmediato posterior a la aplicación (IAEA, 2001) en comparación al sistema silvopastoril. Por otra parte, es probable que existan diferencias entre los procesos de mineralización e inmovilización de N por parte de la población microbiana entre ambos sistemas, y que los microorganismos del pastizal abierto hayan inmovilizado mayor cantidad de N. Kaye y Hart (1997) concluyeron que los microorganismos (bacterias y hongos) compiten activamente por el N inorgánico con las plantas, y que depende fuertemente de las características del sustrato a descomponer si se produce liberación o inmovilización de N. En este sentido, existe un valor crítico teórico de C:N del sustrato a descomponer (30:1) por encima del cual los microorganismos heterótrofos están limitados por N y por debajo del cual se encuentran limitados por C. Cuando el sustrato posee una baja relación C:N, los microorganismos se encuentran limitados por C y se promueve el proceso de mineralización de N, con la consecuente mayor disponibilidad de éste para las plantas. Contrariamente, altas relaciones C:N hacen que el N se convierta en limitante y que los microorganismos inmovilicen fuentes de N como el  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  del suelo mientras descomponen el sustrato (Kaye y Hart, 1997). En nuestro estudio, el sistema silvopastoril poseería mayor cantidad y calidad de residuos para descomponer, ya que los árboles aportan anualmente gran cantidad de detritos (hojarasca y ramas finas) con una importante concentración de N (Peri et al., 2008). De los valores de N en hojas informados en este estudio y los de C en hojas informados por Peri et al. (2010) para esta misma especie se deduce que este material posee una relación C/N entre 20 y 23, dependiendo de la edad del rodal. Esto, sumado al hecho de que el estrato herbáceo también presentó mayores concentraciones de N que el pastizal, daría como resultado que el sustrato a descomponer tenga mayores cantidades de N produciendo una menor inmovilización de N en el sistema silvopastoril en comparación al pastizal abierto. Es importante destacar que a la par de este estudio, otros integrantes de nuestro grupo de trabajo han realizado experimentos de descomposición y mineralización en este mismo sitio y en las mismas situaciones (pastizal abierto y sistema silvopastoril) y los resultados preliminares muestran que existiría una mayor inmovilización de N en el pastizal abierto (Bahamonde et al., publicación en preparación). Por último, dado que el pastizal presenta una textura de suelo más fina, existen diferencias entre ambos sistemas en lo que hace a porosidad,

drenaje, etc. que podrían favorecer que quede más N gaseoso atrapado en el suelo del pastizal abierto. Clough et al. (2001) demostraron que hasta un 35% del  $^{15}\text{N}$  aplicado quedaba atrapado dentro de los microporos del suelo. En este sentido, el pastizal abierto posee una estructura radical típica de gramíneas, mucho más densa que la del sistema silvopastoril, la cual podría favorecer una mayor cantidad de microporos con la consecuente retención de N gaseoso en éstos.

En las raíces también se encontró una alta proporción del N proveniente del fertilizante. Estos órganos son considerados como órganos de reserva de las plantas (Holechek et al., 2000) por lo que es de esperar que alojen cantidades significativas de N en ellos. Los valores de Nddf observados en el pastizal abierto en este trabajo (6-10%) fueron similares a los informados para otras especies de gramíneas (Logan y Thomas, 1999; Partala et al., 2001; Cheng et al. 2004; Aanderud y Bledsoe, 2009). Sin embargo, en este estudio se encontró que el estrato herbáceo del sistema silvopastoril presentó valores de Nddf considerablemente más altos (23-50 %). Es probable que así como la sombra tiene importantes efectos en la concentración foliar del N (ver discusión más arriba), quizás influya también en la cantidad de N destinada a las raíces, ya sea por promover una mayor absorción y por ende, aumento de concentración de N en todos los órganos, o mediante algún cambio en la morfología o estructura de las raíces.

#### 5.4.2 Seguimiento del $^{15}\text{N}$ en árboles

Los temas concernientes a la concentración de N en los distintos órganos arbóreos y la distribución del N en los árboles, ya fueron debidamente discutidos en los Capítulos 3 y 4, por lo que en este capítulo se centrará la atención en lo referente a variaciones a lo largo de la temporada de crecimiento y lo concerniente al  $^{15}\text{N}$  absorbido. En este análisis no se encontraron diferencias significativas en concentración de N o  $^{15}\text{N}$  entre las distintas clases de copas de los árboles, debido a que la variabilidad encontrada entre parcelas fue mayor que la encontrada entre árboles de una misma parcela, por lo que los desvíos fueron altos no permitiendo detectar diferencias inherentes a la competencia directa entre los árboles. Esto pudo estar relacionado con el menor número de repeticiones (dos) que fueron evaluadas en este capítulo, justificadas desde el punto de vista del costo de la experimentación con  $^{15}\text{N}$  a campo en árboles. Debido a que el objetivo del presente trabajo fue evaluar las interacciones entre los componentes pastizal y árboles, se discutirán los resultados referidos al “componente arbóreo”, entendiéndose por tal a árboles de edad similar en fase de crecimiento óptimo.

La proporción de  $^{15}\text{N}$  derivado del fertilizante en los árboles fue muy inferior a la observada en los pastos, encontrándose valores máximos de hasta un 6% de Nddf. En concordancia, Buchmann et al. (1996) en un estudio de absorción de  $^{15}\text{N}$  entre *Picea abies* y el estrato del sotobosque, observaron que mientras los árboles asimilaban solo el 3 y el 7% del amonio y nitrato marcado, respectivamente, las plantas del sotobosque absorbieron el 9 y el 15%. Asimismo, Cheng et al. (2004) en un estudio en macetas donde interactuaban pastos y plántulas de *Quercus*, observaron que mientras los primeros absorbían cerca del 36% del  $^{15}\text{N}$  aplicado como nitrato, los *Quercus* tomaban solo entre el 3 y el 4%. Estos autores también encontraron que cuando las gramíneas estaban ausentes, la absorción de nitrato por las plántulas de *Quercus* aumentaba un 94%. Ellos postulan que la alta densidad y tasa de crecimiento de las raíces de los pastos los convertirían en mejores competidores por el N disponible en comparación a los árboles. Una situación similar posiblemente se dio en el presente estudio donde, si bien los árboles de ñire presentan un sistema radical más extenso, el pastizal presenta una

densidad radical mayor, ubicada mayoritariamente en los primeros 30 cm del suelo y con una tasa de crecimiento y desarrollo superiores a la arbórea.

Con respecto a la distribución del N en los árboles de este estudio, se observó que si bien las hojas presentaron la mayor concentración de N, la cantidad de  $^{15}\text{N}$  fue superior en las ramas finas del año (máximo de 6% Nddf), seguido por ramas finas y albura (5% Nddf) y luego las hojas (2-4%). Este patrón indicaría que la mayor parte del N en hojas proviene de reservas del árbol de la temporada anterior, y que el nuevo N adquirido es mayoritariamente almacenado para sucesivas temporadas. Buchmann et al. (1996) obtuvieron resultados similares en *Picea abies* de 15 años de edad, donde las concentraciones de N total eran inferiores, pero los valores de  $^{15}\text{N}$  a.e. superiores en ramas finas en comparación a las acículas de la misma edad. San Martino et al. (2010) trabajando con cerezos al Norte de Patagonia también observaron este patrón. Asimismo, Neto et al. (2008) en *Pyrus communis* encontraron que el  $^{15}\text{N}$  absorbido el año anterior fue acumulado principalmente en el tronco y las raíces gruesas, y la mayoría del N removilizado desde los órganos de almacenamiento fue recuperado en tallos nuevos, en hojas, flores y raíces finas de la temporada posterior.

Las concentraciones tanto de N como de  $^{15}\text{N}$  en los componentes finos evaluados (ramas finas del año, ramas finas y hojas) disminuyeron a lo largo del tiempo. A medida que avanzaba la temporada de crecimiento el %N en hojas disminuyó y aumentó en las ramas finas, lo que demuestra altas tasas de reabsorción de este nutriente. Estos datos son concordantes con Frangi et al. (2004) quienes informaron valores de hasta un 69% de reabsorción foliar de N en hojas de *N. antarctica* creciendo en Tierra del Fuego y con Muñoz et al. (1993) quienes encontraron que el N foliar acumulado en verano era removilizado a distintos órganos como ser ramas, tronco y raíces antes de finalizar la temporada de crecimiento. Este patrón de re-absorción de nutrientes antes de la caída de las hojas es común en especies caducifolias arbóreas (Aerts y Chapin, 2000) y ha sido informado también como una estrategia de conservación de nutrientes en *N. antarctica* (Diehl et al., 2003).

Además, el  $^{15}\text{N}$  fue detectado en todos los componentes leñosos, incluso en el duramen, lo que indica una alta distribución del N recientemente absorbido a lo largo de todo el árbol. Si bien la concentración de N total fue más alta en raíces finas (0,43%) y corteza (0,41 %), el  $^{15}\text{N}$  se encontró mayoritariamente en albura, la cual presentó un valor de %Nddf similar al de las ramas finas (5,5 %), y el fuste en total, (albura + duramen + corteza) alcanzó un valor de 10% Nddf. Asimismo, componentes como raíces y corteza presentaron %Nddf incluso mayores a los encontrados en hojas. Neto et al. (2008) y San Martino et al. (2010) trabajando con árboles de *Pirus communis* y *Prunus avium*, respectivamente, informaron valores similares a los de este estudio en fustes, aunque los valores en otros componentes fueron superiores (hojas, raíces y ramas finas). Estas diferencias posiblemente se deben por un lado, a que estas especies frutales poseen una tasa de crecimiento mayor y por ende una mayor absorción de nutrientes que la especie de este estudio, y por otro lado, a que los frutales en general son evaluados en ausencia de competencia (sin pastos) y en condiciones de crecimiento no limitantes (con riego y aplicación de nutrientes), por lo que es esperable que estas condiciones óptimas representen mayores crecimientos y absorciones que especies nativas creciendo en condiciones naturales. Muñoz et al. (1993) también encontraron que cerca del 32% Nddf fue distribuido entre los nuevos órganos y el tallo, mientras que las raíces solo presentaban un 2,3 % del  $^{15}\text{N}$  absorbido. En contraste, Nadelhoffer et al. (1999) comparando bosques de *Quercus* y *Pinus* observaron que la mayor proporción de  $^{15}\text{N}$  absorbido se encontró principalmente en raíces finas y follaje, mientras que la madera y corteza acumulaban cantidades extremadamente pequeñas del N absorbido.

#### 5.4.3 Evolución del $^{15}\text{N}$ en el suelo.

Se observó que el suelo del pastizal abierto presentó mayores cantidades de N total que el suelo del sistema silvopastoril, siendo estable a lo largo de toda la temporada de crecimiento. Sin embargo, a pesar de presentar las mayores concentraciones es probable que gran parte del N no haya estado disponible para las plantas debido a la inmovilización por los microorganismos (ver sección 5.4.1) y/o a bajas tasas de descomposición debido a las bajas temperaturas. El  $^{15}\text{N}$  también fue detectado en el suelo de todos los tratamientos, y a diferencia del N total, los valores fueron muy variables e inferiores en el pastizal abierto. Estas diferencias pudieron deberse a que éste, al estar más expuesto al viento probablemente haya tenido mayores pérdidas por volatilización posteriores a la aplicación del fertilizante marcado (International Atomic Energy Agency (IAEA), 2001). Asimismo, los valores de %Nddf encontrados en el suelo fueron muy inferiores a los hallados en los componentes vegetales y disminuyó con la profundidad. En concordancia, Neto et al. (2008) en su estudio de distribución de N en árboles de pera también encontraron valores bajos de %Nddf en las muestras de suelo y que a su vez éstos disminuían con la profundidad.

Al finalizar la temporada de crecimiento se observó además que el  $^{15}\text{N}$  aplicado no alcanzó a lixiviarse, ya que a una profundidad de 70 cm no se detectó su presencia. Esto puede estar relacionado a que en el sitio de estudio las precipitaciones ( $560 \text{ mm año}^{-1}$ ) no alcanzan a lixiviar elementos tan móviles como el nitrato, al menos en una temporada de crecimiento. El régimen hídrico en Patagonia en general se caracteriza por recargar los suelos de humedad durante el período de invierno y las plantas utilizan esta agua para el crecimiento al inicio de la temporada primaveral, sumado a un pequeño aporte que también obtienen de las escasas precipitaciones estivales (Paruelo y Sala, 1995). Según este patrón, la lixiviación sucedería en el período invernal de la temporada siguiente, si es que no ha sido retenido por los componentes vegetales.

#### 5.4.4 Distribución del N a nivel del sistema

A nivel del sistema la mayor acumulación del N total y el recientemente aplicado fueron retenidos principalmente en el suelo, con valores de alrededor del 62% del total del  $^{15}\text{N}$  detectado. Estos resultados concuerdan con Buchmann et al. (1996) y Nadelhoffer et al. (1999) quienes también observaron que el suelo fue el principal destino para el  $^{15}\text{N}$  agregado en bosques de *Picea abies*, *Quercus* y *Pinus*.

Con respecto al N en los componentes vegetales, en el sistema silvopastoril el estrato arbóreo absorbió un 69% menos de  $^{15}\text{N}$  aplicado en comparación al estrato herbáceo (Tabla 5.10). Esta gran diferencia se debería a que los árboles comienzan la absorción de N más tardíamente en la temporada, ya que gran parte del N de las primeras hojas al inicio de la misma provendría de reservas (Muñoz et al., 1993; Neto et al., 2008). Asimismo, las gramíneas presentan una tasa de crecimiento superior y consecuentemente una mayor tasa de absorción de nutrientes que el ñire, el cual se caracteriza por ser una especie de crecimiento muy lento. Asimismo, la morfología de las raíces entre los distintos estratos es muy diferente. Mientras las gramíneas poseen mayor cantidad de raíces finas en forma de cabellera capaces de absorber N en un gran volumen de suelo, los árboles presentan raíces gruesas con otras funciones (soporte, almacenamiento) que no aportarían demasiado a la absorción de nutrientes y presentan proporcionalmente menor cantidad de raíces finas. Todos estos aspectos en conjunto harían que los pastos captaran mayor cantidad del N disponible que los árboles de ñire. Rowe et al. (2001), en un sistema de intersembrado con árboles y maíz, también

observaron que, debido a una separación vertical entre la distribución de raíces y una importante separación temporal en la absorción del N, no existía una fuerte competencia por éste entre estos componentes vegetales. Similarmente, Jose et al. (2000) encontraron que la competencia por N fue mínima en su sistema agroforestal de *Juglans nigra*, *Quercus rubra* y *Zea mays*, debido a que la absorción no fue simultánea en el tiempo entre todos los componentes.

En este estudio se observó que en las plantas en el pastizal abierto presentaron las mayores cantidades de biomasa y N por hectárea, pero gran parte de esta producción fue derivada hacia la parte subterránea. En cuanto a producción de biomasa aérea, que es la que sostiene el consumo del ganado, si bien el estrato herbáceo del sistema silvopastoril presentó entre un 30 y 37% menos biomasa en comparación al pastizal abierto (Figura 5.4), en términos de N acumulado por hectárea casi no se detectaron diferencias (30,0 vs. 28,9 kg ha<sup>-1</sup>, Tabla 5.10). Esto indicaría que la menor productividad en biomasa del estrato herbáceo del sistema silvopastoril fue compensada por una mayor calidad de éste, característica que es muy atractiva en vista a la producción del ganado. Estos resultados concuerdan con Garret et al. (2004) quienes en una revisión de trabajos en sistemas silvopastoriles mencionan que, en general, la producción del estrato herbáceo acompañante decrece a medida que aumenta la cobertura arbórea, pero aumenta el contenido de proteína bruta (N). Incluso algunos autores como Frost y McDougald (1989) han encontrado que la producción forrajera fue superior en bosques de *Quercus* que en pasturas abiertas, concluyendo que el sombreado incrementó la producción en condiciones de sequía al reducir las pérdidas por evapotranspiración. Resultados similares fueron informados por Peri et al. (2005a) para sistemas silvopastoriles de ñire en calidades de sitio bajas.

Con respecto al <sup>15</sup>N retenido a nivel del sistema, se observó que el sistema silvopastoril recuperó cerca de un 65% más del <sup>15</sup>N aplicado comparado con el pastizal abierto. Esto se dio por una mayor retención en los componentes suelo y herbáceo, y además la absorción de los árboles. Una característica a resaltar es que si bien el estrato herbáceo en el sistema silvopastoril presentó menores cantidades de biomasa, fue capaz de absorber mayores cantidades de <sup>15</sup>N. Esto puede deberse, como ya se ha discutido, a una mejora en las condiciones ambientales (mayor humedad disponible en el suelo y por ende aumento en absorción de agua y nutrientes) o bien a una menor competencia por este nutriente con los microorganismos del suelo. Estos resultados estarían indicando un mayor uso del N disponible aplicado por parte del sistema silvopastoril en comparación al pastizal abierto. En concordancia, Rowe et al. (2001) encontraron que el sistema de intersembrado de árboles y maíz era más eficiente en el uso del N que el monocultivo, ya que el N era absorbido por árboles a mayores profundidades evitando pérdidas por lixiviación.

Los resultados obtenidos indicarían que, en cuanto a la absorción del N, los árboles no producirían un fuerte efecto negativo (competencia) sobre el estrato herbáceo, sino que por el contrario, ya sea mediante la creación de un ambiente más favorable (reducción de evapotranspiración) o bien por medio del aporte de detritos que modifican la relación C:N reduciendo la competencia por éste con los microorganismos, favorecerían la absorción de N por parte de los pastos. También es probable que el efecto de sombreado de los árboles hacia el estrato herbáceo que produce una disminución en la producción de biomasa de éste, derive en una menor competencia intra tipo biológico (entre pastos) que haga que el N aplicado no sea rápidamente agotado quedando algo disponible para los árboles. Por otra parte, en las plantas terrestres un valor diferente a 10 en el cociente N/P indica un desbalance nutricional causado por la absorción restringida del nutriente limitante (Ingestad y Agren, 1988; Koerselman y Meuleman, 1996). Un valor > a 10

indica que el P es limitante y  $< 10$  lo sería el N. El cociente N/P en los árboles de este estudio (calculado con valores de P dados en el Capítulo 3) da un valor de 9, indicando que esta especie presentaría cierta limitación por N, lo cual es concordante con lo expresado por Frangi et al. (2004) y Diehl et al. (2003). Esto promueve altos porcentajes de reabsorción de N desde las hojas antes de la senescencia (76% en este estudio), provocando un ciclado interno conservativo que conllevaría a una menor absorción de N desde el suelo. Según todo lo expuesto, y sumado al hecho de que los árboles aportan anualmente cierta cantidad de N mediante la caída de hojarasca al suelo, determinaría que no se rechace la hipótesis propuesta “En ñirantales de uso silvopastoril en Patagonia Sur existe un efecto de facilitación del N por parte de los árboles hacia el pastizal circundante”. Esto tendría como derivación inmediata el hecho de que la quita desmedida de árboles a fin de favorecer áreas de pastoreo podría en definitiva conllevar a una disminución de la productividad del sistema ya que, al menos para el caso del aprovechamiento del N, el sistema árboles-pastos tendió a ser más eficiente que el pastizal abierto. De todos modos, este tipo de estudios deberían complementarse con otros que determinen las densidades óptimas arbóreas a fin de poder entablar la máxima productividad pastizal y animal sin perder los beneficios aportados por los árboles. Varios trabajos han demostrado que las interacciones entre los árboles, el estrato herbáceo y el ganado pueden ser manipuladas para estimular la producción del forraje y el crecimiento animal sin efectos negativos en el desarrollo arbóreo (Lehmkuhler et al. 1999, Garret et al. 2004). Algunas de las herramientas propuestas a implementar como manejo serían el raleo de algunos árboles para permitir la entrada de luz al pastizal en áreas densas, con valores de remoción entre el 43 y el 50 % del área basal (Dey y Parker, 1996). Peri (2009) recomienda para sistemas silvopastoriles de ñire en sitios con estrés hídrico severo (altura de árboles dominantes entre 8-10 m) una intensidad máxima de raleo que deje una cobertura de copas remanente entre el 50 y el 60%; mientras que en sitios con régimen hídricos más favorables, dejar un cobertura de copas de alrededor del 40%. Otras herramientas interesantes para incrementar la productividad de estos sistemas sería incentivar la instalación de especies forrajeras con buenos rendimientos bajo ciertos niveles de sombra, como ser el caso del pasto ovilla (*Dactylis glomerata*), el cual ya se encuentra introducido y adaptado en estos sistemas silvopastoriles de ñire.

## 5.5 Conclusiones

En el presente estudio se evaluó la acumulación y distribución del  $^{15}\text{N}$  aplicado en los componentes aéreos y subterráneos que interactúan en un sistema silvopastoril (pastos, árboles y suelo) y en un pastizal abierto (pastizal y suelo). Se observó que en todos los casos el suelo fue el mayor destino para el  $^{15}\text{N}$  aplicado, siendo su distribución en el perfil diferente según el sistema fuera silvopastoril o pastizal abierto.

El estrato herbáceo creciendo en el sistema silvopastoril si bien produjo menores cantidades de biomasa, fue más eficiente en el uso y aprovechamiento del  $^{15}\text{N}$  que el pastizal abierto. Asimismo, en los pastos del sistema silvopastoril hubo una mayor partición del N absorbido hacia la parte aérea, mientras que en el pastizal abierto hubo una mayor proporción del N acumulado en raíces.

Los árboles no representaron una fuerte competencia con el estrato herbáceo por el  $^{15}\text{N}$  aplicado, por el contrario, promovieron una mayor absorción de N, coincidiendo con la hipótesis de que existiría un efecto de facilitación por este nutriente en el sistema silvopastoril de ñire.

**Capítulo 6. Biomasa y nutrientes en árboles de  
*Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur: Discusión  
final**

## 6.1 Introducción

En esta tesis se han evaluado distintos aspectos de la cantidad y distribución de biomasa y nutrientes en árboles de *Nothofagus antarctica*, una de las especies arbóreas más abundantes de Patagonia Sur. El estudio abarcó dos enfoques diferentes: los Capítulos 2, 3 y 4 hicieron referencia a árboles creciendo en bosques nativos sin intervenciones recientes, mientras que el Capítulo 5, evaluó la dinámica del N en árboles bajo un esquema de uso silvopastoril con estrato herbáceo natural, sistema que está siendo ampliamente implementado por los productores de la región. En el Capítulo dos se abarcó la temática de cantidad y distribución de biomasa en árboles creciendo en condiciones naturales, en el tercero, se estudió la concentración de macronutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg), y en el cuarto se trató la partición de recursos en los diferentes componentes arbóreos. Todos estos aspectos fueron evaluados para árboles de distintas clases de edad y clases de copa, creciendo en tres calidades de sitio diferentes. En el Capítulo 5 se estudió la dinámica de N con el agregado de fertilizante marcado con  $^{15}\text{N}$  en sistemas silvopastoriles de ñire a fin de determinar la existencia de procesos de competencia o facilitación entre los componentes árboles y pastizal.

En el presente Capítulo final se presentan los principales hallazgos de la tesis, resaltando la relevancia de la información generada y la aplicabilidad de los resultados obtenidos, como así también las actuales carencias de información y posibles lineamientos futuros de investigación.

## 6.2 La capacidad de adaptarse a sitios de diferente calidad y/o condiciones de luz conlleva cambios tanto en la cantidad total como en la partición de biomasa y nutrientes.

El ñire se caracteriza por ser uno de los *Nothofagus* de mayor plasticidad en Patagonia. Se comporta como una especie polimórfica: en sitios de buena calidad se presenta como árboles de gran porte y en sitios de baja calidad (i.e. sitios inundados o expuestos a sequía) tiende a una forma arbustiva. En esta tesis se demostró que este polimorfismo y capacidad de adaptación a distintos sitios conlleva cambios en la cantidad y partición tanto de la biomasa como de nutrientes.

Los estudios que abarcan la biomasa en árboles son importantes para diversas investigaciones relacionadas a la dinámica y secuestro de carbono (Brown y Lugo, 1982; Dixon et al., 1994; Binkley et al., 2004) o para evaluar las características de las adaptaciones de los árboles al ambiente (Bradshaw, 1965; West-Eberhard, 2003). Asimismo los estudios que abarcan cantidad y distribución de nutrientes son esenciales a fin de poder evaluar la productividad del sitio, la fertilidad mineral, el ciclo de los elementos y los efectos a largo plazo en el balance mineral de las distintas prácticas o usos que se realizan del bosque (Santa Regina, 2000). En este sentido el presente estudio obtuvo información original acerca de la cantidad y distribución de nutrientes por individuo según la edad de los árboles (Figura 6.1), y dado que esta especie tiene la particularidad de regenerar en parches y conformar bosques de edades heterogéneas, tener conocimiento acerca del total de nutrientes por individuo para distintas edades es importante a fin de poder realizar estimaciones a nivel de rodal. Asimismo, discriminar por clases de edad permitiría realizar estudios más precisos de ciclos de nutrientes, ya que los rodales jóvenes presentan mayores proporciones de componentes finos (hojas, ramas finas y raíces finas y medias) que se caracterizan por sus altas concentraciones de nutrientes (Capítulo 2) y consecuentemente, se diferencian de los rodales maduros en el aporte de nutrientes que realizan al sistema (por caída de hojarasca y detritos).

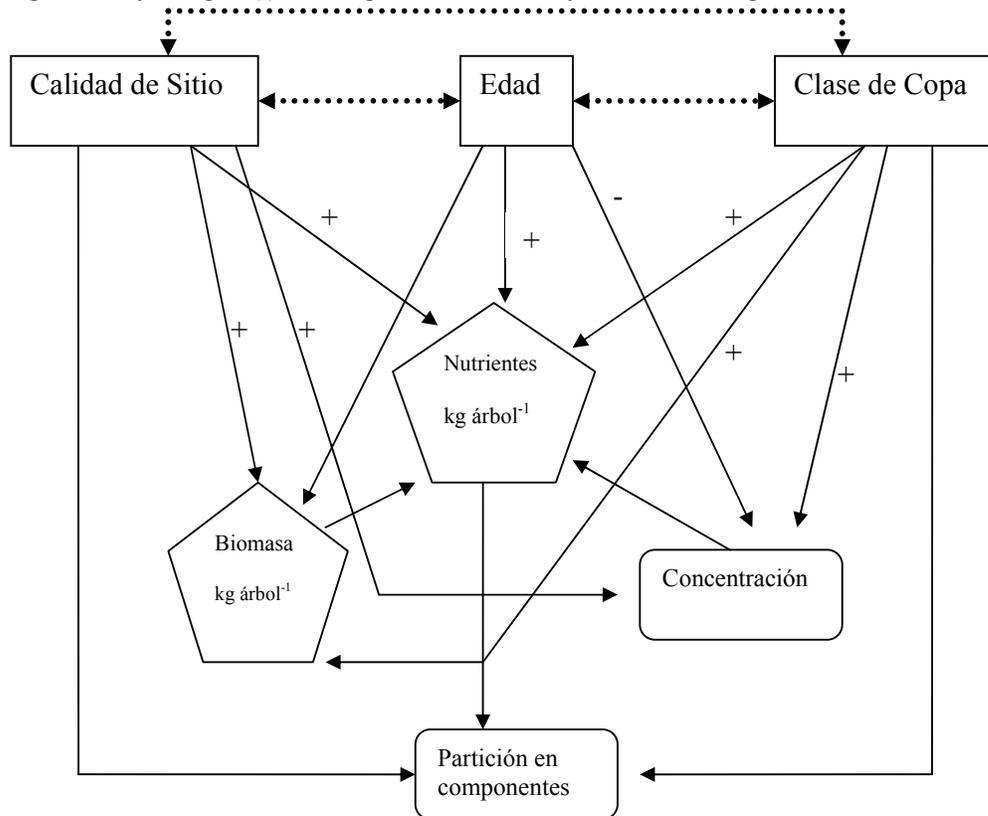
En esta tesis se observó que *N. antarctica* presentó una marcada diferenciación en cuanto a cantidad de biomasa y nutrientes según las clases de copa (Figura 6.1). En cuanto a la distribución de recursos, si bien la clase de copa no influyó en la partición de biomasa, se detectaron diferencias importantes en la partición de nutrientes. Los árboles suprimidos tendieron a distribuir hacia los órganos aéreos igual o mayor proporción de nutrientes (especialmente los relacionados a la actividad fotosintética) que los árboles dominantes, evidenciando un ajuste en pos de solventar la disminución de luz. Este fenómeno se evidenció principalmente para el N, el cual se caracteriza por ser un nutriente esencial en el proceso de fotosíntesis y en las reacciones energéticas (Capítulo 2, Sección 2.4.1).

Por otra parte, en este estudio se observó que las relaciones alométricas representan una herramienta útil para el estudio de distribución de la biomasa en esta especie. Los patrones de distribución se ajustaron con las denominadas “reglas canónicas del particionamiento” (Enquist y Niklas, 2002) cuando fueron analizados de manera global. Sin embargo, al ser discriminados por calidad de sitio los patrones difirieron, incrementándose la importancia como destino de recursos a los órganos subterráneos a medida que decreció la calidad de sitio, ajustándose mejor a la teoría del “particionamiento óptimo”, la cual postula que las plantas distribuirían preferentemente la biomasa hacia aquellos órganos que se encuentran cosechando los recursos más limitantes para el crecimiento (Thornley, 1972; Bloom et al., 1985). Esta característica denotaría que esta especie presenta una gran capacidad de adaptación ecológica que le permite crecer en ambientes muy disímiles en cuanto a disponibilidad de recursos. Por otra parte, si bien el enfoque alométrico ha sido utilizado y recomendado para el estudio de partición de biomasa entre los órganos de las plantas, esta herramienta no ha sido implementada ampliamente en el estudio de la distribución de nutrientes (Niklas y Cobb, 2005). Para el caso particular de especies arbóreas no existen antecedentes, por lo que esta tesis brinda información original en la partición de nutrientes bajo este enfoque alométrico (Capítulo 3, Sección 3.4). Los datos obtenidos de estas relaciones mostraron que la partición de los nutrientes entre los distintos componentes arbóreos difirió según cada nutriente en particular con patrones de distribución alométricos específicos que no estrictamente concordaron con los patrones de distribución de biomasa. En este sentido, se observó que las raíces compitieron de manera más fuerte como destino de nutrientes que como destino de biomasa, en comparación a la porción aérea. Por su parte, el análisis de la relación hojas-raíces y hojas-tallos mostró que la mayoría de los nutrientes se distribuyeron en mayor proporción hacia los órganos fotosintéticos que la biomasa. Asimismo, el enfoque alométrico permitió detectar diferencias importantes en la distribución de nutrientes según el sitio donde se desarrollaron los árboles. En la mejor calidad de sitio se observó la tendencia de una mayor distribución de nutrientes hacia los componentes aéreos. Gran proporción de estos nutrientes fueron derivados hacia los órganos fotosintéticos, los cuales se caracterizan por su alta concentración en N, P, K, S y Mg (Capítulo 2, Sección 2.3.2). Mientras que en la clase de sitio de peor calidad el componente raíces aumentó su demanda de recursos. La relación de distribución hojas-raíces confirmó la tendencia observada anteriormente, ya que en el mejor sitio la distribución fue principalmente hacia las hojas, mientras que en el sitio de peor calidad el destino principal fueron las raíces. Esta respuesta de incrementar el destino de recursos (principalmente biomasa y N) hacia raíces en sitios menos favorables ha sido documentada en especies de crecimiento rápido (Aerts y Chapin, 2000). Sin embargo, según lo encontrado en este estudio esta característica también se repetiría en especies de crecimiento tan lento como *N. antarctica*. Esta alta plasticidad en la disposición del

sistema radical es de gran significancia adaptativa en suelos o ambientes con grandes diferencias espaciales en la disponibilidad de nutrientes (Aerts y Chapin, 2000).

La Figura 6.1 muestra esquemáticamente como influyen en la cantidad y partición de nutrientes los distintos factores abarcados en esta tesis: edad, clase de copa y calidad de sitio, y sus efectos positivos (al aumentar el factor, aumenta la cantidad de nutrientes) y negativos. Otro aspecto importante derivado de este estudio fueron las interacciones observadas entre la edad y la clase de copa; la edad y la clase de sitio y entre la clase de copa y la clase de sitio (Capítulo 4) en la cantidad de nutrientes por individuo (Figura 6.1). Todas estas interacciones denotan la importancia de evaluar estos factores (edad, clase de copa y sitio) en forma integrada, ya que considerar solo un factor en forma aislada podría no explicar en forma completa, o incluso enmascarar los resultados obtenidos de nutrientes en árboles de *N. antarctica* (Figura 6.1).

Figura 6.1. Esquema de las relaciones existentes entre los factores estudiados (calidad de sitio, edad y clase de copa) y la cantidad de nutrientes en árboles individuales de *Nothofagus antarctica*. Las flechas indican la influencia directa sobre la cantidad de nutrientes y las líneas punteadas indican interacciones entre factores. El signo (+) indica que el factor “influye de manera positiva” y el signo (-) indica que el factor “influye de manera negativa”.



También es importante destacar la importancia que presenta el componente subterráneo como destino de nutrientes. Esto fue aún más marcado en aquellos árboles que crecieron en los sitios menos favorables donde, para la mayoría de los nutrientes, la distribución hacia raíces fue superior que el destino aéreo. La mayoría de los estudios se focalizan en la parte aérea o “visible” de los sistemas forestales (Ranger y Gelhaye, 2001; Lin et al., 2006), probablemente debido a lo laborioso y costoso que resulta la medición de raíces. Sin embargo, es crucial considerar al sistema subterráneo cuando se realizan estudios de absorción, acumulación y ciclo de nutrientes en bosques dominados

por *N. antarctica*, ya que una gran proporción de nutrientes se encuentra en la parte subterránea.

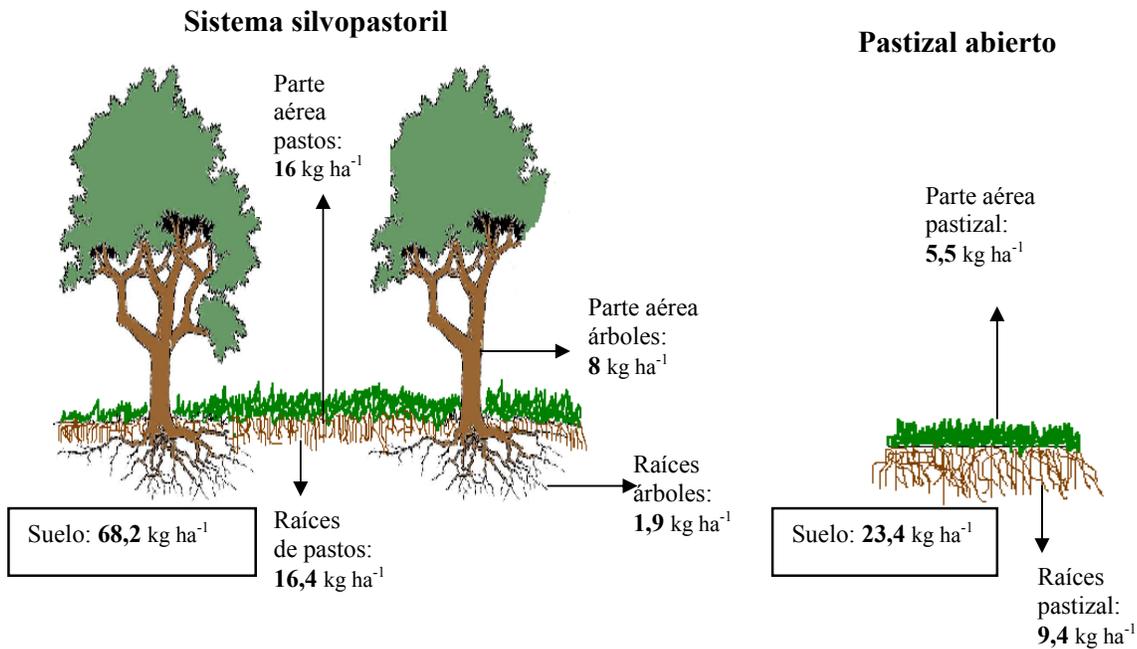
Al ser la disponibilidad hídrica el principal factor limitante entre sitios, los árboles del sitio de peor calidad destinaron mayor proporción de biomasa y nutrientes hacia el componente subterráneo, como estrategia para solventar dicha limitante (Capítulo 4, Sección 4.3.2).

### **6.3 El ñire como parte de sistemas silvopastoriles al sur de Patagonia: posibles efectos positivos hacia el pastizal natural.**

La facilitación es un efecto positivo de una planta en el establecimiento o crecimiento de otra planta y ha sido reconocido como una fuerza determinante en procesos de sucesión primaria y secundaria (Connell y Slatyer, 1977). Bruno et al. (2003) indican que la facilitación debería ser considerada al estudiar los distintos procesos ecológicos (competencia, nicho ecológico, prelación, densidad poblacional, etc.). Asimismo, es lógico suponer que las interacciones positivas (facilitación) y negativas (competencia) ocurren en un sistema simultáneamente. Holmgren et al. (1997) remarcan que la condición necesaria para que la facilitación exista es que el mejoramiento en un factor ambiental (ej. agua, nutrientes) debajo del dosel exceda al incremento en la demanda de ese factor causada por el deterioro en las condiciones de otro factor (ej. luz).

Dado que un alto porcentaje de los ñirantales en Patagonia Sur están siendo utilizados como sistemas silvopastoriles, surgió la necesidad de generar conocimiento acerca de las relaciones existentes entre los componentes de estos sistemas por recursos específicos, como por ejemplo el N, a fin de poder entender su dinámica y entablar a futuro pautas de manejo que tiendan a un uso sustentable de los bosques nativos. A nivel sistema, la mayor cantidad de  $^{15}\text{N}$  fue retenida en el suelo (Figura 6.2). Asimismo, en el sistema silvopastoril el estrato arbóreo absorbió un 69% menos de  $^{15}\text{N}$  aplicado en comparación al estrato herbáceo. Esta gran diferencia pudo deberse a que los árboles comienzan la absorción de N más tardíamente en la temporada, y a que las gramíneas presentan una tasa de crecimiento superior y consecuentemente una mayor tasa de absorción de nutrientes que el ñire (Buchmann et al., 1996; Cheng et al., 2004). Asimismo, se observó que el sistema silvopastoril recuperó cerca de un 65% más del  $^{15}\text{N}$  aplicado comparado con el pastizal abierto. Esto se produjo por una mayor retención en los componentes suelo y herbáceo, además de la absorción de los árboles (Capítulo 4, Sección 4.3.4). El estrato herbáceo del sistema silvopastoril si bien produjo menores cantidades de biomasa debido a que se encuentra limitado por el factor luz, fue capaz de absorber mayores cantidades de  $^{15}\text{N}$ . Estos resultados indicarían un mayor aprovechamiento del N disponible por parte del sistema silvopastoril en comparación al pastizal abierto. Por lo tanto, para el recurso N, los árboles no producirían un fuerte efecto negativo (competencia) sobre el estrato herbáceo, sino que al contrario, ya sea mediante la creación de un ambiente más favorable (mayor humedad disponible en el suelo y por ende aumento en absorción de agua y nutrientes) o bien por medio del aporte de detritos que modifican la relación C/N reduciendo la competencia por éste con los microorganismos, favorecerían la absorción de N por parte del pastizal. Esto, sumado al hecho de que los árboles aportan anualmente una cantidad considerable de N mediante la caída de hojarasca al suelo, determinó que probablemente en ñirantales de uso silvopastoril en Patagonia Sur existe un efecto de facilitación del N por parte de los árboles hacia el estrato herbáceo circundante.

Figura 6.2 Diagrama de un sistema silvopastoril de *Nothofagus antarctica* vs. un pastizal abierto respecto a la cantidad de  $^{15}\text{N}$   $\text{ha}^{-1}$  que fue retenida por cada componente (parte aérea de árboles, raíces de árboles, parte aérea del pastizal, raíces del pastizal y suelo).



#### 6.4 Implicancias prácticas derivadas de este estudio

A lo largo de toda esta tesis se ha brindado información específica que puede ser utilizada como base en distintos aspectos y estudios que involucren a la ecología y manejo de bosques de *N. antarctica* en Patagonia Sur. En el Capítulo 2, se presentaron funciones alométricas de partición de la biomasa en esta especie en distintos sitios y, considerando la complejidad que involucra la cuantificación del sistema radical, utilizar este tipo de relaciones sería de suma utilidad en numerosos estudios donde es requerido estimar el componente subterráneo, ya que mediante mediciones de la porción aérea y el uso de estos coeficientes alométricos, se podría estimar el componente raíces. Un ejemplo específico donde es necesario estimar el componente subterráneo es en los estudios de secuestro de carbono (C). Se ha demostrado que los ecosistemas forestales, con un manejo adecuado, pueden secuestrar más carbono que otros ecosistemas terrestres (Dixon et al., 1994) contribuyendo notablemente con la mitigación del cambio climático producido por el constante incremento del  $\text{CO}_2$  atmosférico. Este tipo de estimaciones se han hecho muy frecuentes en los últimos tiempos para determinar los beneficios económicos al decidir mantener las superficies boscosas para el intercambio de los denominados “bonos verdes” o “Créditos de Carbono” con los países desarrollados por la cantidad de C secuestrado anualmente por unidad de superficie (Losi et al., 2003), de acuerdo con las bases del Protocolo de Kyoto de 1997.

Por otra parte, de los datos obtenidos en esta tesis también es posible derivar funciones de la cantidad de los principales nutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg) por individuo en el tiempo, las cuales pueden brindar información adicional como ser tasas de acumulación, eficiencias en el uso de nutrientes, etc., para el estudio de dinámica y ciclo de nutrientes de estos bosques. Asimismo, la información de distribución de nutrientes en los distintos componentes arbóreos permite delinear algunas pautas que tiendan a un

manejo sustentable de estos bosques al momento de ser intervenidos. Por ejemplo, la importancia de acumular elementos minerales en los componentes finos de la biomasa (copa y corteza) hace que la remoción de nutrientes de los ecosistemas sea muy dependiente de los métodos de corta utilizados (Loumeto, 1986; Judd, 1996). En este sentido, si se realizara extracción de árboles para su aprovechamiento, sería conveniente retirar sólo los fustes y dejar en el terreno los componentes finos de la copa (hojas y ramas finas) para minimizar de esta manera la extracción de nutrientes del sistema (Wang et al., 1996; Santa Regina, 2000). Otra práctica a realizar sería descortezar los fustes *in situ* antes de retirarlos, ya que se evidenció que la corteza también cuenta con alta concentración de nutrientes, fundamentalmente Ca.

Las funciones alométricas obtenidas para cada uno de los nutrientes también se muestran como una herramienta útil para estimar el impacto del manejo de bosques de *N. antarctica* en el ciclo de nutrientes para árboles de distintas edades, clases de copa y clases de sitio. Es importante destacar la importancia que presenta el componente raíces como destino de nutrientes. En este sentido, las funciones alométricas derivadas en esta tesis permitirían a partir de mediciones de la parte aérea de los sistemas forestales, estimar la cantidad de nutrientes retenida en el sistema radical en bosques sin intervención o luego de ser intervenidos mediante raleos.

En el Capítulo 5 de esta tesis se demostró que el estrato herbáceo creciendo bajo un esquema de uso silvopastoril obtuvo un efecto de facilitación por parte del estrato arbóreo con respecto a la absorción de N. Contando con esta información, debería considerarse que la corta excesiva de árboles a fin de favorecer áreas de pastoreo podría determinar una disminución de la productividad del sistema, ya que al menos para el caso del aprovechamiento del N, el sistema árboles-pastos tendió a utilizar más el N agregado que el pastizal abierto. En este sentido, y teniendo en cuenta que este tipo de sistemas en Patagonia Sur con ñire suelen tender a la maximización de la producción ganadera, es importante generar pautas que tiendan a un uso sustentable de éstos, manipulando las interacciones entre árboles, pastos y el ganado para estimular la producción del forraje sin efectos negativos a largo plazo (Lehmkuhler et al. 1999, Garret et al., 2004).

### **6.5 Futuros lineamientos de investigación en la temática de esta tesis.**

El presente estudio brinda información valiosa acerca de la cantidad y distribución de nutrientes en árboles de *N. antarctica*. Asimismo, se observó que las hojas sería un componente fundamental a tener en cuenta en el estudio del ciclo de nutrientes, ya que éstas por su dinámica y caída anual al suelo, aportarían un input importante de nutrientes al sistema. Sin embargo, serían necesarios futuros estudios de descomposición de hojarasca para determinar fehacientemente que proporción de nutrientes y en qué tiempo se encontrarían disponibles para las plantas. Otro componente fundamental en el ciclo de nutrientes serían las raíces finas, las cuales, al descomponerse, liberarían importantes cantidades de todos los nutrientes al sistema. A diferencia de las hojas, no se han informado altos valores de reabsorción de nutrientes antes de la senescencia de las raíces finas, por lo que su aporte al sistema podría ser incluso mayor al del realizado por la hojarasca. Este aspecto también sería importante de evaluar en futuros estudios de descomposición de raíces, para poder determinar que fracción de cada uno de los nutrientes es realmente liberada al suelo y en cuanto tiempo podrían ser nuevamente absorbidos.

Otro aspecto interesante a evaluar sería lo acontecido en cuanto a cantidad y distribución de biomasa y nutrientes en árboles creciendo en las mejores calidades de sitio para esta especie, ya que dichos sitios no fueron alcanzados por este estudio. Esto

permitiría verificar si se mantienen las tendencias encontradas en este trabajo o si existen cambios cuando el ñire se desarrolla en todo su potencial.

En cuanto al uso de ñirantales como sistemas silvopastoriles, deberían realizarse estudios que determinen las densidades óptimas arbóreas a fin de lograr la máxima productividad del estrato herbáceo sin producir una disminución de nutrientes del sistema. Asimismo, serían relevantes nuevas líneas de investigación que evalúen los requerimientos de este estrato en macro nutrientes (N, P, K, Ca, S y Mg), para poder determinar en qué proporción estos requerimientos son cubiertos por el aporte anual de hojarasca de árboles de ñire al suelo en los sistemas silvopastoriles.

Otro aspecto sumamente importante y que no ha sido alcanzado por esta tesis, es el rol de los microorganismos del suelo en el ciclo del N tanto en el ambiente silvopastoril como en el pastizal abierto. En la discusión del Capítulo 4 se han utilizado numerosos supuestos, como ser la calidad diferencial del residuo a descomponer entre ambos sistemas, conllevando a importantes diferencias en los organismos del suelo y su consiguiente acción sobre el material a descomponer. Todas estas temáticas deberían ser abordados con ensayos y muestreos a campo que involucren distintos niveles de sombra y calidad de detritos.

## Bibliografía

Aanderud, Z. T., Bledsoe, C. S. 2009. Preferences for  $^{15}\text{N}$ -ammonium,  $^{15}\text{N}$ -nitrate, and  $^{15}\text{N}$ -glycine differ among dominant exotic and subordinate native grasses from California oak woodland. *Environmental and Experimental Botany*, 65: 205-209.

Abrahamson, W. G., Caswell, H. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology*, 63: 982-991.

Aerts, R., Chapin, F. S. 2000. The mineral nutrition of Wild plants revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-67.

Anten, N. P. R., Werger, M. J. A. 1996. Canopy structure and nitrogen distribution in dominant and subordinated plants in a dense stand of *Amaranthus dubius* with a size hierarchy of individuals. *Oecologia*, 105: 30-37.

Arthur, M. A., Siccama, T. G., Yanai, R. D. 1999. Calcium and magnesium in wood of Northern hardwood forest species: relations to site characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 339-346.

Austin, A. T., Sala O. E. 2002. Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 13: 351-360.

Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic and ecological wood anatomy-history and perspectives. En: *New Perspectives in Wood Anatomy*. Baas P. (Ed). Martinus Nijhoff, Dr. W. Junk Publ, Haguw, 45.

Bahamonde, H. A., Peri, P. L., Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V. 2009. Variaciones microclimáticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en dos clases de sitio en Patagonia Sur. *Actas 1º Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*. Posadas, Misiones, Argentina 14-16 Mayo 2009. Pp. 289-296.

Bamber R. K., Fukazawa, K. 1985. Sapwood and heartwood: a review. *Forestry Abstracts*, 46 (9): 567-580.

Berendse, F., Aerts, R., 1987. Nitrogen use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1: 293-296.

Bertiller, M., Mazzarino, M. J. 2006. Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 148 (4): 612-624.

- Bertness, M. D., Yeh, S. M. 1994. Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. *Ecology*, 75: 2416-2429.
- Binkley, D., Stape, J.L., Ryan, M. G., Barnard, H., Fownes, J. 2002. Age-related decline in forest ecosystems growth: an individual tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, 5: 58-67.
- Binkley, D. 2004. A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. *Forest Ecology and Management*, 190: 265-271.
- Binkley, D., Stape, J.L., Ryan, M.G. 2004. Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecology and Management*, 193: 5-16.
- Binkley, D., Kashian, D. M., Boyden, S., Kaye, M. W., Bradford, J. B., Arthur, M. A., Fornwalt, P. J., Ryan, M. G. 2006. Patterns of growth dominance in forests of the Rocky Mountains, USA. *Forest Ecology and Management*, 236: 193-201.
- Birdsey R. A. 1992. Methods to estimate forest carbon storage. Pp 255-261 en: Sampson, R. N., Hair, D. (Eds.), *Forest and global change*, Vol. 1: Opportunities for increasing forest cover. American Forests, Washington D. C
- Bloom, A. J., Chapin, F. S., Mooney, H. A. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecological Systems*, 16: 363-392.
- Boerner, R. E. J. 1984. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology* 21, 1029- 1040.
- Bond, B. 2000. Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plants Science*, 5 (8): 349-353.
- Bowen, G.D. 1984. Tree roots and the use of soil nutrients. Pp. 147-179 en: Bowen, G.D., Nambiar, E.K.S. (Eds.), *Nutrition of Plantation Forest*, Academic press, London.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115-155.
- Brown, S., Lugo, A.E. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*, 14: 161-187.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (3): 119-125.
- Buchmann, N., Gebauer, G., Schulze, E.D. 1996. Partitioning of <sup>15</sup>N labelled ammonium and nitrate among soil, litter, below and aboveground biomass of trees and understory in a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Biogeochemistry*, 33: 1-23
- Budelman, A. 1989. Nutrient composition of the leaf biomass of three selected woody leguminous species. *Agroforestry Systems*, 8: 39-51.
- Cairns, M. A., Brown, S., Helmer, E. H., Baumgardner, G. A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111: 1-11.
- Caldentey, J. 1992. Acumulación de nutrientes en rodales naturales de lenga (*Nothofagus pumilio*) en Magallanes, Chile. *Ciencias Forestales*, 8: 19-25.
- Caldentey, J., Schmidt, H., Bowen, H. 1993. Acumulación de biomasa y nutrientes en rodales de Lenga (*Nothofagus pumilio*) en Magallanes, Chile. *Proceedings VII Jornadas Técnicas Forestales: Ecosistemas forestales nativos: uso, manejo y conservación*. El Dorado, Argentina, pp. 22-36.
- Campbell, J. S., Lieffers, V. J., Pielou, E.C. 1985. Regression equations for estimating single tree biomass of trembling aspens: assessing their applicability to more than one population. *Forest Ecology and Management*, 11(4): 283-295.
- Cannell, M.G.R. 1982. *World forest biomass and primary production data*. London: Academic Press.

Capiel, I., Martínez Pastur, G., Cellini, J. M. 2005. Estructura a lo largo de un gradiente de calidades de sitio para bosques maduros de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. En Actas III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Comisión Silvicultura Bosque Nativo. Pp 10. Corrientes, 6 al 9 de Septiembre 2005.

Castilho, C. V., Magnusson, W. E., Araújo, R. N., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P., Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234: 85-96.

Ceccotti, S. P. 1995. Plant nutrient sulphur, a review of nutrient balance, environmental impact and fertilizers. *Nutrient cycling in Agro ecosystems*, 43: 117-125.

Cheng, X., Bledsoe, C. S. 2004. Competition for inorganic and organic N by blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings, an annual grass, and soil microorganisms in a pot study. *Soil Biology & Biochemistry*, 36: 135-144.

Cheng, L., Ma, F., Ranwala, D. 2004. Nitrogen storage and its interaction with carbohydrates of young apple trees in response to nitrogen supply. *Tree physiology*, 24: 91-98.

Cheng, D.L., Wang, G. X., Li, T., Tang, Q. L., Gong, C. M. 2007. Relationships among the stem, aboveground biomass and total biomass across Chinese Forests. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49 (11): 1573-1579.

Clarkson, D. T. 1978. Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L. *Journal of Ecology*, 55: 111-118.

Clinton, P.W., Mead, D.J. 1994. Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. II Trends in plant and soil processes. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 889-896.

Clough, T. J., Sherlock, R. R., Cameron, K. C., Stevens, R. J., Laughlin, R. J., Müller, C. 2001. Resolution of the <sup>15</sup>N balance enigma? *Australian Journal of Soil Research*, 39: 1419-1431.

Collado, L. 2001. Los bosques de Tierra del Fuego. Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina*, 10: 1-16.

Connell, J. H., Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111: 1119-1144.

Craven, D., Braden, D., Ashton, M.S., Berlyn, G. P., Wishnie, M., Dent, D. 2007. Between and within-site comparisons of structural and physiological characteristics and foliar nutrient content of 14 tree species at a wet, fertile site and a dry, infertile site in Panama. *Forest Ecology and Management*, 238: 335-346.

Das, D.K., Chaturvedi, O. P. 2005. Structure and function of *Populus deltoides* agroforestry systems in eastern India: 2. Nutrient dynamics. *Agroforestry Systems*, 65: 223-230.

Dawson, T.E., Ehleringer, J.R. 1993. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*. *Ecology*, 74: 798-815.

Dawson, T.E. 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analysis: the roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology*, 16: 263-272.

Deinum, B. 1984. Chemical composition and nutritive value of herbage in relation to climate. Pp. 338-350. Proc. 10<sup>th</sup> Gen Meet Europ Grassl Fed, Assoc, Norway.

Delgrange S., Messier, C., Lechowicz, M. J., Dizengremel, P. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree physiology*, 24: 775-784.

Diehl, P., Mazzarino, M.J., Funes, F., Fontenla, S., Gobbi, M., Ferrari, J. 2003. Nutrient conservation strategies in native Andean - Patagonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 14: 63-70.

Diehl, P., Mazzarino, M. J., Fontenla, S. 2008. Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: Effects of interannual rainfall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management*, 255: 2973-2980.

Distel, R. A., Didoné, N. G., Moretto, A. S. 2005. Variations in chemical composition associated with tissue aging in palatable and unpalatable grasses native to central Argentina. *Journal of Arid Environment*, 62: 351-357.

Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R.A., Solomon, A.M., Trexler, M.C., Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263: 185-190.

Dyck, W. C., Beets, P. N., Will, G. M., Messina, M. G. 1988. Nitrogen buildup in a sand-dune pine ecosystem. Pp. 107-112 en: Cole, D. W., Gessel, S. P. (Eds.) *Forest site evaluation and long term productivity*. University of Washington Press, Seattle, Washington, USA.

Donoso, C., Steinke, L., Premoli, A. 2006. *Nothofagus antarctica*. Pp. 401-410 en: Donoso, C. (Ed.). *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile.

Du Toit, B. 2008. Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of *Euclyptus grandis* in South Africa. *Forest Ecology and Management*, 255: 2324-2336.

Enquist, B. J., Niklas, K. J. 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295: 1517-1520.

Evans, J. R. 1983. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78: 9-19.

Evans, J. R. 1989. Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Australian Journal of plant Physiology*, 16: 533-548.

Ferguson, I. B., Bollard, E. G. 1976. The movement of calcium in woody stems. *Annals of Botany*, 40: 1057-1065.

Fernández, M. E., Gyenge, J. E., Dalla Salda, G., Schlichter, T. M. 2002. Silvopastoral systems in north-western Patagonia I: growth and photosynthesis of *Stipa speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems*, 55: 27-35.

Fernández, M. E., Gyenge, J. E. and Schlichter, T. M. 2004. Shade acclimation in the forage grass *Festuca pallenscens*: biomass allocation and foliage orientation. *Agroforestry Systems*, 60: 159-166.

Fiedler, R., Proksch, G., 1975. The determination of nitrogen -15 by emission and mass spectrometry in biochemical analysis: a review. *Analytica Chimica Acta*, 1-62. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.

Ford, E. D. 1975. Competition and stand structure in some evenaged plants monocultures. *The Journal of Ecology*, 63: 311-333.

Frangi, J. L., Barrera, M. D., Puigdefábregas, J., Yapura, P. F., Arambarri, A. M., Richter, L. L., 2004. *Ecología de los bosques de Tierra del Fuego*, en Arturo, M., Frangi, J., Goya, J., (Eds.) *Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de la Plata.

Frangi, J.L., Barrera, M.D., Richter, L.L., Lugo, A.E. 2005. Nutrient cycling in *Nothofagus pumilio* forest along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 217: 80-94.

Frazer, G.W., Fournier, R.A., Trofymow, J.A., Gall, R.J. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and forest meteorology*, 109: 249-263.

Garrett, H. E., Kerley, M. S., Ladyman, K. P., Walter, W. D., Godsey, L. D., Sambeek, J. W. 2004. Hardwood silvopasture management in North America. *Agroforestry Systems*, 61: 21-33.

Genstat 5 1997. Genstat for windows release 3.1. Reference manual. Third edition. Lawes agricultural trust (LACAR- Rothamsted).

Goya, J. F., Pérez, C., Frangi, J. L., Fernández, R. 2003. Impacto de la cosecha y destino de los residuos sobre la estabilidad del capital de nutrientes en plantaciones de *Pinus taeda* L. *Ecología Austral*, 13: 139-150.

Gordon, W. S., Jackson, R. B. 2000. Nutrient Concentration in fine roots. *Ecology* 81 (1), 275-280.

Grassi, G., Millard, P., Gioacchini, P., Tagliavini, M. 2003. Recycling of Nitrogen in the xylem of *Prunus avium* trees starts when spring remobilization of internal reserves declines. *Tree Physiology*, 23: 1061-1068.

Grossman A., Takahashi, H. 2001. Macronutrient utilization by photosynthetic eukaryotes and the fabric of interactions. *Annual Review of Plant Physiology*, 52: 163-210.

Gyenge, J., Fernández, M. E., Sarasola, M., Schlichter, T. 2008. Testing a hypothesis of the relationship between productivity and water use efficiency in Patagonian forests with native and exotic species. *Forest Ecology and Management*, 255: 3281-3287.

Hanger, B. C. 1979. The movement of calcium in plants. *Communication in Soil Science and Plant Analysis*, 10: 171-193.

Hart, P.B.S., Clinton, P.W., Allen, R.B., Nordmeyer, A.H., Evans, G. 2003. Biomass and macro – nutrients (above- and below-ground) in a New Zealand beech (*Nothofagus*) forest ecosystem: implications for storage and sustainable forest management. *Forest Ecology and Management*, 174: 281- 294.

Helinska-Raczkowska, L. 1994. Variation of vessel lumen diameter in radial direction as an indication of the juvenile wood growth in oak (*Quercus petraea* Liebl). *Annals of Forest Science*, 51: 283-290.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.

Hikosaka, K., Hirose, T. 2001. Nitrogen uptake use by competing individuals in a *Xanthium canadense* stand. *Oecologia*, 126: 174-181.

Hillis, W. E. 1987. Heartwood and tree exudates, Springer-Verlag, Berlin.

Hirose, T., Werger, M. J. A. 1987. Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiologia Plantarum*, 70: 215-222.

Hirose, T., Werger, M. J. A. 1994. Photosynthesis capacity and nitrogen partitioning among species in the canopy of a herbaceous plant community. *Oecologia*, 72: 520-526.

Hirschi, K. D. 2004. The Calcium Conundrum. Both Versatile Nutrient and Specific Signal. *Plant Physiology*, 136: 2438–2442

- Holechek, J. L., Pieper, R. D, Herberl, C. H. 2000. Range Plant Physiology. Pp123-142 en: Range Management. Principles and Practices. USA. Buscar pag.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78 (7): 1966-1975.
- Houba, V.J.G., Van Der Lee, J.J., Novozamsky, I., Walinga, I. 1988. Soil and plant analysis. Part 5. Soil analysis procedures. 56 p. Wageningen Agricultural University, Department of Soil Science and Plant Nutrition, Wageningen, The Netherlands.
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24: 519-570.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54: 187-211.
- Hunt, R. 1990. Basic growth analysis. London: Unwing Hyman Ltd.
- Huxley , J. S., Teissier, G. 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, 137: 780-781.
- Ilomäki, S., Nikinmaa, E., Mäkelä, A. 2003. Crown rise due to competition drives biomass allocation in silver birch. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 2395-2404.
- International Atomic Energy Agency, 2001. Use of Isotope and radiation methods in soil and water management and crop nutrition. Training Course Series 14 Pp. 247, Vienna.
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., Schulze, E. D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area and nutrient contents. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of U.S.A.*, 94: 7362-7366.
- Jensen, K. B., Waldron, B. L., Asay, K. H., Johnson, D. A., Monaco, T. A. 2003. Forage nutritional characteristics of orchardgrass and perennial ryegrass at five irrigation levels. *Agronomy Journal*, 95: 668-675.
- Johnson, C. M., Ulrich, A. 1959. Analytical Methods for use in Plant Analysis. *Certif. Agric. Exp. St. Bulletin*, 26-27, pp. 766.
- Johnson, D. W., Todd, D. E. 1998. Harvesting effects on long – term changes in the nutrient pools of mixed oak forest. *Soil Science Society America Journal*, 62: 1725-1735.
- Jose, S., Gillespie, A. R., Seifert, J. R., Biehle, D. J. 2000. Defining competition vectors in a temperate forest alley cropping system in the mid-western USA. 2. Competition for water. *Agroforestry systems*, 48: 61-77.
- Jose, S., Gillespie, A. R., Pallardy, S. G. 2004. Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agroforestry Systems*, 61: 237-255.
- Judd, T. S. 1996. Simulation nutrient losses due to timber harvesting in highly productive Eucalypt forests and plantations. Pp. 123-153 en: Attiwill, P. M., Adams, M. A., (Eds.) *Nutrition of Eucalypts*. CSIRO, Australia.
- Kaye, J. P., Hart, S. C. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Tree*, 12 (4): 139-143.
- Kephart, K. D., Buxton, D. R. 1993. Forage quality response of C3 and C4 perennial grasses to shade. *Crop Science*, 33: 831-837.
- Khemira, H., Righetti T. L., Azarenko, A., N. 1998. Nitrogen partitioning in apple as affected by timing and tree growth habit. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 73: 217-223.
- Killingbeck, K. T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption proficiency. *Ecology*, 77: 1716-1727.

Kloeppel, B.D., Abrams, M.D., Kubiske, M. E. 1993. Seasonal ecophysiology and leaf morphology of four successional Pennsylvania barrens species in open versus understory environments. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 181–189.

Koerselman, W., Meuleman, A. F. M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1441-1450.

Kraft, G. 1884. *Zur Lehre von den Durch Forstungen. Schlagstellungen und Lichtungshieben*, Hanover (citado de Oliver y Larson, 1996).

Kurz, W. A., Beukema, S. J., Apps, M. J. 1996. Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector, *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1973-1979.

Laclau, J. P., Bouillet, J. P., Ranger J. 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of Eucalyptus in Congo. *Forest Ecology and Management*, 128: 181-196.

Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Pp. 540 Springer-Verlag New York Inc., New York.

Lawlor, D. W., Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25: 275-294.

Lázzari, M. A. 2007. Experimentación con el isótopo estable  $^{15}\text{N}$ . Pp. 25-31 en: Lázzari, M. A., Videla, C. (Eds.) *Isótopos Estables en Agroecosistemas*. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

Lebourgeois, F., Levy, G., Aussenac, G., Clerc, B., Willm, F. 1998. Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties. *Annals of Forest Science*, 55: 155-164.

Le Goff, N., Ottorini, J. M. 2001. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. *Annals of Forest Science*, 58: 1-13.

Lehmkuhler, J. W., Kerley, M. S., Garret, H. E., Cutter, B. E., McGraw, R. L. 1999. Comparison of continuous and rotational silvopastoral systems for established walnut plantations in southwest Missouri, USA. *Agroforestry Systems*, 44: 267-279.

Lencinas, V.M., Martinez Pastur, G., Cellini, J.M., Vukasovic, R., Peri, P.L., Fernandez, M.C. 2002. Incorporación de la altura dominante y la clase de sitio a ecuaciones estándar de volumen para *Nothofagus antarctica*. *Bosques*, 23: 5-17.

Lin, C. H., McGraw, R. L., George, M. F., Garrett, H. E., 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. *Agroforestry Systems*, 53: 269-281.

Lin, K. C., Duh, C. T., Huang, C. M., Wang, C. P. 2006. Estimate of coarse root biomass and Nutrient contents of trees in a subtropical broadleaf forest in Taiwan. *Taiwan J. For. Sci.* 21(2): 155-166.

Logan, K. A. B., Thomas, R. J. 1999. Interactions between N supply and N uptake by perennial ryegrass,  $^{15}\text{N}$  recovery and soil pH for four acid Scottish soils. *Grass and Forage Science*, 54: 42-51.

Lodhiyal, N., Lodhiyal, L. S. 2003. Aspects of nutrient cycling and nutrient use pattern of Bhabar Shisham forests in central Himalaya, India. *Forest Ecology and Management*, 176: 237-252.

Lõhmus, K., Oja, T., 1983. K metodike izutchenja podzemnoi chasti drevostoev. *Lesovedenie* 4, 56-62 (in Russian).

Lõhmus, K., Lans, R., Oja, T., 1991. The influence of climatic and soil physical conditions on growth and morphology of Norway spruce roots. In: McMichael, B. L.,

Persson, H. (Eds.), *Plant Roots and Their Environment*. Elsevier, Amsterdam, pp.233-239.

Losi, C.J., Siccama, T.G., Condit, R., Morales, J.E. 2003. Analysis of alternative methods for estimating carbon stock in young tropical plantation. *Forest Ecology and Management*, 184: 355-368.

Loumeto, J. J. 1986. Contribution à l'étude de la distribution minérale dans les Eucalyptus du Congo. Thèse de l'université de Rennes I.U. F. R. Sciences de la Vie et de l'Environnement, pp.134.

Marschner, H. 1986. *Mineral Nutrition of higher plants*. Elsevier, Amsterdam.

Martínez Pastur, G., Peri, P., Vukasovic, R., Vaccaro, S., Piriz-Carrillo, V. 1997. Site Index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *International Journal of Experimental Botany*, 61: 55-60.

Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., Vukasovic, R. 2005a. Seguimiento de Parcelas con Aplicación de Tratamientos Intermedios en Bosques Secundarios. En: Informe Final del Proyecto de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos (PIARFON), Tomo I: 277-317 Dirección de Bosques de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de Nación (SAyDS). Proyecto BIRF 4085-AR.

Martínez Pastur, G., Cellini, J.M., Peri, P.L., Capiel, I. 2005b. Ecuación estándar de crecimiento diamétrico individual para árboles de *Nothofagus pumilio*. *Revista de la Asociación Forestal Argentina*, 1: 17-25.

Martínez Pastur G.; Peri, P.L.; Lencinas M.V. 2005c. Crecimiento en bosques primarios de *Nothofagus antarctica*. Informe Proyecto PID 2005 35648 "Modelo de Producción para *Nothofagus antarctica*: biometría, rendimiento, aprovechamiento y rentabilidad en la industria de primera transformación. CADIC (CONICET)-INTA EEA Santa Cruz 30 pp.

Martsof, J. D. 1966. Microclimatic modification through shade induced changes in net radiation. PhD Dissertation. University of Missouri at Columbia, 96 pp.

McCarthy, M. C., Enquist, B. J. 2007. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21: 713-720.

McLaughlin S. B., Wimmer, R. 1999. Tansley Review N° 104: Calcium physiology and terrestrial ecosystems processes. *New Phytologist*, 142: 373-417.

Meerts, P. 2002. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review. *Annals of Forest Science*, 59: 713-722.

Millard, P. 1996. Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *Z. Pflanzenernähr Bodenk*, 159: 1-10.

Morecroft, M. D., Taylor, M. E., Oliver, H. R. 1998. Air and Soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 90: 141-1566.

Muñoz, N., Guerri, J., Legaz, F., Primo-Millo, E. 1993. Seasonal uptake of <sup>15</sup>N – nitrate and distribution of absorbed nitrogen in peach trees. *Plant and Soil*, 150: 263-269.

Müller, I., Schmid, B., Weiner, J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3 (2): 115-127.

Myre, R., Camiré C. 1994. Distribution de P, K, Ca, Mn et Mg dans la tige des mélèzes européen et laricin. *Annals of Forest Science*, 51: 121-134.

- Nadelhoffer, K., Downs, M. R., Fry, B. 1999. Sinks for  $^{15}\text{N}$  enriched additions to an oak and a red pine plantation. *Ecological Applications*, 9 (1): 72-86.
- Nagashima, H., Terashima, I. 1995. Relationships between height, diameter and weight distributions of *Chenopodium album* plant in stands: effects of dimension and allometry. *Annals of Botany*, 75: 181-188.
- Naidu, S., DeLucia, E., H., Thomas, R. B. 1998. Contrasting patterns of biomass allocation in dominant and suppressed loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 1116-1124.
- Nelson, D. L., Cox, M. M. (Eds). 2004a. Light Absorption. Pp. 725-726 en: *Oxidative Phosphorylation and Photophosphorylation* en: Lehninger, Principles of Biochemistry, Fourth Edition, Edit Freeman.
- Nelson, D. L., Cox, M. M. (Eds). 2004b. Structural lipids in membranes. Pp. 351 en: *Lehninger, Principles of Biochemistry*, Fourth Edition, Edit Freeman.
- Nelson, D. L., Cox, M. M. (Eds). 2004c. Amino Acids, Peptides and Proteins. Pp. 80 en: *Lehninger, Principles of Biochemistry*, Fourth Edition, Edit Freeman.
- Neto, C., Carranca, C., Clemente, J., de Varennes, A. 2008. Nitrogen distribution, remobilization and re-cycling in young orchard of non-bearing "Rocha" pear trees. *Scientia Horticulturae*, 118 (4): 299-307.
- Niklas, K. J., Enquist, B. 2002. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 89: (5) 812-819.
- Niklas, K. J. 2005. Modeling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Annals of Botany*, 95: 315-321.
- Niklas, K. J., Cobb, E. D. 2005. N, P, and C Stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth. *American Journal of Botany*, 92 (8): 1256-1263.
- Oliva, G., González, L., Rial, P., Livraghi, E. 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. Pp. 17-80 en: Oliva, G., Borelli, P. (Eds.) *Ganadería Ovina Sustentable en la Patagonia Austral Tecnología de Manejo Extensivo*. Ediciones INTA.
- Oliver, C.D., Larson, B.C. 1996. *Forest stand dynamics*, update edition. New York: John Wiley. 520 pp.
- Over van den, L., Baas, P., Znadee, M. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitud of provenance. *IAWA Bull*, (2): 3-24.
- Partala, A., Mela, T., Esala, M., Ketoja, E. 2001. Plant recovery of  $^{15}\text{N}$  labelled nitrogen applied to red canary grass *Bromus* for biomass. *Nutrient Cycling in Agroecosystem*, 61: 273-281.
- Paruelo, J. M., Sala, O. E. 1995. Water losses in the patagonian steppe: A modelling approach. *Ecology*, 76 (2): 510-520.
- Passioura, J. B. 2002. Soil conditions and plant growth. *Plant, Cell and Environment* 25, 311-318.
- Peichl, M., Arain, M. A. 2007. Allometry and partitioning of above-and belowground tree biomass in an age sequence of white pine forests. *Forest Ecology and Management*, 253: 68-80.
- Pérez, C., Frangi, J. L. 2000. Grassland biomass dynamics along an altitudinal gradient in the Pampa. *Journal of Range Management*, 53: 518-528.
- Pérez, C., Frangi, J. L. 2007. Ciclos de macronutrientes en pastizales serranos de Sierra de la Ventana. *Ecología Austral*, 17: 199-216.
- Peri, P. 2004. Bosque Nativo en: González, L. y Rial, P. (Eds.) *Guía Geográfica Interactiva de Santa Cruz*. Ediciones INTA.
- Peri, P. L. 2005. Patagonia Sur - Sistemas silvopastoriles en ñirantales. *IDIA XXI* 5(8), 255-259.

Peri, P. L., Sturzenbaum, M. V., Monelos, L., Livraghi, E., Christiansen, R., Moreto, A., Mayo, J. P. 2005a. Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Patagonia Austral. Pp 10 en Actas III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Comisión Silvicultura Bosque Nativo. Corrientes, 6 al 9 de Septiembre 2005.

Peri, P.L., Gargaglione, V., Martínez Pastur, G. 2005b. Cambios en la compartimentalización aérea y subterránea de macronutrientes en gradientes de edad y clases de copa. Actas III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Comisión Silvicultura Bosque Nativo. 10 pp. (Presentación 10). Corrientes, 6-9 Septiembre 2005. (CD) ISSN 1669-6786.

Peri, P. L., Gargaglione, V., Martínez Pastur, G. 2006. Dynamics of above-and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 233: 85-99.

Peri, P. L., Moot, D. J., Jarvis, P., McNeil, D. L., Lucas, R. J. 2007. Morphological, Anatomical and Physiological changes of Orchardgrass leaves grown under fluctuating light regimes. *Agronomy Journal*, 99: 1502-1513.

Peri, P. L., Bahamonde, H. A., Monelos, L., H., Martínez Pastur, G. 2008. Producción de hojarasca en bosques primarios y bajo manejo silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en la provincia de Santa Cruz, Argentina. Pp. 149-149-155 en: Actas de Eco *Nothofagus* 2008. 22-24 Abril, Esquel, Argentina.

Peri, P., Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V. 2009. Photosynthetic response to different light intensities and water status of two main *Nothofagus* species of southern Patagonian forest, Argentina. *Journal of Forest Science*, 55 (3): 101-111.

Peri P. L., 2009. Sistemas Silvopastoriles en Patagonia: revisión del conocimiento actual. Pp.10-26 en Actas del 1° Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Peri, P. L., Lasagno, R. 2010. Biomass, Carbon and nutrient storage for dominant grasses of cold temperate steppe grassland in southern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 74: 23-34.

Peri, P.L., Gargaglione, V., Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V. 2010. Carbon accumulation along a stand development sequence of *Nothofagus antarctica* forest across a site quality gradient in Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 260: 229-237.

Perry, M. E. L., Schacht, W. H., Ruark, G. A., Brandle, J. R., 2009. Tree canopy effects on grass/legume mixture in eastern Nebraska. *Agroforestry Systems*, 77: 23-35.

Peuke, A.D., Rennenberg, H. 2004. Nitrogen, phosphorus, and sulphur concentration and partitioning in beech ecotypes (*Fagus sylvatica*): phosphorus most affected by drought. *Trees*, 18: 639-648.

Ponette, Q., Ranger, J., Ottorini, J. M., Ulrich, E. 2001. Aboveground biomass and nutrient content of five Douglas – fir stands in France. *Forest Ecology and Management*, 142: 109-127.

Poorter, H., Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 595-607.

Premoli, A. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oest. del noroeste andino-patagónico. *Bosque*, 12: 53-59.

Quilchano, C., Haneklaus, S., Gallardo, J. F., Schnug, E., Moreno, G. 2002. Sulphur balance in a broadleaf, non-polluted, forest ecosystem (central-western Spain). *Forest Ecology and Management*, 161: 205-214.

R Development Core Team 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.

Ranger, J., Gelhaye, D. 2001. Belowground biomass and nutrient content in a 47-years old Douglas fir plantation. *Annals of Forest Science*, 58: 423-430.

Rao, M., Plazas, C., Ricaurte, J. 2001. Root turnover and nutrient cycling in native and introduced pastures in tropical savannas. Pp. 976-977 en: Plant nutrition-Food security and sustainability of agro-ecosystems.

Rapp, M., Ed Derfoufi, F., Blanchard, A. 1992. Productivity and nutrient uptake in a holm oak (*Quercus ilex*) stand and during regeneration after clearcut. *Plant Ecology*, 99-100 (1): 263-272.

Rapp, M., Santa Regina, I., Rico, M., Gallego, H. A. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forests. *Forest Ecology and Management*, 119: 39-49.

Rausch, C, Bucher, M., 2002. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. *Planta* 216: 23-37.

Rebertus, A. J., Veblen, T. T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 4: 641-654.

Reid, D. E. B., Lieffers, V. J., Silins, U. 2004. Growth and crown efficiency of height repressed lodgepole pine; are suppressed trees more efficient? *Trees* 18: 390-398.

Reich, P. B., Walters, M. B., Tjoekjer, M. G., Vanderklein, D., Buschena, C. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 12: 395-405.

Richards, L. A., 1954. Diagnosis and improvement of Saline and Alkali soils. 1 st Edn., United States Department of Agriculture, Washington DC, USA.

Richter, L.L., Frangi, J.L. 1992. Bases ecológicas para el manejo del Bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata*, 68: 35-52.

Rimski-Korsacov, H., Rubio, G., Lavado, R. S. 2007. Recuperación del Nitrógeno aportado por fertilización en maíz. Pp. 47-52 en: Videla, C., Lázzari, M. A. (Eds.) *Isótopos Estables en Agroecosistemas*. Ediuns, Bahía Blanca, Universidad Nacional del Sur.

Robison, S.A., McCarthy, B.C. 1999. Potential factors affecting the estimation of light availability using hemispherical photography in oak forest understories. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 126: 344-349.

Robinson, D. 2004. Scaling the depths: below-ground allocation in plants, forests and biomes. *Functional Ecology*, 18: 290-295.

Romanya, J., Fons, J., Sauras-Yera, T., Gutiérrez, E., Vallejo, V. R., 2005. Soil – plant relationships and tree distribution in old growth *Nothofagus betuloides* and *Nothofagus pumilio* forests of Tierra del Fuego. *Geoderma*, 124: 169-180.

Romero, J.M., Marañón, T. 1996. Allocation of biomass and mineral elements in *Melilotus segetalis* (annual sweetclover) effects of NaCl salinity and plant age. *New Phytologist*, 132: 565-573.

Rowe, E. C., Van Noordwijk, M., Suprayogo, D., Hairiah, K., Giller, K. E., Cadisch, G. 2001. Root distributions partially explain <sup>15</sup>N uptake patterns in *Gliricidia* y *Peltophorum* hedgerow intercropping systems. *Plant and Soil*, 235: 167-171.

Rubio, G., Lavado, R. S. 1999. Acquisition and allocation of resources in two waterlogging-tolerant grasses. *New Phytologist*, 143: 539-546.

- Ryan, M.G., Yoder, B.J. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 47: 235–242.
- San Martino, L., Sozzi, G. O., San Martino, S., Lavado, R. S. 2010. Isotopically-labelled nitrogen uptake and partitioning in sweet cherry as influenced by timing of fertilizer application. *Scientia Horticulturae*, 126: 42-49.
- Sánchez, E. E., 1999. Nutrición mineral de frutales de pepita y carozo. 196 pp. Publicaciones INTA – EEA Alto Valle.
- Santa Regina, I. 2000. Biomass estimation and nutrient pools in four *Quercus pyrenaica* in Sierra de Gata Mountains, Salamanca, Spain. *Forest Ecology and Management*, 132: 127-141.
- Santa Regina, I. 2001. Litter fall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forests of the Duero basin, Spain. *Forestry*, 74: 347-358.
- Shaul, O. 2002. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg. *BioMetals*, 15: 309-323.
- Schulze, E. D., Mooney, H. A., Sala, O. E., Jobbágy, E., Buchmann, N., Bauer, G., Canadell, J., Jackson, R. B., Loretí, J., Oesterheld, M., Ehleringer, J. R. 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 108: 503-511.
- Shipley, B., Meziane, D. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, (16) 33: 326-331.
- Scholes, R. J., Archer, S. R. 1997. Tree-grass interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology Systems*, 28: 517-544.
- Simard, S., Vyse, A. 1992. Ecology and management of paper birch and cottonwood in southern British Columbia. B. C. Min. For., Victoria, B. C., Land Management, Rep. N 75.
- Soethe, N., Lehmann, J., Engels, C. 2006. The vertical pattern of rooting and nutrient uptake at different altitudes of a south Ecuadorian montane forest. *Plant Soil*, 286: 287-299.
- Sparks, D.L., 1996. *Methods of Soil Analysis, Part 3, Chemical Methods and Processes* (Editor), Soil Science Society of America Inc., Madison, Wisconsin, USA.
- Steconni, M., Puntiere, J., Barthélémy, D. 2000. Annual shoot-growth in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (Nothofagaceae) from northern Patagonia. *Trees*, 14: 289-296.
- Stewart, C. M. 1966. Excretion and heartwood formation on living trees. *Science*, 153: 1068-1074.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2006. Photosynthetic responses to light by the intact leaf. Pp 203-208 en: *Plant Physiology*, four edition, Chapter 9. Sunderland, Massachusetts.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2006. The control of flowering. Pp. 635-667 en: *Plant Physiology*. Fourth Edition. Sunderland, Massachusetts.
- Thornley, J.H.M. 1972. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany*, 36: 431-441.
- Uri, V., Tullus, H., Lohmus, K. 2002. Biomass production and nutrient accumulation in short-rotation grey alder (*Alnus incana* (L) Moench) plantation on abandoned agricultural land. *Forest Ecology and Management*, 161: 169-179.
- Valladares, F., Chico, J. M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E., Dreyer, E. 2002. The greater seedling high light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to greater physiological plasticity. *Trees*, 16: 359-403.
- Van Lear, D. H., Kapeluck, P. R. 1995. Above- and below-stump biomass and nutrient content of a mature loblolly pine plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 25 (2): 361-367.

Veblen, T.T., Donoso, Z. C., Schlegel, F. M., Escobar, B. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Biogeography*, 8: 211-247.

Veblen, T.T., Donoso, C., Kitzberger, T., Rebertus, A.J. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. Pp. 293–353 en: Veblen, T., Hill, R., Read, J. (Eds.) *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*, Yale University Press, New Haven.

Vitousek, P. M., Matson, P. A. 1985. Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology*, 66 (4): 1360-1376.

Vitousek, P.M., Sanford, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ecology System*, 17: 137–167.

Vitousek, P. M., Howarth, R.W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur?. *Biogeochemistry*, 13: 87-115.

Wang, J. R., Zhong, A. L., Simard, S. W., Kimmins, J. P. 1996. Aboveground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of paper birch (*Betula papyrifera*) in the Interior Cedar Hemlock zone, British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 83: 27-38.

Wang, G. G., Klinka, K. 1997. White spruce foliar nutrient concentrations in relation to tree growth and soil nutrient amounts. *Forest Ecology and Management*, 98: 89-99.

Warton, D. I., Wright I. J., Falster, D. S., Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81: 259-291.

Warton, D. I. and translated to R by John Ormerod. 2007. smatr: (Standardised) Major Axis Estimation and Testing Routines. R package version 2.1. <http://web.maths.unsw.edu.au/~dwarton>

White, R. E. 1972. Studies on mineral ion absorption by plants. I. The absorption and utilization of phosphates by *Stylosanthes humilis*, *Phaseolus atropurpureus*, and *Desmodium intortum*. *Plant Soil*, 36: 427-447.

Weinbaum, S. A., Merwin, M. L., Muraoka, T.T. 1978. Seasonal variation in nitrate uptake efficiency and distribution of absorbed nitrogen in non-bearing prune trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 103: 516-519.

Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant population. *Trends in Ecology & Evolution*, 5: 360-364.

West, G. B., Enquist, B., J., Brown, J. H. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276: 122-126.

West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York.

Wong, C. C. 1990. Mineral composition and nutritive value of tropical forage legumes as affected by shade. *Mardi Research Journal*, 18: 135-144.

Wong, C. C. 1991. Shade tolerance of tropical forage: a review. Pp. In: 62-64 en: *Forages for Plantations Crops*. (Ed. Shelton, H. M. and Stur, W. W.). ACIAR Proceedings N° 32, Camberra.

Xiong, L., Schumaker, K. S., Zhu, J. K. 2002. Cell signalling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell*, 14: 165-183.

Zhang, C. F., Peng, S. B., Laza, R. C. 2003. Senescence of top three leaves in field –grown rice plants. *Journal of plant Nutrition*, 26: 2453-2568.