



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Tesis de Doctorado en Biología

¿Cómo varían los ciclos biogeoquímicos debido al aprovechamiento forestal en bosques de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego?

Natalia Oro Castro

Tesista: **NATALIA PATRICIA ORO CASTRO**

Directora: **DRA. ALICIA SUSANA MORETTO**

Directora adjunta: **DRA. MARISA ANAHÍ GÓMEZ**

Lugar de trabajo: **Laboratorio de Ecología Terrestre**
Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET)

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

TRIBUNAL

Firma:..... Aclaración:

Firma:..... Aclaración:

Firma:..... Aclaración:

Prefacio

Esta tesis se presenta como parte de los requisitos para optar el grado académico de Doctora en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio de Ecología Terrestre del Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET) durante el periodo comprendido entre el 04 de septiembre de 2009 y el 20 de noviembre de 2013, bajo la dirección de las Dras. Alicia Moretto Investigadora Adjunta de CONICET y Marisa Gómez Profesora Adjunta del Departamento de Agronomía de la UNS.

Natalia Oro Castro

oronatalia@gmail.com

Ushuaia, Julio de 2013



Universidad Nacional del Sur

Secretaría General de Posgrado y Educación Científica

La presente tesis ha sido aprobada el/...../....., mereciendo la calificación de(.....)

Dedicado a mi familia y

A mi amor

Agradecimientos

Esta fue una etapa de mi vida donde los acontecimientos vividos han sido muy importantes. Una difícil decisión de estar lejos de los afectos para seguir un sueño, un ideal, en un lugar desconocido y muy alejado pero sin duda maravilloso. Feliz por trabajar en lo que me gusta, y además de adquirir conocimientos y habilidades profesionales, entablar nuevos vínculos y vivir cada día como si fuera único, han sumado un valor agregado que no esperaba encontrar. El acompañamiento de todas estas personas que nombrare a continuación ha hecho posible que al final de todo, este camino haya valido la pena:

A mi directora, Dra. Alicia Moretto por recibirme, por haber confiado en mí y por todos los conocimientos y experiencia brindados. Pero sobre todo, gracias por el valor agregado de lo humano.

Al Dr. Juan Carlos Novoa-Muñoz por su ayuda constante y desinteresada en todo momento, porque a pesar de la gran distancia que nos separara siempre fue como tener su presencia en la oficina y por ser de esas personas de las que uno aprende a ser mejor y a tomar su ejemplo tanto en lo académico pero lo que es más importante en lo humano.

A mi directora, Dra. Marisa Gómez por la gran ayuda brindada y la buena predisposición en todo momento.

A mi amor Luciano gracias infinitas, por el acompañamiento, por la comprensión, por la ayuda, por el apoyo y por absolutamente todo. Gracias por ser el sostén de mi vida.

A mis padres Carlos y Norma por la vida, por todo lo que me han brindado, por enseñarme a construir mi camino, por comprender que este ha sido un sueño hecho realidad y como siempre por ser la fuente de mis valores y el ejemplo a seguir.

A mi hermana Yesi por ser de esas personas de las que uno está eternamente agradecida de que le hayan tocado ser parte de la vida, por estar siempre, por su apoyo en todo momento, por ser mi amiga y compañera incondicional de la vida.

A mi sobrino Lauti por la alegría y felicidad que me da todos los días con el hecho de su existencia, de su inocencia y de su cariño infinito más allá de todo.

A Carlos, Mechi y Guille por estar, por escucharme y por brindarme su apoyo.

A Rosana y Mario, por la hospitalidad y por hacerme sentirme como en casa el tiempo que estuve en Bahía Blanca realizando cursos y trámites del doctorado.

A Susana, Alipio, Paula y Rodrigo quienes me recibieron tan afectuosamente en Ourense y que no solo colaboraron con algunas actividades de esta Tesis, sino también hicieron que mi estadía fuera encantadora.

A Xabi Pontevedra por los análisis de suelos realizados en la Universidad de Santiago de Compostela.

Al Dr. Guillermo Martínez Pastur por haber hecho de nexo para que este proyecto fuera posible y por los valiosos aportes brindados referidos a temas forestales.

Al Sr. Fernández, dueño del aserradero Kareken, por permitirnos realizar este estudio en la Ea. Los Cerros.

A Leonardo Collado, por la buena predisposición, por la ayuda y por el aporte de datos de gran importancia sobre los bosques nativos de Tierra del Fuego fundamentales para esta tesis.

A mis amigas Gabi, Pao, Tilda, Jessi y Sil que a pesar de la distancia y de los años, la amistad sigue siendo incondicional, por ser de esas amigas para toda la vida y por darme fuerzas en todo sentido.

A mi amiga Vero, compañera infaltable en los buenos y malos momentos, gracias por el apoyo de siempre.

A mis compañeros de trabajo Romina, Soledad, Noelia, Jazmín, Julio, Hernán y Carolina por su colaboración e interés, por las salidas al campo, por los momentos compartidos y por hacer del trabajo un lindo lugar para estar.

A Lidio y Julio por su sabiduría compartida, por la ayuda brindada y por ser personas a las que admiro profundamente.

A mi abuela Carmen, por el apoyo y por su inmenso cariño.

Al Centro Austral de Investigaciones Científicas y al CONICET por haberme brindado el ámbito para la realización de este trabajo. Por la financiación de mi Beca Doctoral y por brindarme la infraestructura y material necesario para el trabajo cotidiano.

A la Universidad Nacional del Sur por brindarme educación pública y gratuita.

Ya todas aquellas personas que se cruzaron en este camino ayudándome hasta en las cosas más pequeñas.

A todos simplemente GRACIAS!!!!

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
ABREVIATURAS.....	x
Resumen.....	xi
Abstract.....	xiii
Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	
1.1. Relevancia del problema.....	1
1.2 Antecedentes sobre el tema.....	2
1.3. Situación de los Bosques de lenga en Tierra del Fuego: Historia del uso forestal.....	3
1.4. Objetivo general.....	7
1.5. Hipótesis.....	7
1.6. Predicciones.....	7
Capítulo 2: DESCRIPCIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO Y DISEÑO DE CAMPO	
2.1. Características generales de la región de estudio	
2.1.1. Descripción y ubicación.....	9
2.1.2. Clima.....	10
2.1.3. Geología y geomorfología.....	10
2.1.4. Suelos.....	11
2.1.5. Vegetación.....	14
2.2. Sitio de muestreo y diseño de campo.....	15
Capítulo 3: CARACTERIZACIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO	
3.1. Introducción.....	20
3.2. Materiales y métodos	
3.2.1. Caracterización física y química del suelo.....	22
3.2.2. Caracterización de la vegetación.....	24
3.2.3. Análisis estadísticos.....	26
3.3. Resultados	
3.3.1. Caracterización física y química del suelo.....	27

3.3.2. Caracterización de la vegetación.....	30
3.4. Discusión	
3.4.1. Caracterización física y química del suelo.....	34
3.4.2. Caracterización de la vegetación.....	40
3.5. Conclusiones.....	42
Capítulo 4: DESCOMPOSICIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA Y LIBERACIÓN DE ELEMENTOS	
4.1. Introducción.....	43
4.2. Materiales y métodos	
4.2.1. Establecimiento del ensayo.....	46
4.2.2. Descomposición de la materia orgánica.....	47
4.2.3. Concentración y liberación de elementos.....	47
4.2.4. Análisis estadísticos.....	48
4.3. Resultados	
4.3.1. Descomposición de la materia orgánica.....	51
4.3.2. Concentración y liberación de elementos.....	54
4.4. Discusión	
4.4.1. Descomposición de la materia orgánica.....	59
4.4.2. Concentración y liberación de elementos.....	63
4.5. Conclusiones.....	65
Capítulo 5: DISPONIBILIDAD, MINERALIZACIÓN E INMOVILIZACIÓN DEL N	
5.1. Introducción.....	66
5.2. Materiales y métodos	
5.2.1. Establecimiento de los ensayos.....	68
5.2.2. Preparación de las muestras y análisis químicos.....	68
5.2.3. Humedad relativa.....	69
5.2.4. Disponibilidad de N.....	69
5.2.5. Mineralización a campo de N.....	70
5.2.6. Mineralización neta potencial de N.....	71
5.2.7. Análisis estadísticos.....	71

5.3. Resultados	
5.3.1. Humedad relativa.....	72
5.3.2. Disponibilidad de N.....	72
5.3.3. Mineralización a campo de N.....	75
5.3.4. Mineralización neta potencial de N.....	79
5.4. Discusión	
5.4.1. Disponibilidad de N.....	83
5.4.2. Mineralización a campo de N.....	85
5.4.3. Mineralización neta potencial de N.....	87
5.5. Conclusiones.....	88
Capítulo 6: BIOMASA Y RESPIRACIÓN MICROBIANAS	
6.1. Introducción.....	89
6.2. Materiales y métodos	
6.2.1. Nitrógeno retenido en biomasa microbiana.....	91
6.2.2. Respiración microbiana.....	92
6.2.3. Análisis estadísticos.....	94
6.3. Resultados	
6.3.1. Nitrógeno retenido en biomasa microbiana.....	94
6.3.2. Respiración microbiana.....	95
6.3.3. Análisis de correlación.....	96
6.4. Discusión	
6.4.1. Nitrógeno retenido en biomasa microbiana.....	101
6.4.2. Respiración microbiana.....	102
6.4.3. Análisis de correlación.....	103
6.5. Conclusiones.....	104
Capítulo 7: SÍNTESIS Y NUEVAS PREGUNTAS.....	105
BIBLIOGRAFÍA.....	109

ANEXOS

Anexo 3.1: Riqueza de especies vegetales encontradas en el sotobosque.....	134
Anexo 4.1: Tasas de descomposición modelada a lo largo de 18 meses.....	135
Anexo 4.2: Tabla de ANOVA de concentración de nutrientes.....	135
Anexo 4.3: Tabla de ANOVA de liberación de nutrientes.....	136
Anexo 5.1: Tabla de ANOVA de N disponible por fecha.....	137
Anexo 5.2: Tabla de ANOVA de las tasas diarias de mineralización a campo de N.....	137
Anexo 5.3: Tabla de ANOVA de las tasas diarias de mineralización potencial de N.....	137

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1: Características edáficas de perfiles de suelo en la Ea. Los Cerros.....	12
Tabla 2.2: Características micro-topográficas de la zona de muestreo.....	19
Tabla 3.1: Rango de alturas para Calidad de Sitio.....	25
Tabla 3.2: Valores medios de los contenidos totales de los macronutrientes analizados en los pisos forestales de sitios con y sin aprovechamiento.....	29
Tabla 3.3: Valores medios de los cationes intercambiables, la suma de bases (SB) y capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICe).....	30
Tabla 3.4: Análisis de la varianza de las mediciones biométricas.....	31
Tabla 3.5: Cobertura del piso forestal en los sitios de muestreo.....	32
Tabla 3.6: Porcentajes de grupos funcionales relevados en el muestreo de sotobosque de la zona de estudio.....	33
Tabla 4.1: Modelos ajustados; GL y AIC correspondientes.....	51
Tabla 4.2: Valores medios de la constante de descomposición k.....	52
Tabla 4.3: Calidad inicial de hojas de lenga utilizadas para el ensayo de descomposición..	54
Tabla 4.4: Cocientes iniciales de C:N; C:P; N:P; Lignina:N y Lignina:P de hojas de lenga utilizadas para el ensayo de descomposición.....	56
Tabla 6.1: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio entre BM y RM.....	96
Tabla 6.2: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio entre BM y H.....	96
Tabla 6.3: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio entre RM y H.....	97
Tabla 6.4: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y RM en la primera temporada de muestreo.....	98
Tabla 6.5: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y RM en la segunda temporada de muestreo.....	98
Tabla 6.6: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y H en la primera temporada de muestreo.....	99
Tabla 6.7: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y H en la segunda temporada de muestreo.....	100

Tabla 6.8: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre RM y H en la primera temporada de muestreo.....101

Tabla 6.9: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre RM y H en la segunda temporada de muestreo.....101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Implementación experimental del sistema de aprovechamiento de Retención Variable del bosque de lenga en la Ea San Justo.....	5
Figura. 1.2: Esquema y componentes de la RV.....	6
Figura 1.3: Árbol remanente en la Retención Dispersa.....	6
Figura 2.1: Ubicación geográfica de la Isla Grande de Tierra del Fuego y regiones ecológicas.....	9
Figura 2.2: Paisaje característico del Ecotono fueguino.....	11
Figura 2.3: Perfiles de suelos muestreados en la Ea. Los Cerros.....	13
Figura 2.4: Mosaico de isletas boscosas y praderas característico del Ecotono fueguino.....	14
Figura 2.5: Ubicación de la Ea. Los Cerros.....	16
Figura 2.6: Madera de lenga aserrada de los bosques de la Ea. Los Cerros.....	17
Figura 2.7: Ubicación de los sitios de muestreo.....	18
Figura 2.8: Representación esquemática de la ubicación y orientación de las parcelas.....	18
Figura 3.1: Medición de densidad aparente y contenido volumétrico de agua en los sitios bajo estudio.....	22
Figura 3.2: Fases de crecimiento de <i>N. pumilio</i>	26
Figura 3.3: Densidad aparente y contenido volumétrico de agua.....	28
Figura 3.4: Valores de pH en agua obtenidos en cada uno de los sitios bajo estudio.....	28
Figura 3.5: Sotobosque de los diferentes sitios de estudio.....	33
Figura 4.1: Mantillo, acumulación de hojas senescentes en el piso forestal de bosques de lenga	45
Figura 4.2: Bolsas de descomposición instaladas en los diferentes sitios de estudio.....	46
Figura 4.3: Pérdida de materia orgánica remanente de hojas de lenga a través del tiempo de descomposición para los diferentes sitios.....	52
Figura 4.4: Tasa de descomposición a lo largo de 18 meses.....	53

Figura 4.5: Concentración de C, Ca, K Mg, N y P en los diferentes sitios de estudio en función del tiempo de descomposición.....	55
Figura 4.6: Relaciones C:N; C:P y N:P a lo largo de 18 meses del ensayo de descomposición	57
Figura 4.7: Relaciones Lignina:N y Lignina:P a 18 meses de descomposición.....	57
Figura 4.8: Dinámica de C, Ca, K, Mg, N y P remanentes a lo largo del ensayo de descomposición en sitios intervenidos con Retención Variable y bosques primarios.....	59
Figura 5.1: Extracción de muestras de suelo con KCl 2N.....	68
Figura 5.2: Bolsas de incubación in situ, instaladas en las parcelas experimentales del bosque de <i>Nothofagus pumilio</i>	70
Figura 5.3: Ensayo de mineralización potencial en condiciones controladas de temperatura y humedad.....	71
Figura 5.4: Humedad relativa medida en las fechas de muestreo de las muestras iniciales	72
Figura 5.5: N disponible a través del tiempo.....	73
Figura 5.6: Nitrógeno disponible por temporada de muestreo.....	75
Figura 5.7: Tasas diarias de mineralización a campo.....	76
Figura 5.8: Tasas de mineralización a campo por temporada de muestreo.....	77
Figura 5.9: Mineralización a campo acumulada a través del tiempo de medición.....	78
Figura 5.10: Tasas diarias de mineralización potencial.....	80
Figura 5.11: Tasas de mineralización potencial por temporada de muestreo.....	81
Figura 5.12: Mineralización potencial acumulada a través del tiempo de medición.....	83
Figura 6.1: Ensayo de biomasa microbiana. Extracción de cloroformo y posterior incubación de las muestras.....	92
Figura 6.2: Esquema del ensayo de respiración microbiana.....	93
Figura 6.3: Ensayo de actividad microbiana.....	93
Figura 6.4: Nitrógeno retenido en la biomasa microbiana a través de dos temporadas de mediciones.....	95
Figura 6.5: Actividad microbiana (RM) a través de dos temporadas de mediciones.....	96

Figura 6.6: Correlaciones por sitio y fecha entre BM y RM.....	97
Figura 6.7: Correlaciones por sitio y fecha entre BM y H.....	99
Figura 6.8: Correlaciones por sitio y fecha entre RM y H.....	100

ABREVIATURAS

RV: retención variable
RD: retención dispersa
RA: retención agregada
BP: bosque primario sin intervención
RA1: retención agregada de 1 año
RD1: retención dispersa de 1 año
RA5: retención agregada de 5 años
RD5: retención dispersa de 5 años
MO: materia orgánica
MOS: materia orgánica del suelo
CICe: capacidad de intercambio catiónico efectiva
T0: tiempo inicial de incubación
MOR: materia orgánica remanente
k: constante k de descomposición
N-total: nitrógeno disponible total
N-NH⁺₄: amonio disponible
N-NO⁻₃: nitrato disponible
M-N total: nitrógeno total mineralizado a campo
M-NH⁺₄: amonio mineralizado a campo
M-NO⁻₃: nitrato mineralizado a campo
MP-N total: mineralización potencial neta de nitrógeno total
MP-NH⁺₄: mineralización potencial neta de amonio
MP-NO⁻₃: mineralización potencial neta de nitrato
BM: N retenido en biomasa microbiana
RM: respiración microbiana
DA: densidad aparente
CV: contenido volumétrico de agua
DAP: diámetro promedio a 1,3 m de altura
VTCC: volumen total con corteza
AD: altura dominante
CS: calidad de sitio
AB: área basal
CP: coeficiente de Pearson

Resumen

En Tierra del Fuego, los bosques de *Nothofagus pumilio* (lenga) han sido aprovechados desde principios de la colonización europea. Estos bosques constituyen el principal recurso maderero de interés comercial en el sur de Chile y Argentina. El objetivo general de esta tesis fue evaluar la posible alteración de los ciclos biogeoquímicos en bosques de lenga de Tierra del Fuego debido al aprovechamiento forestal mediante retención variable (RV) luego de 1 y 5 años del aprovechamiento en relación a bosques primarios sin intervención (BP). El área de muestreo se ubicó en la Ea. Los Cerros situada en la región ecológica del Ecotono de la Isla Grande de Tierra del Fuego. El diseño de campo consistió en seleccionar parcelas permanentes en los bosques de lenga aprovechados mediante RV y en BP. Dentro de los bosques aprovechados, se analizó la Retención Dispersa (RD) y la Retención Agregada (RA) y los tiempos desde el aprovechamiento (1 y 5 años), obteniéndose 4 tratamientos: RD1; RA1; RD5 y RA5. Las variables analizadas en esta tesis incluyeron características físicas (densidad aparente y contenido volumétrico de agua) y químicas (pH, contenido total de nutrientes y capacidad de intercambio catiónico) del suelo; características de la vegetación (estructura forestal y sotobosque); descomposición y liberación de nutrientes de la hojarasca; disponibilidad, mineralización e inmovilización del nitrógeno del suelo y parámetros microbiológicos (biomasa y respiración microbianas). En el sitio de reciente corta (RD1) se vieron afectadas todas las propiedades físicas del suelo. A los 5 años de producida la intervención estos cambios fueron reestablecidos a sus valores normales. Las propiedades químicas del suelo no se vieron afectadas significativamente. Los sitios evaluados se trataron de bosques maduros con similares características forestales y la estructura se vio afectada en las RD. Asimismo, la cobertura del suelo y la composición del sotobosque se vieron modificadas de acuerdo el sitio. En RD5 se observó un incremento considerable en la cobertura del sotobosque, una mayor riqueza de especies y una gran abundancia de monocotiledóneas. No hubo pérdidas significativas en el primer mes del ensayo de materia orgánica remanente para ninguno de los sitios de estudio, manifestando una disminución recién a partir del tercer mes de incubación. Las tasas modeladas de descomposición mostraron una disminución a partir de los 12 meses de descomposición. Los sitios con RD presentaron tasas más altas de descomposición al comienzo del ensayo. La concentración de macronutrientes tuvo la siguiente secuencia decreciente: Ca>N>K>Mg>P. No se encontró que la intervención forestal haya afectado ni provocado un cambio en la dinámica de los nutrientes. Se pudieron diferenciar dos grupos: los nutrientes fácilmente mineralizables (K, Mg y P) y los nutrientes menos mineralizables (Ca y N). En todos los sitios se encontró un comportamiento cíclico del N. La disponibilidad de N no se vio

afectada por el aprovechamiento forestal. Los contenidos de NH_4^+ tanto disponible como mineralizados fueron mayores a los de NO_3^- . Se detectó un aumento en la mineralización acumulada a campo en RD1. No se encontró un efecto claro de la intervención forestal sobre la mineralización potencial del N que fue mayor a la de campo. RD5 presentó los valores más bajos en biomasa y respiración microbiana, estos parámetros variaron estacionalmente en las RV, pero no en BP. El presente trabajo entrega evidencia de varios procesos ecosistémicos que han sido poco estudiados o que no han sido evaluados con anterioridad en bosques de lenga aprovechados mediante RV, lo cual a su vez permite profundizar el conocimiento sobre la dinámica de nutrientes en los bosques nativos de Tierra del fuego. Aspectos claves que deberían ser tenidos en cuenta en los planes de manejo forestal de la región.

Palabras claves: *Nothofagus pumilio*, Retención Variable, ciclos biogeoquímicos, descomposición, mineralización de N, biomasa microbiana, actividad microbiana.

Abstract

In Tierra del Fuego, *Nothofagus pumilio* (lenga) have been exploited since the beginning of European colonization. These forests are the main commercial timber resource in southern Chile and Argentina. The main objective of this thesis was to evaluate the possible alteration of biogeochemical cycles in lenga forests in Tierra del Fuego due to variable retention (RV) logging after 1 and 5 years of use in relation to forests without intervention (BP). The sampling area was located in the Ea. Los Cerros located in Ecotone ecological region of the island of Tierra del Fuego. Field experimental design was carried out by delimiting permanent parcels in lenga forests harvested with RV and in BP. In logged forests, factors were: Dispersed Retention (RD) and Agregated Retention (RA) and the time from harvesting (1 and 5 years), yielding 4 treatments: RD1, RA1, RD5 and RA5. The variables analyzed in this thesis included physical (bulk density and volumetric water content) and chemical (pH, total nutrient content and cation exchange capacity) soil characteristics, vegetation characteristics (forest structure and understory) decomposition and nutrients release from litter; availability, mineralization and immobilization of soil nitrogen and microbial parameters (microbial biomass and respiration). All soil physical properties were affected in the recent cuts site (RD1). These changes weren't found in RD5. Soil chemical properties were not significantly affected. Evaluated harvested sites had a similar structure to mature forests and forest structure was affected in RD. Also, ground cover and understory composition were modified according to the site. Understory coverage increased in RD5, it had greater species richness and abundance of monocots. Remaining organic matter did not had significant losses in the first month of the test for any of the study sites, showing a decrease only after the third month of incubation. Modeled decomposition rates showed a decrease after 12 months of decomposition. Sites with RD had higher rates of decomposition at the beginning of the trial. The concentration of macronutrients had the following decreasing sequence: Ca>N>K>Mg>P. Forestry intervention did not disturb the nutrient dynamics. We were able to differentiate two nutrient groups: readily mineralized nutrients (K, Mg and P) and less mineralized nutrients (Ca and N). N had a cyclic pattern in every treatment. Forest harvesting did not affect N availability. NH_4^+ contents, both available and mineralized, were higher than those of NO_3^- . Accumulated field mineralization increased in RD1. There was no clear effect of the forest intervention on N potential mineralization, which was greater than the field mineralization. RD5 showed lower values in biomass and microbial respiration, these parameters varied seasonally in the RV, but not in BP. This study provides evidence of several, poorly or unstudied, ecosystem processes in lenga forests exploited by RV, which in turn allows more insight into the dynamics of

nutrients in native forests of Tierra del Fuego. Key aspects that should be taken into account in forest management plans in the region.

Keywords: *Nothofagus pumilio*, Variable Retention, biogeochemical cycling, decomposition, N mineralization, microbial biomass, microbial activity.

Capítulo 1

1. Introducción General

1.1. Presentación del problema

Los bosques nativos cumplen funciones ecológicas y proveen servicios intangibles que son esenciales para el funcionamiento del ecosistema. De esta forma, los bosques cumplen un importante papel en el ciclo de nutrientes actuando como fuente y sumidero, contribuyendo a mantener un equilibrio dinámico en el ecosistema.

En Tierra del Fuego los bosques de *Nothofagus pumilio* (lenga) han sido aprovechados desde principios de la colonización europea (Alfonso 1942; Gea-Izquierdo *et al.* 2004). En los últimos años esta actividad se ha visto acrecentada de forma significativa, ampliándose las áreas de este tipo de bosque que se están aprovechando forestalmente, especialmente en la zona central de la Isla.

Las prácticas forestales asociadas al aprovechamiento del bosque tienen el potencial de afectar significativamente la dinámica de nutrientes del suelo (Likens *et al.*, 1970; Morris *et al.*, 1983; Attiwill *et al.*, 1985; Pye & Vitousek 1985; Tuttle *et al.*, 1985; Tew *et al.*, 1986; Johnson *et al.*, 1988; Munson *et al.*, 1993). El impacto del aprovechamiento de los bosques en Tierra del Fuego en relación con la dinámica de los nutrientes en el suelo, es un tema escasamente estudiado. En este sentido, sólo existen algunos antecedentes previos que analizan las repercusiones de sistemas sin intervención o cosechados mediante sistemas de cortas de protección (Caldentey *et al.*, 2001, Mansilla 2013). Por el contrario, se desconocen por completo cuales son las consecuencias sobre la dinámica de los nutrientes en el sistema suelo-planta en bosques de lenga sometidos a estrategias de aprovechamiento recientemente implantadas en la provincia como es el caso de las Retenciones Variables (RV).

Las alteraciones que pueden producirse en los procesos que afectan a la dinámica de nutrientes en el suelo (eg. descomposición, mineralización, inmovilización de la materia orgánica), no suelen ser tenidas en cuenta en los planes de manejo forestal de la región. Estos cambios deben ser objeto de un continuo estudio para lo que es necesario en primer lugar conocer cómo es la situación previa al aprovechamiento forestal de estos ecosistemas y en segundo lugar realizar un seguimiento de dichos cambios. Es por esto que en esta tesis se plantea estudiar los cambios que pueden producirse en dichos procesos, en bosques con diferentes tiempos de intervención.

1.2. Antecedentes sobre el tema

En los ecosistemas forestales caducifolios, el retorno anual de materia orgánica y bioelementos al suelo tiene lugar fundamentalmente a través de la caída de la hojarasca, constituyendo la etapa inicial en el reciclaje de nutrientes. De esta forma, los aportes de nutrientes al suelo están asociados principalmente a este proceso cíclico anual. La materia orgánica que se acumula en los horizontes O y A de los suelos forestales de especies deciduas constituye un gran depósito leñoso de renovación muy lenta y un pequeño, pero dinámico, compartimento de hojarasca fina de extraordinario valor en el aporte de nutrientes a corto plazo. Los primeros centímetros de suelo tienen un papel relevante en aporte de nutrientes a corto plazo debido a la importante cantidad de materia orgánica en el compartimento de hojarasca y raíces finas (Ritcher & Frangi 1992).

El reciclado de nutrientes en los horizontes superficiales resulta del balance entre la cantidad de la materia orgánica que se incorpora al suelo por unidad de tiempo y de su velocidad de descomposición y mineralización (Berendse *et al.*, 1989; Wedin & Tilman, 1990; Van Vuuren *et al.*, 1993). En una primera etapa los restos orgánicos derivados de animales, plantas y microorganismos, todavía de una compleja estructura química, son transformados en constituyentes más sencillos mediante reacciones de degradación llevadas a cabo por diferentes microorganismos. Este proceso, por el cual la materia orgánica se incorpora al suelo, recibe el nombre genérico de descomposición. Cuando la descomposición de la materia orgánica llega hasta su estadio final, el resultado es la liberación de agua, CO₂ y distintos tipos de nutrientes minerales (Ca, P, N, Mg, K, etc.), proceso que recibe el nombre de mineralización rápida. No obstante, si la relación C:N de los restos orgánicos es relativamente alta hay una retención temporaria de los nutrientes minerales en la biomasa microbiana, proceso que se denomina inmovilización microbiana. El resto de la materia orgánica fresca incorporada al suelo es sometida a complejas reacciones bioquímicas y químicas por medio del proceso de humificación, dando lugar a la formación del humus (Porta *et al.*, 1994). El humus constituye la materia orgánica estable del suelo, la cual se descompone y mineraliza muy lentamente (Parton *et al.*, 1987).

Los procesos de descomposición y mineralización/inmovilización de la materia orgánica del suelo (MOS) están regulados por factores abióticos y bióticos (Swift *et al.*, 1979). Entre los primeros tienen preponderancia la temperatura y la humedad, los cuales juegan un papel clave en la eficiencia de los microorganismos descomponedores. Por otra parte, los factores bióticos más influyentes son la abundancia y diversidad de los microorganismos descomponedores y la composición química de la materia orgánica (Hobbie, 1992;

Van Vuuren *et al.*, 1993; Couteaux *et al.*, 1995; Mtambanengwe & Kirchman, 1995; Cornelissen, 1996). Cuanto más rica en carbohidratos estructurales (celulosa, hemicelulosa, lignina) y más pobre en nitrógeno, menor es la tasa de descomposición de la materia orgánica fresca y mayor es la inmovilización de nutrientes en la biomasa microbiana (Berendse, 1994; Berg *et al.*, 1996; Grime *et al.*, 1996; Aerts & Caluwe, 1997).

La alteración de la estructura forestal y la pérdida de continuidad en la cobertura debido a las intervenciones forestales, pueden producir la pérdida de nutrientes del suelo a través del lixiviado o una reducción en su disponibilidad (mayor inmovilización microbiana). Además, estas prácticas también pueden afectar entre otros factores al ciclado de los nutrientes, la disponibilidad de agua y la incorporación y reducción de la MOS (Knoepp & Swank 1994; Jurgensen *et al.*, 1997; Prescott, 2002), en un porcentaje de áreas considerables. Los suelos con grandes cantidades de materia orgánica en los primeros centímetros son más afectados por los disturbios.

La modificación del bosque producto de las prácticas forestales implica una modificación inducida por el hombre en la vegetación natural. De esta forma, al remover los árboles se produce una reducción en el contenido en materia orgánica, la cual tiene consecuencias importantes en los procesos que ocurren en el suelo y en sus propiedades físicas, químicas y biológicas (Jurgensen *et al.*, 1997). Las prácticas forestales, también pueden alterar los patrones sucesionales del sotobosque y de esta forma las comunidades microbianas del suelo asociadas a esas especies vegetales también pueden verse modificadas afectando los procesos ecológicos que se producen en el suelo. Es por eso que al remover la MOS del suelo, se puede alterar la tasa de descomposición y mineralización y por lo tanto influenciar la disponibilidad de nutrientes. Es necesario considerar que todos estos factores pueden ser afectados en forma distinta conforme a las diferentes técnicas silviculturales que se utilicen.

1.3. Situación de los Bosques de lenga en Tierra del Fuego: Historia del uso forestal

Los bosques de Tierra del Fuego se encuentran situados al sur del paralelo 54° S, en el extremo más austral de América del Sur y de los Bosques Andino-Patagónicos, en las proximidades de la Corriente Circumpolar Antártica (Donoso, 1995). Estos bosques cubren el 35% de la superficie total del sector argentino de la Isla Grande (Wäbo, 1998; Collado, 2001), ocupando una franja de 80 km de ancho (dirección sur-norte) que se extiende desde el Canal de Beagle hasta el contacto con la estepa patagónica (Dimitri, 1972), concentrándose mayoritariamente en el centro y en el sur de la Isla (Gutiérrez *et al.*, 1991).

Como consecuencia de su ubicación geográfica y de la historia geológica y geomorfológica de la región donde se desarrollan, los bosques fueguinos poseen características que les son propias y tienen una importante relevancia ambiental ya que se trata de un tipo de bosque nativo único en esas latitudes (Rabassa *et al.*, 2004). Los bosques de Tierra del Fuego se encuentran compuestos casi exclusivamente por el género (*Nothofagus*), más concretamente por dos especies caducifolias, *Nothofagus pumilio* (lenga) (Poepp. *et* Endl., Krasser) y *Nothofagus antarctica* (ñire) (Forster., Oerst.), y una perennifolia *Nothofagus betuloides* (guindo) (Mirb., Oerst) (Frangi *et al.*, 2004).

Del total de las 700.000 ha de bosques que cubren la superficie de Tierra del Fuego, 465.000 ha (65%) corresponden a bosques de lenga, de las cuales 270.000 ha (37%) corresponden a bosques productivos desde el punto de vista forestal (Bava, 1989). De este modo, los bosques de lenga constituyen la mayor superficie forestal constituyendo el ecosistema terrestre dominante y representando uno de los recursos genuinos más importantes de la provincia (Collado, 2001), tanto por ser una especie de alto valor ecológico como comercial (Veblen *et al.*, 1996).

Los bosques de lenga constituyen el principal recurso maderero de interés comercial en el sur de Chile y Argentina (Schmidt, 1994; Martínez Pastur *et al.*, 2000; Gea-Izquierdo *et al.*, 2004). Actualmente en Tierra del Fuego son aprovechadas para la extracción de madera aserrada aproximadamente 400-600 ha año⁻¹ (Dirección de bosques, 2011). Históricamente, el aprovechamiento de los bosques de lenga para la obtención de madera data de finales del siglo XIX. Desde entonces, el aprovechamiento del bosque se ha ido desplazando desde el sur de la Isla (Ushuaia y costa del canal Beagle) hacia el NE, llegando hasta el Lago Escondido. Posteriormente, la actividad forestal se desplazó al margen sur del lago Fagnano y, en los últimos años, se ha desplazado hacia el este llegando en la actualidad a más de 50 km de la localidad de Tolhuin (Bava *et al.*, 2005).

A lo largo del tiempo de aprovechamiento del bosque de lenga en la Isla, también han ido cambiando los métodos de las prácticas forestales implementadas. A mediados de siglo pasado se proponía la extracción de los mejores ejemplares del bosque (floreos). Luego, a partir de la década del sesenta se propuso la aplicación de talas rasas o cortas de selección más intensas, que fueron aplicadas con éxito en grandes superficies, aunque el floreo no dejó de ser el método de extracción de mayor aplicación. Posteriormente, y a partir de la experiencia en Chile en la década de los ochenta, se propuso la aplicación masiva del sistema de corta de protección permitiendo la extracción de un mayor volumen de madera a un menor costo. Ya en los últimos 10 años, han aparecido nuevos sistemas

de aprovechamiento que se conocen con el nombre de sistemas de regeneración por selección en grupos y sistemas de Retención Variable (Martínez Pastur & Lencinas, 2005). Un ejemplo de estos sistemas de aprovechamiento se puede observar en la Figura 1.1.



Figura 1.1: Implementación experimental del sistema de aprovechamiento de Retención Variable del bosque de lenga en la Ea San Justo.

El sistema de Retención Variable (Franklin, 1993; Franklin & Armesto, 1996; Franklin *et al.*, 1997) está siendo aplicado en la actualidad en Patagonia Sur, Canadá y Australia (Beese & Bryant., 1999; Mitchell & Beese 2002; Martínez Pastur & Lencinas 2005). Esta propuesta de aprovechamiento forestal consiste en dejar un 20-30% del bosque productivo (un tercio de la superficie) en forma de islas, tratando de resguardar las características bióticas y abióticas del bosque primario (Retención Agregada, RA) y un 10% adicional ($15 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ de área basal) en forma de árboles aislados entre las islas de bosque (Retención Dispersa, RD). En la Figura 1.2 se presenta de forma esquemática las estrategias de RA y RD según han sido definidas por Martínez Pastur & Lencinas (2005), mientras que en la Figura 1.3 corresponde a una fotografía *in situ* donde se pueden observar los dos tipos de retención. El propósito de las prácticas forestales mediante retención variable (RV) es mantener la sustentabilidad y la biodiversidad del bosque primario (Martínez Pastur *et al.*, 2007; 2009).

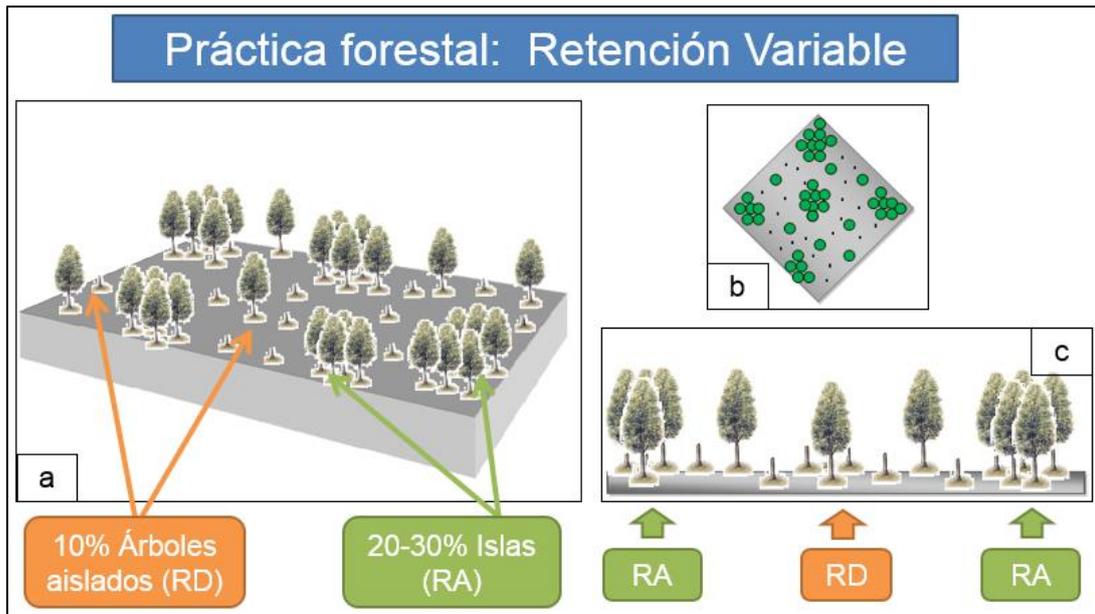


Figura 1.2: Esquema y componentes de la Retención Variable. a) Porcentajes de árboles remanentes que quedan en pie en Retención Dispersa y Retención Agregada. b) Vista esquemática cenital de la Retención Variable. c) Perfil de la Retención Dispersa en la parte central del esquema y Retención Agregada en los bordes.



Figura 1.3: Árbol remanente en la Retención Dispersa en Ea, Los Cerros, al fondo se puede observar la Retención Agregada.

1.4. Objetivo General

Evaluar la posible alteración de los ciclos biogeoquímicos en bosques de *N. pumilio* de Tierra del Fuego debido al aprovechamiento forestal mediante un sistema de regeneración con Retención Variable (dispersa y agregada) luego de 1 y 5 años del aprovechamiento y en relación a bosques primarios sin intervención, con el fin de cuantificar los cambios en el suelo y la dinámica de nutrientes en dichos bosques.

Objetivos específicos

- 1) Caracterizar las propiedades físico-químicas del suelo y la estructura forestal y el sotobosque en el sitio de estudio.
- 2) Evaluar la descomposición de la materia orgánica fresca (mantillo) y la liberación de sus elementos.
- 3) Evaluar la disponibilidad, mineralización e inmovilización del N en la materia orgánica del suelo.
- 4) Determinar parámetros microbiológicos a través de la biomasa y de la respiración microbianas del suelo.

1.5. Hipótesis

H1: Las prácticas forestales por medio de RV generan cambios en las propiedades físico-químicas del suelo, en la estructura forestal y en el sotobosque, afectando al ciclo de nutrientes en los bosques de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego.

H2: Los cambios que en las condiciones iniciales del bosque supone el aprovechamiento forestal mediante RV afectan de forma desigual a la descomposición, a la mineralización/inmovilización del N y a la biomasa y respiración microbianas que ocurren en el suelo, lo cual depende de la práctica de aprovechamiento y del tiempo transcurrido desde la intervención.

1.6. Predicciones

Características físico-químicas del suelo, estructura forestal y sotobosque

P1: La alteración de las propiedades físicas del suelo es mayor en los suelos con RD con respecto a aquellos con RA o de los bosques sin intervención (BP). A su vez, a menor tiempo de intervención (1 año) los valores de las propiedades físicas son mayores.

P2: La alteración de la fertilidad del suelo (propiedades químicas) es mayor en los sitios con RA y sin intervención que en sitios con RD. En sitios con mayor tiempo de intervención (5 años) las propiedades químicas aumentan.

P3: Los datos biométricos de estructura forestal son menores en las RD con respecto a las RA y BP. Asimismo, en las RD hay una mayor presencia de especies vegetales que conforman el sotobosque producto de la abertura del dosel, que aumentan con el tiempo de intervención.

Descomposición y liberación de elementos

P1: La descomposición y la liberación de elementos son mayores en los suelos de los bosques con RD respecto a aquellos con RA o los suelos de BP.

P2: La tasa de descomposición final es más lenta en los suelos del sitio aprovechado hace 5 años.

P3: La pérdida de materia orgánica es más rápida en los suelos de bosques aprovechados con RD que en los suelos que se aprovechan mediante RA o los suelos del BP. Además, el incremento del tiempo desde la intervención promueve una descomposición más lenta de la materia orgánica.

Mineralización e inmovilización del N

P1: La mineralización neta de la materia orgánica es mayor en los suelos de bosque aprovechados con RD que aquellos con RA o sin aprovechamiento (BP).

P2: La mineralización potencial de la materia orgánica es mayor en suelos de bosque aprovechados mediante RA que en los suelos del BP.

P3: La mineralización neta de N es menor en los suelos de bosque para los que ha transcurrido más tiempo desde el aprovechamiento (5 años).

Biomasa y respiración microbianas

P1: La biomasa y la respiración microbianas son menores en los suelos de bosque aprovechados mediante RD que en los suelos de RA o que en los suelos de BP.

P2: La biomasa y la respiración microbianas son mayores en los suelos de bosque para los que transcurrido más tiempo desde el aprovechamiento forestal (5 años).

Capítulo 2

2. Descripción del sitio de estudio y diseño de campo

2.1. Características generales de la región de estudio

2.1.1. Descripción y ubicación

A diferencia de lo que ocurre en la Patagonia continental, donde el límite entre el bosque y la estepa es abrupto, en la Isla Grande de Tierra del Fuego existe un ecosistema muy particular constituido por bosques aislados y puros que se alternan con áreas de estepa húmeda y extensos mallines o vegas que, en zonas más deprimidas, dan lugar a turberas (Oliva et al., 2001). La presente tesis sitúa su estudio en esta región ecológica que recibe el nombre de Ecotono (Moore, 1983; Catalano & Fernández 1986). La misma comprende alrededor de 500.000 ha, representando aproximadamente el 25 % de la superficie argentina de la Isla (Figura 2.1). Se extiende en la dirección norte-sur desde el sur del Río Grande donde limita al norte con la estepa magallánica hasta la zona de la Cordillera de los Andes, y en la dirección oeste-este desde el límite con Chile hasta el océano Atlántico (Collado 2007).

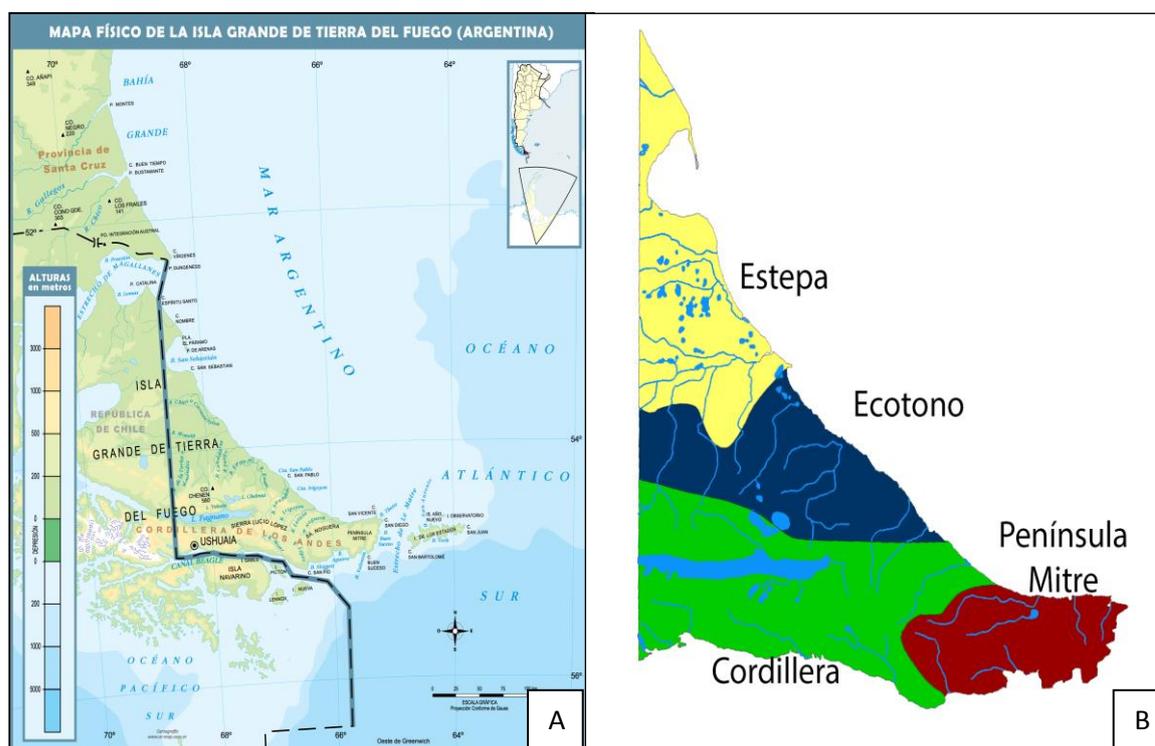


Figura 2.1: A) Ubicación geográfica de la Isla Grande de Tierra del Fuego (extraído de <http://mapoteca.educ.ar/mapa/isla-grande-de-tierra-del-fuego/>).

B) Regiones ecológicas del sector argentino de la Isla Grande de Tierra del Fuego.

2.1.2. Clima

El clima dominante de la Isla Grande de Tierra del Fuego, incluyendo la zona de bosques, es templado subpolar oceánico según la clasificación de Köppen. El centro de la Isla, debido a su lejanía al mar, se caracteriza por presentar condiciones más continentales que otros sectores de la misma. De esta forma, constituye la zona de mayor amplitud térmica, con temperaturas mínimas capaces de causar heladas debido a las condiciones nocturnas de relativa calma y baja humedad atmosférica, llegando a observarse temperaturas medias bajo cero a mediados del invierno. En esta zona las variables climáticas son, en general, más extremas que en áreas de costas, con veranos más cortos y fríos e inviernos largos. Las nevadas son frecuentes y persistentes a lo largo del periodo invernal. La temperatura media del mes más frío es -4°C y la del más cálido es 10°C , respectivamente (Tukhanen, 1992; Frangi & Richter, 1992; Oliva *et al.*, 2001; Coronato, 2007).

Las precipitaciones medias anuales suelen ser del orden de los 400-500 mm (Oliva *et al.*, 2001), y se producen como remanentes de los frentes provenientes del SO-O o por la entrada de masas húmedas por el NE desde el océano Atlántico, produciendo éstas últimas densas nieblas (Coronato, 2007). Registros tomados por Iturraspe *et al.*, (1989) indican que las lluvias se distribuyen en forma uniforme a lo largo de todo el año, coincidiendo con lo expuesto por Moore (1983) y Tuhkanen *et al.*, (1989-1990), quienes atribuyen esta regularidad en las precipitaciones a la dinámica de los vientos de la región.

La Isla se encuentra ubicada en la faja latitudinal de los vientos del oeste que soplan fuerte y persistentemente todo el año (Prohaska, 1976), alcanzando en la zona de estudio una velocidad promedio 8.5 km/h aunque son más veloces en primavera y verano que en invierno, pudiendo llegar a alcanzar ráfagas máximas de 76 km/h durante las tormentas (Iturraspe *et al.*, 1989).

La alta nubosidad es un elemento muy característico en la Isla, con una tendencia creciente hacia el sur. El área bajo estudio permanece gran parte del año con cielo nublado. La distribución anual de la nubosidad presenta los máximos en diciembre- enero y los mínimos en julio-agosto (Vukasovic *et al.*, 2004).

2.1.3. Geología y geomorfología

Durante el Cuaternario la región ha estado sujeta a la fuerte influencia de los procesos glaciares, que han determinado en gran medida la geomorfología de esta zona del territorio fueguino (Rabassa *et al.*, 2000; Rabassa & Coronato, 2007). Las estribaciones septentrionales de la Cordillera de los Andes en Tierra del Fuego dieron origen a un sis-

tema de colinas dispuestas en sentido general SO-NE. Se tratan de colinas de baja altitud (100 a 250 m.s.n.m.), típicas del modelado fluvio-glacial y formadas por rocas sedimentarias marinas del Terciario (Coronato, 2007). Estas colinas presentan cumbres redondeadas y laderas de pendiente media a suave y forma convexa, pero se hacen más abruptas en los faldeos de los cerros (Asancaic & Frkovic, 1962). Cada sistema de colinas culmina en la costa Atlántica donde forma cabos o promontorios. Entre las colinas se desarrollan amplios valles de fondo plano por los que fluyen los ríos que desaguan a la vertiente norte de los diversos lineamientos de los Andes fueguinos, y que desembocan en la costa atlántica (Coronato, 2007). Así, en esta región ecotonal el paisaje se encuentra dominado por las formas planas o débilmente onduladas (Figura 2.2), particularmente a lo largo de los valles de los ríos Fuego y Ewan en donde los sedimentos glaciares se han depositado masivamente (Rabassa & Coronato, 2007).



Figura 2.2: Paisaje característico del Ecotono fueguino donde se puede observar un amplio valle dominado por vegetación herbácea turberas y colinas dominadas por bosques de *Nothofagus*.

2.1.4. Suelos

Los suelos de la región en la que se encuentra el área de estudio fueron caracterizados por varios autores (Frederiksen, 1988; Tuhkanen *et al.*, 1989-1990; Donoso, 1990; Godagnone & Irisarri, 1990; INTA, 1991). En general se caracterizan por su elevada complejidad, ya que poseen gran variabilidad de geformas, materiales originarios y vegetación. El material original de estos suelos está formado en gran parte por sedimentos de origen glacial, geológicamente recientes (Pisano, 1975; Arroyo *et al.*, 1995), derivados de distintos tipos de rocas metamórficas.

Panigatti (2010) efectuó una síntesis del conocimiento de los suelos de Argentina citando para la Isla Grande de Tierra del Fuego, de acuerdo con la clasificación de Soil Taxonomy (2006), a los siguientes Órdenes: Inceptisoles, Molisoles, Spodosoles, Histosoles y Alfisoles. Por su parte, Del Valle (1998) cita para la Tierra del Fuego a los siguientes Órdenes y porcentaje de la superficie provincial que ocupan, de acuerdo con la clasificación del Soil Survey Staff (1997): Inceptisoles (37.4%), Molisoles (28.5%), Spodosoles (8.4%), Andisoles (7.6%), Histosoles (4.3%) y Alfisoles (2.3%). A su vez, los suelos de los bosques fueguinos han sido clasificados como Andisoles no-alofánicos, Spodosoles o Inceptisoles desaturados (Ferrer, 1981; Lanciotti *et al.*, 1993; Mazzarino *et al.*, 1998).

Los suelos desarrollados en el paisaje del Ecotono son poco profundos, bien provistos de materia orgánica (6-12%), no tienen alcalinidad ni salinidad y en general se encuentran bien drenados (Conde, 2008; Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). Sobre las colinas se desarrollan suelos sobre rocas arcillo-limosas, en contraste con los valles y terrazas cuyos suelos se desarrollan sobre gravas y arenas, lo cual da como consecuencia una marcada asociación de formas de relieve y tipo de vegetación (Coronato, 2007).

Conde (2008) y Peña-Rodríguez *et al.* (2013) han caracterizado los suelos en la zona de estudio. Específicamente estas caracterizaciones se llevaron a cabo en el sitio de muestreo (ver apartado 2.2). Sin embargo, dada la gran heterogeneidad que presentan los suelos del Ecotono, en este estudio se realizó una breve descripción de dos perfiles correspondientes a suelos no perturbados, asociados específicamente al área de muestreo (LC1-3 y LC5-C). En ambos casos se trata de suelos de escasa profundidad (45 cm), presentándose en la Tabla 2.1 algunas de sus características.

Tabla 2.1: Características edáficas de los perfiles de suelo muestreados en la Ea. Los Cerros

Perfil	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m.)	Horizonte	Profundidad (cm)	% Arena	% Limo	% Arcilla
LC1-3	S 54° 52' 20.6" W 67° 35' 00.1"	183	O	0-3	-	-	-
			A	3-6	29,6	42,5	27,9
			Bw	6-29	52,0	14,0	34,0
			C	29-45	52,7	24,4	22,9
LC5-C	S 54° 23' 22.1"W 67° 52' 39.0"	141	O	0-2	-	-	-
			A	2-12	38,8	30,0	31,2
			AB	12-18	43,2	26,1	30,7
			Bw	18-30	60,0	12,6	27,4
			2C	30-45	51,1	29,8	19,1

El desarrollo completo de ambos perfiles mostró una secuencia de horizontes semejante, indicando que se trata de suelos con un escaso o moderado grado de evolución

y cuya clasificación orientativa siguiendo la IUSS (2006) sería Cambisols endoléptico. Los horizontes O están muy bien representados en los suelos de *N. pumilio* y muestran un elevado contenido de materia orgánica coherente con lo esperado en suelos de bosque. El horizonte A presentan una notable influencia del aporte de materia orgánica, más o menos humificada, procedente del horizonte O. El horizonte de transición AB se localiza en una parte del perfil donde se observan tanto rasgos atribuibles a los horizontes A como al horizonte B subyacente, si bien los niveles de materia orgánica son menores que el horizonte A y la estructura presenta una mayor similitud al horizonte B. El horizonte Bw presenta claras evidencias de procesos de alteración resultantes de la prolongada actividad de la meteorización del material de partida del suelo, dando lugar a la neoformación de arcillas o la diferenciación de la estructura con respecto al horizonte C. La presencia del horizonte 2C en el perfil LC5-C indica la existencia de una discontinuidad marcada por la existencia a esta profundidad de gravas de diferente morfología a las existentes en los niveles suprayacentes (Figura 2.3).

La textura de los suelos analizados textural es franco-arcillosa en los horizontes A y transición AB y algo más fina, franco-arcillo-arenosa, en los horizontes Bw de ambos perfiles y en el horizonte C del suelo LC1-3. Por el contrario, la textura más gruesa, franca, la presenta el horizonte C del perfil LC5-C.

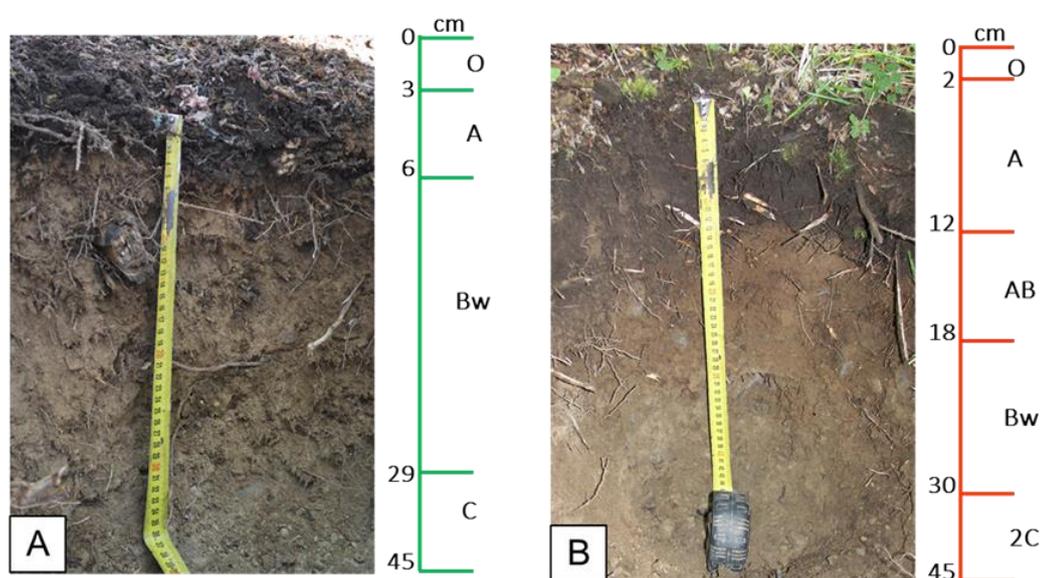


Figura 2.3: Perfiles de suelos muestreados en la Ea. Los Cerros. A) Perfil LC1-3. B) Perfil LC5-C.

2.1.5. Vegetación

La vegetación se presenta en mosaico de isletas boscosas y praderas que determinan un paisaje de características particulares (Collado 2007) (Figura 2.4).



Figura 2.4: Mosaico de isletas boscosas y praderas característico del Ecotono fueguino.

Las zonas altas del terreno colinado corresponden a bosques caducifolios mono-específicos de *N. pumilio* y *N. antartica*, mientras que sobre las planicies y en los valles amplios y pocos profundos, y en general las porciones más deprimidas del relieve, domina la vegetación herbácea que da lugar a pastizales, vegas y turberas (Collado 2007).

Los bosques del Ecotono cubren el 44% de la superficie de la región (Collado, 2007), siendo el bosque de *N. antartica* el que domina en la región pudiendo ser observado en contacto o en mosaico con *Festuca gracillima* (coirón) o en contacto con el bosque de *N. pumilio*, ocupando los valles por debajo de éste (Roig, 1998). Los límites entre ambas comunidades boscosas son netos, con una transición de escasos metros y contrastante. El bosque de *N. pumilio* aparece sólo en los sectores más elevados, de suelos más profundos, formando isletas de tamaño variable siempre rodeadas de bosques de ñire, haciéndose más frecuente y abundante hacia el sur de la región. En esta región el bosque de lenga posee gran importancia forestal maderera y en tal sentido se lo aprovecha. Esta región cuenta con el 18 % de los bosques puros de lenga de toda la Isla Grande (Collado, 2007).

El sotobosque del bosque de lenga en Tierra del Fuego es bastante pobre en especies, y en cobertura de las mismas, en relación a otros bosques templados del mundo.

La vegetación presente en el sotobosque está representada principalmente por los géneros *Osmorhiza*, *Dysopsis*, *Viola*, *Adenocaulon*, *Galium*, *Blechnum*, y *Ranunculus* en bosques cerrados y *Cardamine*, *Gunnera*, *Senecio*, *Cotula*, *Rubus*, *Acaena* y *Schizeilema* en zonas más abiertas y húmedas (Moore 1983). Además, existen numerosas especies exóticas con un alto grado de dispersión, entre ellas se encuentran *Cerastium fontanum*, *Rumex acetosella*, *Veronica serpyllifolia*, *Poa pratensis* y *Taraxacum officinale* (Moore & Goodall 1977, Collantes & Anchorena 1993).

La vegetación herbácea ocupa algo más de la mitad de la superficie del Ecotono, siendo el pastizal la formación vegetal más abundante, tanto sea de gramíneas como de ciperáceas (Collado, 2007). Entre las comunidades vegetales que ejercen de transición con la estepa, colindantes con los bosques o en los claros de los mismos encontramos: 1) Al norte limitando con la estepa aparece el Coironal (*Festuca gracillima*), se contacta con los bosques generalmente en mosaico (Roig, 1998). 2) Más al sur encontramos al brezal, una comunidad dominada por plantas leñosas y compuesta entre otras especies, por murtilla (*Empetrum rubrum*). 3) Por último la comunidad del matorral de “Mata negra” (*Chilotrimum diffusum*), acompañado de calafate (*Berberis buxifolia*) (Collado, 2007).

En los fondos de los amplios valles y acompañando a los cursos de agua, donde las condiciones de humedad del suelo son mayores, se encuentra otra formación vegetal denominada la “vega”. La vega está constituida predominantemente por especies herbáceas de gramíneas y ciperáceas, si bien en las zonas con anegamiento temporal o permanente la vegetación forma distintos tipos de turbales. Así se pueden distinguir los turbales de ciperáceas dominadas por el género *Carex* y los turbales dominados por *Sphagnum magellanicum*, formando comunidades no muy extensas y siempre cercanas al bosque de lenga u ocupando claros dejados por el mismo. En la formación de los turbales también es posible encontrar *Empetrum rubrum* y *Marsippospermum grandiflorum*, una juncácea que en determinadas condiciones puede cubrir totalmente al *Sphagnum* (Collado, 2007).

2.2. Sitio de muestreo y diseño de campo

El área de muestreo se ubicó en la Estancia Los Cerros situada entre los 54°18'28.6" y 54°24'29.1" de Latitud Sur y entre los 67°49'21.4" y 67°55'06.9" de Longitud Oeste. La estancia se encuentra ubicada a 10 km del Lago Yehuin y a 60 km de la ciudad de Tolhuin (Figura 2.5) y comprende una superficie de 8.598 ha de las cuales 4.647 pertenecen a bosques y 2.507 corresponden específicamente a bosques de lenga (datos suministrados por la Dirección de Bosques de la Provincia).



Figura 2.5: Ubicación de la Ea. Los Cerros

En la Ea. Los Cerros se ubica el aserradero Kareken cuya actividad está vinculada al aprovechamiento maderero de bosques nativos (Figura 2.6) y el cual está empleando la práctica forestal de Retención Variable (RV). Los bosques productivos de la zona pertenecen en su totalidad a bosques de *N. pumilio*, siendo en general bosques primarios maduros, con alta cobertura de copas y estructura irregular compuesta por innumerables parches coetáneos superpuestos, con varios estratos de copas y una enorme variedad de microambientes. El área de estudio estuvo sujeta a aprovechamientos hace algo más de 80 años, habiendo sido aplicado el floreo con diferentes intensidades. Posteriormente a esos aprovechamientos, sólo se extrajeron postes y piquetes para el establecimiento ganadero presente en el Lote (Vukasovic *et al.*, 2004).



Figura 2.6: Madera de lenga aserrada de los bosques de la Ea. Los Cerros.

La Ea. Los Cerros ha sido el primer lugar donde se implementó en forma productiva la RV en Tierra del Fuego en el año 2004 (Vukasovic et al., 2004; Martínez Pastur, et al., 2007). Para el presente estudio se eligió el sitio más antiguo (cuya explotación tuvo lugar hace 5 años) y el sitio más reciente de aprovechamiento que había al comenzar con la investigación (1 año). El estudio de campo fue llevado a cabo desde octubre de 2009 hasta octubre de 2011.

En octubre de 2009 se seleccionaron parcelas permanentes en los bosques de *N. pumilio* aprovechados mediante RV y bosques primarios sin intervención que se utilizaron como controles (BP). Dentro de los bosques aprovechados, se analizó la Retención Dispersa (RD) y la Retención Agregada (RA) y los tiempos desde el aprovechamiento (1 y 5 años) (Figura 2.7). De esta forma se tuvieron en cuenta 4 tratamientos: RD 1 año; RA 1 año; RD 5 años y RA 5 años. En los bosques aprovechados se seleccionaron 5 agregados (RA) en cada año de intervención colocando las parcelas en las orientaciones NE y NO y en el centro de los mismos, con el fin de evitar el efecto de borde. A fin de evaluar los sitios de corta propiamente dichos, se eligieron zonas con RD asociadas a los agregados en las que las parcelas fueron colocadas siguiendo la misma orientación que en los agregados con el objeto de captar la mayor heterogeneidad del lugar de corta. En las parcelas que actuaron a modo de control (BP) se ubicaron transectas siguiendo la misma orientación que en el bosque aprovechado (Figura 2.8).

El diseño de campo consistió en 10 réplicas para cada tratamiento y para el control (N=50). En la selección de las réplicas se tuvo como condición fundamental que las mis-

mas sean representativas del sitio donde se llevó a cabo el muestreo, teniendo en cuenta que la calidad de sitio según Martínez Pastur *et al.* (2002) sea similar en todos los sitios muestreados. Además, a fin de caracterizar cada una de las parcelas permanentes, se obtuvieron datos de altitud, pendiente, profundidad del horizonte más superficial y, para el caso de las parcelas con RD, la distancia al agregado. Los datos promedios para cada sitio son presentados en la Tabla 2.2.

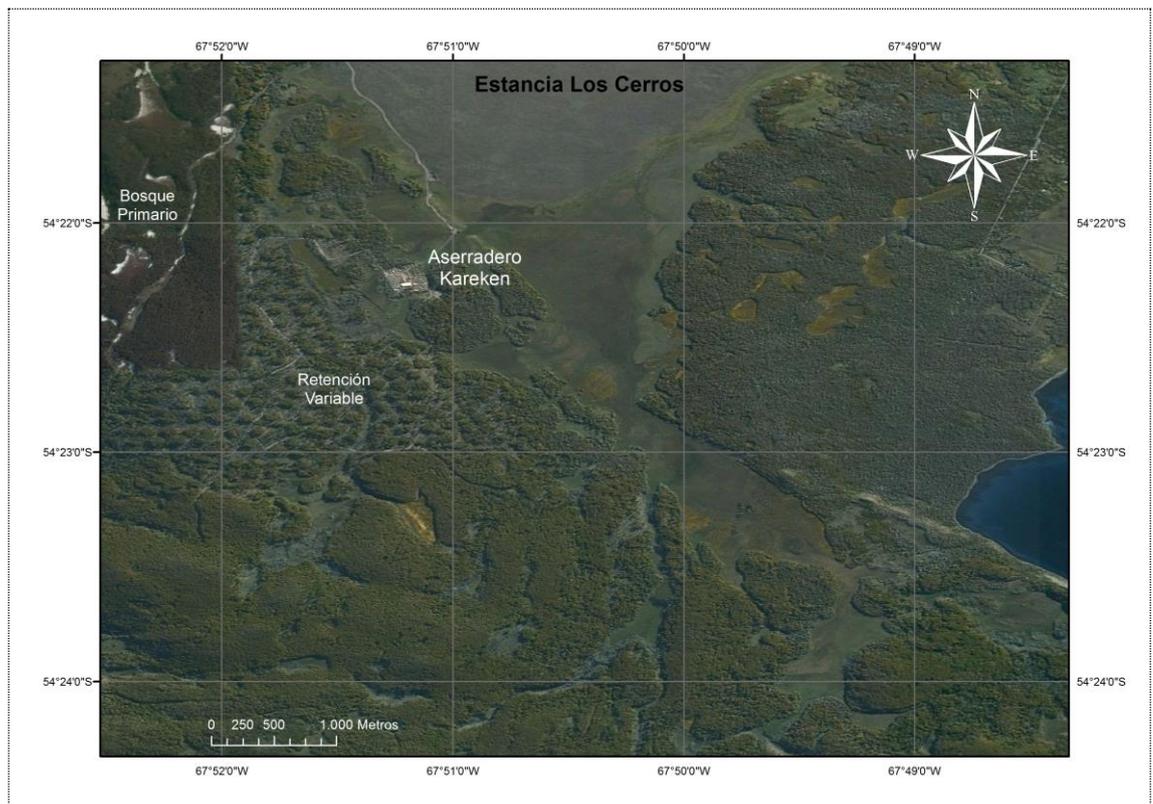


Figura 2.7: Ubicación de los sitios de muestreo

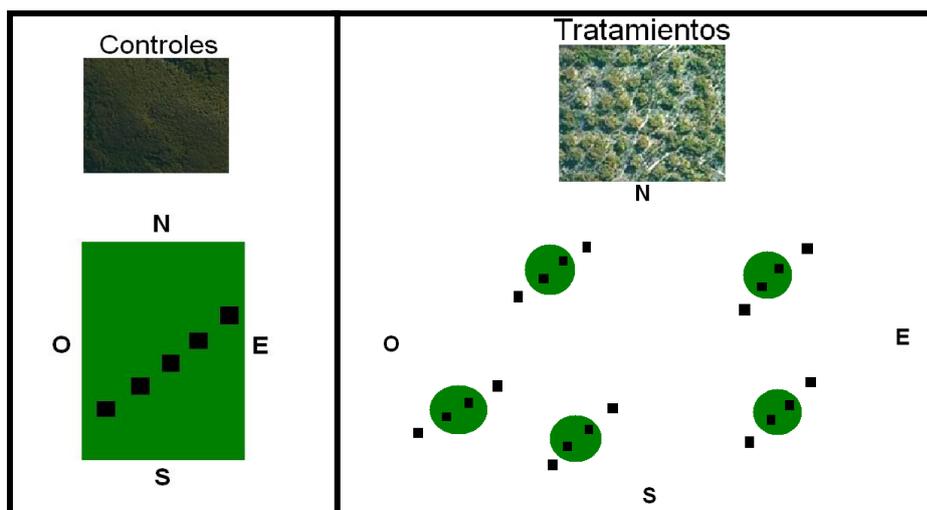


Figura 2.8: Representación esquemática de la ubicación y orientación de las parcelas.

Tabla 2.2: Características micro-topográficas de la zona de muestreo

Sitio	Altitud (msnm)	Pendiente (°)	Horizonte superficial (cm)	Distancia Agregado (m)
C	138	5,0	7,4	-
RD1	183	9,7	3,4	13,5
RA1	182	8,5	5,8	-
RD5	120	9,9	8,4	14,4
RA5	117	9,9	8,9	-

En este estudio, las propiedades del suelo y de la vegetación del bosque no alterado (BP) fueron utilizadas como condiciones de referencia a fin de compararlos con los sitios de 1 y 5 años luego de la intervención forestal. Hay dos principales asunciones para este enfoque de comparación no perturbado-perturbado: (i) que las parcelas de estudio fueron idénticas a tiempo cero y desde entonces no han sido afectadas diferencialmente por factores biológicos no relacionados con el tratamiento de la perturbación y que (ii) el clima se mantuvo sin cambios durante el estudio y fue similar para todos los sitios en estudio (Dyck & Cole, 1994).

Las variables que se determinaron en esta tesis fueron:

- Caracterización físico-química del suelo y de la vegetación (Capítulo 3).
- Descomposición de la materia orgánica del suelo y la liberación de sus elementos (Capítulo 4).
- Disponibilidad, mineralización e inmovilización del N (Capítulo 5).
- Biomasa y respiración microbianas (Capítulo 6).

Capítulo 3

3. Caracterización del sitio de estudio

3.1. Introducción

El suelo es el sostén del ecosistema forestal, en él se llevan a cabo múltiples funciones productivas y ambientales que sustentan a todo el sistema (Schoenholtza *et al.*, 2000). Algunas de esas funciones son: (1) promover el crecimiento de raíces de los árboles, (2) recibir, mantener, y abastecer de agua, (3) mantener, proporcionar y reciclar los nutrientes minerales, (4) promover el intercambio gaseoso óptimo con la atmósfera, (5) promover la actividad biológica y (6) recibir, conservar y liberar carbono (Burger & Kelting, 1999).

El aprovechamiento forestal puede causar cambios en el suelo afectando la sección más superficial del mismo en donde se almacena la mayor parte de nutrientes y en la cual se desarrolla la mayor parte de las raíces de los árboles (Smith & Norris, 1995). De esta forma las propiedades físicas del suelo pueden verse modificadas, en los sitios bajo aprovechamiento puede producirse la compactación del suelo aumentando la densidad aparente y el contenido volumétrico de agua del mismo (Froehlich, 1979; Greacen & Sands, 1980; Carr, 1987; Elliot *et al.*, 1998.; Williamson & Neilsen, 2000). Además, el aprovechamiento forestal también puede alterar significativamente algunas de las propiedades químicas del suelo (Schmidt *et al.*, 1996; Startsev *et al.*, 1998). Así, los suelos forestales de áreas aprovechadas pueden contener valores más bajos de pH, una menor concentración de K, Ca, P y Mg totales y saturación de bases, los cuales son indicadores de una calidad del sustrato más pobre. Estos cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo del bosque después de la cosecha pueden ser el resultado que se produce como consecuencia de la adición de material vegetal (madera y follaje) durante el aprovechamiento forestal, de la interrupción del aporte de hojarasca y del lavado del dosel, de cambios en la vegetación del suelo, de la mezcla de los horizontes del suelo (orgánico y mineral) por efecto de la tala y de la actividad de la maquinaria forestal, o de la aceleración de la descomposición de la materia orgánica y del lixiviado de los nutrientes (Schmidt *et al.*, 1996).

Algunas de las características físicas y químicas mencionadas son estáticas en el tiempo, otras son dinámicas en diferentes escalas de tiempo. Algunas se resisten al cambio en las prácticas de aprovechamiento forestal, mientras que otras cambian fácilmente de manera positiva y negativa. Si se cambian, algunas propiedades y procesos se recuperarán a diferentes tasas, mientras que otros serán irreversibles (Schoenholtza *et al.*, 2000). Sin embargo, cualesquiera que sean los objetivos asignados al aprovechamiento

del bosque, siempre se producirán modificaciones en el sistema original, las cuales suponen algún grado de artificialización (Caldentey *et al.*, 2000).

Por otro lado, al alterarse las características estructurales de las cubiertas vegetales también se modifica el ambiente físico del ecosistema, afectando a su productividad, a su diversidad biológica y a los patrones sucesionales (Lee, 1978; Brososfske *et al.*, 1997, Chen *et al.*, 1999; Decocq *et al.*, 2005. Además, dependiendo de la intensidad y distribución espacial de las intervenciones realizadas, habrá efectos sobre la dinámica de la regeneración natural y en la composición y desarrollo del sotobosque (Mitscherlich, 1981; Beek & Saenz, 1992).

En general, los suelos forestales de Tierra del Fuego se caracterizan por ser poco profundos, muy ricos en materia orgánica en los horizontes orgánicos, de reacción ácida a neutra, con una capacidad de intercambio catiónico moderada y una saturación en cationes básicos escasa (Nóvoa-Muñoz, 2007). La mayor parte de los nutrientes tienden a concentrarse en los horizontes orgánicos (niveles superficiales), por lo que las perturbaciones ocasionadas en el bosque tienen un impacto inmediato sobre la vegetación que soportan (Frangi *et al.*, 2004).

Si bien en Tierra del Fuego existen estudios de cómo las Retenciones Variables (RV) influyen en la vegetación comprobándose cambios en la diversidad y composición de especies que conforman el sotobosque y en la estructura forestal (Martínez Pastur *et al.*, 2002) se desconoce hasta el momento cómo estas prácticas de aprovechamiento pueden afectar las propiedades físicas y químicas de uno de los compartimentos vitales para el desarrollo y mantenimiento de los ecosistemas forestales, el suelo.

En dicho contexto, el objetivo del presente capítulo fue evaluar algunas de las propiedades físicas y químicas del suelo que podrían verse afectadas por el aprovechamiento forestal por RV como así también analizar los cambios en la estructura forestal y en el sotobosque después de 5 y 1 años luego del aprovechamiento. En este sentido tres preguntas fueron de interés responder: (1) ¿Cuáles son los efectos a corto plazo del aprovechamiento del bosque con RV sobre la compactación del suelo y sobre los macronutrientes en base a sus contenidos totales e intercambiables? (2) ¿Cómo cambia la estructura forestal del bosque después del aprovechamiento forestal? y (3) ¿Cómo varía la composición de especies vegetales del sotobosque como consecuencia del aprovechamiento forestal?

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Caracterización física y química del suelo

De las parcelas permanentes que se ubicaron en la zona de estudio (bosques primarios [BP]; retención dispersa 1 año [RD1]; retención agregada 1 año [RA1]; retención dispersa 5 años [RD5]; retención agregada 5 años [RA5]; (N=50; n=10) [ver *Diseño de muestreo capítulo 2*] se tomaron muestras del nivel más superficial del suelo con el fin de obtener una muestra compuesta representativa de cada parcela de estudio. Las muestras de suelo a caracterizar corresponden al piso forestal (horizonte O, del que se excluyó el subhorizonte Oi). En el caso de no encontrarse la capa de suelo correspondiente al piso forestal como consecuencia del cambio producido por las actividades forestales, se tomaron los 10 cm del horizonte más superficial que normalmente corresponde a un horizonte A.

Propiedades físicas

En cada una de las parcelas permanentes se determinó la densidad aparente (DA) utilizando el método de cilindro (Soriano Soto & Martí, 2004). (Figura 3.1 A). En el laboratorio se secó la muestra a 105°C durante 48 horas con el fin de eliminar la humedad presente en la muestra y se pesó. Se calculó la densidad aparente a partir de la expresión: $DA = \text{Masa del suelo seco a } 105\text{ }^{\circ}\text{C} / \text{Volumen del cilindro (cm}^3\text{)}$.

Asimismo se determinó el contenido volumétrico de agua (CV) *in situ* mediante una sonda de humedad del suelo (marca ICT International, modelo MP Kit) (Figura 3.1 B).

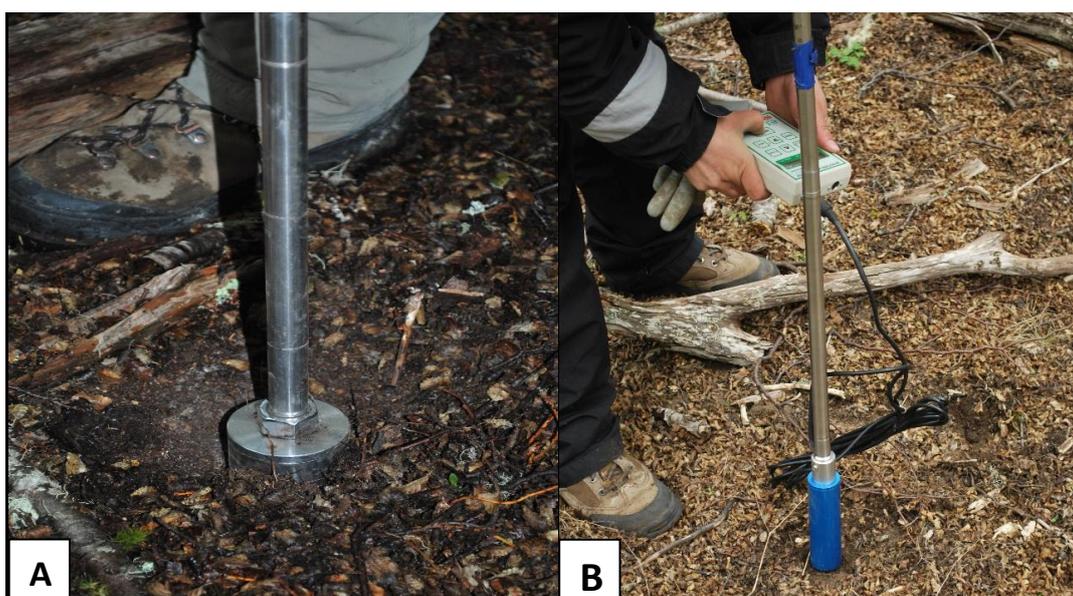


Figura 3.1: A) Medición de la densidad aparente y B) Medición del contenido volumétrico de agua en los sitios bajo estudio.

Propiedades químicas

Las muestras de suelo se secaron al aire, posteriormente fueron tamizadas a través de una malla de 2 mm y, finalmente, se conservaron en recipientes cerrados en un lugar oscuro y seco hasta el inicio de los análisis. En el caso de la determinación del contenido total de algunos elementos químicos (C y N), las muestras de suelo tamizado se molieron previamente en un mortero de ágata, se volvieron a secar en estufa a 60°C y se tamizaron por malla de 0,5 mm para eliminar partículas de mayor tamaño.

Las determinaciones analíticas de las muestras de suelo fueron realizadas en el Laboratorio de Ecología Terrestre del CADIC-CONICET en Ushuaia, y en los Laboratorios de Edafología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Vigo (Ourense) y de la Facultad de Biología de la Universidad de Santiago de Compostela (Santiago), estando ubicadas estas dos últimas instituciones en España.

La medición del pH en agua (pH) se realizó en las suspensiones de suelo en H₂O destilada (Gutián & Carballas, 1976) utilizando una relación suelo: disolución 1:2,5. La suspensión se agitó manualmente varias veces durante un periodo de 10 minutos tras el cual se procedió a la medición en pH-metro adecuadamente calibrado.

El contenido total de N y C fue determinado mediante la utilización de un autoanalyzer (modelo LECO CNS 2000). De los contenidos totales de C y N se calculó la relación C:N, parámetro ligado a la mineralización de la materia orgánica. Además, el contenido en materia orgánica se estimó multiplicando el valor de C total por el factor 1,724.

El contenido total de los elementos restantes (P, K, Ca y Mg) se realizó mediante Espectrometría de Fluorescencia de Rayos X de Energía Dispersiva (EMMA-XRF; Cheburkin & Shotyky, 1996). Para esta determinación, las muestras de suelo molidas se secaron a 105 °C y posteriormente se analizaron en los equipos de EMMA-XFR del servicio de la Red de Infraestructuras de Apoyo a la Investigación y al Desarrollo Tecnológico (RIAIDT) de la Universidad de Santiago de Compostela.

Para la determinación del P disponible (P_d) se empleó el método Bray-II (Bray & Kurtz, 1945). Este método utiliza como extractante una disolución compuesta por HCl 0,1 M y NH₄F 0,03 M que simula la capacidad extractiva de las plantas.

La caracterización de la Capacidad de Intercambio Catiónico efectiva (CICE) se llevó a cabo mediante la estimación de los cationes básicos y ácidos intercambiables mediante disoluciones salinas neutras.

Los cationes básicos intercambiables (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+}), se extrajeron mediante un protocolo modificado de Peech *et al.* (1947). La suma de los cationes básicos desplazados por el NH_4Cl constituye la suma de bases (SB).

En cuanto a los cationes ácidos intercambiables (Al^{3+} , Fe^{2+} y Mn^{2+}), su extracción se realizó tomando 10 g de suelo a los que se añadió 50 mL de una disolución de KCl 1M (Lin & Coleman, 1960).

El contenido de los diferentes cationes, tanto básicos como ácidos, se determinó mediante espectrofotometría de absorción atómica de llama, atendiendo a las condiciones de medida que se recomiendan para cada elemento. La capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICe), se estimó mediante la suma de los cationes básicos extraídos con NH_4Cl y de los cationes ácidos extraídos con KCl. El porcentaje de saturación de bases (SB) se calcula mediante el cociente definido por la suma de los cationes básicos intercambiables y la CICe.

3.2.2. Caracterización de la vegetación

Estructura forestal

En cada una de las parcelas permanentes se caracterizó la estructura del bosque a través de biometría forestal básica, tanto del dosel remanente de las RV como del bosque primario. Para ello se estimó área basal (m^2/ha); diámetro promedio a 1,3 m de altura (cm); altura dominante (m); fase de crecimiento de los árboles (crecimiento óptimo, envejecimiento, desmoronamiento); densidad (ind/ha) y calidad de sitio (Martínez-Pastur *et al.*, 1997).

El Área Basal (AB) se define como el área correspondiente a una sección transversal del fuste a 1,3 m de altura, y a nivel de rodal es la sumatoria de éstas secciones en una hectárea (Prodan *et al.*, 1997). Para su determinación a nivel de parcela se utilizó el método del radio variable o de Bitterlich, por medio de conteo angular utilizando un dendrómetro de factor $K=6$ (en RA y BP) y $K=2$ (en RD) (Clutter *et al.*, 1983; Bitterlich, 1984). El AB por hectárea utilizada para definir el grado de ocupación del sitio (Prodan *et al.*, 1997), se utilizó para realizar el cálculo del volumen de madera.

El diámetro promedio a 1,3 m de altura (DAP) se determinó con forcípula. El diámetro promedio de un rodal, que es utilizado comúnmente para realizar cálculos, extraer conclusiones y efectuar comparaciones sobre estructura, en general cobra mayor importancia en rodales coetáneos donde se caracteriza la distribución diamétrica del mismo (Prodan *et al.*, 1997). El DAP se utilizó también para el cálculo del Volumen Total con

Corteza (VTCC), el mismo indica la productividad de un rodal (McDill & Amatesis, 1992). El VTCC se refiere al volumen del fuste y de las ramas hasta un diámetro de 5 cm y se estimó mediante las metodologías y ecuaciones de Peri *et al.*, (1997); Cellini *et al.*, (2000) y Martínez Pastur *et al.*, (2000c; 2000b).

Asimismo, en cada parcela se determinó la altura dominante (AD) la cual se midió con clinómetro y distanciómetro láser (Trupulse 200B) y fue definida por la altura total promedio de los 3-4 árboles más altos por parcela. Asimismo la AD fue utilizada para la determinación de la calidad de sitio (CS). La CS es la capacidad de un área determinada para el crecimiento de los árboles en respuesta a la totalidad de condiciones ambientales existentes en ese lugar (Prodan *et al.*, 1997). Para el cálculo de la CS se utilizaron las ecuaciones y clasificaciones propuestas por Martínez Pastur *et al.*, (1997) (Tabla 3.1).

Tabla 3.1: Rango de alturas para Calidad de Sitio (CS)

AD (m)	CS
< 27,5	I
24-27,5	II
20,5-24	III
17-20,5	IV
>17	V

Las fases de desarrollo son las etapas del ciclo de desarrollo natural del bosque de lenga de duración variable, las cuales se asocian a rangos de edades determinadas y a estructuras particulares y pueden ser reconocidas mediante la morfología de la corteza (Schmidt & Urzúa, 1982). Estas etapas comienzan con la del crecimiento óptimo inicial (COI), caracterizada por poseer una corteza lisa a lo largo del tronco, luego el crecimiento óptimo final donde la corteza comienza a resquebrajarse (COF). Esta fase comprende desde los 60 a 140 años de la planta. En la fase de envejecimiento (E) la corteza se encuentra agrietada y formando placas comprendiendo un rango de edad entre los 140 y 220 años. La fase de desmoronamiento (D) se caracteriza por el desprendimiento de la corteza y las hendiduras profundas a lo largo del tronco alcanzando aproximadamente los 400 años de edad. Las fases de desarrollo se estimaron a través de la observación de estas características morfológicas (Figura 3.2).



Figura 3.2: Fases de crecimiento de *N. pumilio* de acuerdo con Schmidt & Urzúa (1982). COI) Crecimiento óptimo inicial. COF) Crecimiento óptimo final. E) Envejecimiento. D) Desmoronamiento.

Cobertura y sotobosque

En cada una de las parcelas donde se determinaron las características del suelo y la estructura forestal se midió la cobertura del piso forestal, discriminando por grupos taxonómicos de especies vegetales y evaluando los porcentajes correspondientes a sotobosque, hojarasca, residuos finos y gruesos (ramas con diámetro inferior y superior a 5 cm respectivamente) y suelo desnudo. La densidad de plantas superiores e inferiores se determinó por el recuento de los individuos de cada especie.

Para caracterizar cualitativa y cuantitativamente el sotobosque se establecieron parcelas conformadas por dos subparcelas (0,5 x 0,5 m) dispuestas en las orientaciones NE y NO. Los muestreos en el sotobosque se realizaron en dos ocasiones durante la estación de crecimiento (octubre-febrero) en las dos temporadas en las que se llevó a cabo este estudio, 2009-2010 y 2010-2011, a fin de registrar las variaciones que se podrían producir a lo largo del periodo de estudio.

En cada subparcela de 0,25 m² se identificó la biodiversidad de las especies vegetales, se identificaron taxonómicamente las especies superiores presentes. Las plantas inferiores se clasificaron de acuerdo a los grandes grupos taxonómicos (pteridofitas, briófitas y hepáticas).

3.2.3. Análisis estadísticos

Los datos de las características de suelo y de la vegetación se evaluaron a través de un Análisis de la varianza (ANOVA) unifactorial. Cuando se detectaron diferencias significativas, se realizó un análisis de comparación múltiple usando test de Tukey con un nivel de confianza de $p \leq 0.05$. La normalidad de la distribución de los datos se probó usando el test de Shapiro-Wilks modificado. La igualdad de varianzas se determinó me-

diante un ANOVA de los residuos absolutos. En el caso en el que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, los datos fueron transformados $y=\log(x+1)$ (Zar, 1996). Los valores medios e intervalos de confianza transformados se retransformaron para traducirlos en la escala de la variable original. Dado que estadísticamente no tiene sentido retransformar desvíos, varianzas o errores estándar, es por eso que para el caso donde se tuvo que aplicar transformaciones se estimaron los intervalos de confianza y no el error estándar. Cabe aclarar que las medias retransformadas no son estimaciones insesgadas de la media de la variable original y que los intervalos de confianza retransformados, por su parte, son siempre asimétricos.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R Development Core Team (2013).

3.3. Resultados

3.3.1. Caracterización física y química del suelo

Propiedades físicas

Los valores medios de la densidad aparente (DA) del suelo se mantuvieron entre 0,58 y 0,74 gr cm³ en RD5 y RD1 respectivamente (Figura 3.3 A). En los suelos de las parcelas RD5 y BP, los valores de la DA fueron significativamente más bajos con respecto al sitio con impacto más reciente (RD1), mientras que RA1 y RA5 presentaron valores intermedios de DA ($F=3,90$; $p=0,008$).

El contenido volumétrico de agua (CV) en los suelos de los sitios estudiados presentó diferencias significativas entre los mismos ($F=6,71$ $p=0,0001$), siendo los correspondientes a la parcela RD1 mayores que el resto. Las medias del CV obtenidas estuvieron comprendidas entre el 45,7% en RD1 y el 32,7% en RA5 (Figura 3.3 B).

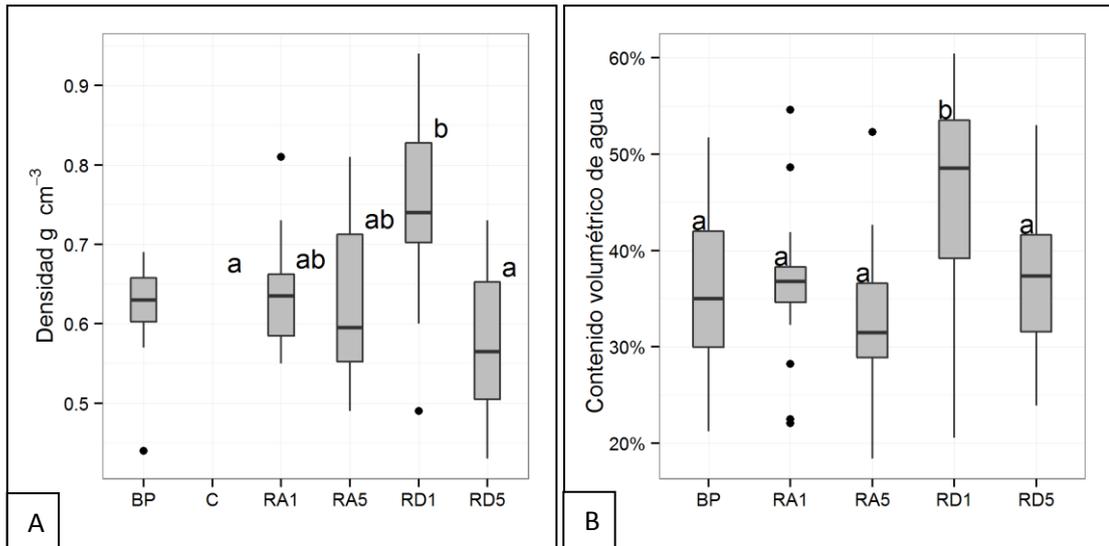


Figura 3.3: A) Densidad aparente (gr cm³) y B) Contenido volumétrico de agua (%) en los sitios bajo estudio.

Propiedades químicas

Los suelos analizados presentaron un carácter moderadamente ácido, con valores medios de pH en agua que variaron entre 5,3 y 5,7. Los suelos de las parcelas RD1 presentaron valores de pH en agua más bajos que el de suelos del resto de parcelas ($F=2,79$ $p=0,0374$), así como también una mayor dispersión de los datos (Figura 3.4).

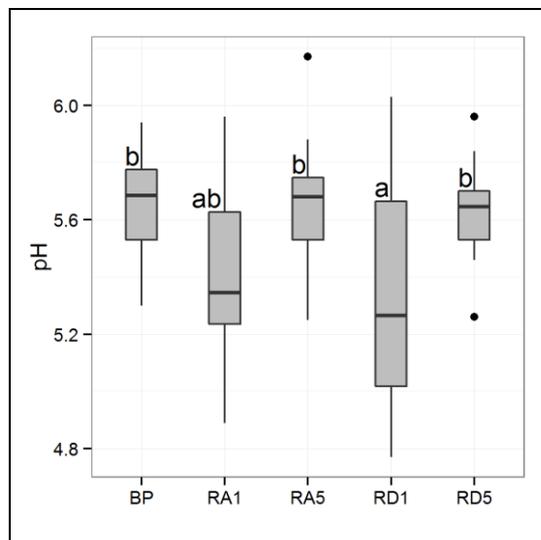


Figura 3.4: Valores del pH en agua de los suelos obtenidos en cada uno de los sitios bajo estudio

En relación al contenido total de los macronutrientes determinados, los resultados se presentan en la Tabla 3.2. El contenido medio de C orgánico total en los suelos de los sitios estudiados mostró un intervalo entre 114 y 153 g kg⁻¹, mientras que para N estos valores variaron entre 6,2 y 7,9 g kg⁻¹. Tanto para C total como para N los valores más elevados correspondieron al sitio sin aprovechamiento forestal (BP), mientras que los más bajos los presentó el sitio de impacto más reciente (RD1). La relación C/N presentó

valores relativamente elevados, variando entre 17,6 y 19,2. Los valores medios para Ca total estuvieron comprendidos entre 15,9 y 21,2 g kg⁻¹ que lo convierten en el catión metálico más abundante, mientras que los intervalos de K y Mg totales fueron más estrechos (13,1-14,4 y 7,2-8,3 g kg⁻¹, respectivamente). Ningunos de estos parámetros mostraron diferencias estadísticamente significativas en función del sitio, si bien en la mayoría de los casos los suelos del sitio RD1 presentaron los valores medios más bajos a excepción del Mg. Por el contrario, para el P total se obtuvieron diferencias significativas entre los sitios evaluados. Así, los suelos del sitio RD1 presentaron los valores más bajos de P total (1,44 g kg⁻¹) mientras que los más elevados se obtuvieron en el sitio RA5 (2,58 g kg⁻¹). No obstante, los valores medios de P disponible (P_d) en los suelos estudiados no mostraron diferencias significativas entre los sitios evaluados, presentando un valor mínimo de 235 mg kg⁻¹ y un máximo de 334 mg kg⁻¹.

Tabla 3.2: Valores medios de los contenidos totales de los macronutrientes analizados en los pisos forestales de sitios con y sin aprovechamiento forestal.

Sitio	C	N	K	Ca	P	Mg	C/N	P _d
BP	153,3	7,9	13,1	21,2	2,3 b	7,2	19,2	334
RA1	116,3	6,2	13,7	15,9	1,9 ab	7,8	18,8	287
RA5	134,6	7,6	14,3	18,2	2,6 b	7,7	17,6	307
RD1	113,8	6,4	13,5	15,9	1,4 a	8,3	18,1	245
RD5	115,3	6,5	14,4	17,2	1,8 ab	8,0	17,6	235
F	1,92	2,18	2,45	1,15	4,8	0,16	0,71	1,83
p	0,12	0,09	0,06	0,34	0,003	0,96	0,59	0,14
ES	12,34	1,08	333,29	2043,34	199,82	1013,59	0,87	30,9

La unidad utilizada para las concentraciones totales de nutrientes se encuentra expresada en g.kg⁻¹, para el P disponible (P_d) la unidad está expresada en mg.kg⁻¹. Las diferencias significativas encontradas se encuentran resaltadas en negrita y están representadas por letras diferentes, de acuerdo al test de Tukey (p<0,05). ES corresponden a los errores estándar.

En la Tabla 3.3 se puede observar la capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICe) de las muestras de suelos estudiadas. El Ca²⁺ fue el catión dominante en el suelo del bosque, independientemente de los sitios, seguido de Mg²⁺, K⁺, Na⁺ y Mn²⁺. Los valores de Al y Fe intercambiables siempre estuvieron por debajo del nivel de determinación estipulado en 0,11 cmol_c kg⁻¹, de ahí su ausencia en la Tabla 3.3. Los niveles medios de Ca²⁺ variaron entre 21 y 28 cmol_c kg⁻¹, no encontrándose diferencias significativas entre los sitios de estudio. Tampoco se encontraron diferencias significativas para Mg²⁺ entre los sitios de estudio, los valores medios para este catión presentaron un intervalo entre 4 y 6 cmol_c kg⁻¹. En cuanto al Mn²⁺ intercambiable, los valores medios estuvieron compen-

didos entre 0,09 y 0,13 cmol_c kg⁻¹, no encontrándose diferencias significativas entre los sitios de estudio. Los cationes básicos monovalentes (Na⁺ y K⁺) fueron mucho menos abundantes que los divalentes, encontrándose diferencias significativas entre los sitios. Así, los valores medios de Na⁺ variaron entre 0,3 y 0,5 cmol_c kg⁻¹, siendo mayores en RD1 y RA1 con respecto al resto de los sitios (F= 11,58 p= 0,0001). En relación con los valores de K⁺ intercambiable, los valores medios presentaron un intervalo de variación entre 1,1 y 1,8 cmol_c kg⁻¹, siendo en BP y RA5 los sitios que presentaron los valores más altos con respecto a RD5 (F=6,16 p=0,0001).

Dado el elevado contenido de Ca intercambiable en todas las muestras de suelo analizadas, la SB y la CICE se vieron notablemente influenciadas por los valores de este elemento. Los valores medios para ambos parámetros estuvieron comprendidos entre 28 y 36 cmol_c kg⁻¹, no se encontrándose diferencias significativas entre los sitios estudiados.

Tabla 3.3: Valores medios de los cationes intercambiables, de la suma de bases (SB) y de la capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE) en el piso forestal de los suelos de los sitios estudiados.

Sitio	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Mn ²⁺	Na ⁺	K ⁺	SB	CICE
BP	27,8	6,2	0,12	0,35 a	1,7 bc	36,1	36,2
RA1	23,6	4,8	0,1	0,45 b	1,4 abc	30,3	30,4
RA5	25	4,9	0,11	0,34 a	1,8 c	32,1	32,2
RD1	21,3	4,9	0,13	0,46 b	1,3 ab	28	28,1
RD5	23,4	4,1	0,09	0,29 a	1,1 a	29	29,1
F	1,5	2,44	1,06	11,58	6,16	1,75	1,76
p	0,22	0,06	0,39	0,0001	0,0001	0,1563	0,1546
ES	1,95	0,48	0,02	0,02	0,12	2,41	2,41

Las unidades para los cationes intercambiables se encuentran expresadas en cmol_c kg⁻¹. Las diferencias significativas encontradas se encuentran resaltadas en negrita y están representadas por letras diferentes, de acuerdo al test de Tukey (p<0,05). ES corresponden a los errores estándar.

3.3.2. Caracterización de la vegetación

Estructura forestal

Los datos de la estructura forestal obtenidos en las parcelas de estudio se presentan en la Tabla 3.4. Se puede observar que la fase crecimiento dominante fue la de envejecimiento (E), en todos los sitios más del 60% de los individuos muestreados se encontró en esta fase de crecimiento. Las fases restantes estuvieron representadas entre un 6,7%

a 28,6% para desmoronamiento según la parcela evaluada, y entre un 0% a 26,7% para crecimiento óptimo.

El sitio de RV de 5 años presentó el valor significativamente más alto de AD y una mejor calidad de sitio. Para el DAP no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los sitios analizados, mientras que parámetros como el AB, la densidad y el VTCC de las parcelas con RD presentaron valores significativamente menores que en las parcelas sin aprovechamiento forestal (BP) y con RA.

Tabla 3.4: Análisis de la varianza de las mediciones biométricas realizadas en la zona de muestreo. Se presentan las medias, cada valor como un promedio de n=10.

Sitio	Fase (C-E-D)	AD (m)	CS (1-5)	AB (m ² /ha)	DAP (cm)	Densidad (ind/ha)	VTCC (m ³ /ha)
BP	E	21,5a	3,2c	66b	54,3	414,9cd	723,9b
RD1	E	21,9ab	3,1bc	21,4a	59,4	119,7ab	300,6a
RA1	E	21,9ab	3,1bc	66b	53,4	549,4d	761b
RD5	E	23,7bc	2,4ab	16,2a	61,4	77,7a	241,1a
RA5	E	24,4c	2,2a	54b	56,6	314,2bc	705,1b
F	-	6,99	6,4	30,4	2,16	12,6	29,0
p	-	0,0002	0,0003	<0,0001	0,09	<0,0001	<0,0001
ES	-	2,38	0,30	193,33	52,59	31237,39	22099,45

Fase: fase de desarrollo; C: crecimiento óptimo; E: envejecimiento; D: desmoronamiento; AD: altura dominante; AB: área basal; DAP: diámetro a 1,3 m; VTCC: volumen total con corteza. Las diferencias significativas encontradas se encuentran resaltadas en negrita y están representadas por letras diferentes, de acuerdo al test de Tukey ($p < 0,05$). ES errores estándar.

Cobertura y sotobosque

En la Tabla 3.5 se puede observar los porcentajes de coberturas ocupados por sotobosque, hojarasca, residuos finos y gruesos y suelo desnudo. El sitio que presentó un mayor porcentaje de cobertura del sotobosque fue RV5 (RA5 y RD5) con datos superiores al 69%, valores que fueron significativamente mayores a los que presentaron el resto de los sitios evaluados. En cuanto a la cobertura de hojarasca, ésta fue significativamente mayor en BP donde ocupó más del 40%, no difiriendo de RA1. La cobertura de los residuos finos y gruesos en el sitio RV1 (RA1 y RD1) representó aproximadamente el 50% del total. La acumulación de estas dos clases de residuos en RV1 fue significativamente mayor con respecto a RV5. En todos los sitios estudiados se encontró una baja cobertura de suelo desnudo, siendo la mayor la observada en el sitio RD1 (4.6%) mientras que en RV5 no se catalogó la presencia de suelo descubierto en ninguna de las parcelas muestreadas.

Tabla 3.5: Cobertura del piso forestal en los sitios de estudio.

Sitio	%Sotobosque	%Hojarasca	%Residuos finos	%Residuos gruesos	%Suelo desnudo
BP	25,5a	43,6d	19,1b	11,6ab	0,3a
RA1	14,1a	36,2cd	28,3b	21,3bc	0,3a
RA5	69,0b	16,5b	5,2a	9,3a	0,0a
RD1	9,7a	25,0bc	28,6b	32,1c	4,6b
RD5	88,3b	0,2a	2,4a	9,1a	0,0a
F	33,7	28,0	36,1	7,5	5,0
p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0001	0,002

Las diferencias significativas encontradas se encuentran resaltadas en negrita y están representadas por letras diferentes de acuerdo al test de Tukey ($p < 0,05$).

La evaluación de las especies vegetales encontradas en el sotobosque de la zona de estudio dio lugar a que se clasificaran un total de 20 especies, de las cuales 3 fueron exóticas. En los sitios RD5 y RA5 se encontraron el mayor número de especies con una riqueza de 12 y 11 especies respectivamente, mientras que en el sitio BP se encontró una riqueza de 9 especies, siendo ésta algo menor en los sitios RD1 y RA1 con 7 especies en cada uno. En el Anexo 2 se encuentra la lista de especies catalogadas en cada sitio así como su frecuencia. Para los fines establecidos en esta tesis, las especies catalogadas en las diferentes parcelas se reunieron según grupos taxonómicos (Tabla 3.6). Así, las dicotiledóneas fue el grupo más abundante en los sitios BP, RA1 y RD1 donde representan más del 60% de la cobertura del sotobosque, siendo su abundancia significativamente mayor en RV1 (RD1 y RA1) que en RV5 (RD5 y RA5). Por el contrario, las monocotiledóneas fueron significativamente más abundantes en RV5 donde representaron más del 50% de la cobertura que en el resto de los sitios. Este grupo de las monocotiledóneas estuvo dominado casi su totalidad por gramíneas en especial, la especie *Poa pratensis*. Tanto para las Pteridófitas como para las Briófitas, los porcentajes de cobertura representadas por ambos grupos fue baja o nula. Además, mientras que las Pteridófitas sólo se encontraron en RA5 y RD5, las Briófitas estuvieron presentes en todos los sitios a excepción de RD5 (Tabla 3.6 y Figura 3.5).

Tabla 3.6: Porcentajes de los grupos taxonómicos relevados en el muestreo de sotobosque de los diferentes sitios de estudio.

Sitio	% Dicotiledóneas	% Monocotiledóneas	% Pteridófitas	% Briófitas
BP	60,3ab	36,3a	0,0a	3,5ab
RA1	87,6a	1,4a	0,0a	11,0b
RA5	43,0ab	52,2b	4,6b	0,1a
RD1	98,3a	0,0a	0,0a	1,7a
RD5	38,8b	59,7b	1,4ab	0,0a
F	3,9	21,6	3,9	8,0
p	0,009	<0,0001	0,008	<0,0001

Las diferencias significativas encontradas se encuentran resaltadas en negrita y están representadas por letras diferentes de acuerdo al test de Tukey ($p < 0,05$).

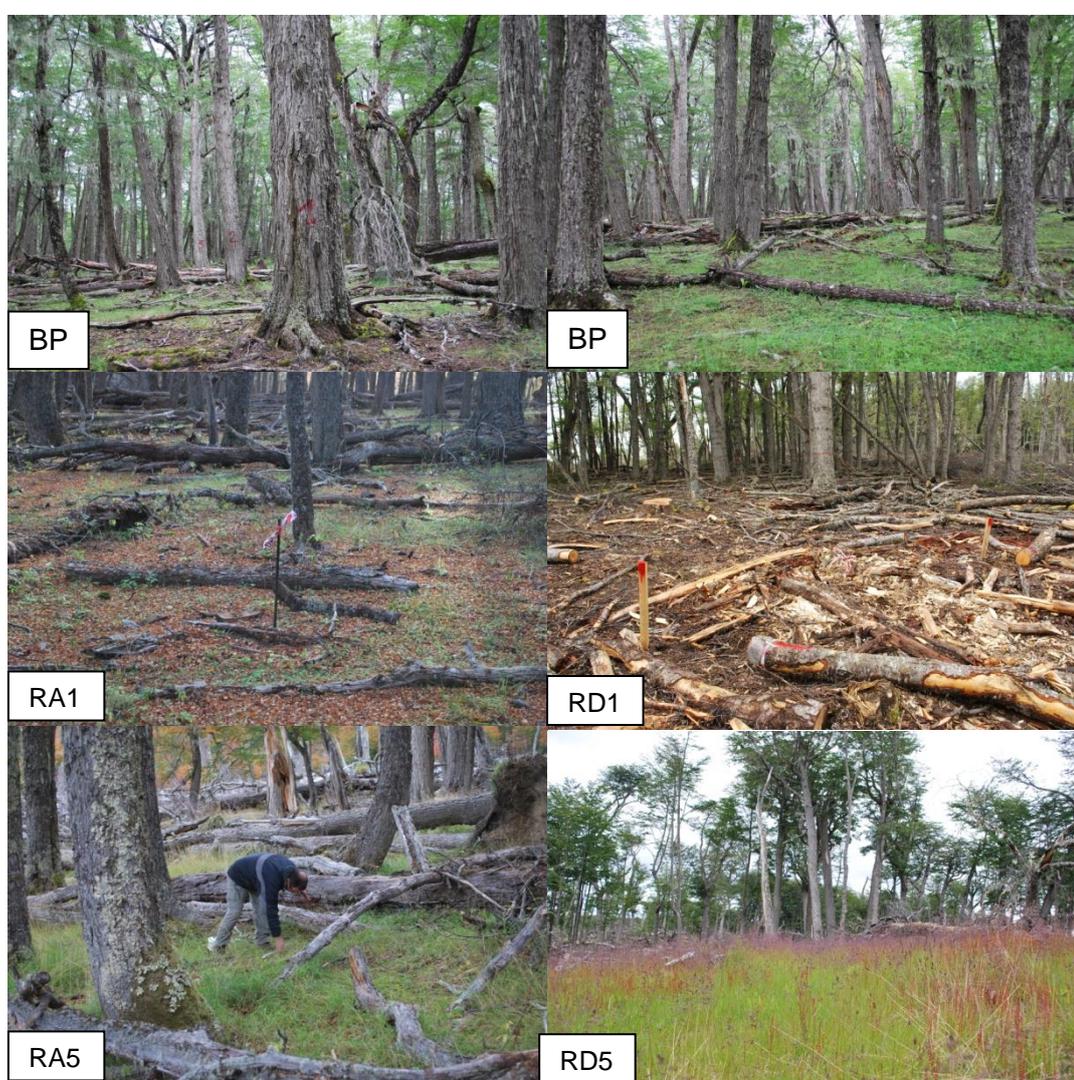


Figura 3.5: Imágenes del sotobosque de los diferentes sitios de estudio

3.4. Discusión

3.4.1. Caracterización física y química del suelo

Propiedades físicas

Los valores medidos para la densidad aparente (DA) en los suelos analizados fueron inferiores a 1 g.cm^{-3} , niveles esperables dada la naturaleza de los horizontes estudiados, principalmente horizontes O, muy ricos en materia orgánica. En el caso de los suelos de la parcela sin aprovechamiento forestal (BP), el promedio de la DA fue de $0,62 \text{ g.cm}^{-3}$, algo menor en comparación con otros suelos forestales no perturbados que presentaron un rango entre $0,75-1,57 \text{ g.cm}^{-3}$ (Hatchell *et al.*, 1970; Moehring & Rawls, 1970; Dickerson, 1976; Burger *et al.*, 1983; Koger *et al.*, 1984; Gent *et al.*, 1984).

Al comparar los diferentes tipos de aprovechamiento forestal, se observó que la DA fue mayor en RD1 donde el impacto fue muy reciente, mientras que en los sitios donde el aprovechamiento tuvo lugar hace 5 años (RD5 y RA5) los niveles de la DA en los horizontes analizados fue muy similar al bosque no aprovechado. Estos resultados se asemejan a los publicados por Page-Dumroese *et al.*, (2006) quienes observaron que, tras un periodo de cinco años desde el aprovechamiento forestal, los niveles de la DA del suelo se habían recuperado en comparación con las mediciones efectuadas en zonas donde sólo había transcurrido un año desde el aprovechamiento. Esta disminución de la compactación por las actividades antrópicas podría atribuirse al efecto combinado de la actividad de las raíces de las especies herbáceas establecidas, los ciclos de congelación/descongelación del suelo y los ciclos húmedos/secos (Reinseger *et al.*, 1988).

En este contexto, una práctica forestal de baja intensidad junto a condiciones que favorezcan el desarrollo de la vegetación herbácea podrían reducir el tiempo necesario para la reversión de la compactación del suelo. En tal sentido, los bosques de lenga presentan turnos de corta de cada 80 años y, según lo observado en el sitio de estudio, el establecimiento de la vegetación herbácea luego del aprovechamiento no se vio dificultado, lo que minimizaría el efecto del aprovechamiento sobre la DA del suelo. La ausencia de diferencias significativas en la DA entre las parcelas BP y RD5 podría estar relacionada con el desarrollo de una considerable masa de raíces de gramíneas, mayoritariamente *Poa pratensis* la cual es una especie que desarrolla gran cantidad de rizomas y raíces finas superficiales (Nyahoza *et al.*, 1973), en las parcelas RD5.

El mayor contenido volumétrico de agua encontrado en los suelos de las parcelas RD1 podría estar relacionado con el aumento de la densidad aparente (Box & Taylor,

1962; Archer & Smith, 1972), mientras que en los suelos del resto de los sitios aprovechados no presentaron cambios en este parámetro con respecto a BP.

Estos resultados podrían indicar que la RV produjo una alteración inmediata de las propiedades físicas evaluadas. Sin embargo, a los 5 años de producida la intervención estos cambios se vieron restablecidos a sus valores normales lo cual podría estar indicando que la compactación y su influencia sobre la dinámica del agua no fue severa. El impacto más significativo sobre las propiedades físicas como consecuencia del aprovechamiento forestal se presenta en relación con las operaciones de cosecha, las cuales causan perturbación del suelo puede afectar negativamente a la estructura del mismo. (Huan *et al.*, 1996).

Propiedades químicas

El carácter moderadamente ácido de los suelos analizados (entre 5,4 y 5,7) es consistente con lo revelado en otros estudios realizados sobre suelos forestales de la Ea Los Cerros (Conde 2008; Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). Estos datos también son comparables a los de horizontes orgánicos o ricos en materia orgánica de suelos forestales de otras zonas de la Isla Grande de Tierra del Fuego, cuyos valores cubren un rango entre 4,6 a 6,5 (Gerding & Thiers, 2002; Romanyá *et al.*, 2005). Valores que están relacionados con el proceso de acidificación del suelo que ocurre de forma natural en los ecosistemas forestales, como resultado de la formación de ácidos orgánicos (húmicos y fúlvicos) asociados con el ciclado del C orgánico, la asimilación de cationes y la lixiviación (Dalvin, 1981; Johnson *et al.*, 1983; Johnson *et al.*, 1988; Fernández, 1993).

La reducción en el pH en los sitios de más reciente impacto (RD1) probablemente contribuya de forma muy relevante la producción de ácidos orgánicos a partir de la descomposición de los residuos de biomasa generados tras la cosecha y a la descomposición acelerada de la materia orgánica que ya existía en el suelo del bosque (Schmidt *et al.*, 1996). Esta disminución también pudo haber sido intensificada por la nitrificación acelerada que suele producirse después de la cosecha (Likens *et al.*, 1970; Johnson *et al.*, 1991b). El aprovechamiento forestal se considera un proceso potencial de acidificación del suelo puesto que, la retirada de la biomasa durante la cosecha, impide que los nutrientes absorbidos por los árboles puedan alcanzar nuevamente el suelo a través de los procesos de reciclado. De esta forma, luego de un aprovechamiento forestal, el consumo de H⁺ puede ser mayor que su producción y es de esperar encontrar una disminución del pH entre 0,5 a 1 unidades en los sitios aprovechados (Schmidt *et al.*, 1996).

Los contenidos de la materia orgánica del suelo (MOS) obtenidos en los sitios de estudio variaron entre el 27% y el 36%. En general, los horizontes superficiales de los suelos de bosque suelen presentar elevados contenidos de C y nutrientes (Arp, 1984), hecho que también ocurre en los suelos de los bosques de *N. pumilio* de Tierra del Fuego y especialmente en los horizontes O (Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). La relevancia de la MOS en la dinámica de nutrientes de los suelos de bosque radica en que representa una fuente importante de nutrientes disponibles en el corto y mediano plazo, y también un reservorio de los mismos a largo plazo (Galantini & Suñer, 2008).

El contenido de C orgánico total en los horizontes superficiales de los suelos analizados en los diferentes sitios de estudio (114-154 g kg⁻¹) se asemejan a los niveles del límite inferior obtenido en un estudio anterior en suelos de bosque de lenga de la misma zona que varían entre 170 y 295 g kg⁻¹ (Conde, 2008; Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). Comparativamente, Gerding & Thiers (2002) encontraron en suelos de bosque de lenga del sector chileno valores entre 210 y 310 g kg⁻¹, mientras que en la zona sur de la parte argentina de la Isla de Tierra del Fuego los valores variaron entre 180 y 420 g kg⁻¹ (Moretto *et al.*, 2004; Frangi *et al.*, 2005; Nóvoa-Muñoz *et al.*, 2007). Estas amplias variaciones en los niveles de C orgánico total en los niveles superficiales de los bosques de lenga suele ser consecuencia de la dinámica propia de éste tipo de bosques, caracterizada por un importante enriquecimiento en C en superficie resultado de la caída de hojas y ramas, cuya descomposición contribuye de forma significativa a la acumulación de materia orgánica en la superficie del suelo. En estas circunstancias, los aportes de materia orgánica senescente también deben ser consideradas como una importante fuente de nutrientes para los propios árboles (Conde, 2008; Peña-Rodríguez *et al.*, 2013).

La ausencia de diferencias en los niveles de C en los suelos entre los sitios estudiados puede deberse al corto periodo transcurrido desde el aprovechamiento (de 1 a 5 años) para que puedan apreciarse cambios aparentes en los niveles de C total. De hecho, otros estudios también mantienen la necesidad de periodos de tiempo más prolongados para que puedan observarse cambios en el pool de C del suelo como consecuencia del aprovechamiento forestal (Jandl *et al.*, 2007). Desde el punto de vista productivo y de la calidad del suelo, las fracciones orgánicas más abundantes de la MOS son las de ciclado más lento, necesitando periodos de tiempo más prolongados (superiores a los 5 años utilizado en este estudio) para observar diferencias en los niveles de MOS que pudieran ser consecuencia del aprovechamiento (Tan *et al.*, 2007). Sin embargo, la disminución de la concentración C orgánico total de los suelos del sitio RD1 podría ser debido a la pérdida del horizonte O producto del aprovechamiento y a la mezcla del suelo mine-

ral con la capa de hojarasca durante la cosecha (Johnson *et al.*, 1991a; Schmidt *et al.*, 1996).

En relación al contenido total de macronutrientes, si bien el aprovechamiento forestal parece no haber tenido un impacto significativo en la mayoría de éstos (N, Mg, Ca y K), los suelos del sitio RD1 presentaron consistentemente las medias más bajas de los nutrientes analizados. Lo cual podría ser considerado un indicio de que el tipo de aprovechamiento forestal puede influenciar la fertilidad potencial del suelo.

En cuanto al contenido total de N, los niveles encontrados en los suelos estudiados ($6-8 \text{ g kg}^{-1}$) son similares a los que se han obtenido en otros estudios realizados en bosques de lenga, donde varían entre 6 y 14 g kg^{-1} (Gerding & Thiers, 2002; Satti *et al.*, 2003; Moretto *et al.*, 2004; Romanyá *et al.*, 2005; Frangi *et al.*, 2005; Nóvoa-Muñoz *et al.*, 2007, Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). Si bien el N es considerado como un factor clave en la fertilidad de los suelos que mantienen los bosques de lenga (Diehl *et al.*, 2003) y por lo tanto se esperaría que los aprovechamientos forestales influirían negativamente sobre el mismo, en los bosques de lenga parecería que dichas intervenciones no afectarían los niveles de N, esta situación se repite en otros tipos de intervenciones como las cortas de protección (Caldentey 2001; Mansilla 2013).

La relación C:N, indicativa del nivel de degradación de la MOS, presentó valores medios que cubren un estrecho margen entre 17 y 19, algo inferiores a los obtenidos por Conde (2008) y Peña-Rodríguez *et al.*, (2013) y a los proporcionados por Gerding & Thiers (2002) para suelos de bosques de lenga en la zona de Tierra del Fuego. Esto valores están claramente por debajo del nivel de 25 que Klein *et al.*, (2008) considera que favorecen la rápida mineralización de los residuos orgánicos (ver capítulo 5), lo cual podría indicar que el N del suelo no estaría siendo limitante para el desarrollo de la lenga.

Con respecto al P total, se observó una disminución estadísticamente significativa en la concentración total de este nutriente en RD1. Lo cual pudo resultar de las adiciones de materiales con una alta relación C/N y bajo contenido de P, como sucede con los aportes de ramas y hojas en el momento de la cosecha, además del efecto de la interrupción de la entrada y el lavado de hojarasca del dosel (Schmidt *et al.*, 1996). En cuanto al P disponible analizado presentó un rango ($235-334 \text{ mg kg}^{-1}$) que coincidió con los publicados en otros estudios para suelos de bosques de lenga en Tierra del Fuego (Frangi *et al.*, 2005; Conde 2008; Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). Aunque, estos valores superan a los obtenidos en la mayoría de los estudios realizados en suelos de bosques de lenga (Gerding & Thiers, 2002; Diehl *et al.*, 2003; Moretto *et al.*, 2004; Nóvoa-Muñoz *et al.*, 2007).

Dentro de los cationes intercambiables se vieron afectados el Na y el K. Los rangos de concentración (0,3- 0,5 cmolc kg⁻¹ para Na; 1-1,8 cmolc kg⁻¹ para K) son del mismo orden que los publicados por Romanyá *et al.*, (2005), y por Peña-Rodríguez *et al.*, (2013), presentando un comportamiento diferencial entre los diferentes sitios según el aprovechamiento y el tiempo transcurrido desde la misma. Así, el Na intercambiable fue significativamente mayor en RD1 y RA1 que en el resto de los sitios, mientras que el K intercambiable fue significativamente mayor en los suelos de los sitios BP y RA5 con respecto a los suelos del sitio RD5. Este comportamiento diferencial del Na y K intercambiables en función del sitio podría estar relacionado con el papel de cada uno de ellos en la nutrición vegetal, siendo mucho más importante la del K que la del Na. El K intercambiable retorna a los niveles superficiales del suelo como resultado de la caída de la biomasa de la lenga y su posterior descomposición. Mientras que el Na intercambiable es mucho menos relevante en la nutrición vegetal y además se trata de un catión con una mayor movilidad en el suelo que, en parte, se debe a las escasas interacciones con los coloides del suelo y por otro lado a la mínima asimilación por la vegetación (Conde, 2008).

Cabe mencionar lo sucedido con el Ca intercambiable, ya que fue el catión más abundante (entre 21 y 28 cmolc kg⁻¹). Probablemente esto se deba a la gran acumulación de materia orgánica que tiene lugar en los horizontes más superficiales del suelo de los bosques de lenga y al papel de éstos como reservorio de nutrientes (Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). Los niveles medios de Ca intercambiable obtenidos en este estudio son equiparables a los obtenidos en otros trabajos realizados en bosques de lenga (Gerding & Thiers, 2002; Romanyá *et al.*, 2005; Nóvoa-Muñoz *et al.*, 2007; Conde 2008; Peña-Rodríguez *et al.*, 2013). El predominio del Ca²⁺ entre los cationes intercambiables puede deberse al mayor contenido en Ca que en otros cationes en las hojas de los árboles, especialmente en las senescentes (Frangi *et al.*, 2005). Los valores medios más bajos para el Ca intercambiable se encontraron en RD1, siendo de este modo un 23% menor que los niveles determinados en los suelos de los sitios con BP. Snyder & Harter, (1984) sugirieron que la afluencia de cationes solubles de la mineralización de la MOS y la translocación de la materia orgánica como posibles causas de un aumento de Ca.

La suma de bases (B) y la capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICe) mostraron valores algo menores a las obtenidas por Conde (2008) en suelos de lenga del ecotono de Tierra del Fuego donde llegan a valores 47-58 cmolc kg⁻¹. Dado el notable predominio del Ca intercambiable sobre el resto de cationes analizados, los niveles de SB y CICe siguen las tendencias mostradas por el Ca cuando se trata de evaluar el posible efecto del tipo de aprovechamiento forestal o el tiempo transcurrido desde la intervención.

Quizás el hecho de no haber encontrado diferencias significativas en la mayoría de los nutrientes en los sitios aprovechados, en comparación al BP, sea debido a la reabsorción de los nutrientes que realiza la lengua antes de que retornen al suelo tras su descomposición. Así, los bosques deciduos fueguinos retornan anualmente al suelo mediante desfronde sólo entre el 4 y el 8 % de los nutrientes almacenados en la biomasa aérea como sucede con N, P, K y Ca (Frangi *et al.*, 2004).

Por otro lado, la ausencia de diferencias significativas en los valores de la CICE entre los sitios de estudio es consistente con que en todos ellos el contenido de MOS tampoco se vio afectado por el tipo de aprovechamiento forestal. Esta relación entre la CICE y la MOS se justifica en la medida en que la primera se debe fundamentalmente a las posiciones de intercambio catiónico, las cuales se generan en los coloides orgánicos durante la descomposición de la materia orgánica. A pesar que en los suelos del sitio RD1 el piso forestal tenga una menor profundidad (*ver capítulo 2 sección 2.2*), el contenido de MOS no presentó diferencias significativas con respecto a los suelos de los sitios control (BP). Esto supone que, además del factor cantidad, el factor calidad de la MOS en relación con el grado de descomposición que presenta, también juega un papel relevante en la retención temporal de algunos nutrientes en las posiciones de intercambio que ofrece la MOS. En este sentido, no se debe olvidar que la CICE es una propiedad química del suelo estrechamente vinculada a su fertilidad y que depende de los coloides inorgánicos (arcillas cristalinas, geles amorfos, óxidos y sesquióxidos de hierro y aluminio) y, particularmente en los horizontes más superficiales de los suelos de bosque (horizontes O y A ricos en materia orgánica), del contenido de MOS y de su grado de humificación. De hecho, los coloides inorgánicos del suelo apenas suelen variar en base al uso del suelo a una escala de tiempo tan corta como la evaluada en este estudio. Por el contrario, el comportamiento y la naturaleza de los coloides orgánicos son altamente dependientes del tipo de aprovechamiento forestal (Martínez *et al.*, 2008). Así pues, parece razonable que los suelos del sitio RD5 sean los que presenten los promedios más bajos de cationes básicos intercambiables (excepto de Ca), hasta un 30% menos que en los suelos de otros sitios. Esta circunstancia podría deberse a la demanda de nutrientes requeridas por la gran cobertura de sotobosque en este sitio.

3.4.2. Caracterización de la vegetación

Estructura forestal

Con respecto a la estructura forestal, los resultados indicaron que RV5 fue el sitio con mejor calidad de sitio. No obstante, los valores obtenidos para el diámetro promedio a 1,3 m de altura (DAP), la fase de crecimiento dominante E y los valores de área basal (AB), densidad y volumen total con corteza (VTCC), en las RA y el BP indicarían que los sitios se trataron de bosques maduros con similares características forestales. La disminución en AB, densidad y VTCC mostrada en las RD de los dos tiempos de intervención fue producto de la intervención del bosque. La alteración negativa en el AB concuerda con otros estudios en RV para otras especies (Sullivan *et al.*, 2001). Si bien entre RD1 y RD5 no se encontraron diferencias significativas para AB, densidad y VTCC, se pudo observar que las medias fueron menores en RD5 lo que podría estar indicando, de acuerdo a lo observado en el campo, que en RD5 tuvo lugar una mayor intensidad de corta con respecto a RD1.

Al no encontrar diferencias entre las RA y BP, si las RA perduran en el tiempo, estarían manteniendo algunas características estructurales del bosque maduro después de la cosecha, tal como lo argumenta Sullivan *et al.*, 2001. El mantenimiento de ciertas características del bosque en su estado original, tales como la estratificación vertical del bosque, estaría facilitada por las RA. Además, las condiciones biofísicas en el interior de los agregados sería más similar al del bosque original (Martínez Pastur *et al.*, 2011; Martínez Pastur *et al.*, 2013), aunque no equivalente a las condiciones del interior de extensas áreas de dosel continuo (Franklin, 2011).

Cobertura y sotobosque

La riqueza total de especies en el sotobosque encontrada en este estudio (20 especies) es comparable a otros estudios en bosques maduros de *N. pumilio* donde se han catalogado 19 (Martínez Pastur *et al.*, 2002), 26 (Damascos & Rapoport, 2002) y 21 especies (Lencinas *et al.*, 2011). En el presente estudio, la mayor riqueza de especies fue encontrada en los sitios correspondientes a RD5 y RA5 (11 y 12 especies respectivamente), mientras que el resto de los sitios presentó una riqueza de especies más baja (6-7). Estos resultados concuerdan en parte con los de Lencinas *et al.*, (2010) quienes encontraron una menor riqueza de especies en los bosques primarios y en RA (6-8 especies) respecto a los bosques con RD (12 especies).

Con respecto a la cobertura se encontró un comportamiento diferencial que dependió del sitio de estudio. RD5 y RA5 presentaron una alta cobertura de sotobosque

(más del 60%) estando dominada por la presencia de monocotiledóneas. Este grupo taxonómico es un componente secundario en el sotobosque de los bosques prístinos de lenga. Sin embargo, puede adquirir una gran relevancia en los bosques aprovechados (Lencinas *et al.*, 2010). El establecimiento y dominancia de las especies de crecimiento rápido y carácter colonizador, tales como las gramíneas, pueden obstaculizar el restablecimiento de las especies vegetales presentes antes de la perturbación (Brumelis & Carlton, 1989; Archibold *et al.*, 2000; Bock & Van Rees, 2002) incluyendo la propia lenga. McLaughlin *et al.*, (2011) encontraron que la cobertura relativa de las especies herbáceas fue menor, y la cobertura de especies gramínoideas fue mayor, en los sitios cosechados en comparación con los bosques sin cortar después de cinco años de producida la cosecha. Además, se puede producir un aumento en el número de especies exóticas (mayormente cosmopolitas) que se dispersan principalmente a través de los caminos y el ganado, como es el caso de *Poa pratensis* y *Taraxacum officinale* entre otras (Martínez Pastur *et al.*, 2002, Lencinas *et al.*, 2011), circunstancia que se pudo observar en este estudio en RD5 y RA5.

Por su parte, RD1 presentó una alta cobertura de residuos finos y gruesos (más del 50%), encontrándose mayoritariamente dicotiledóneas (más del 98%). Como ya se mencionó anteriormente, la cosecha puede añadir a la superficie del terreno cantidades importantes de materia orgánica, incluyendo también materiales gruesos (trozos de madera) de más lenta y dificultosa descomposición (Hendrickson *et al.*, 1987). El hecho de haber encontrado una baja cobertura de sotobosque en RD1 puede estar asociado a que, en el momento de realizar la medición, era un sitio de reciente impacto. A pesar de que en este sitio se encontraron valores de densidad aparente del suelo significativamente más altas que en el resto, pudiendo entenderse como un indicio del grado de compactación que en el futuro no permitiera la instalación de la vegetación, en la temporada 2012-2013 se observó una gran cobertura de *Osmorriza depauperata*, de *Acaena magellanica* y regeneración de lenga (datos observados en campo). El restablecimiento de la cobertura del sotobosque después de la cosecha a niveles mayores que los observados en el bosque sin cortar se ha informado en otros estudios forestales realizados en zonas boreales (Groot *et al.*, 1997; Peltzer *et al.*, 2000), siendo probable que la luz reflejada modifique la temperatura y las condiciones de disponibilidad de algunos nutrientes. Muchas de las especies identificadas como intolerantes a la sombra en los tratamientos cosechados, se encuentran en niveles de cobertura suprimidos en el sotobosque del bosque sin cortar (Ehnes & Shay, 1995).

Con respecto a BP y RA1 se encontró una mayor cobertura de hojarasca (más del 36%). El grupo taxonómico que dominó estos sitios fue el de las dicotiledóneas. Tal como

ha sido demostrado numerosos estudios, el aprovechamiento forestal modifica la dinámica y composición del bosque original. Así, se han encontrado diferencias en cuanto a cobertura, número y biomasa de especies del sotobosque según se trate de bosques intervenidos o prístinos (Elliot & Swank 1994; Fernández *et al.*, 1998; Nagaike *et al.*, 1999; Quinby, 2000; Martínez Pastur *et al.*, 2002; Lencinas *et al.*, 2011).

En cuanto a las plantas inferiores (helechos, musgos, hepáticas y líquenes), si bien está demostrado que su presencia se reduce significativamente luego de la intervención (Martínez Pastur *et al.*, 2002), en el presente estudio no se encontró una gran abundancia de estos grupos. Sin embargo, el único sitio en donde no se encontraron briófitas fue en RD5, donde la presencia invasiva de *Poa pratensis* podría estar limitando su establecimiento.

3.5. Conclusiones

En síntesis, en el sitio de reciente corta (RD1) se vieron afectadas las propiedades físicas del suelo evaluadas. Si bien, en líneas generales, las propiedades químicas del suelo no se vieron afectadas significativamente como consecuencia del aprovechamiento, se observó la misma tendencia de disminución para todas las variables medidas en RD1. La suma de los cationes básicos intercambiables (entre 28 y 36 cmol.kg⁻¹) y el pH ácido en agua (5,3-5,7) sugieren la disponibilidad de un suministro moderado de nutrientes a la vegetación, característica de los suelos de Tierra del Fuego que poseen bajo grado de desarrollo. Asimismo, la estructura forestal; la cobertura del suelo y la composición de especies vegetales del sotobosque se vieron significativamente alteradas producto del aprovechamiento forestal en RV5 y RD1. Lo cual también podría deberse al manejo posterior que se le realizó a los sitios, especialmente en RV5.

Capítulo 4

4. Descomposición de la materia orgánica y liberación de sus elementos

4.1. Introducción

La descomposición de la materia orgánica (MO) es un importante proceso ecosistémico que afecta la mineralización de nutrientes, la productividad de las plantas (Grayston *et al.*, 1996) y el almacenamiento de carbono en los suelos (Catovsky *et al.*, 2002). Este proceso se encuentra mediado por microorganismos heterótrofos que utilizan al material orgánico muerto -o detritus- como hábitat y fuente de carbono y energía. Dicha utilización tiene como consecuencia la liberación de nutrientes tanto en formas orgánicas como inorgánicas, los que pasan a estar disponibles para productores primarios y microorganismos del suelo (Olson, 1963; Aber & Melillo, 1991; Laskowski *et al.*, 1995; Chapin *et al.*, 2002).

En los ecosistemas forestales, la descomposición de los detritos orgánicos es una vía importante del flujo de energía y del ciclo de la materia, con consecuencias sobre la productividad primaria y secundaria (Swift *et al.*, 1979; Barrera *et al.*, 2004). La tasa de descomposición de la MO se encuentra determinada por varios factores que interactúan, incluyendo el clima (principalmente temperatura y humedad); las propiedades químicas de la broza (calidad); y la disponibilidad exógena de nutrientes (McClaugherty *et al.*, 1985; Berg *et al.*, 1993). La temperatura se encuentra correlacionada positivamente con las tasas de descomposición, comúnmente modelada como coeficientes Q10 (Vitousek *et al.*, 1994). La precipitación tiende a aumentar las tasas de descomposición (Austin & Vitousek, 2000). La radiación solar y en particular la región del ultravioleta-B, también alteran la descomposición, afectando a los microorganismos (Pancotto *et al.*, 2003) o indirectamente a la calidad de la broza (Pancotto *et al.*, 2005).

Diversos factores inciden en la variación del contenido de los nutrientes en la hojarasca sometida a descomposición. La liberación de los elementos nutritivos depende en gran parte de los procesos y de la velocidad de descomposición. En los procesos de descomposición las pérdidas de nutrientes (liberación) son explicadas principalmente por la lixiviación. Igualmente el material de descomposición recibe el aporte de elementos a través de diferentes medios: los nutrientes son trasladados desde la cubierta vegetal al suelo por medio del lavado de copas y del escurrimiento fustal; el primero se refiere a la precipitación que atraviesa la cubierta vegetal, y el segundo es la precipitación que alcanza el suelo deslizándose por los troncos. Los elementos contenidos en estos procesos, no sólo incluyen nutrientes lixiviados desde la vegetación, sino también los contenidos en la precipitación incidente (Pedrasa, 1989).

La intervención del bosque produce alteraciones no solo en la biomasa aérea y del suelo, sino también en los procesos que se producen entre el suelo y la vegetación. Generalmente se considera que la descomposición se ve acelerada en sitios intervenidos forestalmente (Piene & Van Cleve, 1978), debido a las condiciones de mayor temperatura y humedad que se crean como consecuencia de los cortes; aunque se han observado tasas de descomposición más lentas (Weetman, 1965; Prescott, 1997; Palacios-Bianchi, 2003) dependiendo del clima de la región (Yin *et al.*, 1989). Las condiciones microclimáticas de los bosques intervenidos sufren grandes alteraciones, principalmente en cuanto a la radiación que llega al suelo, la temperatura y la humedad (Caldentey *et al.*, 1998; 2002; Martínez Pastur *et al.*, 2007). Éstos cambios en las condiciones micro-climáticas no sólo afectan la descomposición (Hyvonen *et al.*, 2000; Prescott, 2002; Palviainen *et al.*, 2004), la dinámica del carbono y de los nutrientes (Piiirainen *et al.*, 2002) sino también la regeneración del mismo (Yoshida *et al.*, 2005). Asimismo, la remoción de las distintas fracciones orgánicas podrían afectar el almacenaje y flujo de la materia orgánica y de nutrientes en el mantillo (Hyvönen *et al.*, 2000), afectando la producción primaria, el contenido e intercambio de carbono y nutrientes entre el suelo y la atmósfera.

Son escasos los trabajos que evalúen el impacto de las intervenciones forestales sobre el proceso de descomposición. Sin embargo, este es un factor que debe ser tomado en cuenta al evaluar los cambios que producen las intervenciones sobre la dinámica de los ciclos biogeoquímicos en el suelo (Johnson & Curtis, 2001; Idol *et al.*, 2003; Bahamonde *et al.*, 2012a) debido a la importancia del proceso.

Los bosques de Tierra del Fuego se caracterizan por tener una tasa de descomposición lenta (Frangi *et al.*, 1997; Moretto *et al.*, 2004) y la reserva de nutrientes en la hojarasca puede exceder la de la biomasa, ya que los leños tienen baja concentración de nutrientes (Godeas *et al.*, 1985; Ritcher & Frangi, 1992). Estos bosques presentan una importante cantidad de MO en el compartimiento de hojarasca y raíces finas en los primeros centímetros de suelo (Figura 4.1), los cuales tienen un papel relevante en aporte de nutrientes a corto plazo (Ritcher & Frangi, 1992). Estudios realizados por Valenzuela *et al.*, (2001), en bosques del límite altitudinal de la Cordillera de los Andes del sur de Chile, mencionan que la hojarasca constituye la principal fuente de nutrientes para la vegetación y el edafón.



Figura 4.1: Mantillo, acumulación de hojas senescentes en el piso forestal de bosques de lenga

Estudios previos en bosques de lenga, reportaron tasas de descomposición más rápidas en los sitios intervenidos (Caldentey *et al.*, 2001; Mormeneo *et al.*, 2004; Moretto *et al.*, 2005; Mansilla, 2013); estas diferencias fueron relacionadas con una mayor entrada lumínica y mayor temperatura, provocada por la disminución de la cobertura arbórea (Caldentey *et al.*, 1999-2000, Ibarra *et al.*, 2011). Sin embargo, no existen estudios que evalúen los efectos del aprovechamiento forestal por Retenciones variables (RV) sobre la descomposición y liberación de elementos a través del tiempo.

En dicho contexto, el objetivo del presente capítulo fue evaluar la descomposición de la materia orgánica fresca (mantillo) y la liberación de sus elementos después de 5 y 1 años luego del aprovechamiento. En este sentido tres preguntas fueron de interés: (1) ¿Cómo varía la descomposición de la materia orgánica en el tiempo producto del aprovechamiento forestal? (2) ¿Cómo cambia la concentración y liberación de elementos contenidos en el mantillo a través del tiempo? (3) ¿Difieren las tasas de descomposición y la liberación de elementos según el tipo y tiempo desde la intervención?

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Establecimiento del ensayo

Durante el otoño del 2009, se recolectaron hojas de lenga de la zona del Ecotono fueguino. Las hojas se colectaron en telas media-sombra, instaladas a 1,5 m del suelo, mensualmente se retiraron las hojas caídas a fin de evitar su deterioro. El material obtenido se secó a temperatura ambiente (20 °C) y se clasificó según la coloración y el estado de ataque por patógenos.

Se pesaron aproximadamente 2 g de hojas senescentes y se colocó el material en bolsas de tela de fibra de vidrio engomada de 10x10 cm (0,2 mm de malla). Además se tomaran muestras para determinar su calidad inicial y se determinó su peso seco a estufa (72 h a 70 °C), a fin de estimar el porcentaje de humedad presentes en el material seco al aire y corregir el peso del material incubado y expresarlo en base a la materia seca.

A comienzos de la primavera de 2009 las bolsas con el material senescente se instalaron en las parcelas permanentes de los sitios de muestreo BP, RD1, RA1, RD5 y RA5 (ver capítulo 2 diseño de muestreo). Se establecieron 20 parcelas por cada sitio y se instalaron 5 bolsas asignadas al azar por parcela con un total de N=500 bolsas en campo. Las bolsas con hojas se ubicaron superficialmente en contacto con el horizonte O retirando el mantillo y la vegetación que se encontró en el momento de la instalación (Figura 4.2). Se trató de evitar la influencia de los árboles en pie, tocones y árboles caídos a fin de no incorporar factores que pudieran modificar características microclimáticas de cada sitio y que en este estudio no se midieron por no ser el objetivo del mismo.



Figura 4.2: Bolsas de descomposición en los diferentes sitios de estudio.

4.2.2. Descomposición de la materia orgánica

Para determinar la descomposición de las hojas colectadas se siguió el método propuesto por Suffling & Smith (1974). Éste método estima la descomposición sobre la base de las diferencias de peso del material incubado.

Se colectaron para cada fecha 5 bolsas por tratamiento a lo largo de 18 meses de muestreo (0, 1, 3, 6, 12 y 18 meses desde su instalación). Una vez en el laboratorio las bolsas se limpiaron cuidadosamente y se pesaron luego de previo secado en estufa a 60 °C durante 48 h. La pérdida de materia orgánica se evaluó considerando los cambios en el peso seco remanente respecto del peso seco inicial. La pérdida de materia orgánica se corrigió por el contenido inorgánico y contaminación por suelo calcinándose en mufla a 500°C durante 5 horas, lo cual permitió la expresión del peso en base a materia orgánica (Harmon *et al.*, 1999).

4.2.3. Concentración y liberación de elementos

Sub-muestras del material inicial sin descomponer (0 días) y del material extraído en cada fecha de incubación, se analizaron para evaluar la concentración de elementos de la broza en el momento de extracción y estimar la liberación de los mismos en base a su concentración inicial y la masa perdida.

Para realizar las determinaciones químicas las muestras se molieron y se determinó el contenido de carbono (C), nitrógeno total (N), fósforo (P), calcio (Ca), potasio (K), magnesio (Mg), hemicelulosa, celulosa y lignina; las tres últimas variables se determinaron al inicio y al final del ensayo, debido a que estos compuestos se descomponen recién en etapas avanzadas de la descomposición. El contenido de C se estimó como la mitad de la materia orgánica del material, ya que los valores de C orgánico en las plantas oscilan entre el 48 y 52% de la materia orgánica (Gallardo & Merino, 1993). Las determinaciones de N se realizaron siguiendo el procedimiento estándar de digestión ácida de Kjeldahl. El resto de los elementos (Ca, P, K y Mg) se determinaron por medio de espectrómetro de emisión atómica por plasma de acoplamiento inducido (ICP-OES) Shimadzu 9000, en el Laboratorio de Análisis Químicos, LANAQUI (CERZOS-CONICET). La hemicelulosa, celulosa y lignina mediante extracciones sucesivas con detergentes y ácidos (Van Soest, 1963; Harmon & Lajtha, 1999). La liberación de los elementos se calculó como el porcentaje remanente respecto del contenido original (Harmon *et al.*, 1999):

$$\text{Liberación de elemento} = \frac{\%[\text{Elemento}]_t \cdot PS_t}{\%[\text{Elemento}]_0 \cdot PS_0}$$

Donde:

$\%[N]_t$ = concentración del elemento al tiempo t,

PS_t = peso seco al tiempo t,

$\%[N]_0$ = concentración inicial del elemento,

PS_0 = peso seco inicial

4.2.4. Análisis estadísticos

Para evaluar la descomposición de la materia seca remanente durante los 18 meses que duró este ensayo se obtuvieron las tasas de descomposición por medio del modelo exponencial propuesto por Olson (1963) y por medio de modelos lineales mixtos.

Se determinó la constante de descomposición (k año⁻¹) utilizando el modelo exponencial propuesto por Olson (1963):

$$\ln \left(\frac{P_{final}}{P_{inicial}} \right) = -K t_{final}$$

Donde:

P_{final} (g) = peso seco de la materia orgánica remanente al tiempo de extracción t;

$P_{inicial}$ (g) = peso seco de materia orgánica remanente al tiempo de extracción 0; y

k = tasa o constante de descomposición.

A partir de la constante de descomposición, se calculó el tiempo necesario para que se descomponga el 99% de la hojarasca (t_{99} , años).

Los estudios sobre descomposición utilizan mayoritariamente la constante k y los datos se analizan mediante ANOVA clásico ignorando por completo el supuesto de independencia. Por esta razón, en este estudio se optó por analizar los datos con modelos mixtos y calcular las constantes k a fin de poder ser comparadas con otros estudios en la discusión.

De esta forma, los análisis con modelos mixtos se utilizaron por tratarse de medidas repetidas ya que la unidad experimental evaluada (parcela) fue la misma a lo largo del estudio. Aunque en cada tiempo las bolsas evaluadas son distintas, en muchas ocasiones la estructura de correlación que supone independencia o simetría compuesta (inducida por la agrupación de bolsas que representan una repetición) no es suficiente para explicar las

correlaciones observadas. Según Pinheiro & Bates (2000), las observaciones cercanas en el tiempo suelen estar más correlacionadas que las lejanas, o las correlaciones entre observaciones en los primeros tiempos son diferentes a las de los últimos. Es por eso que en este sentido se utilizó modelos mixtos, los cuales permiten no sólo manejar estructuras de correlación más complejas sino también la posibilidad de modelar varianzas heterogéneas. En estos modelos los tratamientos pueden ser incluidos como factores de clasificación y el tiempo puede modelarse tanto como una covariable o como un factor. Este último caso produce modelos menos parsimoniosos pero más flexibles para modelar diferentes tendencias en el tiempo.

Los datos originales (materia seca remanente) se transformaron a logaritmo natural (LnPesoSeco). Diferentes modelos fueron ajustados para calcular tasa de descomposición (Tabla 4.1). En una primera aproximación a la modelación de los datos (Modelo 1), los mismos se ajustaron a un modelo de regresión con coordenadas al origen y pendientes diferentes indicando como variable dependiente al LnPesoSeco, como factores de clasificación a Sitio y Año y como covariable al Tiempo.

Este primer análisis mostró un decaimiento del peso seco remanente en función del tiempo y falta de homocedasticidad en función del tiempo y dependiente del sitio y del año reflejado en la curvatura que presentaron los residuos. Una forma de resolver el problema de la presencia de curvatura en los residuos es la imposición de un modelo que incluya términos cuadráticos para el tiempo. Para ello se extendió el Modelo 1 incluyendo todos los términos correspondientes al tiempo al cuadrado (Modelo 2). La razón para centrar las covariables es romper la colinealidad que resulta de utilizar una regresora y su cuadrado y mejorar la condición de la matriz $X'X$.

Los residuos del modelo ajustado (Modelo 2) mostraron dos problemas: heterocedasticidad (que dependió del tiempo y los tratamientos) y falta de ajuste, ya que para algunos tratamientos y tiempos los residuos aparecieron por encima o por debajo de la línea del cero. Por lo que se optó por modelar primero el problema de heterocedasticidad utilizando una función de varianza identidad. Se indicó que la varianza debe ser estimada de manera diferente para la combinación de tiempo y tratamiento (Modelo 3).

Si bien, se pudo subsanar en gran medida el problema de la heterocedasticidad, persistieron los problemas de falta de ajuste. Para resolver la falta de ajuste se agregaron efectos aleatorios sobre el nivel medio para las combinaciones de tiempo y tratamientos probándose 3 modelos adicionales. La introducción de efectos aleatorios sobre los parámetros que involucran al tiempo puede ser usada para corregir falta de ajuste (Pinheiro & Bates, 2000).

En el Modelo 4 sólo se agregó un factor aleatorio, de esta forma se dejó que cada combinación Tiempo:Sitio:Año pueda tener un ordenada al origen aleatoria para que ajuste mejor el modelo. En el Modelo 5, además del factor aleatorio se indicó que la varianza debe ser estimada de manera diferente para la combinación de tiempo y sitio. Por último en el Modelo 6, aparte del factor aleatorio, se indicó la varianza como una potencia del tiempo y la potencia dependió del sitio.

Como el propósito del ensayo fue calcular las tasas de descomposición y lo que se ha ajustado es un modelo lineal para el logaritmo del peso de materia seca remanente se pudo estimar la tasa de descomposición como la derivada de $-\exp$ (modelo ajustado):

$$\text{Tasa de Descomposición} = \exp(a + t_1 * b_1 + t_2 * b_2) * (b_1 + 2 * (b_2 * t_1))$$

Donde: a es la ordenada al origen, b_1 y b_2 son la pendiente lineal y cuadrática respectivamente, t_1 es el tiempo y t_2 es el tiempo al cuadrado centrados.

Para evaluar cuál fue el modelo que mejor ajustó se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC, por su sigla en inglés) (Tabla 4.1). AIC es una medida de la calidad relativa de un modelo estadístico, para un conjunto dado de datos que relaciona el balance entre la complejidad del modelo y de la bondad de ajuste del mismo. Como tal, AIC proporciona un medio para la selección del modelo (Anderson, 2008).

La fórmula general para AIC es:

$$AIC = 2k - 2 \ln(L)$$

Donde: k es el número de parámetros en el modelo estadístico, y L es el máximo valor de la función de probabilidad para el modelo estimado.

Dado un conjunto de modelos candidatos para los datos, *el modelo preferido es el que tiene el valor mínimo AIC*. Por lo tanto AIC no sólo recompensa la bondad de ajuste, sino también incluye una penalización, que es una función creciente del número de parámetros estimados. Esta penalización desalienta la sobreparametrización (aumentando el número de parámetros libres en el modelo mejora la bondad del ajuste, sin importar el número de parámetros libres en el proceso de generación de datos). Sin bien no se puede elegir con certeza un modelo, Akaike (1974) mostró que se puede estimar a través de AIC, cuánto más (o menos) se pierde información por elegir uno u otro modelo.

Tabla 4.1: Modelos ajustados; grados de libertad (gl) y AIC correspondientes

Modelo	gl	AIC
1	11	-2628
2	16	-2686
3	45	-3168
4	17	-2732
5	21	-2735
6	22	-3057

De esta forma el modelo que mejor ajustó fue el N° 6, ya que si bien el modelo 3 presentó un AIC menor esto se debió a que este último fue un modelo previo que no considera la estructura de la parcela, o sea no tiene en cuenta la correlación dentro de la parcela.

La pérdida de la materia orgánica remanente (MOR) y la liberación de elementos a lo largo de los 18 meses se analizó también mediante modelos lineales con efectos mixtos para realizar un ANOVA bifactorial (Pinheiro & Bates, 2000).

Estos análisis se realizaron con el programa estadístico R Development Core Team (2013).

4.3. Resultados

4.3.1. Descomposición de la materia orgánica

En la Figura 4.3 se muestra la materia orgánica remanente (MOR) a través del tiempo. Se encontró interacción entre sitio y tiempo ($F=4,7$; $p<0,0001$). Al mes y a los 3 meses de instalado el ensayo no se encontraron cambios en la MOR entre los diferentes sitios. Recién a partir de los 6 meses de descomposición se empezaron a observar diferencias significativas entre los sitios. Los valores medios de MOR comprendieron un rango entre 78-84 % a los 6 meses (T3), 67-76 % a los 12 meses (T4) y 59-66 % a los 18 meses (T5) de descomposición. El contenido mayor de MOR en estos tres tiempos lo presentó RA1 y el menor RV5 (RD5 y RA5). Al final del ensayo (18 meses) se pudo observar una menor pérdida de MOR en RV1 (RD1 y RA1). Al evaluar cómo fue el comportamiento de la MOR dentro de cada sitio se pudo observar en todos los casos diferencias significativas entre todos los tiempos ($T0 < T1 < T2 < T3 < T4 < T5$). Globalmente, la materia orgánica en las hojas sometidas a descomposición bajó del 33-40 % desde el comienzo del ensayo (T0) al final del mismo (T5).

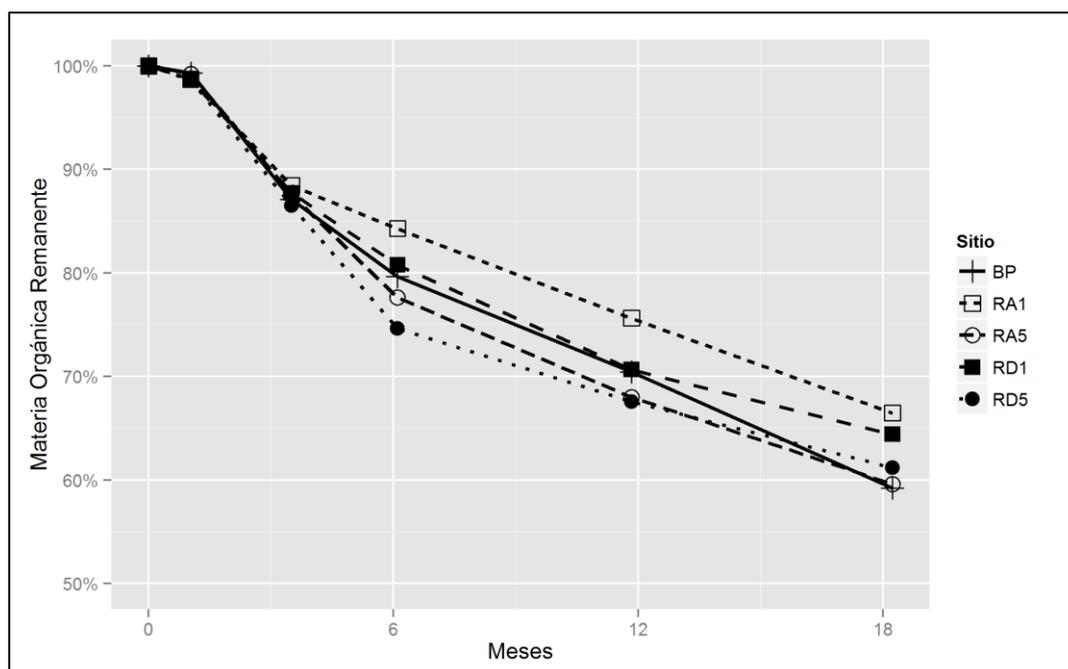


Figura 4.3: Pérdida de materia orgánica remanente de hojas de lenga a través del tiempo de descomposición para los diferentes sitios.

En la Tabla 4.2 se presentan los valores calculados para la constante de descomposición k luego de 18 meses de incubación. El análisis clásico por ANOVA no se realizó para las constantes k por no cumplir el supuesto de independencia (*ver apartado 4.2.4*). Los valores medios de k al primer mes de descomposición fluctuaron entre $0,07$ y $0,16 \text{ g.g}^{-1} \text{ año}^{-1}$. A los 3 y 6 meses de descomposición k se incrementó en valores que variaron entre $0,54$ - $0,65 \text{ g.g}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $0,38$ - $0,68 \text{ g.g}^{-1} \text{ año}^{-1}$ respectivamente. A tiempos de descomposición mayores (12 y 18 meses) k presentó una disminución en los valores medios para todos los sitios ($0,27$ - $0,42 \text{ g.g}^{-1} \text{ año}^{-1}$). El tiempo necesario para que se descomponga el 99% de la MO varió entre 13 y 19 años.

Tabla 4.2: Valores medios de la constante de descomposición k ($\text{g.g}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$) a lo largo de los 18 meses que duró el ensayo en sitios intervenidos con Retención Variable (RD y RA) con distinta edad desde la intervención forestal (1 y 5 años) y bosques primarios (BP). Además se presenta el tiempo necesario para que se descomponga el 99% de la hojarasca (t_{99} , años).

Sitio	k					t ₉₉ (años)
	1 mes	3 meses	6 meses	12 meses	18 meses	
BP	0,08	0,65	0,53	0,39	0,37	13,64
RA1	0,15	0,54	0,38	0,28	0,27	18,66
RA5	0,07	0,63	0,61	0,42	0,35	14,47
RD1	0,15	0,58	0,49	0,39	0,34	14,49
RD5	0,16	0,65	0,68	0,44	0,36	13,97

Con respecto a las tasas de descomposición modeladas con modelos mixtos (los valores pueden ser consultados en el *Anexo 4.1*) la Figura 4.4 muestra que al inicio del ensayo la misma fue mayor en RD5 y menor en RA1, mientras que el resto de los sitios mantuvieron valores intermedios. Esta misma tendencia se mantuvo al mes de incubación. A los 6 meses de descomposición RA1 siguió manteniendo las tasas más bajas de descomposición, mientras que en el resto de los sitios las mismas fueron más similares entre sí. A los 12 meses se distinguen dos grupos, BP y RA5 con tasas más elevadas de descomposición con respecto a RD1, RD5 y RA1. Finalmente, a los 18 meses de descomposición las tasas fueron menores en las RD, fundamentalmente en RD5. Mientras que BP y las RA mantuvieron tasas similares.

Cabe destacar tres situaciones observadas a lo largo de todo el ensayo. El caso de BP, donde se pudo observar que la disminución de las tasas de descomposición fue gradual en el tiempo empezando con tasas algo mayores a $0,2 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$ y finalizando con tasas de $0,05 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$ aproximadamente. En el caso de RA1, comenzó con las tasas más bajas de descomposición de $0,16 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$ y finalizó con tasas similares a las de BP ($0,05 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$). Y en el caso de RD5, que fue el sitio en presentar las mayores tasas iniciales de descomposición de $0,25 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$, finalizó con tasas cercanas a $0 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$.

Al evaluar las pendientes de las curvas de los diferentes sitios se pudieron observar diferencias significativas entre las mismas ($F=14,4$; $p<0,0001$ B1; $F=2,6$ $p=0,03$ B2) siendo menor la pendiente en RA1 con respecto a RD5 y RA5.

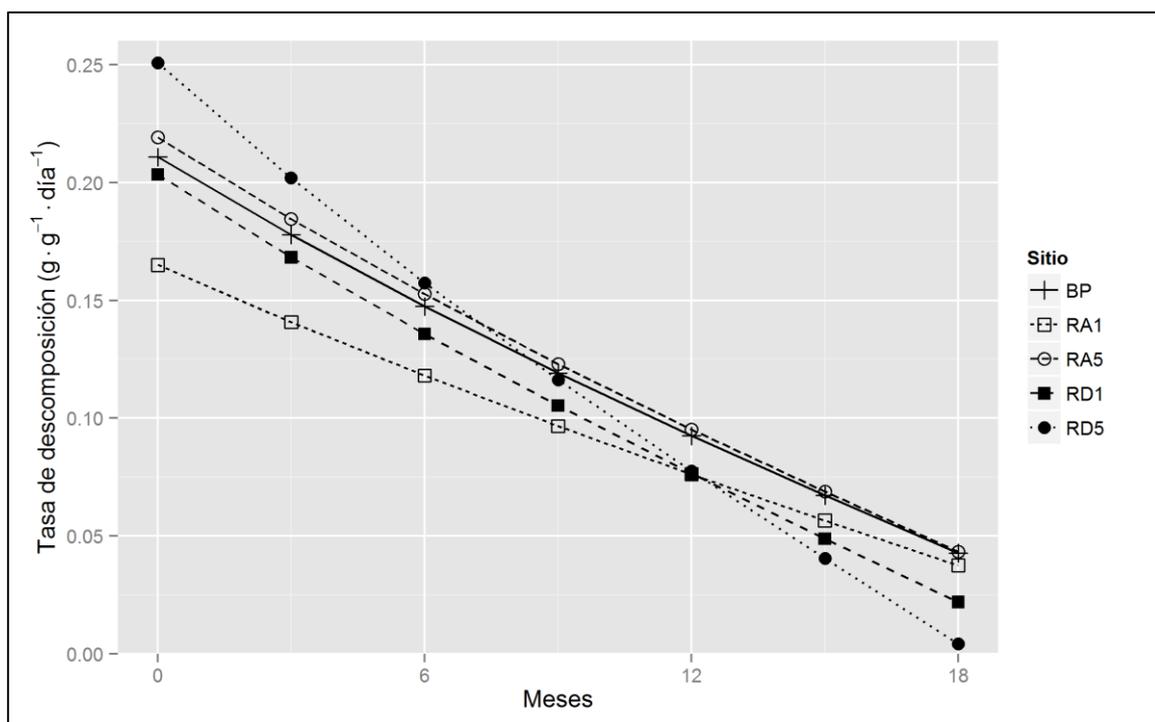


Figura 4.4: Tasa de descomposición modeladas a lo largo de 18 meses.

4.3.2. Concentración y liberación de elementos

Las concentraciones iniciales (T0) de los elementos y fibras en el material utilizado para el ensayo de descomposición se muestran en la Tabla 4.3. Como se partió en todos los casos del mismo pool de hojas de lenga, al inicio del ensayo de descomposición (T0) la concentración de los elementos fue la misma para los diferentes sitios.

Tabla 4.3: Calidad inicial de hojas de lenga utilizadas para el ensayo de descomposición. Los valores iniciales representan los valores promedios de un N=50. E.E: error estándar. Asimismo, se muestran los valores mínimos y máximos del pool de muestras.

Variable	Media	E.E.	Mín	Máx
N (%)	0,48	0,01	0,42	0,56
Ca (%)	1,13	0,04	0,73	1,74
K (%)	0,37	0,01	0,29	0,49
P (%)	0,24	0,01	0,18	0,31
Mg (%)	0,32	0,01	0,25	0,41
C (%)	46,47	0,01	46,27	46,73
Hemicelulosa (%)	13,79	0,35	11,49	16,06
Celulosa (%)	10	0,15	8,99	11
Lignina (%)	16,74	0,27	14,91	18,6

La concentración de los elementos a lo largo de los 18 meses que duró el ensayo de descomposición se observa en la Figura 4.5 (tabla de ANOVA en Anexo 4.2). De esta forma se pueden distinguir dos grupos: aquellos cuya concentración disminuye considerablemente luego del mes de incubación, como fue el caso del K; P y Mg y aquellos que la aumentan, como fue el caso del Ca y el N. Para el C recién a los 12 meses de incubación (T4) se empezó a observar una caída en la concentración para luego acentuarse a los 18 meses de descomposición (T5).

En la mayoría de los elementos (C, K, N y P) se encontró interacción entre sitio y tiempo de descomposición ($p < 0,001$). Las diferencias significativas entre los sitios, se manifestaron dependiendo del elemento y del tiempo de descomposición. Las tendencias de las concentraciones de los diferentes nutrientes determinados en las hojas de lenga sometidas al ensayo de descomposición se detallan a continuación.

Para el caso del C, la concentración inicial de este elemento fue de 46,5%. Recién a partir del T4 se encontró diferencias entre los sitios. RD1 presentó el menor contenido de C en los dos tiempos de descomposición (44,2% en T4 y 41,4% en T5). La concentración inicial para N fue de 0,5%. Para este nutriente las diferencias entre los sitios se encontraron a partir del T2 donde RA1 presentó las medias más bajas (0,56%, 0,58%, 0,64% y 0,72% para T2, T3, T4 y T5 respectivamente). Con respecto al P, cuya concentración inicial fue

del 0,24%, las diferencias entre los sitios se manifestaron en los tiempos T1, T2 y T3, siendo los sitios que presentaron el menor valor medio RD1 en el T1 (0,2%); BP en T2 (0,05%) y RA1 en T3 (0,04%). En el caso del K donde la concentración inicial fue del 0,4%, se encontraron diferencias entre los sitios en todos los tiempos de descomposición no pudiéndose observar un patrón de disminución en un sitio dado. En este sentido, mientras que en T1, RD1 y RA1 presentaron la media menor (0,29%), en T2 fue RA5 (0,08%), en T3 y T5 fue RA1 (0,07 y 0,17 respectivamente).

Por el contrario, el Ca y Mg no presentaron interacción entre sitio y tiempo de descomposición ($p=0,4$ Ca; $p=0,8$ Mg). Lo cual significa que para un tiempo de descomposición dado ambos nutrientes se comportaron de la misma forma en todos los sitios. Sin embargo, para el caso del Ca hubo un efecto del sitio ($p=0,0005$) siendo menor en RA5 con respecto a RD5.

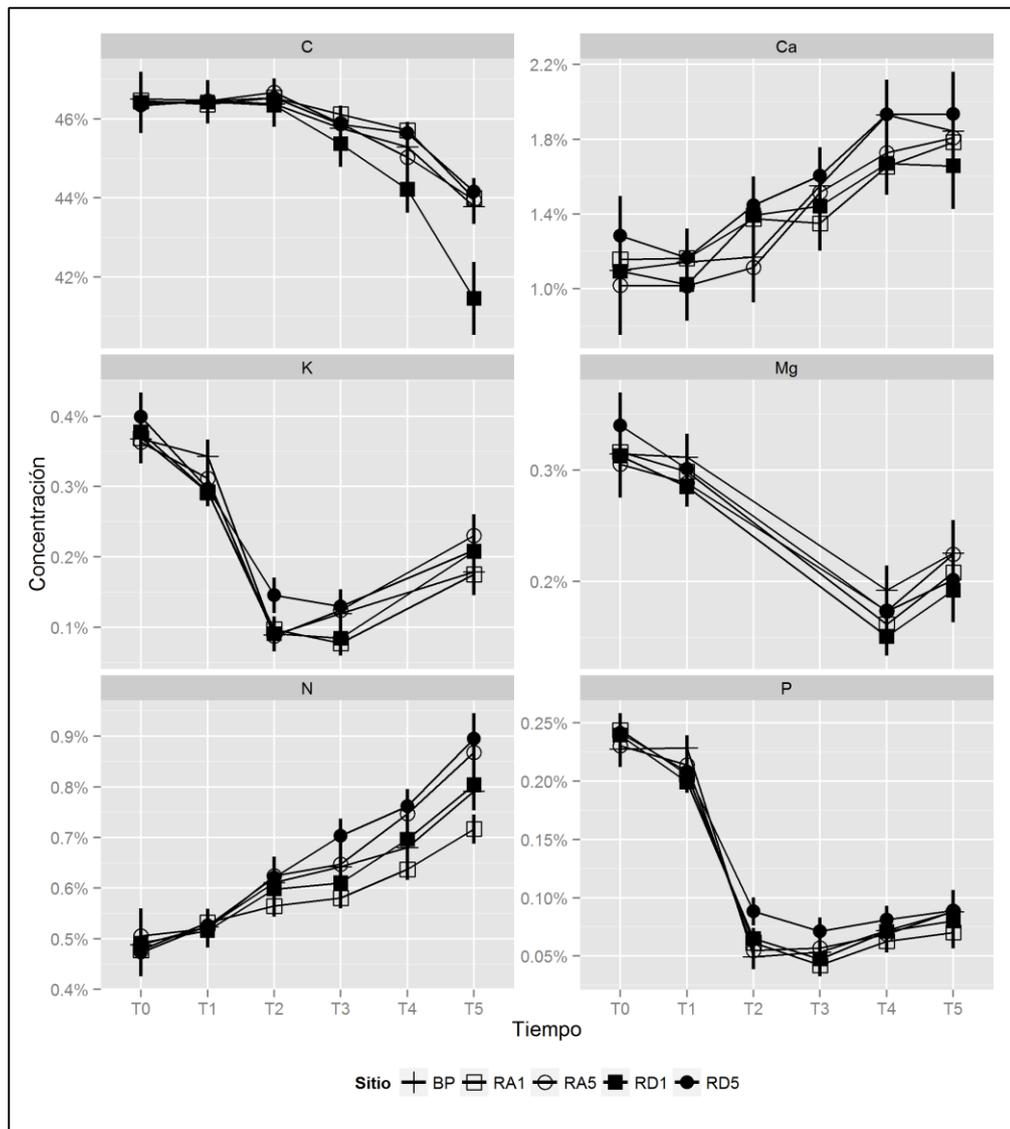


Figura 4.5: Concentración de C, Ca, K Mg, N y P en los diferentes sitios de estudio en función del tiempo de descomposición (meses). Las barras verticales corresponden a los errores estándares.

Los contenidos iniciales de las diferentes fibras determinadas fueron del 11,5-16% para hemicelulosa; del 9-11% para celulosa y del 15-19% para lignina. A los 18 meses de descomposición para celulosa y lignina se encontraron diferencias significativas entre los sitios ($p < 0,001$), siendo RA5 el sitio con menor contenido de celulosa (7%) y RD1 el sitio con menor contenido de lignina (19%). Los sitios que presentaron el mayor contenido de celulosa fueron BP y RA1 (9%) y para lignina fue BP (25%). En el caso de la hemicelulosa no se encontraron diferencias significativas entre los sitios, los valores medios para este componente estuvieron comprendidos entre 8-10%. En todos los sitios tanto hemicelulosa como celulosa presentaron una pérdida muy significativa ($p < 0,0001$) desde los contenidos iniciales (T0) hacia el final del ensayo (T5), en tanto que la proporción de lignina aumentó muy significativamente ($p < 0,0001$).

En la Tabla 4.4 se muestran las relaciones iniciales de C:N; C:P; N:P; Lignina:N y Lignina:P. Como se puede observar en la Figura 4.6, mientras la relación C:N disminuyó en el tiempo, las relación C:P y N:P aumentaron llegando a un valor máximo en T3 ($p < 0,0001$) para luego disminuir. La relación C:N fue la única en presentar interacción entre sitio y tiempo de descomposición ($p = 0,005$), siendo RD5 el sitio en presentar la menor relación C:N para todos los tiempos a excepción de T1 en el cual no se encontraron diferencias significativas entre los sitios. Con respecto a la relación C:P hubo un efecto del sitio ($p = 0,0003$) siendo menor en RD5 con respecto a RA1. En las relaciones C:P y N:P se encontró un efecto del tiempo de incubación ($p < 0,00001$). Este cambio tuvo una tendencia parecida en ambas relaciones, siendo T3 donde se produjo el valor máximo. En la Figura 4.7 se muestran las relaciones Lignina:N y Lignina:P a 18 meses de descomposición, sólo se encontraron diferencias significativas en la relación Lignina:N ($p = 0,03$) donde RA5 fue menor con respecto a BP.

Tabla 4.4: Cocientes iniciales de C:N; C:P; N:P; Lignina:N y Lignina:P de hojas de lenga utilizadas para el ensayo de descomposición. Los valores iniciales representan los valores promedios de un N=50. E.E: error estándar. Se muestran los valores mínimos y máximos del pool de muestras.

Variable	Media	E.E.	Mín	Máx
C/N	96,33	1	82,59	110,52
C/P	198,99	3,16	151,86	255,36
N/P	2,08	0,04	1,59	2,89
Lignina/N	35,21	0,75	27,96	40,75
Lignina/P	69,96	1,75	58,92	84,94

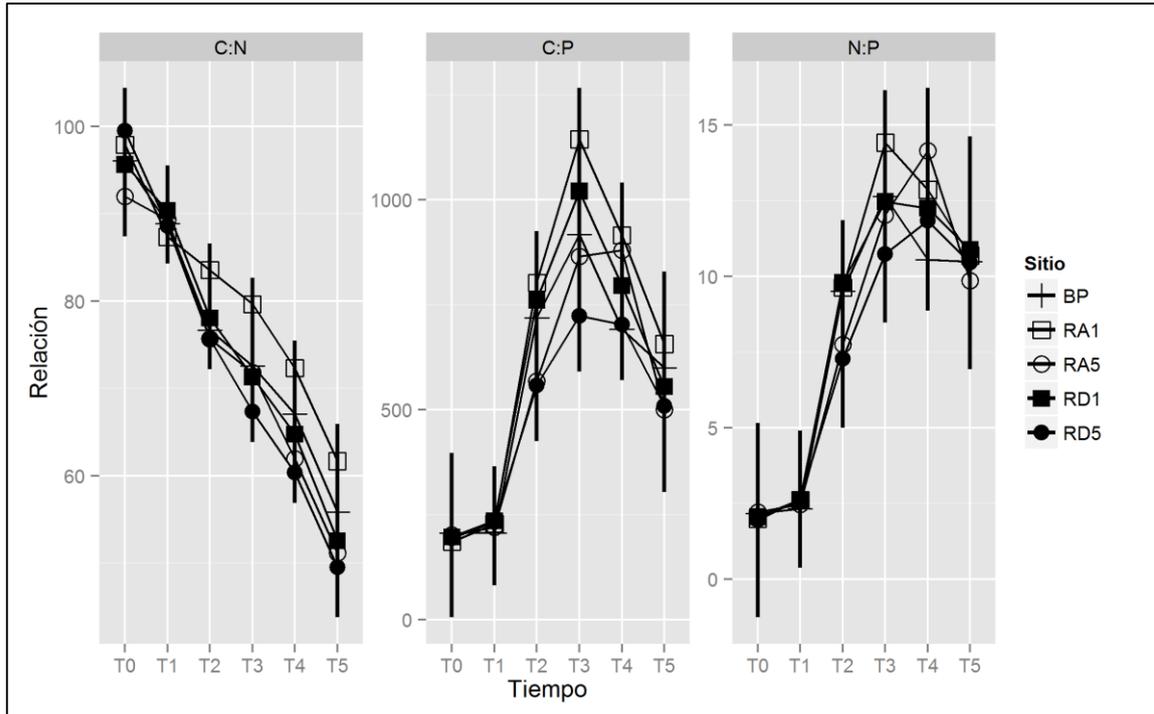


Figura 4.6: Relaciones C:N; C:P y N:P a lo largo de 18 meses del ensayo de descomposición. Las barras verticales corresponden a los intervalos de confianza.

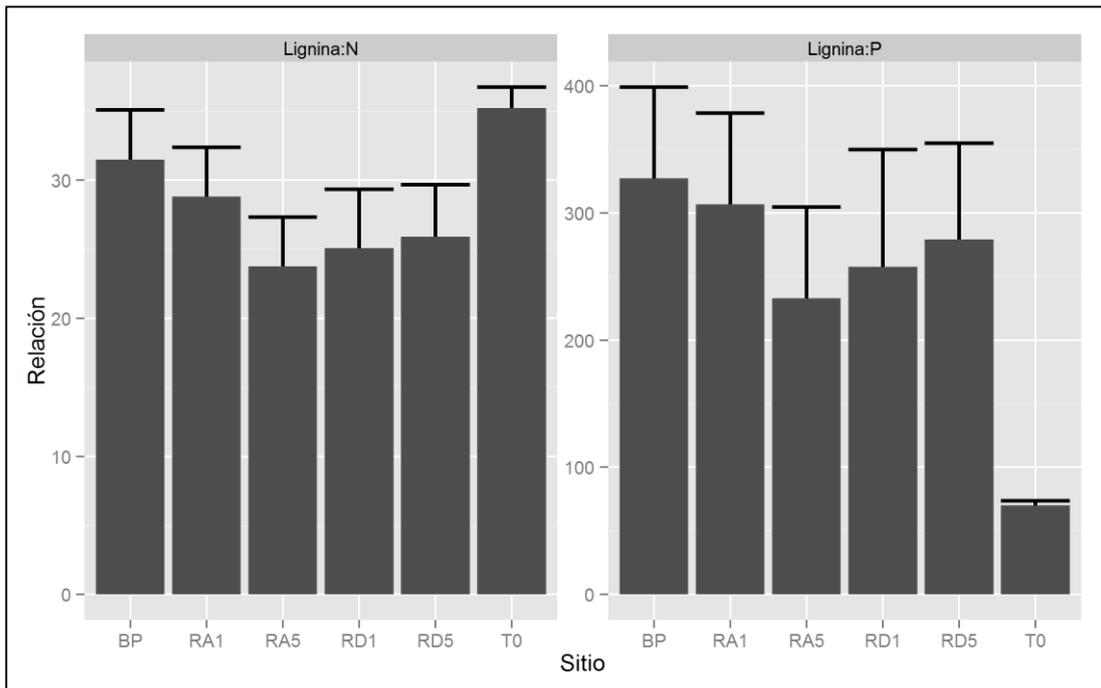


Figura 4.7: Relaciones Lignina:N y Lignina:P a 18 meses de descomposición.

La liberación de nutrientes, incluido el C, a lo largo del ensayo de descomposición se observa en la Figura 4.8. Al igual que para la concentración de los mismos elementos, se pueden distinguir dos grupos: los que se liberan fácilmente, como lo son el K, Mg y P mostrando una rápida disminución durante los primeros meses de descomposición; y los

que son retenidos o no muestran una liberación neta durante el tiempo de descomposición evaluado, como es el caso del Ca y el N.

En el caso del C, N y P se encontró interacción entre sitio y tiempo de descomposición (tabla de ANOVA en *Anexo 4.3*). Las diferencias entre sitios de acuerdo al tiempo de descomposición dependieron del elemento determinado. El C se fue perdiendo paulatinamente a través de los 18 meses de descomposición. A partir del T3 se encontró diferencias de pérdida entre los sitios. RD5 presentó el menor contenido de C en T3 (73,7%), RA5 en T4 (65,9%) y BP en T5 (54,2%). La dinámica del N manifestó un comportamiento variable a lo largo del período evaluado, mostrando mayoritariamente una retención de este nutriente en todos los sitios (entre el 93-113,5%). Al comparar los sitios dentro de cada tiempo de descomposición, sólo se encontraron diferencias en T2 y T5. El sitio en retener menos N fue RA1 en comparación a RA5 y RD5 en T2. Hacia el final del ensayo (T5) hubo una leve tendencia a la liberación en BP y RA1 siendo ambos sitios significativamente diferentes con respecto a RD5. El P se liberó rápidamente luego de 30 días de incubación, quedando al cabo de 18 meses de incubación entre el 18- 22,6% respecto de la concentración inicial. Su liberación fue afectada por los sitios en T1 y T2. El sitio en liberar menos P fue RD1 en T1 y BP en T2.

El resto de los nutrientes (K, Ca y Mg) no presentaron interacción entre sitio y tiempo de descomposición ($p=0,7$ Ca; $p=0,8$ Mg; $p=0,4$ K). Lo cual significa que para un tiempo de descomposición dado estos nutrientes se comportaron de la misma forma en todos los sitios. Sin embargo, para el caso del Ca y del Mg hubo un efecto del sitio ($p=0,04$) siendo menor la liberación de ambos nutrientes en RD1. Asimismo, la dinámica de estos tres nutrientes tuvo un comportamiento diferencial. Mientras que el K y Mg se liberaron rápidamente (17,5-91 K; 32,5-93% Mg), teniendo en el caso del K un ligera suba a los 18 meses de descomposición, el Ca manifestó un comportamiento variable a lo largo del período evaluado, mostrando mayoritariamente una retención de este nutriente en todos los sitios (entre el 81-121%) y en T5 hubo una leve tendencia a la liberación en RD1.

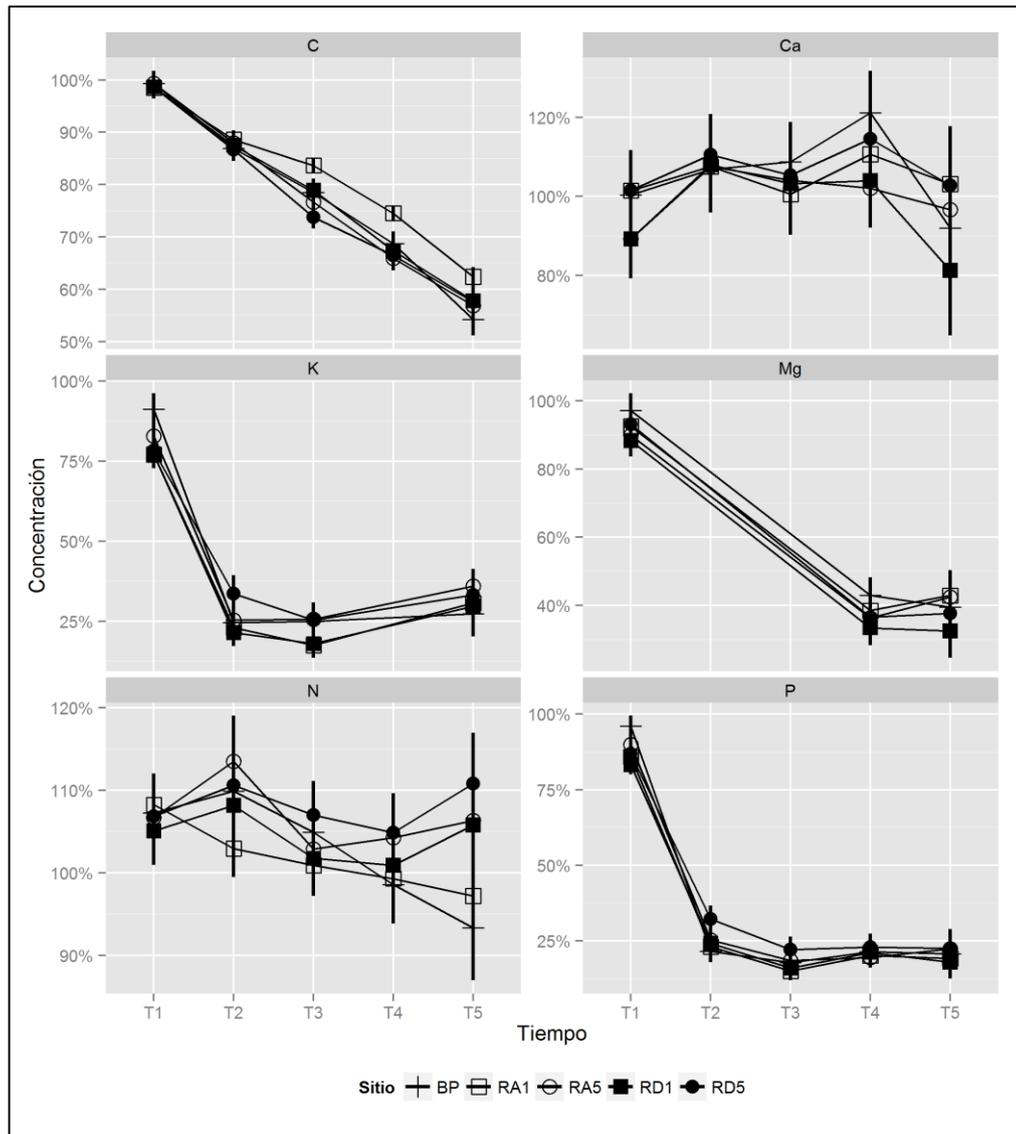


Figura 4.8: Dinámica de C, Ca, K, Mg, N y P remanentes a lo largo del ensayo de descomposición (% de cada nutriente respecto de su valor inicial) en sitios intervenidos con Retención Variable y bosques primarios (BP). Las barras verticales corresponden a los intervalos de confianza.

4.4. Discusión

4.4.1. Descomposición de la materia orgánica

Los porcentajes de la materia orgánica remanente (MOR), no presentaron pérdidas significativas en el primer mes del ensayo para ninguno de los sitios de estudio. Recién a partir del tercer mes de incubación se manifestó una disminución de la MOR (< 85%). Patrones semejantes han sido documentados en otros estudios de descomposición de la hojarasca (Cornelissen, 1996). Si bien el lavado de sustancias solubles y la degradación de los componentes más lábiles de la hoja, suelen ser más acentuados durante la fase inicial del proceso (Suberkropp *et al.*, 1976; Berg *et al.*, 1996), en este estudio no se detectó una

rápida pérdida inicial. Dicho resultado podría deberse a las tasas de descomposición particulares que presentan los bosques de lenga de Tierra del Fuego (Frangi *et al.*, 1997; Moretto *et al.*, 2004).

La estimación de la constante de descomposición de la hojarasca k , en los distintos sitios, presentó valores que fluctuaron entre 0,2 y 0,6 años⁻¹ en BP al cabo de 12 meses. Las tasas de los bosques deciduos de *Nothofagus* de Tierra del Fuego se caracterizan por ser lentas (Godeas *et al.*, 1985, Frangi *et al.*, 1997, Moretto *et al.*, 2005), las tasas encontradas por diferentes autores estuvieron comprendidas en un rango de entre 0,4 y 0,8 (Godeas *et al.*, 1985; Richter & Frangi 1992; Ibarra *et al.*, 2011). Lo cual coincide con los k correspondientes a otros bosques deciduos templados (0,25 a 0,7 años⁻¹) (Frangi *et al.*, 2005). Las tasas más bajas encontradas en este estudio podría deberse a las condiciones climáticas propias del lugar geográfico, principalmente debido a las bajas temperaturas que determinan que muchos de los procesos ecosistémicos sean más lentos (Vitousek *et al.*, 1994, Hobbie, 1996). Asimismo, podría haber diferencias en el material inicial lo cual podría determinar una descomposición diferencial en el tiempo, no sólo considerando las características químicas de la hojarasca (Melillo *et al.*, 1982; Vivanco & Austin, 2008), sino también las características de descomponibilidad inicial. Las tasas de descomposición son reguladas por factores edafoclimáticos, por la calidad de la hojarasca y por las características de los organismos descomponedores (eg. capacidad enzimática y metabólica, composición y diversidad de la comunidad microbiana). Las condiciones de temperatura y humedad adquieren especial significación debido a la influencia que ejercen sobre la actividad de los microorganismos que participan en la descomposición (Keenan *et al.*, 1996; Martín *et al.*, 1997).

Las tasas modeladas por modelos mixtos no pudieron ser comparadas con otros trabajos de descomposición ya que no se encontraron estudios que calcularan dichas tasas. A pesar de las discrepancias numéricas observadas entre las constantes k y las tasas modeladas (las constantes k mostraron valores más elevados), al comparar las mismas se pudo observar que coinciden en el hecho de que a partir de los 12 meses de descomposición hubo una disminución en ambas tasas. Sin embargo, las velocidades de descomposición de k en todos los tiempos fueron mayores en RD5, mientras que las tasas modeladas mostraron la misma tendencia hasta los 9 meses de descomposición, a partir de los 12 meses RD5 presentó las tasas modeladas más bajas para finalizar en ensayo con valores cercanos a 0.

Según como se podía esperar, los sitios en presentar tasas más altas de descomposición al comienzo del ensayo fueron las RD, mientras que al cabo de 18 meses fueron

los sitios en presentar las menores tasas, lo cual podría deberse a que los elementos más lábiles ya habían sido liberados en tiempos anteriores. Esto habría influido en la mayor descomposición en los primeros meses en las RD acelerando el proceso. Sin embargo, este comportamiento tiene una explicación diferente según el tiempo de intervención.

En el caso del sitio de reciente intervención (RD1) la acelerada descomposición podría estar asociada a factores edáficos y microambientales. En lo que se refiere a los factores edáficos, la menor acidez registrada en los suelos de RD1 (Capítulo 3) podría estar favoreciendo la descomposición. El pH puede tener un efecto regulador, tanto directamente sobre los organismos involucrados en la descomposición a través de cambios en la composición de la comunidad microbiana, como indirectamente sobre la solubilidad y disponibilidad de cada uno de los nutrientes (Berg & McLaugherty, 2008). Al haber sido un sitio de reciente impacto (RD1) la cubierta forestal fue retirada, de esta forma tanto la radiación como las precipitaciones serían más intensas y estos factores podrían acelerar la descomposición en ese sitio. En los bosques intervenidos los cambios microclimáticos son importantes (Caldentey *et al.*, 2001) y estos influyen en forma directa sobre la biomasa microbiana (Wardle, 1992), afectando directamente los procesos de descomposición de la hojarasca. Incrementos de la temperatura del aire, con el consiguiente aumento de la temperatura del suelo y un incremento de las precipitaciones (Mormeno *et al.*, 2004), provocan los incrementos en las tasas de descomposición. Dichos cambios microclimáticos son más acentuados en los bosques intervenidos, donde la apertura del dosel permite la mayor radiación al interior del bosque (Caldentey *et al.*, 1998; Mormeneo *et al.* 2003).

Efectos sobre los estadios iniciales de la descomposición también fueron registradas por Ibarra *et al.*, (2011) en sitios con prácticas forestales. Para el caso de RD5 podría estar asociada a factores relacionados con el sotobosque. Diferencias en el sotobosque (ver Capítulo 3), tanto a nivel de especie como de abundancia en estos sitios de mayor antigüedad de intervención, lo que podría estar interfiriendo en los ciclos de nutrientes por alteraciones en la relación suelo-planta (Vivanco & Austin, 2008).

Estos resultados sugieren un efecto inmediato de la intervención sobre la descomposición. De esta forma, compuestos que presentan una rápida liberación por lavado podrían estar más disponibles para las plantas. Sin embargo, debido a que es en esta etapa (al poco tiempo desde la intervención) donde se observa menor pH y mayor compactación del suelo (ver Capítulo 3), los compuestos de liberación rápida podrían terminar perdiéndose del sistema por un efecto de lixiviado. Estos resultados indicarían que los factores abióticos son más importantes en los primeros meses de descomposición respecto a tiempos tardíos (18 meses).

El hecho de que la disminución de las tasas de descomposición de BP fuera más gradual puede deberse a que la cobertura de este sitio estuvo dominada por hojarasca, en particular de hojas, ramas y misceláneas (Capítulo 3), lo cual podría estar generando condiciones más apropiadas para los microorganismos encargados de la descomposición, como por ejemplo niveles de humedad más constantes, lo cual ya ha sido planteado anteriormente por Ritter *et al.* (2005).

El comportamiento temporal de la descomposición analizada mostró cambios relativamente graduales. Sin embargo, fue posible advertir mayores velocidades de descomposición k y de las tasas modeladas al término de los primeros 6 meses. El hecho que durante la descomposición sea posible reconocer dos estados se aproximan a lo señalado por diversos autores (Alhamd *et al.*, 2004). En la fase inicial, las concentraciones de las sustancias solubles en agua decrecen rápidamente (Osono & Takeda 2001) y parte de la hemicelulosa es degradada, mientras la lignina recalcitrante no se descompone o sólo lo hace en muy baja proporción. De este modo la concentración de la lignina comienza a incrementarse debido a la descomposición de los otros componentes. También la concentración de algunos nutrientes como el nitrógeno, fósforo y azufre comienza a aumentar (Staff & Berg 1982). Estos hechos podrían explicar que en el caso de RD5, las tasas de descomposición modeladas al final del ensayo bajaron considerablemente y se estimaron cercanas a $0 \text{ g.g}^{-1}.\text{día}^{-1}$.

En este sentido, en los estados tardíos, la descomposición de la lignina y las celulosas lignificadas dominarían sobre la influencia de los nutrientes regulando así la descomposición de la hojarasca (Osono & Takeda 2001). Diversos autores refieren una disminución en las tasas de descomposición para los estados más tardíos del proceso, estimándose tasas extremadamente lentas para los estados finales (Guillon *et al.*, 1994). En tales casos, las pérdidas acumuladas de peso se aproximarían a un valor límite de descomposición, el cual es descrito como una función asintótica (Berg, 2000). Al respecto, Berg *et al.*, (1996) han estimado valores límites de descomposición entre 50-65% para *Fagus grandifolia* Ehrh., valores que corresponden a lo observado en este estudio.

4.4.2. Concentración y liberación de elementos

De los datos obtenidos sobre concentración y liberación de elementos, se observó una misma tendencia en todos los sitios. De esta forma se pudieron diferenciar dos grupos: los nutrientes fácilmente liberados o mineralizables (K, Mg y P) y los nutrientes más constantes o menos mineralizables (Ca y N).

En este estudio se encontró la siguiente secuencia decreciente en la concentración ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) de macronutrientes: $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{Mg} > \text{P}$. Encontrándose variaciones con Frangi *et al.*, (2004) quienes argumentan que las hojas de lenga muestran una secuencia $\text{N} > \text{Ca} > \text{K} > \text{P} > \text{Mg}$. Esta diferencia puede deberse a que las condiciones ambientales pueden afectar la concentración de nutrientes, en especial de aquellos asociados con el metabolismo, cambiando su distribución entre órganos como la composición de los tejidos individuales (Lambers *et al.*, 1998). Sin embargo, también puede deberse a otros factores. Khanna & Ulrich (1991) destacan que las concentraciones promedio de nutrientes de un determinado compartimento vegetal en bosques templados deciduos varían escasamente para un sitio determinado cuando se la compara con la variación entre sitios diferentes; las variaciones entre sitios puede deberse a la composición química de los suelos.

La dinámica que presentó el P, K y Mg concordó con otros trabajos, liberándose rápidamente de la hojarasca en los primeros 60 días de incubación (Laskowski *et al.*, 1995; Barrera *et al.*, 2004; Osono & Takeda, 2004), al cabo de 2 meses sólo permanecía el 20%. Mientras que para Ca y N se produjo el proceso contrario, presentaron inmovilización.

Estos resultados se relacionan con características particulares de cada nutriente. El K no forma parte de la estructura celular sino que se encuentra en solución en las células vegetales, es muy móvil y muy soluble en agua, por lo que se lixiviaría fácilmente de las hojas (Swift *et al.*, 1979; Cole & Rapp, 1981). El K no se asocia con estructuras orgánicas y circula en forma básicamente independiente del C. Las cantidades de K en la translocación suelen ser proporcionalmente mayores que las de N ya que su transferencia es independiente de la mineralización. Asimismo su tasa de circulación es rápida comparada con otros elementos (Cole & Rapp, 1981). Mientras que la alta liberación de P, quizás fue debido al alto contenido inicial de P en las hojas de lenga. La mineralización de este nutriente se registró a partir de los 2 meses de incubación, con una relación C/P de casi más del doble de 400, valor sugerido por Rustad & Cronan (1988) para el comienzo de la mineralización del P.

Durante los dos primeros meses de la descomposición se observó un incremento de la concentración de calcio, lo cual podría responder a valores relativos debido a la liberación de los componentes orgánicos más lábiles, sin que corresponda a un incremento neto en la concentración del mismo. A partir de los 18 meses de descomposición se observó una leve liberación neta de Ca, la cual puede estar vinculada a la descomposición de los componentes estructurales (Osono & Takeda 2004). El Ca no es parte componente de las proteínas y por lo tanto no depende de la mineralización para movilizarse como ocurre con el N (Cole & Rapp, 1981). No obstante, forma parte de la estructura orgánica del árbol o se lo encuentra precipitado como una sal de oxalato o sulfato en los tejidos vegetales (Cole & Rapp, 1981). El ciclado de Ca es relativamente lento dentro de un ecosistema, y su reciclado dentro del árbol es casi inexistente, comportándose en ese sentido de manera similar al Mg y Mn.

Para el caso del N, no se observó una liberación neta del mismo al cabo de los 18 meses de descomposición evaluados. Según un estudio realizado por Mansilla (2013) dicha liberación se produciría a partir de los 21 meses de descomposición. El N está fuertemente ligado al C y circula de un compartimento a otro dependiendo de la transferencia de C o la liberación de N del C por mineralización (Cole & Rapp, 1981). En esos aspectos es similar al comportamiento del P.

Al considerar el efecto de la intervención forestal sobre los nutrientes, es importante destacar que aunque la misma afectó de forma diferencial a los nutrientes analizados, no provocó un cambio en la dinámica de los mismos.

En cuanto a las relaciones C:N; C:P y N:P a lo largo de 18 meses del ensayo de descomposición se observaron diferentes comportamientos. La relación C:N disminuyó considerablemente desde valores medios iniciales de 96 a valores medios finales comprendidos en un rango de 38 a 69. Este patrón fue observado en la descomposición de varias especies de *Nothofagus* en Patagonia, donde la descomposición estuvo relacionada a la calidad del carbono más que a la concentración de N (Vivanco & Austin 2008). Estos cambios en la relación C:N podrían estar relacionados con la calidad del C. Con respecto a las relaciones C:P y N:P, las mismas mostraron un comportamiento similar entre sí, manifestando un valor máximo a los 6 meses de incubación y luego un decremento, más acentuado en la relación C:P.

La hojarasca también puede presentar metabolitos secundarios recalcitrantes como lignina y taninos, por lo que actualmente las relaciones lignina:N o fenoles:N, son más recomendadas como indicadores potenciales de la dinámica del N del suelo que la relación C:N (Gilliam *et al.*, 2001; Trofymow *et al.*, 2002; Satti *et al.*, 2003; Ritter *et al.*, 2005).

Para la relación N:P el valor medio fue de 2. Ingestad & Agren (1988) indicaron que el cociente N/P es constante (8 a 10) cuando las plantas reciben estos nutrientes en un cociente similar a aquel en sus tejidos independientemente de si los nutrientes o la luz limitan el crecimiento (Lambers *et al.*, 1998). En las plantas terrestres el cociente N/P es 10, y cuando se desvía de ese valor generalmente indica un desbalance nutricional causado por la absorción restringida del nutriente limitante del crecimiento (Verhoeven *et al.*, 1996). Cuando es >16 el P sería el limitante y si es <14 lo sería el N (Koerselman & Meuleman, 1996). De acuerdo con este indicador aplicado a las concentraciones de nutrientes en las hojas, Frangi *et al.*, (2004) establecieron que los bosques maduros de lenga estarían limitados por N (N/P=5,).

En relación a los contenidos de las fibras analizadas, celulosa y lignina presentaron diferencias entre los sitios. En el caso de lignina, los valores inicial (15-19%) encontrados en este estudio fueron algo inferiores a los encontrados por Mazzarino *et al.*, (1998) para bosques de Tierra del Fuego, quienes reportaron que las hojas senescentes de lenga tienen concentraciones de 25 % de lignina y cocientes lignina/N de 33. El hecho de que RD1 haya sido el sitio en presentar el menor contenido de lignina puede deberse a que al ser un sitio de reciente impacto. Lo cual podría considerarse como una prueba más de que los procesos de descomposición se hayan incrementado en este sitio, con el consecuente aumento de pérdida de lignina a pesar que la misma es uno de los últimos componentes en descomponerse (Berg & McClaugherty, 2008). Contrariamente, Mansilla (2013) no encontró que la concentración de lignina variara al cabo de 21 meses de descomposición, argumentando que en el período evaluado sólo se llegó a la mitad de la materia orgánica remanente. En este estudio, si bien no se llegó a este valor (59-66 % a los 18 meses de descomposición) se pudo observar diferencias en la concentración de lignina.

4.4. Conclusiones

En síntesis, la RV tendría efectos importantes en las tasas iniciales de descomposición en las RD. Estos sitios presentaron tasas más altas de descomposición al comienzo del ensayo. Con el transcurso del tiempo de incubación, los efectos de la intervención se siguieron manteniendo. Al cabo de 18 meses las RD presentaron las tasas más bajas de descomposición. En BP se encontró una disminución más gradual de las tasas de descomposición. Con respecto a la dinámica y la liberación de elementos, no se encontró que la intervención forestal haya afectado ni provocado un cambio en las mismas.

Capítulo 5

5. Disponibilidad, mineralización e inmovilización de N

5.1. Introducción

La disponibilidad del nitrógeno (N), a diferencia de los demás nutrientes, al no existir en la fracción mineral del suelo, depende de la materia orgánica del suelo (MOS) y de la fijación biológica de N atmosférico. Esta disponibilidad depende de la mineralización de la materia orgánica, la cual es, sin duda un proceso indispensable para generar nutrientes disponibles necesarios para la biota y en especial para las especies vegetales (Steubing *et al.*, 2002). La cantidad y calidad de la materia orgánica y la influencia del medio ambiente en la actividad biológica del suelo repercuten directamente en la mineralización neta del N.

Los procesos de mineralización e inmovilización de la MOS se encuentran regulados por factores abióticos y bióticos (Swift *et al.*, 1979). Entre los primeros tienen preponderancia la temperatura y la humedad. Por otra parte, los factores bióticos más influyentes son la abundancia y diversidad de microorganismos del suelo y la composición química de la materia orgánica (Hobbie, 1992; Van Vuuren *et al.*, 1993; Couteaux *et al.*, 1995; Mtambanengwe & Kirchman, 1995; Cornelissen, 1996). La mineralización del nitrógeno (N-min) en el suelo depende varios factores, incluyendo la proporción C/N (Frankenberger & Abdelmagid, 1985); el contenido de N (Iritani & Arnold, 1960); el contenido de lignina (Frankenberger & Abdelmagid, 1985; De Neve *et al.*, 1994); el N soluble en agua, contenido de celulosa (Iritani & Arnold, 1960; Bending *et al.*, 1998); la MOS (Janzen *et al.*, 1992; Sierra 1996); la respiración microbiana, el contenido de ATP (Alef *et al.*, 1988); la biomasa microbiana (Dalal & Meyer, 1987), y el contenido de N microbiano (Fisk & Schmidt, 1995). La mineralización potencial neta de N y la nitrificación representan importantes indicadores ecológicos de la productividad de los ecosistemas forestales (Reich *et al.*, 1997).

El N ha sido reconocido como uno de los nutrientes más limitantes para la productividad del ecosistema forestal (Duchaufour, 1989; Priha & Smolander, 1999). Todos los organismos, tanto sobre la superficie y bajo tierra, se encuentran en una intensa competencia por N disponible en los ecosistemas forestales (Schimel & Bennett, 2004). Los bosques templados tienen una baja entrada de nitrógeno vía deposición atmosférica, por lo que la producción primaria neta depende principalmente de la circulación interna de nutrientes, de las tasas de descomposición y de la mineralización de la MOS (Pérez *et al.*, 1998; 2003a).

La disponibilidad de N en ecosistemas boscosos prístinos proviene de la liberación del N temporalmente inmovilizado en el horizonte orgánico y de la biomasa microbiana muerta (Pérez *et al.*, 2003b). Además los árboles recuperan el N de las hojas senescentes y tejidos perennes en general, los cuales puedan ser re-utilizados por las plantas en la próxima estación de crecimiento (Ritter *et al.*, 2005). El pool de N inorgánico del bosque varían ampliamente en el tiempo y el espacio lo cual podría atribuirse principalmente a tres factores, (I) la variación en las tasas de mineralización, (II) la absorción por las plantas y los microorganismos, (III) y las pérdidas por la erosión del suelo, lixiviación, escorrentía y desnitrificación.

Una intervención forestal altera la circulación de nutrientes en el ecosistema, ya que modifica el aporte de materia orgánica por parte del bosque y las condiciones microclimáticas, que tienen una influencia directa en la actividad biológica del suelo. Numerosos estudios han reportado una mayor pérdida de N de los ecosistemas forestales tras la tala de árboles. Estas pérdidas son causadas por las tasas de aumento de N-min, la reducción de la absorción de N por las plantas, y una mayor pérdida por lixiviación y erosión (Vitousek & Melillo, 1979). El aumento de la N-min, después de la perturbación, podría deberse a cambios en el microambiente y la calidad del sustrato.

En los bosques Andino-Patagónicos, al igual que en la mayoría de los bosques templados, la disponibilidad de N se encuentra limitada (Mazzarino & Gobbi 2005). El crecimiento vegetal y los procesos microbiológicos dependen primariamente del reciclaje interno de N contenido en la MOS (Perakis & Hedin 2001). En Patagonia, se han realizado pocos estudios sobre mineralización de N en bosques. Mazzarino *et al.* (1998) y Satti *et al.* (2003) reportaron mineralización potencial de N de los suelos de bosques patagónicos y Alauzis *et al.* (2004) evaluaron mineralización potencial de N de los bosques de lenga afectados por el fuego en el norte de la Patagonia. Sin embargo, todos estos estudios se llevaron a cabo en condiciones de laboratorio. Recientemente, Bahamonde *et al.* (2012b) registraron mineralización de N y nitrificación en bosques de *N. antarctica* bajo diferentes coberturas en Santa Cruz, encontrando que los bosques con menor cobertura arbórea presentaban los valores más bajos de mineralización y nitrificación de N. En Tierra del Fuego, si bien existe un estudio preliminar donde se evaluó el impacto de las Retenciones Variables (RV) sobre la mineralización de la MOS (Moretto *et al.*, 2005) no existen estudios donde se evalúen los cambios que se producen en el ciclo biogeoquímico del N a través del tiempo dichas prácticas de aprovechamiento forestales.

En este sentido el objetivo del presente capítulo es evaluar la disponibilidad, mineralización e inmovilización de N en suelos de bosques aprovechados de *Nothofagus pu-*

milio en Tierra del Fuego, en 1 y 5 años de producida la intervención forestal y bajo el efecto de las RV. De esta forma surgieron dos preguntas: (1) ¿Cómo cambia la disponibilidad de N de acuerdo al tiempo y al tipo de intervención? (2) ¿Cómo varía la mineralización e inmovilización del N a través del tiempo y tipo de intervención? (3) ¿Cómo cambia el ciclo del N en los bosques de lenga temporalmente con y sin aprovechamiento forestal?

5.2. Materiales y métodos

5.2.1. Establecimiento de los ensayos

Durante los meses de octubre de 2009, enero, abril y octubre de 2010 y enero y abril de 2011 (momentos en los que se producen la mayor actividad biológica) se extrajeron muestras de suelo iniciales del horizonte más superficial en las parcelas permanentes de los sitios de muestreo (BP, RD1, RA1, RD5 y RA5). Del mismo pool inicial de suelo se utilizaron submuestras para llevar a cabo los diferentes ensayos de disponibilidad y mineralización de N. Se seleccionaron 10 réplicas para cada sitio (N=50 por fecha).

5.2.2. Preparación de las muestras y análisis químicos

Para todos los ensayos las muestras de suelo frescas retiradas del campo se conservaron a 4°C y como máximo en 48 horas se procesaron. Las mismas se tamizaron por malla de 2 mm a fin de separar restos de material vegetal y partículas de suelo en un estado intermedio de humificación. Inmediatamente las muestras de suelo se extrajeron con KCl 2N (10 g de suelo por 50 ml de solución) en un envase plástico con tapa por 16-24 horas y posterior se filtró el sobrenadante (Figura 5.1).



Figura 5.1: Extracción de muestras de suelo con KCl 2N.

A los extractos obtenidos se les determinó el N inorgánico (NH_4^+ ; NO_3^- y N total) utilizando el método de microdestilación por arrastre de vapor (Keeney & Nelson, 1982). Para ello se tomaron 10 mL del extracto de suelo y se depositaron en balones de vidrio para ser destilados, agregándoles 0,2 g de MgO para la determinación de NH_4^+ y 0,2 g de aleación devarda para la determinación de NO_3^- . El extracto destilado se recibe en vaso precipitado con 5 mL de solución indicadora, hasta completar 50 mL, que es titulado con H_2SO_4 0,005 N.

Obtenidos las concentraciones en mL de amonio y nitrato para cada una de las muestras se procedió a calcular la concentración en el suelo:

$$\text{gr N/gr suelo} = (\text{mL muestra} - \text{mL blanco}) \times (70 \times 50 \text{ mL} / (\text{P gr} \times 10\text{mL}) \times (1 + \%H / 100)$$

Donde:

mL muestra: volumen de H_2SO_4 gastado en la titulación del extracto de suelo.

mL blanco: volumen de H_2SO_4 gastados en la titulación del blanco.

70: peso molecular del N en función a la molaridad del ácido utilizado.

50 mL: volumen del extracto de KCl 2N

P: peso del suelo tomado para la extracción en gr.

10 mL: volumen de extracto de suelo utilizado para la destilación.

(1 + %H / 100): factor de corrección de humedad

5.2.3. Humedad relativa

Para cada determinación, los datos obtenidos fueron corregidos por su factor de humedad correspondiente. Para ello se determinó el contenido de humedad de cada muestra, una submuestra de 5 g de suelo fresco que fue secada en estufa (105°C) por 48 horas o hasta peso constante a fin de determinar el contenido de humedad, y poder expresar la concentración de N en base a suelo seco.

5.2.4. Disponibilidad de N

La disponibilidad de N se determinó en cada fecha de muestreo tomando submuestras de la muestra inicial fresca tomada en campo y realizándoles la preparación y determinaciones químicas ya explicadas. A partir de esto se estimaron los contenidos mensuales y anuales de NH_4^+ , NO_3^- y N-total disponibles (N- NH_4^+ ; N- NO_3^- y N-total respectivamente).

5.2.5. Mineralización a campo de N

Se utilizó el método de Lemeé (1967) modificado por Adams y Attiwill (1986). Este método consiste en determinar la mineralización neta del N, a través de las diferencias en la concentración de N inorgánico en suelos pre y post incubados.

En cada fecha de muestreo, del pool inicial colectado se extrajo una submuestra y se la incubó utilizándose la técnica de incubación en bolsas de polietileno (Nadelhoffer *et al.*, 1984) (Figura 5.2), por periodos de 90 días, a excepción del invierno que comprendió un periodo de 180 días dadas las condiciones ambientales de la zona y a fin de captar cómo se mineraliza el N en este periodo. Las bolsas fueron colocadas en contacto directo con el suelo permaneciendo en el campo por los periodos recién mencionados. Terminado el periodo de incubación de cada bolsa en un tiempo dado fue reemplazada por otra y así sucesivamente sin interrupciones hasta finalizar el estudio (2 años de medición = 6 fechas de muestreo).

La tasa de mineralización neta correspondiente a cada período se calculó como la diferencia entre la concentración de N al final del período de incubación y la concentración de N al inicio del período dividido por el número de días incubado. Las muestras iniciales y finales de cada período de incubación se transportaron inmediatamente al laboratorio, en donde se procedió con la metodología descripta. Para cada período de suelo incubado y del tiempo cero se cuantificó los contenidos de N en las formas inorgánicas de amonio (NH_4^+) y nitrato (NO_3^-), correspondiendo la suma de ambas la N-min. A partir de esto se estimaron las tasas mensuales y anuales mineralizadas de NH_4^+ , NO_3^- y N total a campo (M- NH_4^+ , M- NO_3^- y M-N total respectivamente).



Figura 5.2: Bolsa de incubación in situ antes y después de ser instalada en una de las parcelas experimentales del bosque de *Nothofagus pumilio* en Ea. Los Cerros, Tierra del Fuego, Argentina.

5.2.6. Mineralización neta potencial de N

Se siguió la metodología detallada en Mazzarino *et al.*, (1998). La mineralización potencial del N se determinó mediante incubación en laboratorio durante 30 días en condiciones óptimas de humedad (capacidad de campo) y temperatura (25°C). Dichas determinaciones se realizaron en las mismas fechas que las determinaciones a campo (N=50 por fecha). En el laboratorio, las muestras se dispusieron en recipientes de 250 ml, a razón de 50 g por recipiente (Figura 5.3), y se colocaron en incubadora según un diseño completamente aleatorizado, con 5 repeticiones por sitio. Semanalmente, se controló la humedad por gravimetría y se dejaron los recipientes expuestos al aire durante una hora. Al finalizar el período de incubación se procedió a determinar el N inorgánico. El N potencial neto mineralizado en cada período de incubación se calculó como la diferencia entre el N inorgánico al final menos el N inorgánico al inicio del período en consideración. Al igual que para la mineralización a campo se estimaron las tasas mensuales y anuales mineralizadas de NH_4^+ , NO_3^- y N total potenciales (MP- NH_4^+ , MP- NO_3^- y MP-N total respectivamente).



Figura 5.3: Ensayo de mineralización potencial en condiciones controladas de temperatura y humedad. La incubación en laboratorio se realiza durante 30 días, una vez a la semana se corrige el contenido de humedad dejando las muestras expuestas al aire durante 1 hora.

5.2.7. Análisis estadísticos

Todos los datos (Humedad relativa; Disponibilidad de N; Mineralización a campo de N y Mineralización neta potencial de N) se analizaron mediante modelos lineales con efectos mixtos para realizar un ANOVA bifactorial (Pinheiro & Bates, 2000). Este análisis se utilizó por tratarse de medidas repetidas ya que la unidad experimental evaluada (parcela) fue la misma a lo largo del estudio.

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa estadístico R Development Core Team (2013).

5.3. Resultados

5.3.1. Humedad relativa

Para cada fecha de muestreo se tomó la humedad relativa de las muestras iniciales (Figura 5.4). Los valores medios de humedad del suelo, al medir la disponibilidad de N, fluctuaron entre 69 y 82 %.

Se encontró interacción entre sitio y fecha ($F=2,2$; $p=0,003$). Encontrándose diferencias significativas en 3 fechas. BP presentó los valores más altos con respecto a RA1 en abril de 2010 y enero de 2011 y con respecto a RD5 en abril de 2011.

Asimismo se observaron fluctuaciones durante todo el periodo evaluado encontrándose diferencias significativas entre las fechas ($F=11$; $p<0,00001$). En abril de 2010 y enero de 2011 todos los sitios presentaron una disminución en la humedad. BP fue el sitio en presentar una regulación más constante de la humedad, donde los cambios no fueron tan pronunciado y mantuvo los valores más elevados a lo largo del tiempo.

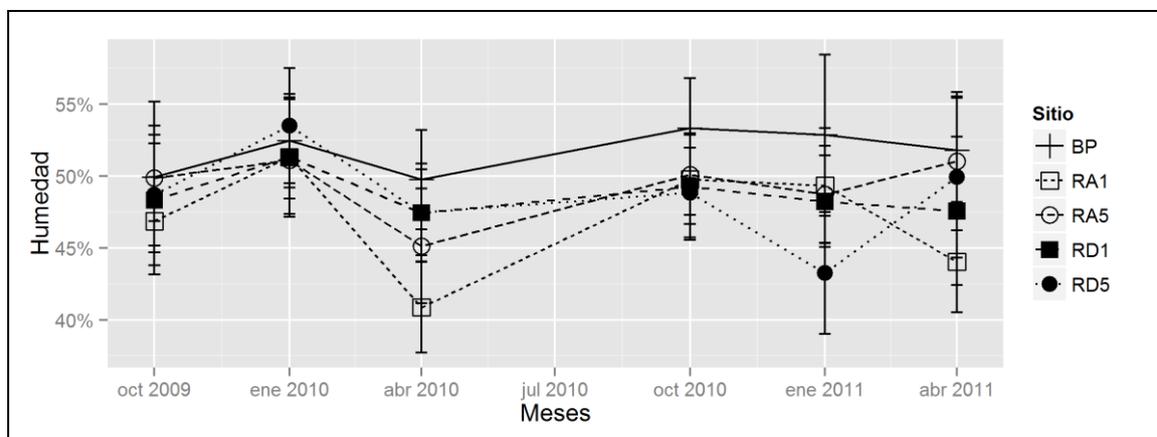


Figura 5.4: Humedad relativa medida en las fechas de muestreo de las muestras iniciales.

5.2.2. Disponibilidad de N

Al evaluarse la dinámica del N disponible en cada fecha de muestreo (Figura 5.5) se pudo observar un comportamiento cíclico a través del tiempo. Se observó un incremento tanto de $N-NH_4^+$ como de $N-NO_3^-$ en abril de 2010 para luego manifestarse una disminución en octubre de 2010 y nuevamente un incremento paulatino a partir de esta última fecha para el caso del $N-NH_4^+$.

Los contenidos de los valores medios de N disponible a lo largo del tiempo que duró el ensayo variaron; entre 6,5-27,6 para N-NH₄⁺ mg kg⁻¹ y entre 0,3-18,8 mg kg⁻¹ para N-NO₃⁻. Y entre 6,5-43,4 mg kg⁻¹ para N-total

Si bien se encontró interacción entre sitio y fecha (F=8 N-total; F=7,7 N-NH₄⁺; F=6,4 N-NO₃⁻; p<0,00001), las diferencias significativas observadas se manifestaron en 4 de las 6 fechas analizadas. Los meses en donde no se encontraron diferencias entre los sitios fueron, para N-NH₄⁺ y N-total enero y octubre de 2010, y para el N-NO₃⁻ octubre de 2010 y abril de 2011.

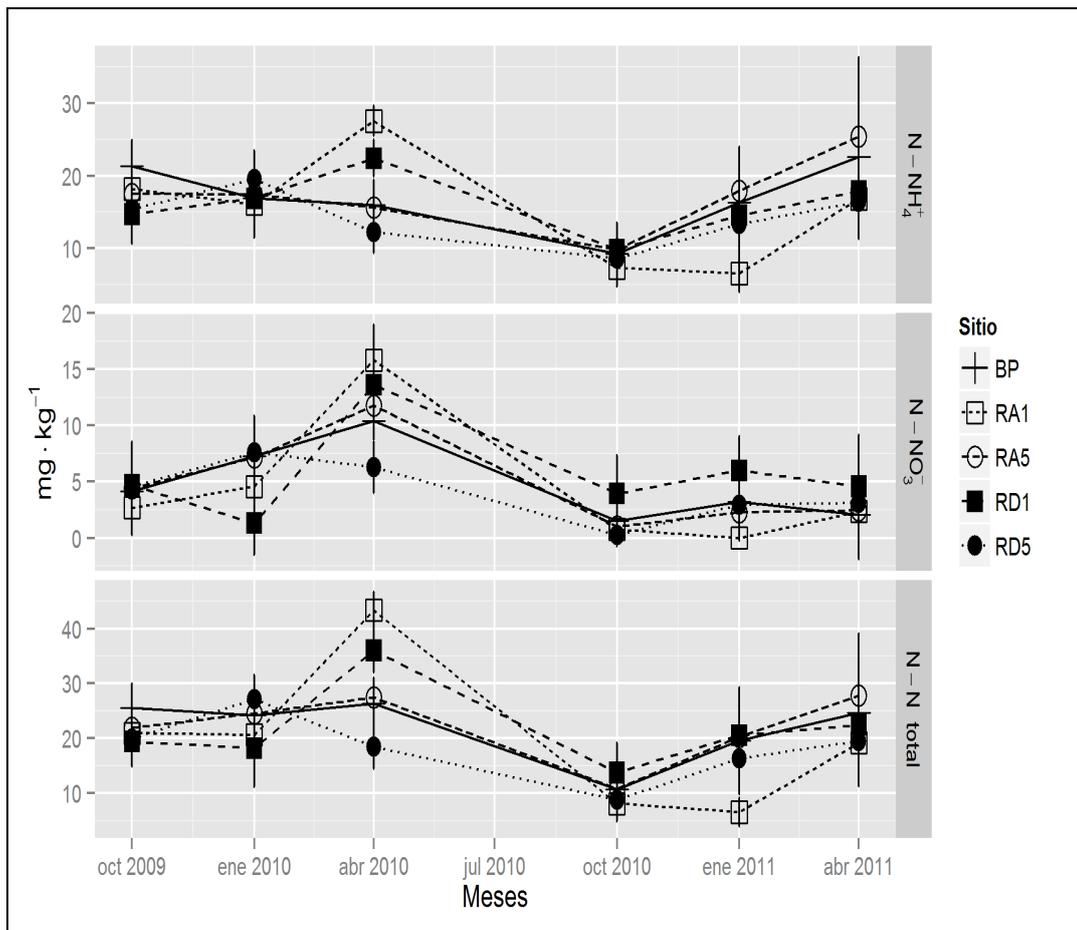


Figura 5.5: N disponible(mg.kg⁻¹) a través del tiempo. Las barras verticales representan los intervalos de confianza.

Al no observarse un patrón definido no se realizó una descripción en cuanto a las diferencias encontradas entre los sitios en cada fecha (tabla de ANOVA en Anexo 5.1) y se procedió a realizar un análisis por temporada de muestreo.

La dinámica del N disponible por temporada de muestreo se puede observar en la Figura 5.6. Para el N disponible total (N-total) se encontró una disminución muy significativa desde la temporada 2009-2010 (T1) a la temporada 2010-2011 (T2) en todos los sitios (F=77,63; p>0,00001). Asimismo, se encontró interacción entre sitio y temporada

($F=5,4$; $p=0,0003$). Dentro de T1, RD5 fue menor con respecto a RA1. Por su lado, en T2 el contenido de N-total fue menor en RA5, BP y RD1 con respecto a RA1, siendo este sitio el que presentó el mayor cambio de una temporada a otra.

Al evaluar los componentes del N-total por separado ($N-NH_4^+$ y $N-NO_3^-$), se observó que el $N-NH_4^+$ (entre $10-21 \text{ mg kg}^{-1}$) fue más abundante que el $N-NO_3^-$ (entre $1-8 \text{ mg kg}^{-1}$). Al igual que para N-total, se encontró interacción entre sitio y temporada para ambos componentes ($F=7,3$; $p<0,0001$ $N-NH_4^+$ y $F=3,2$; $p=0,01$ $N-NO_3^-$), observándose una disminución significativa de T1 a T2. Sin embargo, este efecto de la temporada no fue generalizado para todos los sitios.

Para el caso del $N-NH_4^+$, entre temporadas esta disminución fue significativa sólo en RV1 (RA1 y RD1) y RD5. Dentro de cada temporada, RV 5 (RA5 y RD5) tuvieron menor contenido de $N-NH_4^+$ con respecto a RA1 en T1 y RA5 fue menor en comparación a RA1 en T2. Los sitios que se mantuvieron más constantes de la primera temporada a la siguiente fueron BP y RA5, éste último sitio fue el único en presentar un incremento en la segunda temporada. El sitio en presentar una mayor variación entre temporadas fue RA1 que de presentar mayor $N-NH_4^+$ en T1 fue el único sitio que pasó a tener menor contenido de $N-NH_4^+$ en T2.

Con respecto al $N-NO_3^-$, entre temporadas todos los sitios a excepción de RD1 fueron significativamente menores en la segunda temporada, observándose una misma tendencia de disminución. Dentro de cada temporada, en la temporada 2009-2010 no se encontraron diferencias entre los sitios. Por el contrario, en la temporada 2010-2011 el $N-NO_3^-$ fue mayor en RD1, siendo este sitio el que se presentó más constante a lo largo de las dos temporadas analizadas.

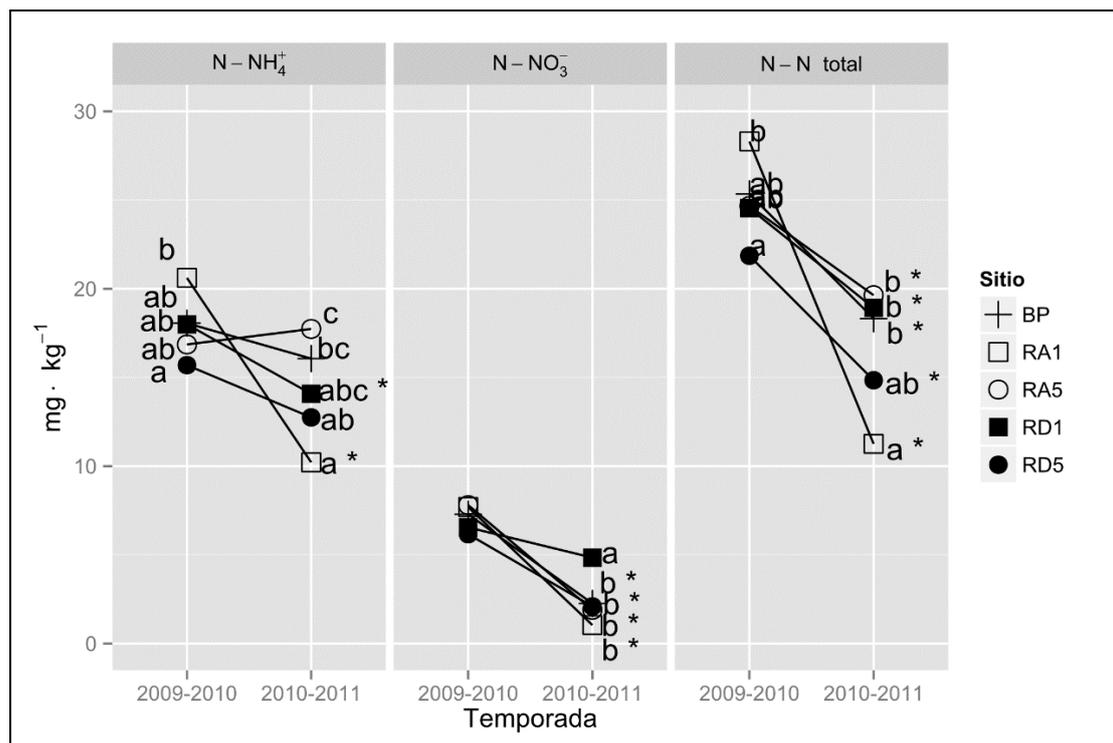


Figura 5.6: Nitrógeno disponible por temporada de muestreo. Letras diferentes indican diferencias entre sitios dentro de una misma temporada. * indican diferencias significativas entre temporadas.

5.2.3. Mineralización a campo de N

Al igual que el N disponible, las tasas diarias de mineralización a campo manifestaron un comportamiento cíclico a través del tiempo (Figura 5.7). Se observó dos periodos de incremento (abril 2010 y enero 2011) en todos los sitios y el resto de los periodos presentaron disminuciones.

Las tasas diarias de M-N total observadas presentaron un valor máximo registrado de $0,4 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ diarios durante la primavera de 2010. Y una tasa máxima de inmovilización diaria de $-0,1 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en otoño/invierno de 2010. Para el caso de M-NH₄⁺ los valores estuvieron comprendidos entre $-0,1-0,15 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y para M-NO₃⁻ entre $-0,05-0,3 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$.

Al comienzo del ensayo (primavera de 2009), la mayoría de los sitios presentaron inmovilización de NH₄⁺ y mineralización de NO₃⁻. Durante el verano de 2010, hubo mineralización en todos los sitios tanto para NH₄⁺ como para NO₃⁻. En otoño/invierno de 2010 hubo inmovilización de NH₄⁺ en todos los sitios y mineralización de NO₃⁻ en la mayoría de los sitios. En primavera de 2010, todos los sitios presentaron mineralización tanto para NH₄⁺ como para NO₃⁻. En verano de 2011, la mayoría de los sitios presentaron mineralización de NH₄⁺ y NO₃⁻. Finalmente, en otoño/invierno de 2011 todos los sitios presentaron inmovilización de NH₄⁺ y mineralización de NO₃⁻.

Se encontró un efecto significativo sobre la tasa de mineralización/inmovilización a campo entre sitio y periodo ($F=3$; $p<0,00001$ N-total; $F=5$; $p<0,00001$ N-NH₄⁺; $F=4,7$; $p=0,02$ N-NO₃⁻;). Sin embargo, las diferencias significativas entre los sitios no se observaron para todos los periodos evaluados. Los periodos en donde no se encontraron diferencias significativas entre los sitios fueron, para M-NH₄⁺ primavera y otoño de 2011 enero y octubre de 2010, y para la M-NO₃⁻ y M-total verano e invierno de 2010.

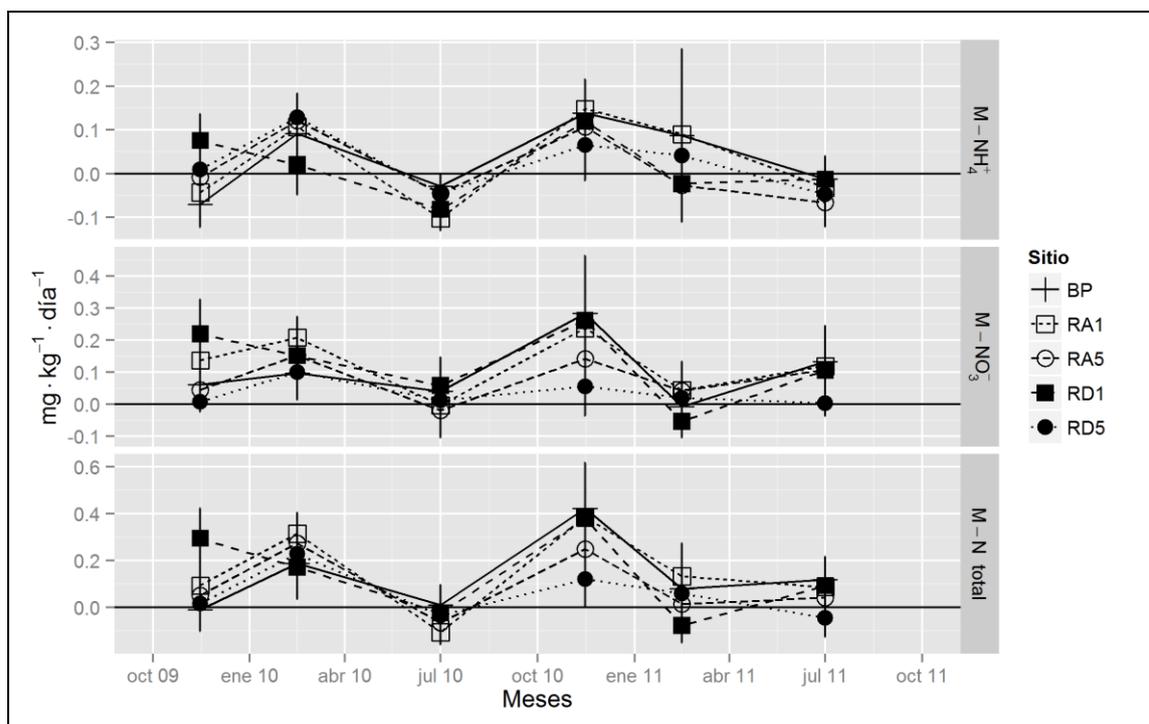


Figura 5.7: Tasas diarias de mineralización a campo (mg kg⁻¹ día⁻¹). Las barras verticales representan los intervalos de confianza.

De la misma forma que para N disponible, al no observarse un patrón definido en las tasas diarias de mineralización no se realizó una descripción en cuanto a las diferencias encontradas entre los sitios en cada periodo (tabla de ANOVA en Anexo 5.2) y se procedió a realizar un análisis por temporada de muestreo.

En la Figura 5.8 se puede observar las tasas de mineralización a campo por temporada de muestreo, donde BP fue el único sitio en presentar un incremento de la T1 a la T2. El resto de los sitios presentó una disminución en M-N total, M-NH₄⁺ y M-NO₃⁻ de la primera a la segunda temporada. Se observa que la mineralización de M-NO₃⁻ fue mayor que la del M-NH₄⁺.

Para la M-N total se encontró interacción entre sitio y temporada ($F=2,9$; $p=0,02$). Sin embargo, este efecto de la temporada no fue generalizado para todos los sitios. Entre temporadas RA5, RD5 y RD1 presentaron una disminución significativa de T1 a T2. Den-

tro de T1, no se observaron diferencias entre los sitios. Por el contrario, en T2 el contenido de M-total fue menor en RD5 con respecto a BP.

En el caso de $M-NH_4^+$, no se encontró interacción entre sitio y temporada ($F=2,3$; $p=0,05$). Entre temporadas, se observó una disminución significativa de T1 a T2 en RD1, RA5, y RD5 ($F=12,5$; $p=0,0005$). Dentro de cada temporada no se encontraron diferencias significativas entre los sitios ($F=0,5$; $p=0,7$). El sitio en mantenerse más constante de la primera temporada a la siguiente fue RA1.

Con respecto a la $M-NO_3^-$, tampoco se encontró interacción entre sitio y temporada ($F=1,9$; $p=0,1$). Entre temporadas, RA1 y RD1 presentaron una disminución significativa en la segunda temporada ($F=8$; $p=0,005$). Dentro de cada temporada, se encontraron diferencias significativas entre los sitios ($F=8,6$; $p<0,00001$). La $M-NO_3^-$, en T1 fue mayor en RA1 y RD1 en comparación al resto de los sitios. En T2, fue mayor en BP con respecto a RD5.

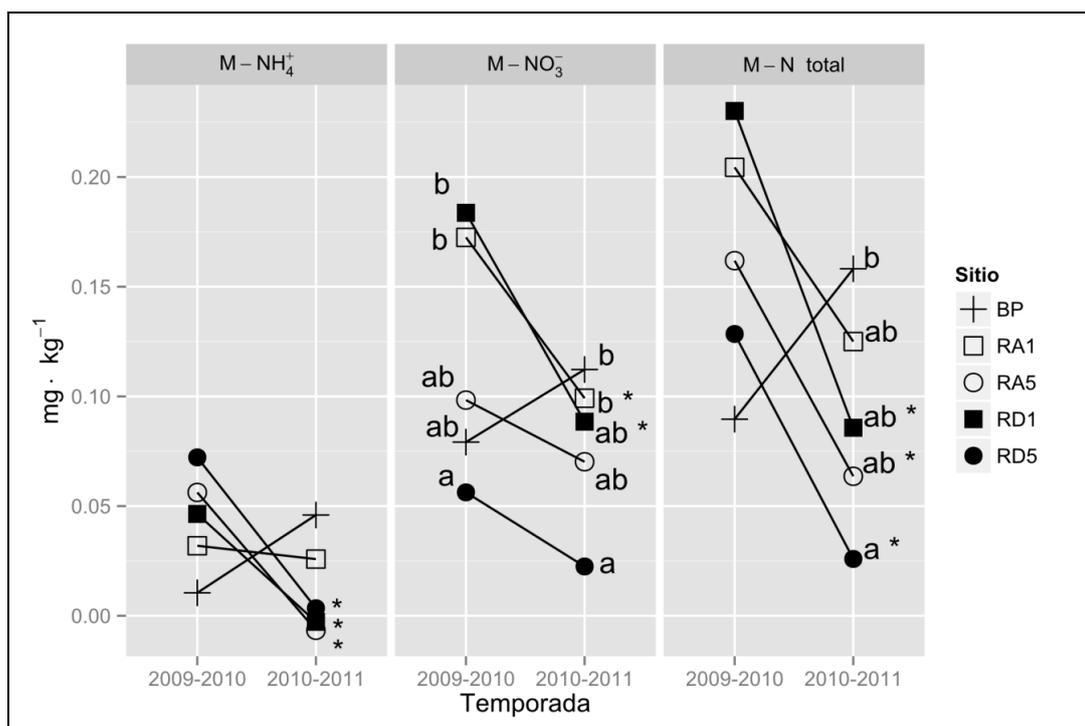


Figura 5.8: Tasas de mineralización a campo por temporada de muestreo. Letras diferentes indican diferencias entre sitios dentro de una misma temporada. * indican diferencias significativas entre temporadas.

Al evaluar la mineralización acumulada a través de las dos temporadas de medición, se observó una interacción entre sitio y fecha ($F=3,4$ N total; $F=4,8$ NH_4^+ ; $F=2,5$ NO_3^- ; $p<0,0001$). Asimismo, para NH_4^+ hubo periodos de mineralización e inmovilización. Por el contrario, en el caso del NO_3^- no hubo periodos de inmovilización (Figura 5.9).

En la M-N total acumulada, el único caso donde se encontró inmovilización fue para BP en la primavera de 2009, en el resto de los sitios y periodos se encontró mineralización. Se encontraron diferencias significativas en todos los periodos a excepción del verano de 2011. RD1 fue el sitio con el más alto contenido de M-N total acumulado, con respecto a BP en la temporada 2009-2010 y con respecto a RD5 en la temporada 2010-2011.

Con respecto a la M-NH₄⁺ acumulada, el único periodo en presentar diferencias significativas entre los sitios fue el de la primavera de 2009, donde BP, RA1 y RA5 presentaron inmovilización y RD5 y RD1 mineralización, además BP y RA1 fueron menores con respecto a RD1. La mineralización fue el proceso preponderante en la gran mayoría de los periodos. Además de la inmovilización ya mencionada, en el único periodo en donde se volvió a observar inmovilización fue en otoño/invierno de 2010 para BP y RA1. Si bien en la mayoría de los periodos no se encontraron diferencias significativas se observó que RD1 presentó los valores medios acumulados más altos a lo largo de todo el estudio y BP presentó los valores más bajos en la temporada 2009-2010 para luego aumentar en la temporada 2010-2011.

En lo referido a la M-NO₃⁻ acumulada, se observaron diferencias significativas entre los sitios en los 6 periodos evaluados. RD1 fue el sitio con los valores medios más altos diferenciándose con RD5 en todos los periodos.

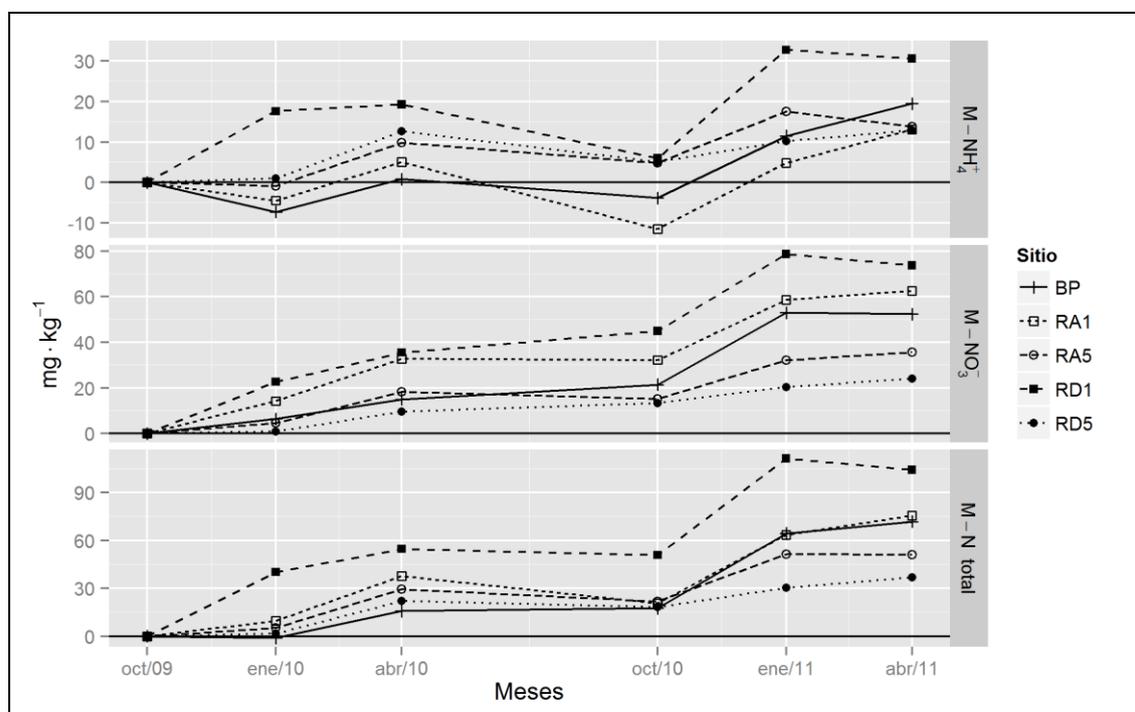


Figura 5.9: Mineralización a campo acumulada a través del tiempo de medición.

5.2.4. Mineralización neta potencial de N

Concordando con lo analizado en los ensayos anteriores, las tasas diarias de mineralización potencial se observa nuevamente un patrón cíclico a través del tiempo, aunque más prolongado y suavizado que en el caso de la mineralización a campo (Figura 5.10). Se observaron dos fechas de incremento, uno en enero de 2010 y otro de mayor magnitud en octubre de 2010, y dos fechas de disminución (abril de 2010 y 2011) mostrando para la mayoría de los sitios inmovilización al igual que lo observado en el ensayo a campo.

Las tasas diarias de MP-N total observadas presentaron un máximo valor registrado de $1,35 \text{ mg kg}^{-1}$ diarios en octubre de 2010. Y una tasa máxima de inmovilización diaria de $-0,6 \text{ mg kg}^{-1}$ en abril de 2010. Para el caso de la MP-NH₄⁺ los valores $-0,5-0,5 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y para MP-NO₃⁻ entre $-0,2-1,1 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ que fueron mayores a las presentadas en la mineralización a campo.

Al comienzo del ensayo (primavera de 2009), todos los sitios presentaron mineralización de NH₄⁺ y NO₃⁻. A partir de abril de 2010, hubo inmovilización en todos los sitios para NH₄⁺ y en RA1 y RD1 para NO₃⁻. En las fechas posteriores, hubo mineralización en la mayoría de los sitios tanto de NH₄⁺ como de NO₃⁻, a excepción de abril de 2011 donde volvió a dominar la inmovilización de NH₄⁺.

Se encontró un efecto significativo sobre la tasa de mineralización/inmovilización potencial entre sitio y fecha ($F=7,5$ MP-total; $F=7,1$ MP-NH₄⁺; $F=4,5$ MP-NO₃⁻; $p<0,00001$). Sin embargo, las diferencias significativas entre los sitios no se observaron para todas las fechas evaluadas. Las fechas en presentar diferencias fueron abril de 2010, enero y abril de 2011 para MP-NH₄⁺ y MP-total y abril de 2010 y enero 2011 para MP-NO₃⁻. Cabe destacar que las fechas en las que se encontraron dichos efectos fueron aquellas en presentar inmovilización o bajas tasas de mineralización.

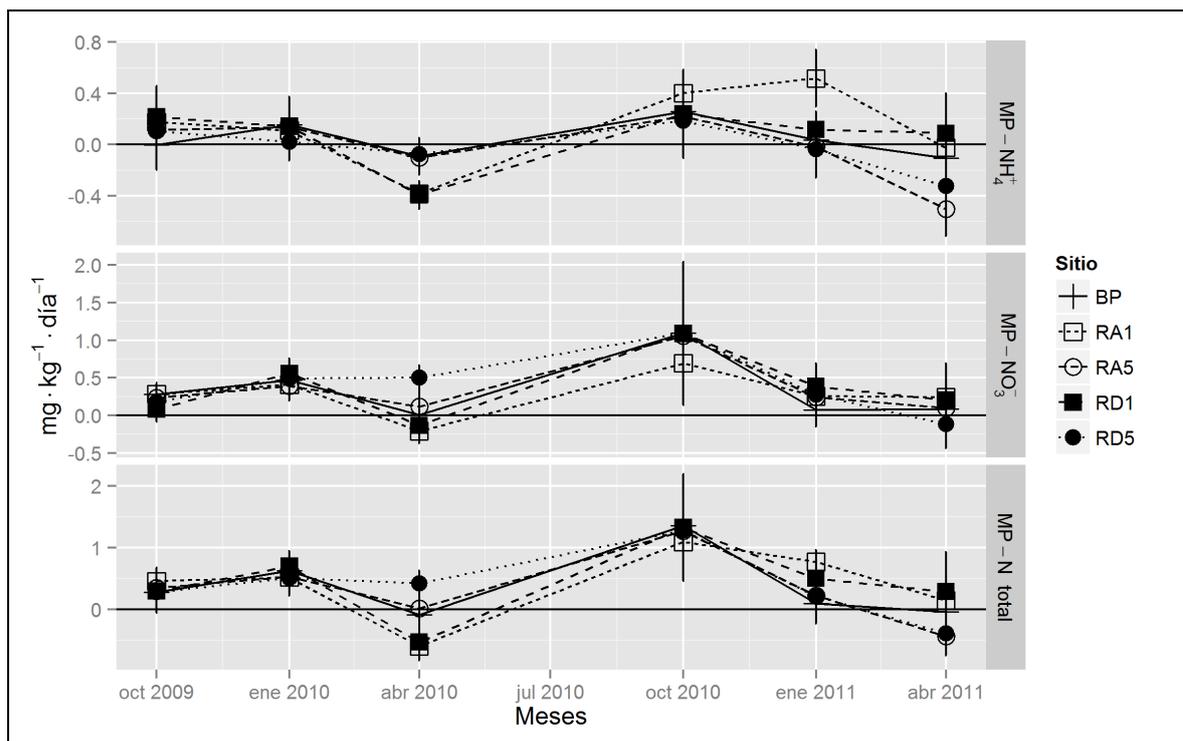


Figura 5.10: Tasas diarias de mineralización potencial ($\text{mg kg}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$). Las barras verticales representan los intervalos de confianza.

Al igual que para los valores diarios de los ensayos antes descritos no se realizó una descripción en cuanto a las diferencias encontradas entre los sitios en cada periodo al no observarse un patrón definido (tabla de ANOVA en Anexo 5.3), procediéndose a realizar un análisis por temporada de muestreo.

En la Figura 5.11 se puede observar las tasas de mineralización potencial medidas en laboratorio por temporada de muestreo. Al igual que en campo se observa que la mineralización del NO_3^- (MP-NO_3^-) fue mayor que la del NH_4^+ (MP-NH_4^+). Sin embargo, a diferencia de la mineralización a campo, en la mayoría de los sitios hubo un incremento de la mineralización de la temporada 2009-2010 a la temporada 2010-2011.

Para la M-N total se encontró interacción entre sitio y temporada ($F=2,9$; $p=0,02$). Sin embargo, este efecto de la temporada no fue generalizado para todos los sitios. Entre temporadas sólo RA1 y RD1 tuvieron un incremento significativo de T1 a T2. Dentro de cada temporada, no se encontraron diferencias significativas entre los sitios. En ambas temporadas hubo mineralización del N total en todos los sitios. El único sitio en presentar una disminución en la MP-N total de T1 a T2 fue RD5 que junto con RA5 fueron los dos sitios en mantenerse más constantes en el tiempo.

Al igual que en el caso de la mineralización a campo, se observa que la MP-NO_3^- fue mayor que la MP-NH_4^+ .

En el caso de $MP-NH_4^+$, se encontró interacción entre sitio y temporada ($F=6,1$; $p<0,00001$). Entre temporadas, se observó un incremento significativo de T1 a T2 únicamente en RD1 y RA1. Dentro de cada temporada, en T1 no se encontraron diferencias significativas entre los sitios, BP, RA5 y RD5 presentaron mineralización mientras que RA1 y RD1 presentaron inmovilización. En T2 se encontraron diferencias entre los sitios, siendo RA1 y RD1 menor con respecto a RA5, en esta temporada hubo mineralización en BP, RA1 y RD1 e inmovilización en RA5 y RD5. El sitio en mantenerse más constante de la primera temporada a la siguiente fue BP.

Con respecto a la $MP-NO_3^-$, no se encontró interacción entre sitio y temporada ($F=0,4$; $p=0,8$). Entre temporadas, RA1, RA5 y RD1 presentaron un incremento significativo de la primera temporada a la segunda ($F=23$; $p<0,00001$). Dentro de cada temporada, no se encontraron diferencias significativas entre sitios para ninguna de las dos temporadas ($F=1,3$; $p=0,3$). En ambas temporadas hubo mineralización de NO_3^- en todos los sitios, como así también un incremento de la misma.

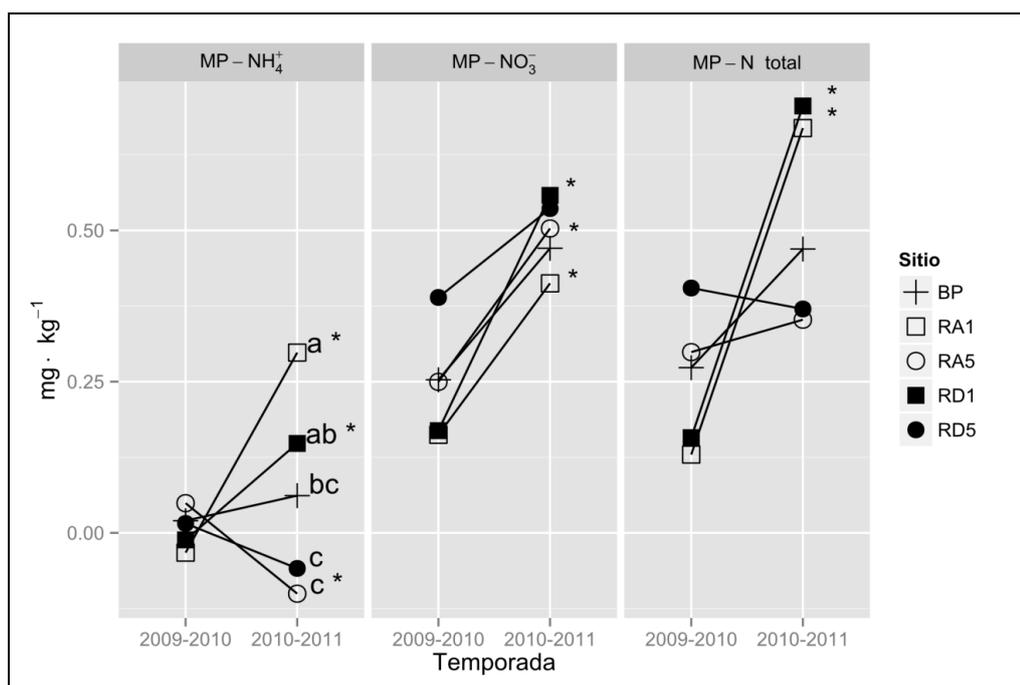


Figura 5.11: Tasas de mineralización potencial por temporada de muestreo. Letras diferentes indican diferencias entre sitios dentro de una misma temporada. * indican diferencias significativas entre temporadas.

La mineralización potencial acumulada a través de las dos temporadas de medición refleja que al igual que la mineralización acumulada a campo para NH_4^+ hubo fechas de mineralización e inmovilización. Y en el caso del NO_3^- no hubo fechas de inmovilización (Figura 5.12).

Al evaluar la MP-N total potencial acumulada no se observó interacción entre sitio y fecha ($F=1$, $p=0,4$). Se observó un efecto de la fecha en el tiempo ($F=629$; $p=0.0001$). No se observa un patrón claro ni se encontraron diferencias significativas entre los sitios ($F=0,5$; $p=0.7$). Sin embargo desde abril de 2010 a enero de 2011 RD5 presentó los valores medios acumulados más altos con respecto a RA1. Sólo se encontró mineralización a lo largo del ensayo.

Con respecto a la MP-NH₄⁺ potencial acumulada, se encontró interacción entre sitio y fecha ($F=12$, $p<0,0001$). Sin embargo, este efecto de sitio no fue generalizado para todas las fechas. Sólo las dos últimas fechas se encontraron diferencias significativas entre los sitios. RA1 presentó las tasas acumuladas más altas con respecto a RD5 en enero de 2011 y con respecto a RA5 y RD5 en abril de 2011, en donde estos dos sitios en la última fecha presentaron inmovilización. Otra de las fechas donde se encontró inmovilización fue en abril de 2010 pero sólo para RA1 y RD1. De esta forma, la mineralización fue el proceso dominante en la todos los periodos.

En lo referido a la MP-NO₃⁻ potencial acumulada, también se encontró interacción entre sitio y fecha ($F=10$, $p<0,0001$). Este efecto fue encontrado en 4 de las 6 fechas evaluadas y sólo se encontró mineralización en todas las fechas. Las fechas donde no se encontraron diferencias fueron enero de 2010 y abril de 2011. Si bien no se observa un patrón claro al comienzo del ensayo, al final de la primera temporada se comienza a observar una misma tendencia. Desde abril de 2010 a abril de 2011, RD5 presentó los valores medios acumulados más altos diferenciándose de todos los sitios en abril de 2010 y de RA1 en la segunda temporada para todas las fechas.

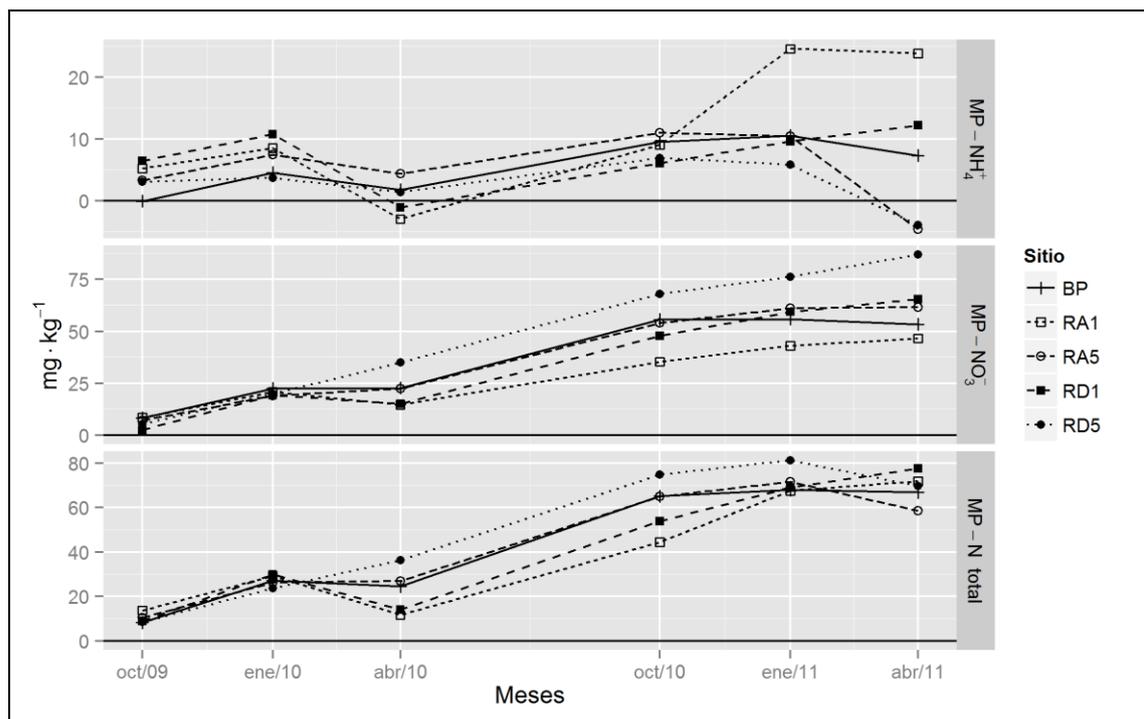


Figura 5.12: Mineralización potencial acumulada a través del tiempo de medición.

5.4. Discusión

5.4.1. Disponibilidad de N

Se encontró un comportamiento cíclico del N disponible en los suelos estudiados. Esto concuerda con Vitousek *et al.* (1982) quienes han reportado una amplia variación en la N-min de los suelos de diferentes tipos de vegetación, incluso cuando están espacialmente muy cerca y se desarrollan a partir de un material similar roca madre.

Nadelhoffer *et al.* (1984) sugiere que la variación en la concentración de NH₄⁺ en el suelo durante los diferentes meses depende de la tasa neta de amonificación. Sin embargo, en las comunidades de los bosques en regeneración, la concentración de NH₄⁺ en el suelo pueden estar más estrechamente relacionados con el ritmo de absorción de la planta y la inmovilización microbiana que a la tasa neta de amonificación. Jackson *et al.* (1989) reportaron que la absorción de NH₄⁺ por los microorganismos es casi 5 veces mayor que por los árboles del bosque. En un estudio (Maithani *et al.*, 1996) se encontró que la biomasa microbiana de N fue máxima durante el invierno.

Los rangos de valores de N-total encontrados en este estudio a lo largo del tiempo (6,5-43,4 mg kg⁻¹) fueron similares a los presentados por Bahamonde *et al.*, (2012b) en bosques de *N. antarctica* en Santa Cruz, y Mansilla (2013) cuyos valores variaron entre 4 y 59 mg kg⁻¹ considerando todas las estaciones relevadas en bosques aprovechados de

N. pumilio. Sin embargo, fueron menores que los registrados por Moretto *et al.*, (2005) para lenga al norte de Tierra del Fuego. Estas diferencias podrían deberse a las condiciones del suelo en cada sitio (Vitousek *et al.*, 1982).

Si bien diversos estudios indican que la disponibilidad del N puede verse afectada tanto por la compactación, a través de su influencia principalmente en la macroporosidad del suelo, como por la materia orgánica y la humedad del suelo (Corns & Maynard 1998; Neville *et al.*, 2002, Powers *et al.*, 2005); en este estudio no se encontró una menor disponibilidad de N en RD1 a pesar de haber sido el sitio en presentar una mayor densidad aparente (Capítulo 3).

Los contenidos de N-NH_4^+ (6,5-27,6 mg kg^{-1}) fueron mayores a los de N-NO_3^- (0,3-18,8 mg kg^{-1}). Lo cual coincide con un estudio realizado por Moretto *et al.*, (2005) quienes encontraron en bosques de *N. pumilio* en Tierra del Fuego que la forma dominante de N fue amonio. Bajas tasas de nitrificación son observadas en bosques con suelos ácidos (Stark & Hart 1997) y en aquellos con pH menor a 5.4 (Capítulo 3), el N es absorbido especialmente como amonio. Asimismo, otros trabajos indican valores muy bajos de nitrificación en bosques de *Nothofagus* de Nueva Zelanda (Ross *et al.*, 1999) o en suelos pobres de N, particularmente de coníferas (Gosz, 1981; Robertson, 1982; Vitousek *et al.*, 1982; Aber *et al.*, 1989; Hart & Firestone, 1989). La nitrificación se encuentra más limitada que la amonificación por condiciones de fertilidad de suelo y calidad de sustrato (Paul & Clark, 1996). Por otra parte una concentración mayor de NH_4^+ que de NO_3^- se ha atribuido a la naturaleza ligeramente ácida del suelo que podrían haber inhibido el crecimiento y actividad de bacterias nitrificantes autótrofas en el suelo (Chao *et al.*, 1993).

La baja concentración de NO_3^- que se encuentran en los suelos forestales a menudo se ha atribuido a las bajas tasas de nitrificación (Vitousek *et al.*, 1982; Gosz & White, 1986). Esta interpretación se apoya en las observaciones de las bajas tasas desnitrificación neta durante los ensayos de incubación de muestras de suelo. Sin embargo, las mediciones ocasionales de la nitrificación bruta sugieren un rápido recambio de un pequeño pool NO_3^- en los suelos forestales, y que el destino predominante de NO_3^- , así como NH_4^+ , es la inmovilización en el pool de MOS (Davidson *et al.*, 1992; Groffman *et al.*, 1993; Stark & Hart, 1997). De esta manera, la inmovilización puede evitar la fuga de nitrógeno a las aguas subterráneas y superficiales.

Maithani *et al.*, (1998) encontraron que la concentración de N-inorgánico fue una muy pequeña proporción del nitrógeno total del suelo y su contribución a esta última varía con la profundidad del suelo y la edad del rodal. Por lo tanto, la mayor parte del N está

orgánicamente ligado. Esto coincide con Singh *et al.*, (1991) que informaron que el N-orgánico es el componente principal del N total del suelo.

Al comparar la disponibilidad de N con la humedad relativa del suelo, se pudo observar que en la fecha de mayor incremento (abril 2010) tanto de N-NH_4^+ y N-NO_3^- coincidió con la disminución de humedad en la misma fecha. Maithani *et al.*, (1998) encontraron una disminución de NH_4^+ y NO_3^- , durante la estación lluviosa lo cual lo atribuyeron principalmente a la mayor demanda de estos nutrientes por las plantas superiores que crecen vigorosamente durante este período (Arunachalam *et al.*, 1996). Sin embargo, no se pueden descartar la lixiviación y desnitrificación que son los factores responsables de la pérdida de N durante la estación lluviosa. Por el contrario, un aumento en las concentraciones de NH_4^+ y NO_3^- , durante el invierno puede estar en parte asociado a la disminución de la demanda por las plantas debido a la lentitud del crecimiento. Birch, (1958) sugiere que durante la temporada de primavera seca el suelo comienza a secarse debido al aumento de la evaporación, aumentando así el movimiento ascendente de NO_3^- y la liberación de amoníaco y aminoácidos del suelo durante el secado.

5.4.2. Mineralización a campo de N

Las tasas diarias de mineralización a campo mostraron un comportamiento cíclico a través del tiempo observándose dos periodos de incremento (abril 2010 y enero 2011) en todos los sitios. Coincidiendo con Mansilla, (2013) los valores máximos de M-N total ($0,4 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$) ocurrieron durante la primavera de 2010. Mientras que la tasa máxima de inmovilización diaria ($-0,1 \text{ mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$) ocurrió en otoño/invierno de 2010. La inmovilización sólo fue el proceso dominante en abril de 2010, mientras que en el resto de los periodos dominó la mineralización.

Se ha documentado que la mineralización de N in situ para suelos de *N. betuloides* en el Parque Nacional Puyehue, presenta bajas tasas en los meses fríos y húmedos de invierno (Zamorano, 2000). Padilla, (2006) encontró inmovilización en invierno y primavera, mientras que la nitrificación fue positiva en el período mayo-julio. Estos valores pueden ser explicados por la absorción de N inorgánico mediante las raíces y su eventual inmovilización en la biomasa microbiana. Ensayos de mineralización del N total en suelos de bosque de *Aextoxicon punctatum* del Centro-Norte y Centro-Sur de Chile registran un aumento equivalente de la mineralización al aumentar la temperatura (Pérez, 1995). Apparently, las tasas de N-min aumentan durante el verano cuando las temperaturas son más altas (Nunan *et al.*, 2000).

Piirainen *et al.* (2002) y Pérez *et al.* (2003a) indican que el N en el suelo puede ser inmovilizado por factores bióticos y abióticos. Los factores bióticos están relacionados, principalmente, al consumo por parte de los microorganismos heterótrofos y las plantas (Carmona *et al.*, 2006). Así, la biomasa microbiana puede constituir un mecanismo temporáneo de conservación de N (Diehl *et al.*, 2003). Los factores abióticos pueden estar relacionados, por ejemplo, a la retención del N-NH_4^+ por las arcillas 2:1 y la reacción química entre el N-NH_4^+ con la MOS dependiendo del pH del suelo. Pérez *et al.* (2003b), indican que en suelos de bosques de Chiloé los procesos de mineralización están correlacionados con una alta actividad biológica del suelo, mayor contenido de N inorgánico lábil e incremento en la entrada de hojarasca fina.

Los valores de M-NH_4^+ (-0,1-0,15 $\text{mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$) y M-NO_3^- (-0,05-0,3 $\text{mg kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$) fueron similares a los presentados por Bahamonde *et al.* (2012b). Sin embargo, fueron menores a los encontrados para otros bosques de *Nothofagus*. En bosques de *N. alpina* los valores anuales de las tasas M-NH_4^+ fueron de 2,04-3,71, M-NO_3^- 2,40-0,30 y M-N total 4,44 – 4,01 $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, con y sin manejo silvícola, respectivamente (Padilla, 2006). Cárcamo *et al.*, (2004) encontraron tasas menores a 6 $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en bosques de *N.obliqua*. Bahamonde *et al.* (2012b) registraron mineralización de N y nitrificación en bosques de *N. antarctica* bajo diferentes coberturas en Santa Cruz, encontrando que los bosques con menor cobertura arbórea presentaban los valores más bajos.

Pérez *et al.*, (1998) para bosques de *Nothofagus* presenta tasas de N-min 31,4 $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y para bosques de *Fitzroya* 37,2 $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y estimó que un pool de N en el suelo para bosques de *Nothofagus* entre 2 y 45 $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Se ha sugerido que la inmovilización microbiana de N en suelos de bosques puede ser un importante mecanismo de retención de N (Rivas *et al.*, 2007). Esto puede ser uno de los componentes del balance de N del bosque necesario de considerar. Por esta razón, es de importancia el estudio de la inmovilización microbiana de nitrato en suelos de bosques con nula o incipiente contaminación, como lo son las comunidades boscosas nativas presentes en el sur de Chile y Argentina.

Por otro lado, la humedad relativa podría estar limitando la mineralización. Varios estudios han observado que la humedad del suelo es un factor que favorece la mineralización de este nutriente (Bernhard-Reversat, 1982; Matson & Boone 1984; Powers, 1990; Boone, 1992; Kim *et al.*, 1995, Stottlemeyer *et al.*, 1995; Sveinbjornsson *et al.*, 1995; Reich *et al.*, 1997). Otro factor que tendría el mismo efecto sobre la mineralización del N, es una relación C/N del suelo menor a 30 (Aber & Melillo, 1991). Sin embargo, en este estudio la relación C:N fue menor a 19 en todos los sitios (Capítulo 3) aunque hay que considerar

dicho límite con precaución ya que los suelos fueguinos presentan características muy particulares que implican alta estabilidad y baja mineralización de la MOS.

Considerando el efecto de la intervención forestal, analizando las tasas diarias y por temporada no se pudo observar un impacto negativo sobre las mismas. Padilla, (2006) encontró que cuatro años post-manejo las tasas de N-min entre los bosques de *N. alpina* con y sin manejo silvícola, no presentaron diferencias significativas lo que fue atribuido a una rápida capacidad de recuperación de nutrientes en el suelo, como una estrategia para un control más eficiente de la circulación interna de N en los bosques templados del hemisferio sur. Sin embargo, al evaluar la mineralización acumulada a través de las dos temporadas de medición se observó que RD1 fue el sitio con el más alto contenido de M-N total; M-NH₄⁺ y M-NO₃⁻ acumulados en la mayoría de los periodos. Lo cual responde a lo esperado, según Li *et al.*, (2003) el aumento en N en los sitios recientemente intervenidos es transitorio, durando pocos años después de la intervención. Factores como el mayor aporte de materia orgánica fresca que queda en estos sitios al realizar la intervención, el aumento en la temperatura del suelo y en el régimen de humedad, podrían contribuir a este resultado ya que son factores importantes en la determinación de la tasa de mineralización (Kimmins, 1997).

5.4.3. Mineralización neta potencial de N

Al igual que las tasas diarias de mineralización a campo, las tasas potenciales mostraron un comportamiento cíclico a través del tiempo. Se observaron dos periodos de incremento (enero y octubre 2010), y dos fechas de decremento marcado (abril de 2010 y 2011).

Los valores registrados para MP-N total (-0,6 - 1,35 mg kg⁻¹ diarios) fueron similares a los encontrados por Mansilla (2013) (0.33-2.4 mg kg⁻¹ diarios). En dicho estudio no se encontraron periodos de inmovilización, proceso que dominó en la mayoría de los sitios en abril de 2010 y 2011 al igual que lo observado en el ensayo a campo.

Los valores diarios encontrados para MP-NH₄⁺ (-0,5-0,5 mg kg⁻¹ día⁻¹) y MP-NO₃⁻ (-0,2-1,1 mg kg⁻¹ día⁻¹) fueron más altos que los de campo, lo que estaría sugiriendo que los factores ambientales en el campo estarían limitando el proceso. Esto es coincidente con numerosos trabajos en los que se observan que en condiciones de temperatura y humedad óptimas ocurre mineralización (Attiwill & Adams 1993; Bahamonde *et al.*, 2012b).

En lo que respecta a la intervención forestal, es importante destacar que las fechas en las que se encontraron diferencias significativas fueron aquellas en presentar inmovilización o bajas tasas de mineralización. Bajo condiciones óptimas de temperatura y humedad no se encontró un efecto claro de la intervención sobre la mineralización potencial de N. Mazzarino *et al.* (1998) quienes evaluaron la mineralización potencial de N en laboratorio, sugieren que los desfrondes de alto C:N podrían mostrar alta resistencia a las pérdidas de N después de los disturbios ya que al haber menos nitratos ocurriría menos lixiviación y denitrificación. Asimismo, habría menos N disponible, lo que ocasionaría una respuesta lenta del nuevo crecimiento (baja resiliencia).

5.5. Conclusiones

En síntesis, la disponibilidad de N como las tasas de mineralización a campo y potenciales mostraron un comportamiento cíclico a lo largo del estudio. Los contenidos de NH_4^+ tanto disponible como mineralizados fueron mayores a los de NO_3^- . Considerando el efecto de la intervención forestal, según los resultados obtenidos, la disponibilidad de N no se vio afectada por el aprovechamiento forestal. Tampoco se encontró un impacto negativo de la intervención forestal analizando las tasas de mineralización diarias y por temporada. Sin embargo, al evaluar la mineralización acumulada a campo a través de las dos temporadas de medición se observó que RD1 fue el sitio con las tasas más altas de mineralización acumulada de N en la mayoría de las fechas analizadas. En lo que respecta a la mineralización potencial, cuyos valores diarios encontrados fueron más altos que los de campo, tampoco se encontró un efecto claro de la intervención forestal sobre la misma.

Capítulo 6

6. Biomasa y Respiración microbianas

6.1. Introducción

Los microorganismos del suelo juegan un rol esencial en la sustentabilidad de los bosques nativos regulando los procesos de reciclaje y consecuente liberación de nutrientes en el bosque, entrelazándose en complejos flujos biogeoquímicos (Valenzuela *et al.*, 2001; Satti *et al.*, 2003; Críquet *et al.*, 2004). La actividad microbiana es el principal control sobre el ciclo del N y C en los suelos y determina el comportamiento de la fuente/sumidero de los suelos para el C así como la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Schlesinger, 1991).

La liberación de N disponible para las plantas desde la hojarasca y el incremento del pool del N orgánico durante su desarrollo dependen de la actividad microbiana. Asimismo los microorganismos también pueden inmovilizar el N. La biomasa microbiana (BM) constituye el componente vivo de la materia orgánica del suelo (MOS), representando la fracción más lábil de la misma (Voroney *et al.*, 1993) y siendo una importante fuente de N disponible para las plantas durante el recambio subsecuente de microorganismos (Binkley & Hart, 1989; Jenkinson & Ladd, 1981). A nivel de ecosistema, se considera que las vías de conservación más importante del N inorgánico del suelo son la absorción por las plantas y la inmovilización en BM (Schlesinger, 1991; Fisher & Binkley, 2000) El N retenido en la BM es considerado como un indicador de la calidad del sustrato mineralizable y como regulador de la dinámica de N dado que actúa como fuente y sumidero de nutrientes (Robertson *et al.*, 1988; García & Rice, 1994). Como sumidero, la BM constituye un mecanismo de conservación de N, reduciendo las pérdidas por lixiviación o desnitrificación, sin embargo reteniéndolo a su vez en formas lábiles, es decir, fácilmente disponible para las plantas (Vitousek & Matson, 1985).

La respiración metabólica de la comunidad de organismos asociados al detritus orgánico es el proceso que libera el carbono hacia la atmósfera, en la forma de CO₂ (Paul & Clark 1996, Wagner & Wolf 1998). De esta manera, la respiración heterotrófica contribuye a la descomposición, junto a otros procesos como la humificación y la fragmentación del detritus y es un importante estimador de la productividad secundaria de los ecosistemas (Waring & Schlesinger 1985). La respiración heterotrófica del suelo es la contraparte de la productividad primaria terrestre que retorna el carbono fijado a la atmósfera como C-CO₂. El conocimiento de este proceso es fundamental para comprender la dinámica del carbono en los ecosistemas terrestres (Carmona *et al.*, 2006). Los microorganismos del suelo juegan un rol esencial en la sustentabilidad de los bosques nativos regu-

lando los procesos de reciclaje y consecuente liberación de nutrientes en el bosque, entrelazándose en complejos flujos biogeoquímicos (Valenzuela *et al.*, 2001; Satti *et al.*, 2003; Críquet *et al.*, 2004).

Varios estudios han evaluado el efecto de la intervención forestal sobre la biomasa microbiana, encontrando en algunos casos incrementos de las poblaciones microbianas (Hendrickson *et al.*, 1985; Taylor *et al.*, 1999), mientras que en otros no se encontró un efecto claro (Houston *et al.*, 1998). Otros estudios han encontrado diferentes efectos de las actividades de manejo forestal en el secuestro de C (Johnson, 1992; Johnson & Curtis, 2001). Los tratamientos tales como raleo, cosecha y fertilización del suelo modifican la dinámica del C y los diferentes resultados pueden ser explicados por sitio específico y por las condiciones del suelo. Algunos estudios han encontrado que una baja respuesta en la respiración debida a las altas temperaturas, y han sugerido que la calidad del sustrato es más importante en el control de las tasas de respiración, aunque los resultados son variables (Schmidt *et al.*, 1999). Además se han registrado reducciones en la microbiota y fauna después de la intervención forestal (Vlug & Borden, 1973; Sundman *et al.*, 1978; Seastedt & Crossley, 1981; Blair & Crossley, 1988), y alteraciones en la comunidad de hongos que habitan la madera, debido a cambios en las cantidades y en los tipos de residuos que se generan en el bosque después de la intervención (Lindner *et al.*, 2006).

Los suelos de los bosques templados son importantes reservorios de nitrógeno (N) y carbono (C). El nitrógeno (N) ha sido reconocido como uno de los nutrientes más limitantes para la productividad del ecosistema forestal (Duchaufour, 1989; Priha & Smolander, 1999). Todos los organismos, tanto sobre la superficie y bajo tierra, se encuentran en una intensa competencia por N disponible en los ecosistemas forestales (Schimel & Bennett, 2004). Los bosques templados tienen una baja entrada de nitrógeno vía deposición atmosférica, por lo que la producción primaria neta depende principalmente de la circulación interna de nutrientes, de las tasas de descomposición y de la mineralización de la materia orgánica del suelo (MOS) (Pérez *et al.*, 1998; 2003a). Por otro lado, en los ecosistemas forestales maduros los contenidos de C se encontrarían en equilibrio, la cantidad de C fijado anualmente a través de la fotosíntesis se encuentra compensada por la producción de C-CO₂ por la actividad respiratoria del suelo (Ross *et al.*, 1984). Los bosques almacenan más del 80% de todo el C sobre la superficie terrestre y más del 70% de todo el C orgánico del suelo (Batjes, 1996; Jobbágy & Jackson, 2000; Six *et al.*, 2002). El intercambio anual de CO₂ entre los bosques y la atmósfera mediante la fotosíntesis y la respiración es aproximadamente 50 Pg C/año, es decir, 7 veces la emisión antropogénica de C. Un aumento en la respiración del suelo aumentaría las emisiones de CO₂ de los

ecosistemas forestales. Con el fin de mitigar el cambio climático, más C debe ser retenido en los ecosistemas forestales y se deben buscar estrategias para una gestión forestal adaptativa (Brown *et al.*, 1996).

A pesar de la importancia de conocer parámetros microbiológicos en bosques nativos de Tierra del Fuego, sólo existe un estudio donde se evalúa la biomasa microbiana en bosques de lenga intervenidos con cortas de protección en una temporada (Mansilla, 2013) no existiendo estudios que evalúen la biomasa y respiración microbianas en bosques aprovechados con Retenciones Variables (RV). Son estos los motivos por los cuales el objetivo del presente capítulo fue evaluar los mencionados parámetros biológicos con el fin de responder las siguientes preguntas: (1) ¿La biomasa microbiana varía de acuerdo al tipo y tiempo desde la intervención? (2) ¿Se producen cambios en la actividad microbiana producto del aprovechamiento forestal? y (3) ¿Existe una relación entre la actividad y la biomasa microbianas? Si existiese, la misma se vería influenciada por el aprovechamiento forestal?

6.2. Materiales y métodos

6.2.1. Nitrógeno retenido en biomasa microbiana (BM)

Ensayo de fumigación-incubación y determinaciones analíticas.

La biomasa microbiana se evaluó a los 7-10 días de la incubación de las muestras según una modificación del método de fumigación/incubación (Vitousek & Matson, 1985). Este método consiste en lisar las células microbianas con un biocida (cloroformo). Posteriormente, se determinó el NH_4^+ producido por el ataque de los microorganismos sobrevivientes a la biomasa de microorganismos muertos dentro de un período de aproximadamente 7-10 días (Figura 6.1).

Se pesaron 25 g de muestra en recipientes de 50 mL. Las muestras se fumigaron, por duplicado, con 1 mL de cloroformo líquido y se mantuvieron en oscuridad y a temperatura ambiente durante 24 hs. Los vapores de cloroformo se extrajeron con bomba de vacío. Tanto las muestras fumigadas como el control correspondiente sin fumigar se incubaron a 20°C durante 7-10 días según un diseño completamente aleatorizado, manteniéndose la humedad que las muestras contenían al momento de ser colectadas en el campo. Posteriormente, se realizó la extracción de NH_4^+ con 2 M KCl en una relación suelo:solución de 1:5. La determinación de BM (NH_4^+) se utilizó la misma técnica que para N disponible.

El BM se calculó substrayendo el NH_4^+ determinado en el suelo sin fumigar al determinado para las muestras fumigadas. No se utilizó factor de corrección (kN) debido a que éste varía dependiendo de las características químicas y biológicas de cada suelo (Mazzarino *et al.*, 1998).



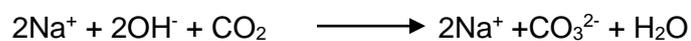
Figura 6.1: Ensayo de biomasa microbiana. A) Extracción de cloroformo y B) posterior incubación de las muestras.

6.2.2. Respiración microbiana (RM)

Ensayo de incubación y determinaciones analítica.

La actividad respiratoria, medida como liberación de CO_2 en un período de incubación de 7 días (Anderson, 1982), se analizó a los 7 días empleando muestras frescas de suelo. Se utilizaron frascos con cierre hermético de 350 mL, conteniendo 35 g de suelo húmedo (manteniéndose la humedad que las muestras contenían al momento de ser colectadas en el campo). En cada frasco, se colocó un recipiente con 10 mL de OHNa 0,5 N (Figura 6.2). De la misma forma, se prepararon tres blancos sin suelo. Las muestras se incubaron a 25°C durante 7 días según un diseño completamente aleatorizado.

En este método, el CO_2 que se libera desde el suelo hacia la atmósfera del recipiente, es atrapado en la solución alcalina de OHNa produciéndose la siguiente reacción:



Al finalizar el período de incubación, se tituló el OHNa remanente con HCl 0,5 N utilizando fenolftaleína ($\text{C}_{20}\text{H}_{14}\text{O}_4$) como indicador. El color vira de fucsia a incoloro (Figura 6.3). No se utilizó factor de corrección (kC).

Cálculo:

$$\text{RM} = (\text{Mc} \cdot [\text{V}_b - \text{V}_s] \cdot 0,5 \text{ M} \cdot 10^3) / (\text{Sol} \cdot t \cdot 2)$$

Donde:

V_b = volumen en mL de ácido gastado del \bar{x} de los blancos

V_s = volumen en mL de ácido gastado de la muestra

M_c = 12,01 PM del C

S_o = peso en gramos del suelo

t = tiempo de incubación en horas

0,5 M= concentración del ácido que se utilizó

Unidad: Mg CO_2 -C/gramo de suelo x hora

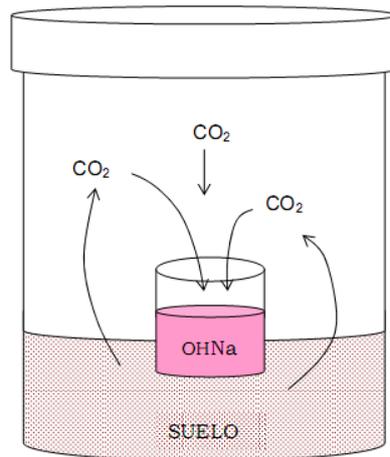


Figura 6.2: Esquema del ensayo de respiración microbiana. Dentro de un recipiente con cierre hermético. El CO_2 liberado desde el suelo es capturado con $OHNa$.

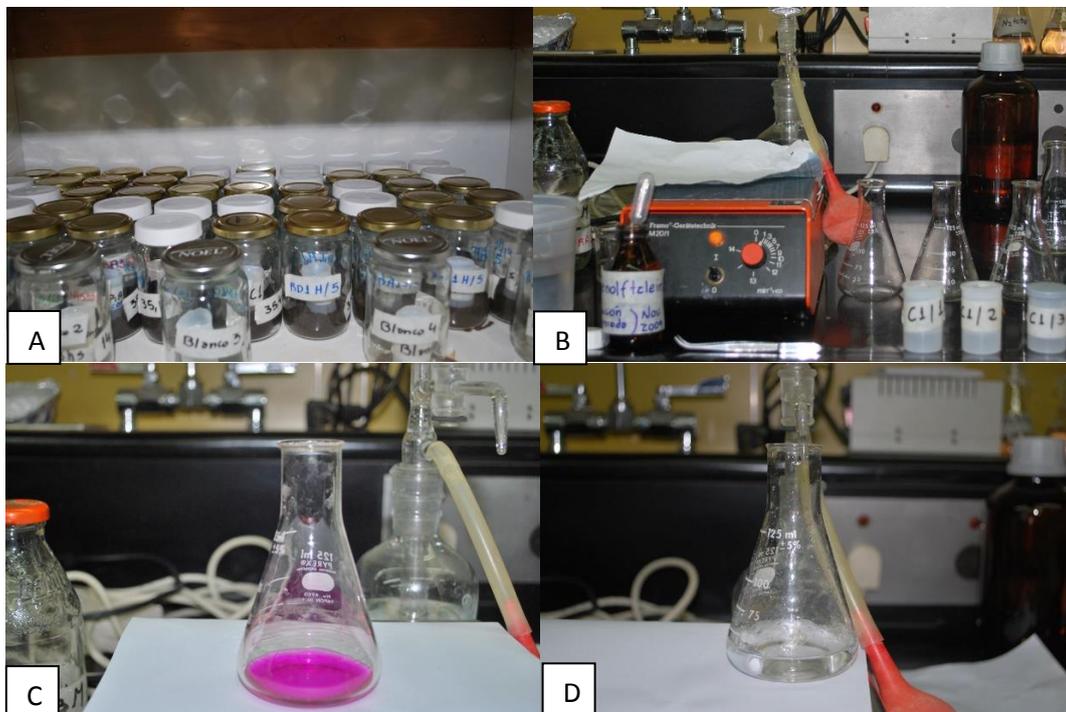


Figura 6.3: Ensayo de actividad microbiana. A) Las muestras son incubadas en oscuridad durante 7 días. B) Transcurrido ese tiempo se procesa a la medición del CO_2 retenido en la dilución de $OHNa$ por medio de la titulación con para lo cual se agrega a cada muestra una gota de fenolftaleína como indicador. C y D) El color vira de fucsia a incoloro.

6.2.2. Análisis estadísticos

Los datos de BM y RM se analizaron mediante modelos lineales con efectos mixtos para realizar un ANOVA bifactorial (Pinheiro & Bates, 2000). Este análisis se utilizó por tratarse de medidas repetidas ya que la unidad experimental evaluada (parcela) fue la misma a lo largo del estudio (al igual que en el Capítulo 4 y Capítulo 5). Además, con los datos de BM; RM y humedad relativa (H) (capítulo 5), se calcularon los coeficientes de Pearson (CP) para cada sitio sumando todas las fechas y para cada fecha por sitio.

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico R Development Core Team (2013).

6.3. Resultados

6.3.1. Nitrógeno retenido en biomasa microbiana (BM)

El BM a lo largo del tiempo se muestra en la Figura 6.4, presentando valores medios entre 128 y 262 $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ suelo. Si bien se encontró interacción entre sitio y fecha ($F=1,8$; $p=0,02$), este efecto no fue generalizado para todas las fechas. Desde octubre de 2009 a abril de 2010 no se encontraron diferencias significativas entre los sitios. Para el resto de las fechas se encontraron diferencias, siendo RD5 el sitio en presentar los valores más bajos de BM con respecto a RA1 en octubre de 2010, y con respecto a RA5 en las fechas restantes.

Al evaluar cada sitio a lo largo de las dos temporadas de muestreo, se pudo observar que el único sitio en no presentar diferencias significativas a lo largo del tiempo fue BP, indicando que el mismo se mantuvo estable en el tiempo. Los sitios con diferente tipo de intervención presentaron diferencias a lo largo de las fechas de medición. RA1 y RA5 presentaron los valores más bajos de BM en abril de 2011 y abril de 2010 respectivamente. Mientras que RD1 y RD5 los presentaron en octubre de 2009 y octubre de 2010 respectivamente.

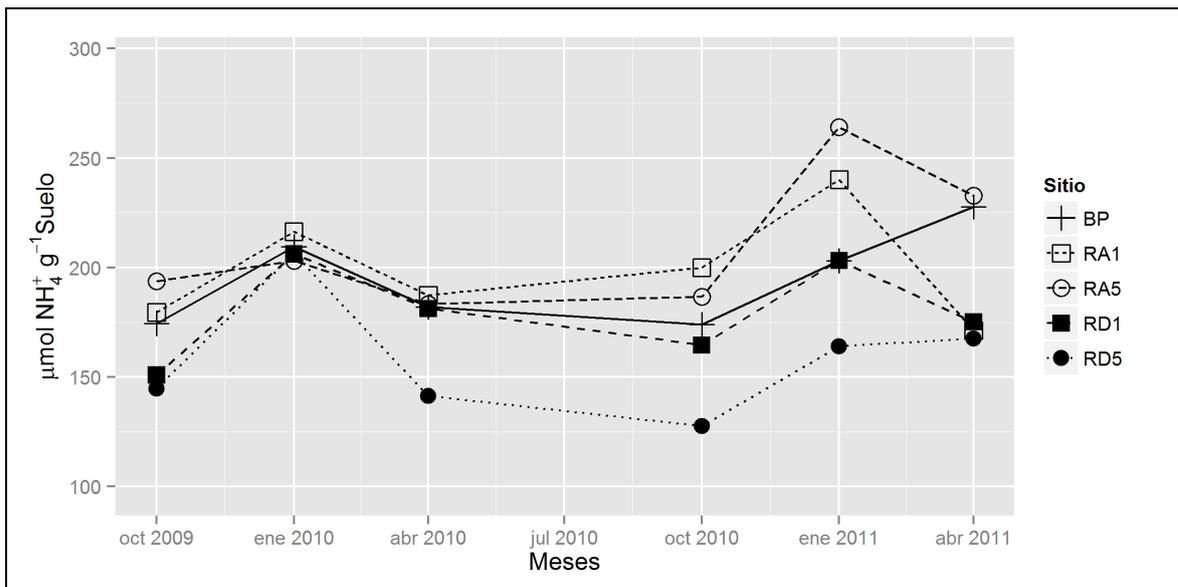


Figura 6.4: Nitrógeno retenido en la biomasa microbiana ($\mu\text{mol NH}_4^+ \text{g}^{-1}$) a través de dos temporadas de mediciones.

6.3.2. Respiración microbiana (RM)

La Figura 6.5 muestra la actividad microbiana en función a la fecha de medición. Los valores de RM fluctuaron entre 3,2 y 5 g CO₂ g⁻¹ suelo. No se observó interacción entre el sitio y la fecha de muestreo ($F= 1,1$; $p=0,35$).

Se observaron diferencias significativas tanto por sitio ($F=5,5$; $p=0,001$) como por fecha ($F=3,8$; $p=0,002$). El sitio en presentar menor actividad microbiana fue RD5 con respecto a BP, RA1 y RD1. Como se puede observar en la Figura 6.5, hubo tres fechas con mayor actividad microbiana y una con menor actividad. La fecha en presentar menor actividad microbiana fue abril de 2010 en comparación a octubre de 2009 y a enero de 2010 y 2011. Cabe mencionar que BP, al igual como sucedió para BM fue el sitio en permanecer más constante en el tiempo.

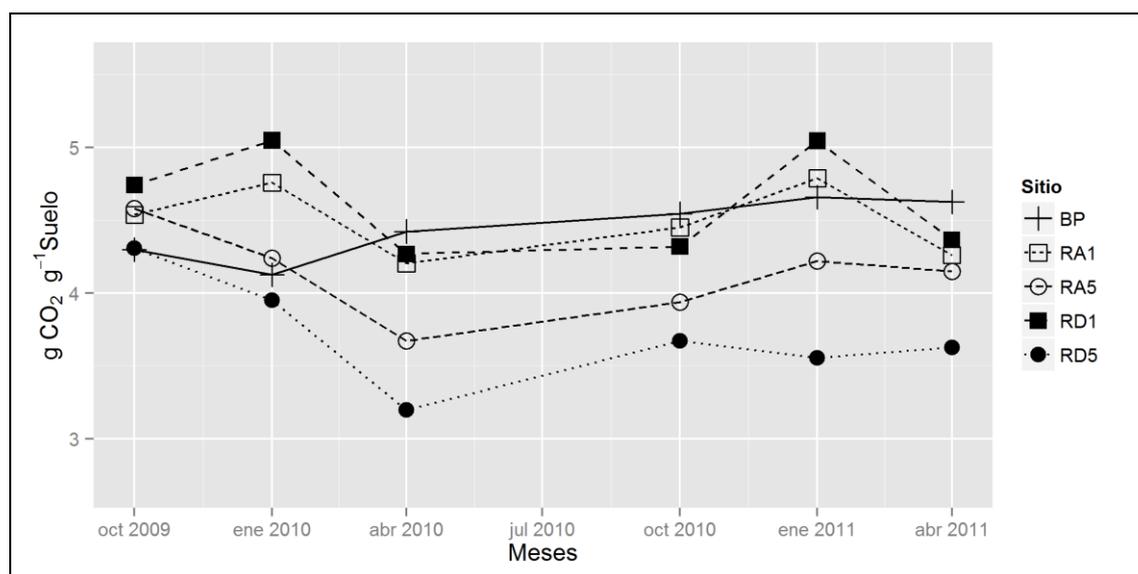


Figura 6.5: Actividad microbiana (RM) (g CO₂ g⁻¹ suelo) a través de dos temporadas de mediciones

6.3.3. Análisis de correlación

Con el fin de establecer si existen correlaciones entre las variables analizadas en este capítulo y a su vez con la humedad relativa (H) examinada en el capítulo 5, se calcularon los coeficientes de Pearson (CP) para cada una de las tres relaciones (BM/RM; BM/H y RM/H). En esta primera aproximación se consideraron todas las fechas evaluadas juntas de acuerdo al sitio, de esta forma se obtuvo un número de muestras mayores. Para las tres relaciones se encontró que todos los sitios mostraron una correlación positiva de moderada a alta (CP 0,4-0,7) muy significativa ($p < 0,001$), indicando que tanto la actividad microbiana se encuentra correlacionada con la biomasa microbiana, como la humedad relativa se encuentra correlacionada con ambas variables ya mencionadas (Tabla 6.1; Tabla 6.2 y Tabla 6.3).

Tabla 6.1: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio entre BM y RM.

BM/RM	Sitio				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,6	0,6	0,6	0,4	0,6
p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,0006	<0,0001

Tabla 6.2: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio entre BM y H.

BM/H	Sitio				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,7	0,7	0,6	0,6	0,7
p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

Tabla 6.3: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio entre RM y H.

RM/H	Sitio				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,7	0,7	0,6	0,5	0,6
p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

Sin embargo, al encontrarse interacción entre sitio y fecha en la humedad relativa (Capítulo 5) se procedió a realizar correlaciones por fecha para las tres relaciones.

Los CP calculados mostraron un comportamiento diferencial según la fecha y el sitio analizados (Figura 6.6).

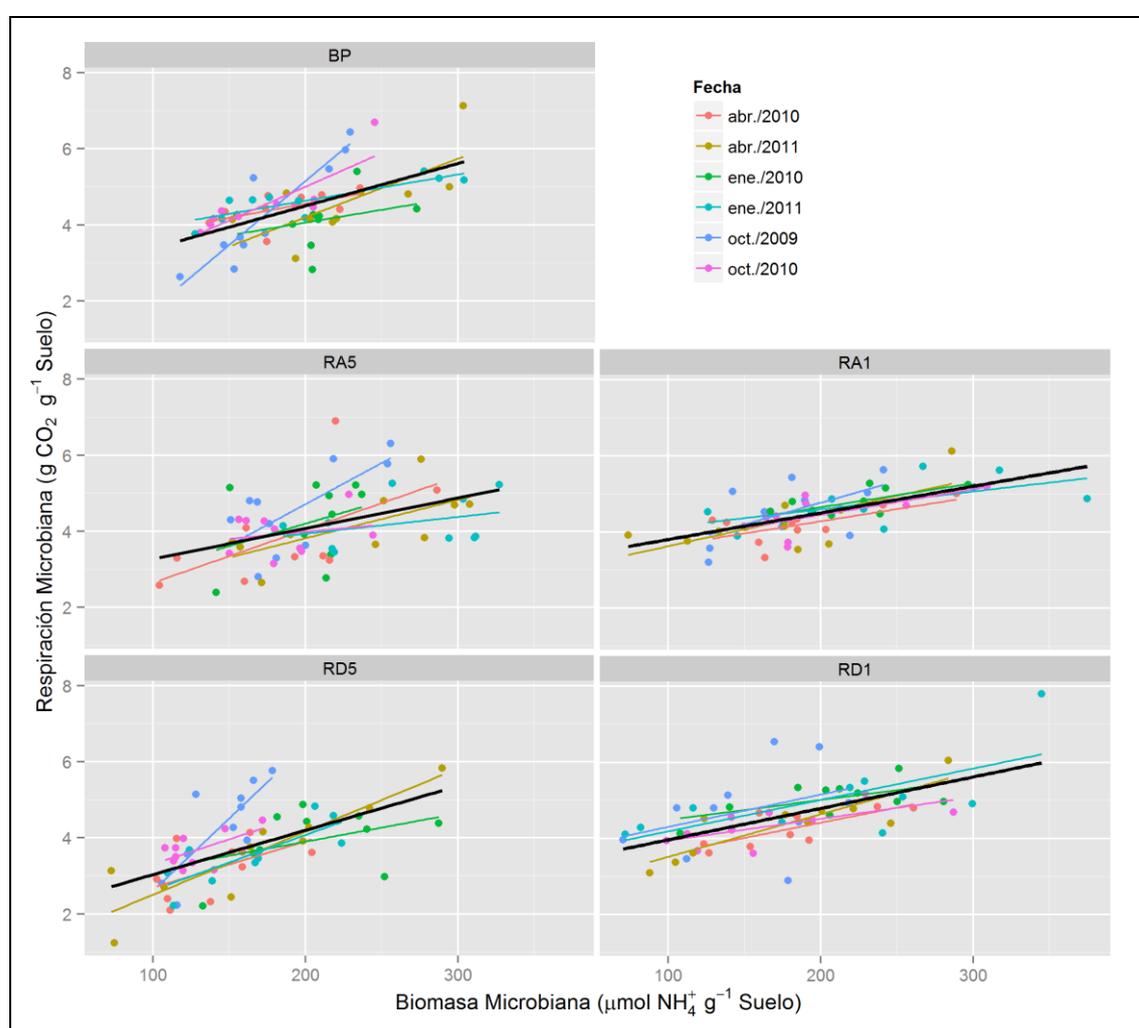


Figura 6.6: Correlaciones por sitio y fecha entre BM ($\mu\text{mol NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ suelo) y RM ($\text{g CO}_2 \text{g}^{-1}$ suelo). La recta negra corresponde a la correlación por sitio considerando todas las fechas juntas.

En la Tabla 6.4 se muestran los valores de CP para primera temporada de muestreo. En octubre de 2009 se observó una correlación significativa positiva de alta a muy alta en BP; RA5 y RD5. Mientras que en enero de 2010 sólo se observó una correlación

significativa positiva moderada en RA1. Para terminar la temporada en abril de 2010 con una correlación significativa de moderada a alta en RA1 y RD1.

Tabla 6.4: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y RM en la primera temporada de muestreo.

BM /RM	oct-09					ene-10					abr-10				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,9	0,6	0,4	0,7	0,8	0,3	0,7	0,6	0,4	0,4	0,6	0,7	0,8	0,6	0,5
p	0,0002	0,1	0,3	0,03	0,01	0,4	0,03	0,1	0,3	0,2	0,1	0,04	0,01	0,10	0,1

En la Tabla 6.5 se muestran los valores de CP para la segunda temporada de muestreo. En octubre de 2010 se observó una correlación significativa de moderada a alta en BP; RA1 y RD1. En enero de 2011 se encontró una correlación significativa de moderada a muy alta en BP; RD1 y RD5. Y finalmente, en abril de 2011 se observó una correlación significativa de moderada a muy alta en todos los sitios.

Tabla 6.5: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y RM en la segunda temporada de muestreo.

BM /RM	oct-10					ene-11					abr-11				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,8	0,6	0,7	0,2	0,6	0,9	0,6	0,7	0,3	0,8	0,7	0,7	0,9	0,7	0,9
p	0,002	0,04	0,03	0,6	0,1	0,002	0,06	0,03	0,3	0,01	0,02	0,03	0,001	0,03	0,0005

En el caso de la relación BM/H, los CP calculados mostraron un comportamiento diferencial según la fecha y el sitio analizados (Figura 6.7).

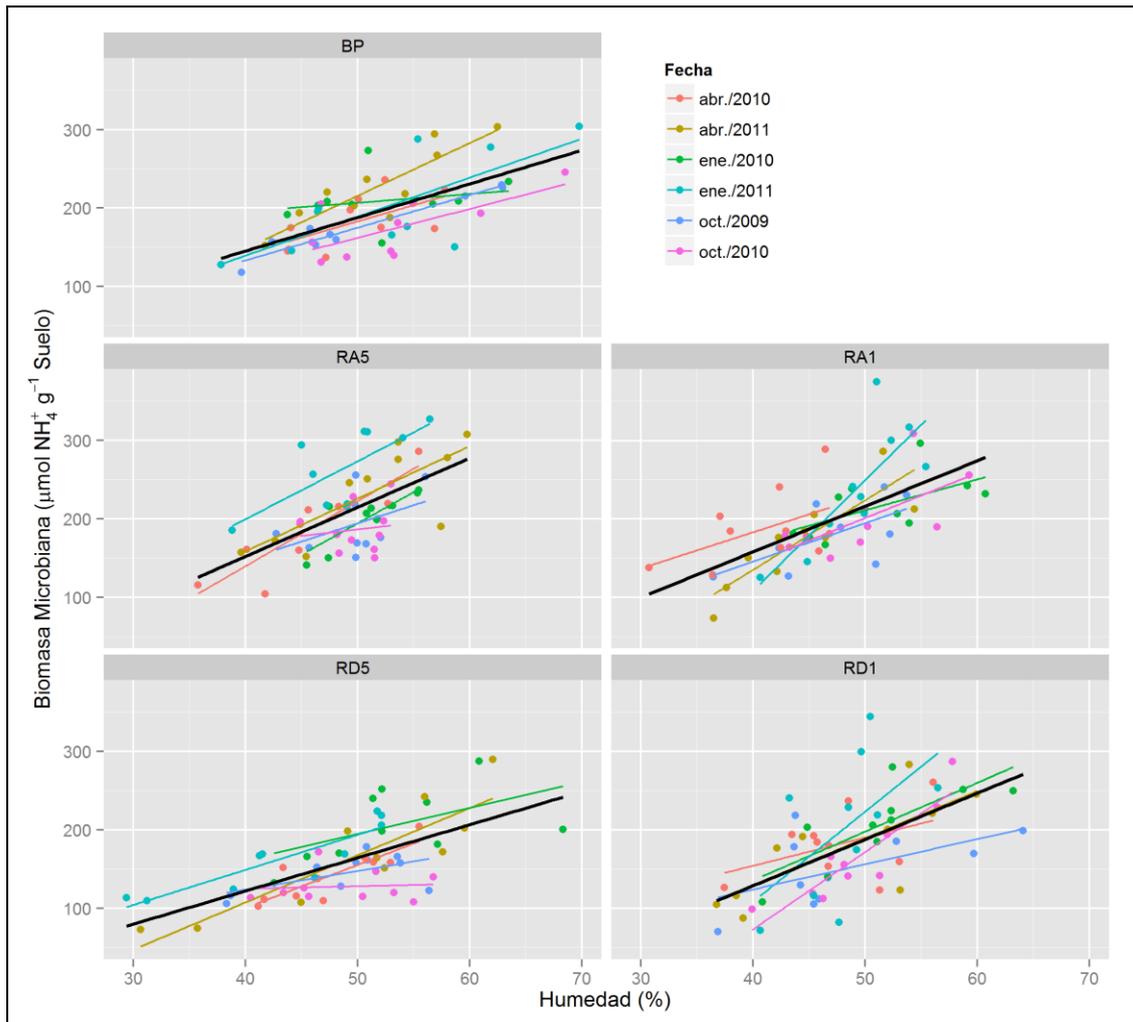


Figura 6.7: Correlaciones por sitio y fecha entre BM ($\mu\text{mol NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ suelo) y H (%). La recta negra corresponde a la correlación por sitio considerando todas las fechas juntas.

En la Tabla 6.6 se muestran los valores de CP para primera temporada de muestreo. En octubre de 2009 se observó una correlación significativa positiva muy alta en BP y moderada en RA1. En enero de 2010 se observó una correlación significativa positiva alta en RD1 y RA5. Para terminar la primera temporada, en abril de 2010 con una correlación significativa muy alta en RV5.

Tabla 6.6: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y H en la primera temporada de muestreo.

BM/H	oct-09					ene-10					abr-10				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,97	0,6	0,6	0,5	0,6	0,2	0,6	0,8	0,8	0,5	0,6	0,5	0,4	0,9	0,9
p	<0,0001	0,04	0,1	0,2	0,07	0,52	0,07	0,01	0,002	0,11	0,05	0,14	0,22	0,001	0,002

En la Tabla 6.7 se muestran los valores de CP para la segunda temporada de muestreo. En octubre de 2010 se observó una correlación significativa de alta

a muy alta en BP y RV1. En enero de 2011 se encontró una correlación significativa de alta a muy alta en todos los sitios a excepción de RD1. Y finalmente, en abril de 2011 se observó una correlación significativa de alta a muy alta en todos los sitios.

Tabla 6.7: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre BM y H en la segunda temporada de muestreo.

BM/H	oct-10					ene-11					abr-11				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,7	0,7	0,9	0,1	0,1	0,7	0,8	0,6	0,71	0,9	0,9	0,9	0,8	0,8	0,9
p	0,03	0,04	0,0003	0,7	0,8	0,02	0,01	0,1	0,02	0,001	0,001	0,001	0,01	0,01	0,001

Para la relación RM/H, como en las otras relaciones analizadas, los CP calculados mostraron un comportamiento diferencial según la fecha y el sitio analizados (Figura 6.8).

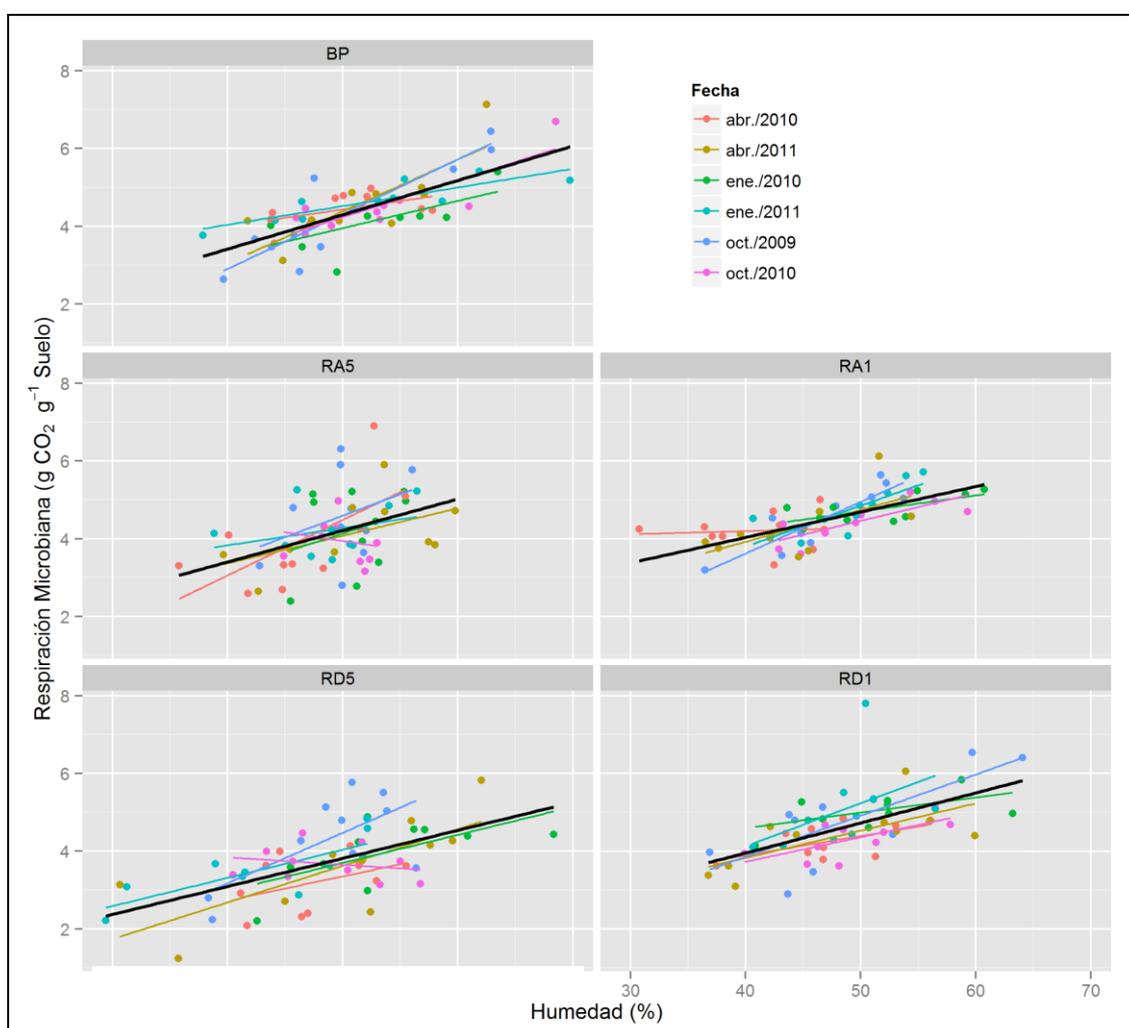


Figura 6.8: Correlaciones por sitio y fecha entre RM (g CO₂ g⁻¹ suelo) y H (%). La recta negra corresponde a la correlación por sitio considerando todas las fechas juntas.

En la Tabla 6.8 se muestran los valores de CP para primera temporada de muestreo. En octubre de 2009 se observó una correlación significativa positiva de alta a muy

alta en todos los sitios a excepción de RA5. En enero de 2010 se observó una correlación significativa positiva alta en BP; RA1 y RD5. Mientras que en abril de 2010, sólo se encontró una correlación significativa muy alta en RA5.

Tabla 6.8: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre RM y H en la primera temporada de muestreo.

RM/H	oct-09					ene-10					abr-10				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,9	0,9	0,8	0,3	0,7	0,7	0,7	0,5	0,3	0,7	0,5	0,1	0,6	0,7	0,4
p	0,0004	0,0006	0,01	0,3	0,03	0,04	0,03	0,1	0,4	0,04	0,1	0,8	0,1	0,03	0,2

En la Tabla 6.9 se muestran los valores de CP para la segunda temporada de muestreo. En octubre de 2010 se observó una correlación significativa alta en BP y RV1. En enero de 2011 se encontró una correlación significativa de alta a muy alta en BP; RA1 y RD5. Finalmente, en abril de 2011 se observó una correlación significativa alta en BP; RD1 y RD5.

Tabla 6.9: Coeficientes de correlación de Pearson por sitio y fecha entre RM y H en la segunda temporada de muestreo.

RM/H	oct-10					ene-11					abr-11				
	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5	BP	RA1	RD1	RA5	RD5
CP	0,8	0,8	0,7	-0,2	-0,2	0,9	0,8	0,5	0,3	0,8	0,8	0,6	0,7	0,5	0,7
p	0,002	0,01	0,03	0,6	0,5	0,001	0,01	0,2	0,4	0,01	0,01	0,1	0,03	0,1	0,01

6.4. Discusión

6.4.1. Nitrógeno retenido en biomasa microbiana (BM)

Los valores de N retenido en biomasa microbiana fueron de 128 y 262 $\mu\text{mol NH}_4^+$ g^{-1} suelo. Mansilla (2013) estimó valores entre 100-292 $\mu\text{mol NH}_4^+$ g^{-1} suelo en bosques de lenga aprovechados con cortas de protección en Tierra del Fuego. Otros estudios llevados a cabo en bosques de lenga, determinan la BM a 21 y 127 días de rehumedecer las muestras, por lo tanto sus resultados no pueden ser comparados con los de este estudio (Satti *et al.*, 2003; Diehl, *et al.*, 2008).

El sitio en presentar los valores más bajos de BM fue RD5, lo que podría estar indicando pérdidas en la cantidad o diversidad de microorganismos en ese sitio o menor capacidad para inmovilizar N debido a cambios en el ambiente edáfico (Paul & Clark, 1996). Asimismo, esto podría deberse a la gran cantidad de cobertura por sotobosque

encontrada en este sitio mayoritariamente por monocotiledóneas (ver Capítulo 3), lo cual podría haber hecho variar la composición de la comunidad microbiana. Tal vez, dada esta gran cobertura quizás no sea necesario para el sistema retener N ya que el mismo podría estar más fácilmente retenido y su recambio podría ser más rápido.

Los sitios con diferente tipo de intervención (RD y RA) presentaron variabilidad a lo largo de los dos años de mediciones. RA1 y RA5 presentaron los valores más bajos de BM en enero de 2010, mientras que RD1 y RD5 los presentaron en octubre de 2009. Esto ha sido observado en otros trabajos (Idol *et al.*, 2002). El hecho de que el único sitio en que no se encontró una variación en el BM a lo largo del tiempo haya sido BP sugiere que las RV podrían modificar los procesos naturales del bosque, afectando de esta manera a la comunidad microbiana. Por otro lado la mayor acumulación de materia orgánica producto de la caída hojarasca, como es el caso de BP, se traduce en condiciones más favorables para la actividad de los microorganismos (Alvear *et al.*, 2007).

Dentro de la limitada disponibilidad de datos sobre BM en bosques de lenga de Tierra del Fuego, se podría decir que los bosques estudiados presentaron adecuados mecanismos de conservación de N, es decir, valores relativamente altos de N retenido en biomasa microbiana. El BM determinado por el método de fumigación-incubación presenta una eficiencia relativa de estimación que depende del contenido de N en los microorganismos presentes, y varía entre 33 y 60% según datos de la bibliografía (Carter & Rennie, 1984; McGill *et al.*, 1986).

6.4.2. Respiración microbiana (RM)

Concordando con los datos de BM, el sitio en presentar menor actividad microbiana fue RD5. La producción de CO₂ está asociada a la biomasa microbiana siendo un indicador de la actividad microbiológica del suelo (Anderson & Domsch, 1989; 1990). Esta variable puede presentar cambios con el tipo de cubierta vegetal, puede presentar variaciones estacionales y estar vinculada a la etapa de descomposición de los residuos orgánicos (Gispert & Arcara, 1988). Asimismo, también es sensible a las alteraciones producidas por diferentes prácticas antrópicas (Campbell *et al.*, 1991; Carter, 1991).

Los cambios producidos en la cubierta vegetal de RD5, podrían haber sido los que hayan tenido una mayor influencia en la menor actividad microbiana en este sitio. Arrigo *et al.*, (2002) encontraron que este índice microbiológico difirió cuando fue determinado en los suelos bajo cuatro especies forestales, hecho que lo atribuyeron a que esta variable dependería de la calidad del residuo orgánico aportado al suelo. Concordando con

esto, Zack *et al.*, (1993), encontraron que la cantidad de C respirado del suelo dependió de la especie forestal. Saetre & Baath (2000), encontraron que las diferentes especies arbóreas generaron patrones espaciales en la comunidad microbiana del suelo. Resultados similares fueron determinados por Boerner & Koslowsky (1989); Koch & Matzner (1993) y Efron (2001), entre otros.

Con respecto a las variaciones estacionales, hubo tres fechas con mayor actividad microbiana y una con menor actividad. La fecha en presentar menor actividad microbiana fue abril de 2010 en comparación a octubre de 2009 y a enero de 2010 y 2011. Investigaciones de Toland & Zak (1994) y Conant *et al.*, (1998), han indicado que los factores de liberación de CO₂ desde el piso del bosque se presentan a menudo con la característica de estacionalidad, correlacionados positivamente con la precipitación anual y negativamente con temperaturas extremas, condiciones favorables de aireación y humedad del suelo. Cabe mencionar que BP, al igual como sucedió para BM no presentó variaciones estacionales.

Por otro lado, es importante mencionar que se pudo comprobar que la actividad de los microorganismos es posible en los suelos aún bajo 0°C (Mikan *et al.*, 2002). Otros estudios han confirmado que, aun cuando las tasas de mineralización de C son bajas, el flujo acumulativo de CO₂ en invierno puede contribuir significativamente al almacenamiento anual de C en el suelo (Wolter *et al.*, 2000; Mikan *et al.*, 2002).

6.4.3. Análisis de correlación

En este estudio se observó que el sitio con la biomasa microbiana más baja también tuvo la actividad microbiana más baja (RD5). Bengtsson *et al.*, (2003), en un estudio realizado en suelos forestales encontraron la misma relación.

Al analizar todas las fechas juntas se encontró una correlación significativa positiva moderada a alta entre biomasa microbiana (BM) y respiración microbiana (RM), entre BM y humedad relativa (H) y entre RM y H, en todos los sitios estudiados.

En cuanto a la relación entre BM y RM, cuando se separó por cada fecha se encontró una correlación de moderada a muy alta en algunas de las fechas analizadas. La relación entre la RM y el tamaño de la BM en el suelo ha sido examinada en varios estudios. Numerosas investigaciones han encontrado una clara correlación positiva entre la RM y la BM (Oades & Jenkinson, 1979; Ross *et al.*, 1980; Sparling 1981; Hasebe *et al.*, 1985). Del mismo, Hart *et al.* (1994) y Tietema (1998) encontraron que la inmovilización del N se correlacionó con las tasas de respiración, lo que implicaría que el ciclado de N y

C se encontraría estrechamente acopladas en los suelos forestales. Sin embargo, otros estudios no han encontrado esta relación (Kaczmarek *et al.*, 1976; Frankenberger & Dick 1983). Por lo tanto, la relación funcional entre la RM y la BM aún no está totalmente entendida. Por otro lado, Barrett & Burke (2000) mostraron que el contenido de C del suelo solo puede explicar más del 60% de la variación en el potencial de inmovilización de N a escala regional. Por lo tanto, la evolución de CO₂ podría ser un valioso indicador de la magnitud de las tasas brutas de transformación del N.

Con respecto a la humedad relativa, tanto la BM como la RM mostraron una correlación positiva con la misma en todas las fechas aunque dependió del sitio evaluado. En general, en BP se mantuvieron correlaciones positivas altas en casi todas las fechas de muestreo, lo cual podría deberse a que este sitio presentó una regulación más constante de la humedad, donde los cambios no fueron tan pronunciados manteniendo los valores más elevados de humedad a lo largo del tiempo (ver Capítulo 5). Alvear *et al.*, (2007) quienes realizaron un estudio en bosques de *Nothofagus obliqua*, encontraron que la mayor actividad microbiana en el bosque secundario apareció asociada a la mayor humedad del suelo, condición que favorece el desarrollo y proliferación de la biomasa microbiana y que aumenta la tasa de descomposición, liberación, movilización y toma de nutrientes por los árboles y los microorganismos, especialmente rizosféricos (Jones, 1998). La menor disponibilidad de agua en el bosque maduro afecta la población de microorganismos, disminuyendo su actividad e incluso redistribuyéndose en el suelo (García-Alvarez & Ibáñez, 1994). Las mayores fluctuaciones en la humedad relativa encontrada en los sitios aprovechados (tanto RA como RD) podría deberse a la apertura del dosel, lo cual puede producir condiciones más variables que podrían afectar la proliferación de microorganismos como fue el caso de RD5 donde tanto la BM como la RM se vieron más afectadas.

6.5. Conclusiones

En síntesis, el sitio en presentar los valores más bajos de BM y RM fue RD5. En cuanto a la variabilidad estacional de BM y RM, se encontró que las RV ejercerían un efecto sobre estos parámetros biológicos ya que los bosques no aprovechados (BP) no presentaron variaciones estacionales a lo largo del estudio. En cuanto a la relación entre BM y RM, se encontró una correlación de moderada a muy alta en todos los sitios y en la mayoría de las fechas analizadas. En relación a la humedad relativa, tanto la BM como la RM mostraron una correlación positiva con la misma en todas las fechas aunque dependió del sitio evaluado. En general, en BP se mantuvieron correlaciones positivas altas en casi todas las fechas de muestreo.

Capítulo 7

7. Síntesis y nuevas preguntas

Síntesis

En esta tesis se planteó evaluar si los ciclos biogeoquímicos se verían afectados por un tipo de intervención denominada Retención Variable y si este impacto podía cambiar en función del tiempo desde la intervención ya que se trata de una práctica forestal de reciente implementación en Tierra del Fuego (Argentina) y no se contaban hasta el momento con datos sobre los parámetros evaluados. De esta forma, Los capítulos previos han ido abarcando los principales aspectos del ciclo de los nutrientes en bosques prístinos y con aprovechamiento forestal.

Los resultados de mis tesis permiten inferir que propiedades físicas del suelo, como la compactación y el contenido volumétrico de agua, se ven afectados inmediatamente de producida la intervención, aunque este efecto parece desaparecer pasados los cinco años desde la cosecha, indicando que la compactación no fue severa. Esto podría estar asociado por un lado a las técnicas de retiro de lo cosechado y por otro al mayor establecimiento de gramíneas anuales observado en los sitios intervenidos hace 5 años. En cuanto a propiedades químicas del suelo evaluadas, en general, no se vieron afectadas significativamente, aunque si se observó una disminución para todas las propiedades analizadas en el sitio de reciente impacto. Esto podría estar asociado a los bajos niveles de nutrientes que presentan los suelos donde crecen los *Nothofagus*. Es de destacar que el único elemento afectado fue el P, el cual disminuyó en las retenciones dispersas recientemente cortadas, siendo este el único elemento que es posible encontrar en concentraciones altas en esto suelos. Asimismo, el hecho de que la capacidad de intercambio catiónico tampoco haya presentado cambios de acuerdo al sitio puede deberse a la gran capacidad amortiguadora que presentan los suelos estudiados producto de la gran cantidad de materia orgánica que presentan.

Con respecto a la descomposición de la materia orgánica, las tasas modeladas permiten asumir que la Retención Variable tendría efectos importantes en las tasas iniciales sobre las retenciones dispersas, tal como lo demuestran sus tasas más altas de descomposición al comienzo del ensayo. Con el transcurso del tiempo, los efectos de la intervención se siguieron manteniendo. Comportamiento que tiene una explicación diferente según el tiempo de intervención. En el caso del sitio de reciente intervención (retención dispersa de un año) la acelerada descomposición podría estar asociada a factores edáficos y microambientales. En lo que se refiere a los factores edáficos, la menor acidez registrada en dichos suelos podría haber favorecido la descomposición en los primeros meses. Para los

factores microambientales, al haber sido un sitio de reciente impacto la cubierta forestal fue retirada, de esta forma tanto la radiación como las precipitaciones serían más intensas y estos factores podrían acelerar la descomposición en ese sitio. En el caso de la retención dispersa de 5 años, la acelerada descomposición podría estar asociada a factores relacionados con el sotobosque ya que en este sitio se encontró un cambio significativo en el mismo en cobertura, riqueza y abundancia de especies vegetales. El bosque sin intervención presentó una disminución más gradual de las tasas de descomposición, lo cual pudo deberse a que la cobertura de este sitio estuvo dominada por hojarasca, en particular de hojas, ramas y misceláneas, generando condiciones más apropiadas para los microorganismos encargados de la descomposición, como por ejemplo niveles de humedad más constantes. Al considerar el efecto de la intervención forestal sobre los nutrientes, no se encontró que la misma haya afectado ni provocado un cambio en la dinámica de los mismos, observándose fluctuaciones las cuales podrían estar relacionadas más con la variabilidad estacional y ambiental que con el aprovechamiento forestal.

Tanto la disponibilidad de N como las tasas de mineralización a campo y potenciales mostraron un comportamiento cíclico a lo largo del estudio. Esto sugiere que la dinámica del N podría estar influenciada por factores ambientales (humedad, temperatura, radiación, etc.). Considerando el efecto de la intervención forestal, según los resultados obtenidos la disponibilidad de N no se vio afectada por el aprovechamiento forestal. Tal vez esto esté indicando que este nutriente, de vital importancia para la vegetación, no sería un nutriente limitante para los bosques de *N. pumilio* de Tierra del Fuego. Como la disponibilidad de N depende de la materia orgánica del suelo, los elevados contenidos presentes en los suelos forestales de la provincia podrían servir como *buffers* ante perturbaciones antrópicas y naturales. Una intervención forestal si bien modifica el aporte de materia orgánica por parte del bosque, la repercusión sobre la disponibilidad de N dependerá de la intensidad de la misma. Sin embargo, al evaluar la mineralización acumulada a campo a través de las dos temporadas de medición se observó que las retenciones dispersas de un año fueron los sitios con más alto contenido de M-N total; M-NH₄⁺ y M-NO₃⁻ acumulados en la mayoría de los periodos. Lo cual podría sugerir que en estadios tempranos de la intervención se estaría perdiendo N en este sitio más fácilmente debido a que no hay absorción por parte de las plantas. En lo que respecta a la mineralización potencial, no se encontró un efecto claro de la intervención sobre la mineralización potencial de N. Los valores diarios en las tasas potenciales fueron más altos que los de campo, lo que estaría sugiriendo que los factores ambientales en el campo estarían limitando el proceso.

Con respecto a biomasa y respiración microbianas, se observó disminuciones en ambas variables en el sitio de 5 años desde la intervención, lo que podría estar relacionado

con el importante cambio que se observó en cuanto a cobertura y composición del sotobosque. Asimismo, en este sitio los cambios producidos en el sotobosque alteraron desde la estructura del suelo, donde se observó que en todas las parcelas el piso forestal es inexistente, hasta tal vez la composición de la comunidad microbiana. De lo cual se podría inferir que los daños producidos por la actividad forestal pueden verse acrecentados debido al manejo posterior del sitio. Además, la biomasa microbiana del suelo responde mucho más rápidamente que la mayoría de otras fracciones del suelo ante cambios en las condiciones ambientales. Por otro lado, los bosques no aprovechados no presentaron variaciones estacionales a lo largo del estudio. Dentro de la limitada disponibilidad de datos sobre la biomasa microbiana en bosques de lenga de Tierra del Fuego, se podría decir que los bosques estudiados presentaron adecuados mecanismos de conservación de N, es decir, valores relativamente altos de N retenido en biomasa microbiana.

Lo hasta aquí expuesto constituyen los resultados que obtuve al intentar responder la pregunta central que se originó al comenzar con esta tesis. Si bien estos resultados no muestran un marcado impacto sobre los ciclos de los elementos en un bosque de lenga intervenidos con retención variable, hay que ser sumamente cautelosos al considerar estos resultados, dado la gran variabilidad que presentan los suelos de los bosque fueguinos, más aún cuando lo asociamos a otras características como el relieve, exposición e historia de uso. A través de los capítulos quedó de manifiesto que el bosque primario es el que presentó las características más estables a lo largo del tiempo, mostrando quizás el frágil equilibrio que presentan los bosques fueguinos.

Nuevas preguntas

El título de esta tesis fue pensado con la intención de reflejar la pregunta central que se originó al comenzar con esta investigación. Esta pregunta lleva implícita otros interrogantes, de los cuales, fueron surgiendo otros a lo largo estudio.

¿Cuáles de las variables utilizadas fueron las que proveyeron mayor valor predictivo para responder las preguntas de esta tesis?

Dentro de las variables medidas hubo algunas que fueron de más utilidad para evaluar cómo las Retenciones Variables afectan los ciclos biogeoquímicos. Mientras que otras, si bien son importantes para evaluar cambios, en este estudio aportaron información básica.

Las variables físicas aportaron información y fueron las más predictivas en los cambios a corto plazo. La densidad aparente resultó ser una variable que refleja la compactación del suelo en forma económica y rápida. Por su parte, tanto la biomasa microbiana

como la actividad microbiana sirvieron de buenos indicadores para encontrar disminuciones de las mismas en RD5. La biomasa microbiana sería un indicador mucho más sensible a los cambios que por ejemplo el contenido de MOS. Por lo tanto, la misma puede servir como una alerta temprana de tales cambios mucho antes de que se detecten por otros caminos. Asimismo, la respiración heterotrófica del suelo es la contraparte de la productividad primaria terrestre que retorna el carbono fijado a la atmósfera como C-CO₂. El conocimiento de este proceso es fundamental para comprender la dinámica del carbono en los ecosistemas terrestres.

¿Qué parámetros serían necesarios medir y tener en cuenta en futuros estudios?

Si bien en esta tesis se pudo obtener un acercamiento a responder las preguntas planteadas en cuanto a cómo varían los ciclos biogeoquímicos debido al aprovechamiento forestal con retención variable en bosques de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego, considero que esto es una etapa inicial para seguir evaluando no sólo los mismos parámetros sino otros que creo son importantes para evaluar dichos cambios.

El presente trabajo entrega evidencia de varios procesos ecosistémicos que no han sido evaluados con anterioridad. Un ejemplo de ello es la actividad microbiana de suelos de bosques nativos de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego, siendo los primeros datos presentados que constituyen un antecedente para futuros estudios. Es necesario que se continúen este tipo de estudios analizando diversas variables que reflejen la actividad microbiana

Por otro lado, sería necesario llevar a cabo más investigaciones en las que se pueda incorporar una mayor cantidad de repeticiones (por ejemplo, considerando diferentes pendientes, porcentajes de cosecha, época de cosecha, fase de desarrollo de los rodales) y en los que se pueda relacionar esta información con antecedentes microclimáticos.

Una condición ideal para realizar este tipo de estudios sería evaluar la misma zona antes y después del aprovechamiento forestal, teniendo en cuenta factores climáticos. Con un seguimiento posterior de estudios a largo plazo, donde se evalúe el sistema hasta su recuperación completa.

Por último, sería necesaria la medición de parámetros adicionales como: otras propiedades físicas del suelo (e.g. conductividad hidráulica; porosidad, erosión); modificaciones en los componentes de la materia orgánica; dinámica de diferentes ciclos de macronutrientes (e.g. P, Ca; Mg); determinación de micronutrientes; diversidad y estructura de la comunidad microbiana del suelo y actividad enzimática (e.g. ureasa; fosfolasa; β-glucosidasa; deshidrogenasa), entre otros.

Bibliografía

Bibliografía

- Aber, J.D. & Nadelhoffer, K.J.; Steudler, P.; & Melillo, J.M. (1989). Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*. 39: 378–386.
- Aber J.D. & Melillo J.M. (1991). *Terrestrial Ecosystems*. Saunder College Publishing, Philadelphia. USA. 430 pp.
- Adams, M. & Attiwill, P. (1986). Nutrient cycling and mineralization in eucalypt forest of south–eastern. Australia. II. Indices of nitrogen mineralization. *Plant & Soil*. 92: 341–362.
- Aerts, R. & Caluwe H.D. (1997). Nutritional and Plant–Mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology*. 78: 244–260.
- Akaike, H. (1974). "A new look at the statistical model identification", *IEEE Transactions on Automatic Control*. 19 (6): 716–723
- Alauzis M.V.; Mazzarino M.J.; Raffaele E. & Roselli L (2004). Wildfires in NW Patagonia: long–term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecology & Management*. 192: 131–142.
- Alef, K.; Beck, T.H.; Zelles, L. & Kleiner, D. (1988). A comparison of methods to estimate microbial biomass and N–mineralization in agricultural and grassland soils. *Soil Biology & Biochemistry*. 20: 561–565.
- Alfonso, J.L. (1942). Los bosques de Tierra del Fuego. *Rev. Suelo Argentino* 1: 47–51.
- Alhamd, L.; Arakaki, S. & Hagihara, A. (2004). Decomposition of leaf litter of four tree species in a subtropical evergreen broad–leaved forest, Okinawa Island, Japan. *Forest Ecology & Management*. 202: 1–11.
- Alvear, M.; Reyes, F.; Morales, A; Arriagada, C & Reyes, M. (2007). Actividad biológica and agregados estables al agua en dos tipos de formaciones vegetales de un bosque templado del Centro–Sur de Chile con perturbación antrópica. *Ecología Austral*. 17: 113–122.
- Anderson, J.P. (1982). Soil respiration. En: *Methods of soil analysis: Chemical and Microbiological properties*. Page AL.; Miller RH.; Keeney DR (eds). 2nd ed. American Society of Agronomy Inc, Wisconsin, USA. 831–871 pp.
- Anderson, J.P.E. & Domsch, K.H. (1989). Ratios of microbial biomass carbon to total carbon in arable soils. *Soil Biology & Biochemistry*. 21: 471–479.
- Anderson, T.H. & Domsch, K.H. (1990). Application of eco–physiological quotients (qCO_2 and qD) on microbial biomass from soil of different cropping histories. *Soil Biology & Biochemistry*. 22: 251– 255.
- Anderson, D.R. (2008). *Model Based Inference in the Life Sciences*, Springer.
- Archer, J.R.; & Smith, P.D.; (1972). The relation between bulk density, available water capacity and air capacity of soils. *Journal of Soil Science*. 23: 475–80.
- Archibold, O.W.; Acton, C.; & Ripley, E.A. (2000). Effect of site preparation on soil properties and vegetation cover, and the growth and survival of white spruce (*Picea glauca*) seedlings in Saskatchewan. *Forest Ecology & Management*. 131: 127–141.

- Arp, P.A. (1984). Forest floor variability and factor analysis – a case study. *Canadian Journal of Soil Science*. 64: 457–461.
- Arrigo, N.M.; Jiménez, M.P.; Efron, D. & Defrieri, R. (2002). Carbono de respiración de un suelo forestal and su relación con la calidad de la hojarasca. *Agricultura Técnica (Chile)*. 62 (2): 331–338.
- Arroyo, M. T. K.; Donoso, C.; Murúa, R.; Pisano, E.; Schlatter, J. & Serey, Y. (1995). Hacia un proyecto forestal ecológicamente sustentable: Conceptos, análisis and recomendaciones. Informe evacuado por la Comisión Científica Independiente del Proyecto Río Condor a Bayside, Ltd., EEUU.
- Arunachalam, A.; Pandey, H.N.; Tripathi, R.S. & Maithani, K. (1996). Biomass and production of fine and coarse roots during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in northeast India. *Vegetatio* 123: 73–80.
- Asancaic, J. & J. Frokovic. (1962). Plan de Ordenación del Cuartel lote 80. Territorio Nacional de Tierra del Fuego. Secretaría de Estado de Agricultura and Ganadería de la Nación. Administración Nacional de Bosques.
- Attiwill, P.M.; Turvey, N.D. & Adams, M.A. (1985). Effects of mound-cultivation on concentration and conservation of nutrients in a sandy podzol. *Forest Ecology & Management*. 11: 97–110. Bray
- Attiwill, P. & Adams, M. (1993). Nutrient cycling in forests. *New Phytologist*. 124: 561–582.
- aus der Beek, R. & Saenz, G. (1992). Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque: estudio de caso en los robledales de altura de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. Informe. Técnico N° 200. CATIE. Turrialba (Costa Rica). 48 pp.
- Austin AT & PM Vitousek. (2000). Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawaii. *Ecology* 88: 129–138.
- Bahamonde H.A.; Peri P.L.; Alvarez R.; Barneix A.; Moretto A. & Martínez Pastur G. (2012a). Litter decomposition and nutrients dynamics in *Nothofagus antarctica* forests under silvopastoral use in Southern Patagonia. *Agroforest Systems* 84: 345–360.
- Bahamonde H.A.; Peri P.L.; Alvarez R.; Barneix A.; Moretto A. & Martínez Pastur G. (2012b). Silvopastoral use of *Nothofagus Antarctica* in Southern Patagonian forests, influence over net nitrogen soil mineralization. *Agroforest Systems* 84: 345–360.
- Barrera M.D.; Frangi J.L.; Ferrando J.J. & Goya JF (2004). Descomposición del mantillo and liberación foliar neta de nutrientes de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et Bizzarri en El Bolsón, Río Negro. *Ecología Austral* 14: 99–112.
- Barrett, J.E. & Burke, I.C. (2000). Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1707–1716.
- Batjes, N. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science* 47: 151–163.
- Bava J. (1989). Los bosques de lenga en el sector argentino de Tierra del Fuego. *Patagonia Forestal (CIEFAP)*. V. 4(6): 5–8.

- Bava, J.O.; Collado L.; Colombo L.; Farina S.; Favoretti S.; Jaras F.; Hlopec R.; López Bernal P. and Urquía N. (2005). Historia and perspectivas del aprovechamiento forestal en tierras fiscales en Tierra del Fuego. Tercer Congreso Forestal Argentino and Latinoamericano.
- Beese W.J. & Bryant A.A. (1999). Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada. *Forest Ecology & Management* 115: 231–242.
- Bending, G.D.; Turner, M.K. & Burns, I.G. (1998). Fate of nitrogen from crop residues as affected by biochemical quality and the microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry*. 30: 2055–2065.
- Bengtsson G.; P. Bengtson, K. & Mansson F. (2003). Gross nitrogen mineralization–, immobilization–, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity. *Soil Biology & Biochemistry*. 35: 143–154.
- Berendse, F. (1994). Litter decomposability – a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology*. 82: 187–190.
- Berendse, F.; R. Bobbink and G. Rouwenhorst. (1989). A comparative study on nutrient cycling in wet heathland ecosystems. II. Litter decomposition and nutrient mineralization. *Oecologia* 78: 338–348.
- Berg B.; Berg M.P., & Bottner P. (1993). Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeoche*. 20: 127–159.
- Berg, B.; Ekbohm, G.; Johansson, M.; Mc Clougherty, C.; Rutigliano, F. & Virzo de Santo, A. (1996). Maximum decomposition limits of forest litter types: a synthesis. *Canadian Journal of Botany*. 74: 659–672.
- Berg B. (2000). Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology & Management*. 133: 13–22.
- Berg B. & McLaugherty C. (2008). *Plant litter: Decomposition, humus formation, Carbon sequestration*, 2a edición. Springer, Berlin. 338 pp.
- Bernhard–Reversat, F. (1982). Biogeochemical cycle of nitrogen in a Semi–arid savanna. *Oikos*. 38(3): 321–332.
- Binkley, D. & Hart S.C. (1989). The component of nitrogen availability in forest soils. *Advances in Soil Science*. 5: 12–51.
- Birch, H.F. (1958). The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant & Soil* 10: 9–31.
- Bitterlich W. (1984). The relascope idea. Relative measurements in forestry. Commonwealth Agricultural Bureaux. Londres, Inglaterra. 242 pp.
- Blair J.M. & Crossley D.A. (1988). Litter decomposition, nitrogen dynamics and litter microarthropods in a southern *Appalachian* hardwood forest 8 years following clearcutting. *Journal of Applied Ecology*. 25: 683–698.
- Bock M.D. & Van Rees K.C.J. (2002). Forest harvesting impacts on soil properties and vegetation communities in the Northwest Territories. *Canadian Journal of Forest Research*. 32: 713–724.

- Boerner, R.E.J. & SD. Koslowsky. (1989). Microsite variations in soil chemistry and nitrogen mineralization in a Beech–Maple Forest. *Soil Biology & Biochemistry*. 21: 795–801.
- Boone R.D. (1992). Influence of sampling date and substrate on nitrogen mineralization: Comparison of laboratory–incubation and buried–bag methods for two Massachusetts forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*. 22: 1895–1900.
- Box, J. E. & Taylor, S. A. (1962). Influence of soil bulk density on matric potential. *Soil Science Soc. Am. Proc.* 26: 119–22.
- Bray, R.H. & Kurtz, L.T. (1945). Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59: 39–45.
- Brosofske K.D.; Chen J.; Naiman R.J. & Franklin J.F. (1997). Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in Western Washington. *Ecological Applications* 7: 1188–1200.
- Brown, S.; Sathaye, J. & Cannell, M. (1996). Management of forests for mitigation of greenhouse gas emissions. En: Watson, R.; Zinyowera, M.; Moss, R. (Eds.), *Climate Change (1995). Impacts, Adaptation and Mitigation of Climate Change: Scientific–Technical Analyses. Contribution of WG II to the Second Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge. 773–797 pp.
- Brumelis, G.; & Carleton, T.J. (1989). The vegetation of post– logged black spruce lowlands in central Canada. II. Understory vegetation. *Journal Appl. Ecol.* 26: 321–339.
- Burger, J. A. (1983). Physical impacts of harvesting and site preparation on sod Proc. Soc. Am. For., Appalachian secuon annual meeting. 9 p.
- Burger, J.A. & Kelting, D.L. (1999). Using soil quality indicators to assess forest stand management. *Forest Ecology & Management*. 122: 155–156.
- Caldentey J.; Schmidt, H.; Ibarra, M. & Promis, A. (1998). Modificaciones microclimáticas causadas por el uso silvícola de bosques de Lengua (*Nothofagus pumilio*), en Magallanes, Chile. *Actas Primer Congreso Latinoamericano de IUFRO*. Valdivia (Chile) 22–28 Noviembre. 12 pp.
- Caldentey J.; Promis A.; Schmidt H.E. & Ibarra M. (1999–2000). Variación microclimática causada por una corta de protección en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*). *Ciencias Forestales*. 14(1–2): 51–59.
- Caldentey, J.; Promis, A.; Schmidt, H. & Ibarra, M. (2000). Variación microclimática causada por una corta de protección en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*). *Ciencias Forestales*. 14: 51–59.
- Caldentey J.; Ibarra M.; Hernández J. (2001). Litter fluxes and decomposition in *Nothofagus pumilio* stands in the region of Magallanes, Chile. *Forest Ecology & Management*. 148: 145–157.
- Campbell, C.A.; Biederbeck, V.O.; Zentner, R.P. & Lafond, G.P. (1991). Effect of crop rotations and cultural practices on soil organic matter, microbial biomass and respiration in a thin Black Chernozem. *Canadian Journal of Soil Science* 71: 363–376.

- Cárcamo, A.; Puentes, L.; Godoy, R.; Oyarzún, C. & Valenzuela, E. (2004). Actividad biológica del suelo en un bosque de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., centro-sur de Chile. *Revista de la Ciencia del Suelo and Nutrición Vegetal*. 4 (2): 14–25.
- Carmona, R.; M. Aguilera, C. Pérez & I. Serey. (2006). Actividad respiratoria en el horizonte orgánico de suelos de ecosistemas forestales del centro and sur de Chile. *Gayana Botánica*. 63: 1–12.
- Carr, W.W. (1987). The effect of landing construction on some forest soil properties: a case study. B.C. Ministry of Forests and Lands, Research Branch, Victoria, B.C. Forestry Resources Devevelopment Agreement Report 3.
- Carter M.R & Rennie, D.A. (1984). Dynamics of soil microbial N under cero and shallow tillage for spring wheat, using ¹⁵N–urea. *Plant & Soil* 76: 157–164.
- Carter, M.R. (1991). The influence of tillage on the proportion of organic carbon and nitrogen in the microbial biomass of médium–textured soils in a humid climate. *Biology Fertil Soil*. 11: 135–139.
- Catalano, A. & Fernandez, E. (1986). Aspectos de la producción pecuaria de las distintas regiones agroecológicas de la Tierra del Fuego. *Boletín Técnico. Estación Experimental Agropecuaria Santa Cruz. AER Rio Grande*. 18pp.
- Catovsky, S.; M.A. Bradford, & Hector, A. (2002). Biodiversity and ecosystem productivity: implications for carbon storage. *Oikos* 97: 443–448.
- Cellini, J.M.; Martinez Pastur, G.; Wabö, E.; Lencinas, M.V. (2000). Modelos de perfiles de tronco en *Nothofagus pumilio* y su utilización para el cálculo del volumen total. *Actas I Jornadas de Investigación y Extensión de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. UNLP. La Plata, Argentina*. 25 pp.
- Chao, W.L.; Gan, K.D. & Chao, C.C.; (1993). Nitrification and nitrifying potential of tropical and subtropical soils. *Biology & Fertility of Soils* 15: 87–90.
- Chapin III.; F.S.; P.A. Matson & H.A. Mooney. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer–Verlag, New York. 436 pp.
- Cheburkin, A.K. & Shotyk, W. (1996). An energy–dispersive miniprobe multielement analyzer (EMMA) for direct analysis of Pb and other trace elements in peats. *Fresenius. Journal of Analytical Chemistry* 354: 688–691.
- Chen, J.; Saunders, S.C.; Crow, T.R.; Naiman, R.J.; Brososke, K.D.; Mroz, G.D.; Brook–Shire, B.L. & Franklin, J.F.; (1999). Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *Bioscience* 49, 288–297.
- Clutter, J.; Fortson, J.; Pienaar L.; Brister G. & Bailey R. (1983) *Timber management: a quantitative approach*. John Wiley & Sons, Inc. EEUU. 333 pp.
- Cole, D. W. & Rapp, M. (1981). Elemental cycling in forest ecosystems. En Reichle, C. E. (ed.): *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge: 341–409.
- 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: 1–15.

- Collado, L. (2007). La vegetación de Tierra del Fuego: de la estepa a la selva. En Patagonia total Antártida e Islas Malvinas. Ed. Alfa Centro Literario – Patagonia Argentina. (1088) pp.
- Collantes, M.B. & Anchorena, J. (1993). Las malezas exóticas and plantas escapadas de cultivo en la región de estepa de Tierra del Fuego. *Parodiana*. 8: 213–217.
- Conant, R.; J. Klopatek, R. Malin & C. Klopatek. (1998). Carbon pools and fluxes along an environmental gradient in northern Arizona. *Biogeochemistry*. 43: 43–61.
- Conde, A. (2008). Caracterización Geoquímica de Suelos Forestales de *Nothofagus pumilio* (lenga) en la Zona Ecotonal de Tierra del Fuego (Argentina). Tesis de fin de carrera. Universidad de Vigo. Facultad De Ciencias De Ourense. Departamento de Biología Vegetal and Ciencia del Suelo Área de Edafología and Química Agrícola. 124 pp.
- Cornelissen, J. (1996). An experimental comparison of leaf decomposition rates in wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*. 84: 573–582.
- Corns, I.A.G. & Maynard, D.G. (1998). Effects of soil compaction and chipped aspen residue on aspen regeneration and soils nutrients. *Canadian Journal of Soil Science*. 78: 85–92.
- Coronato, A. (2007). El paisaje de Tierra del Fuego. En Patagonia total Antártida e Islas Malvinas. Ed. Alfa Centro Literario – Patagonia Argentina. (1088) pp.
- Couteaux, M.; Bottner, P. & Berg, B. (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 63–66.
- Críquet, S.; E. Ferre, A. Farnet & J. Le Petit. (2004). Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: influence of biotic and abiotic factors. *Soil Biology & Biochemistry*. 36: 1111–1118.
- Dalal, R.C. & Meyer, R.J.; (1987). Long-term trends in fertility of soils under continuous cultivation and cereal cropping in Southern Queensland. VII. Dynamics of nitrogen mineralization potentials and microbial biomass. *Australian Journal of Soil Research*. 25: 461–472.
- Dalvin, B. (1981) Plant industry and agricultural engineering. *Soil Survey Manual*. Rev. Ed Washington. D.C. USDA Hambook 18. 503 p.
- Damascos, M. A. & Rapoport, E. (2002). Diferencias en la flora herbácea and arbustiva entre claros and áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 465–472.
- Davidson, E.A.; Hart, S.C.; Firestone, M.K.; (1992). Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. *Ecology*. 73: 1148–1156.
- De Neve, S.; Pannier, J. & Hofman, G.; (1994). Fractionation of vegetable crop residues in relation to in situ N mineralization. *European Journal of Agronomy*. 3: 267–272.
- Decocq, G.; Aubert, M.; Dupont, F.; Bardat J.; Wattez–Franger, A.; Saguez, R.; de Foucault, B.; Alard, D. & Delelis–Dusollier, A. (2005). Silviculture–driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science*. 62: 313–323.
- Del Valle, H. (1998). Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral*. 8: 103–123.

- Dickerson, B. P. (1976). Soil compaction after tree-length skidding in northern Mississippi. *Soil Science Society of America Journal* 40: 965–966.
- Diehl, P.; M.J. Mazzarino, S. Funes, S. Fontenla, M. Gobbi & J. Ferrari. (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 & Management*. 255(7): 2973–2980
- Dimitri, M. (1972). La región de los Bosques Andino Patagónicos. Sinopsis general. INTA Buenos Aires, Argentina. 381 pp.
- Dirección de Bosques (2011). Informe de estadísticas de aprovechamiento forestal correspondiente al período 2010–2011 and análisis comparativo de estadísticas históricas. 9 pp.
- Donoso, C. (1990). Ecología Forestal: el bosque and su medio ambiente. Ed. Universitaria. Universidad Austral de Chile. Segunda edición. Santiago, Chile. 369 pp.
- Donoso, C. (1995). Bosques Templados de Chile and Argentina. Variación, estructura and dinámica. Ed. Universitaria, 3a. Ed. Santiago (Ch). 483 pp.
- Duchaufour, P.; (1989). Pédologie et groupes écologiques: l-rôle du type d'humus et du pH. *Bulletin d'Ecologie*. 20: 1–6.
- Dyck, W.J.; & Cole, D.W. (1994). Strategies for determining con-sequences of harvesting and associated practices on long-term productivity. In *Impacts of forest harvesting on long-term site productivity*. Edited by W.J. Dyck, D.W. Cole, & N.B. Comerford. Chapman and Hall, London. 13–40 pp.
- Effron, D. (2001). Actividad de enzimas relacionadas a los ciclos del C.; N.; P and S en un suelo nativo de bosque. Influencia de algunos metales pesados sobre dicha actividad. Tesis Magister Scientiae. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina. 112 pp.
- Ehnes, J.W.; & Shay, J.M. (1995). Natural recovery of logged and burned plant communities in the Lake Winnipeg East Forest Section, Manitoba. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Manitoba District Office, Winnipeg, Man. Canada– Manitoba Partnership Agreement in Forestry.
- Elliot, K. & Swank, W. (1994). Changes in tree species diversity after successive clearcuts in the Southern Appalachians. *Vegetatio*. 115: 11–18.
- Elliot, W.J.; Page–Dumroese, D.S. & Robichaud, P.R. (1998). The effect of forest management on erosion and soil productivity. In *Soil quality and erosion*. Edited by R. Lal. St. Lucie Press, Boca Raton, Fla. 195–209 pp.
- Fernández, R.I. (1993) Determinação das frações húmicas e fulvicas extraídas com pirofosfato de sodio a diferentes valores de pH em tres solos brasileiros. XXIV Congresso Brasileiro de Ciencia do Solo. Resumos Vol I. Sociedade Brasileira da Ciencia do Solo. Goiania. Goias, Brasil. 157–158.

- Fernández, C.; Staffieri, G.; Martínez Pastur, G. & Peri P. (1998). Cambios en la biodiversidad del sotobosque a lo largo del ciclo de manejo forestal de la Lengua. Actas Primer Congreso Latinoamericano IUFRO.; Valdivia (Chile).
- Ferrer, J.A. (1981). Geografía and propiedades de los suelos de la Patagonia. En: Primeras Jornadas Regionales de suelos de la patagonia. Asociación Argentina de la Ciencia del Suelo. Neuquén – SC de Bariloche. 11–58 pp.
- Fisher, R.F. & Binkley, D. (2000). Ecology and Management of Forest Soils. John Wiley & Sons, New York. 362 p
- Fisk, M.C. & Schmidt, S.K. (1995). Nitrogen mineralization and microbial biomass nitrogen dynamics in three alpine tundra communities. Soil Science Society of America Journal. 59: 1036–1043.
- Frangi, J. & L. Ritcher (1992). Los ecosistemas forestales de la Tierra del Fuego. Vida Silvestre (ICONA; España). 72 (2): 36–43.
- Frangi J.L.; Richter L.; Barrera M.; & Alloggia, M. (1997). Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. Canadian Journal of Forest Research 27: 1095–1102.
- Frangi, J.; Barrera, M.D.; Puigdefabregas, J.; Yapura, P.F.; Arambarri, A.M. & Richter, L.L.; (2004). Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. En: Arturo, M.; Frangi, J.L.; Goya, J. (Eds.), Ecología and Manejo de los Bosques de Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, Buenos Aires. 1–88 pp.
- Frangi J.L.; Barrera, M.D.; Richter L.L. & Lugo, A.E. (2005). Nutrient cycling in *Nothofagus pumilio* forest along and altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. Forest Ecology & Management. 217: 80–94
- Frankenberger, W.T. & Abdelmagid, H.M.; (1985). Kinetic parameters of nitrogen mineralization rate of leguminous crops incorporated into soil. Plant & Soil. 87: 257–271.
- Frankenberger, W.T. Jr. & Dick, W.A. (1983) Relationships between en- zyme activities and microbial growth and activity indices in soil. Soil Science Society of America Journal. 47: 945–951.
- Franklin, J. (1993). Preserving biodiversity: species, ecosystems or landscapes? Ecological Applications. 3: 202–205.
- Franklin, J. & Armesto, J.J. (1996). La retención de elementos estructurales del bosque durante la cosecha: Una alternativa de manejo para los bosques nativos chilenos. Ambiente y Desarrollo. 12 (2): 69–79.
- Franklin, J.F., Berg, D.R.; Thornburgh D.A. & Tappeiner, J.C. (1997). Alternative silvicultural approaches to timber harvesting. En: KA Kohm & JF Franklin (eds.). Creating a forestry for the 21st century. The science of ecosystem management. Washington D.C. Island Press. 111–139 pp.
- Frederiksen, P. (1988). Soils of Tierra del Fuego: a satellite-based land survey approach. Folia Geographica Danica. Tomo XVIII. 159 pp.
- Froehlich, H.A. (1979). Soil compaction from logging equipment: effects on growth of ponderosa pine. Journal Soil Water Conserv. 6: 276–278.

- Galantini, J.A. & Suñer, L. (2008). Las fracciones orgánicas del suelo: análisis en los suelos de la Argentina. *Agriscientia*. 25 (1): 41–55.
- Gallardo, A. & Merino, J. (1993). Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology*. 74: 152–161.
- García, F.O. & C.W. Rice. (1994). Microbial biomass dynamics in tallgrass prairie. *Soil Science Society of America Journal*. 58: 816–823.
- García-Alvarez, A. & Ibáñez, J.J. (1994). Seasonal fluctuations and crop influence on microbiota and enzyme activity in fully developed soils of Central Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation*. 8: 161–178.
- Gea-Izquierdo, G.; Martínez Pastur, G.; Cellini, J.M. & Lencinas, M.V. (2004). Forty years of silvicultural management in southern *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser primary forests. *Forest Ecology & Management*. 201(2–3): 335–347.
- Gent, J.A.; Ballard, R.; Hassan, A.E. & Cassel O.K. (1984). Impact of harvesting and site preparation on physical properties of Piedmont forest soils. *Soil Science Society of America Journal*. 48: 173–177.
- Gerding, V. & Thiers, O. (2002). Caracterización de suelos bajo bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en Tierra del Fuego (Chile). *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 819–833.
- Gilliam, F.; B. Yurish & M. Adams. (2001). Temporal and spatial variation of nitrogen transformation in nitrogen-saturated soil of a central Appalachian hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 32: 1768–1785.
- Gispert, M.A. & Arcara, P.G. (1988). Studio dell'attività biológica di diversi suoli dell'area mediterranea: rapporti tra attività enzimatiche, tasso di respirazione e biomassa batterica (FITC). *Agrochimica*. 37: 491–499.
- Godagnone, R. & Irisarri, J. (1990). Mapa de suelos del Territorio Nacional de Tierra del Fuego. Tomo II: 615–641. En G. Moscatelli. Atlas de suelos de la República Argentina. SAGYP–INTA–Proyecto PNUD ARG 85/019. Instituto Nacional Agropecuario. Centro de Investigación en Recursos Naturales (Argentina).
- Godeas M.; Arambarri A.; Gamundi I. & Spinedi, H. (1985). Descomposición de la hojarasca en bosque de Lengua. *Ciencias del Suelo*. 3(1–2): 68–77.
- Gosz, J.R. & White, S.C.; (1986). Seasonal and annual variation in nitrogen mineralization and nitrification along an elevational gradient in New Mexico. *Biogeochemistry*. 2: 281–297.
- Gosz, JR. (1981). Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. En: F.E. Clark & T. Rosswall (Eds.). *Terrestrial Nitrogen Cycles*. Estocolmo, Suecia. *Ecological Bulletin* 33. 405–426.
- Grayston, S.J.; Vaughan, D. & Jones, D. (1996). Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology*. 5: 29–56.
- Greacen, E.L. & Sands, R. (1980). Compaction of forest soils. A review. *Australian Journal of Soil Research*. 18: 163–189.

- Grime, J.P.; Cornelissen, J.H.C.; Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1996). Evidence of a casual connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*. 77: 489–494.
- Groffman, P.M.; Zak, D.R.; Christensen, S.; Mosier, A. & Tiedje, J.M.; (1993). Early spring nitrogen dynamics in a temperate forest landscape. *Ecology*. 74: 1579–1585.
- Groot, A.; Carlson, D.W.; Fleming, R.L.; & Wood, J.E. (1997). Small openings in trembling aspen forest: microclimate and re-generation of white spruce and trembling aspen. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Sault Ste. Marie, Ont. NODA/NFP Tech. Rep. TR-47.
- Guillon D.; Jofré, R. & Ibrahima, A. (1994). Initial litter properties and decay-rate – a microcosm experiment on mediterranean species. *Canadian Journal of Botany*. 72: 946–954.
- Gutián, F. & Carballas, T. (1976). *Técnicas de Análisis de Suelos*. Pico Sacro, Santiago de Compostela, España.
- Gutiérrez, E.; Vallejo, V. R.; Romaña, J. & Fons, J. (1991). The subantartic *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego: Distribution, Structure and Production. In *Homage to Ramón Margalef* (J. D Ros and N. Prat. eds.). *Oecologia Aquatica*. 10: 351–366.
- Harmon, M & Lajtha, K. (1999) Analysis of detritus and organic horizons for mineral and organic constituents. En: *Standard soil methods for long-term ecological research* (eds Robertson GP.; Coleman DC.; Bledsoe CS.; Sollins P). Oxford University Press, New York. 143–165 pp.
- Harmon, M.; Nadelhoffer, K. & Blair, J. (1999). Measuring decomposition, nutrient turnover and stores in plant litter. En: *Standard soil methods for long-term ecological research* (eds Robertson GP.; Coleman DC.; Bledsoe CS.; Sollins P). Oxford University Press, New York. 202–271 pp.
- Hart, SC. & Firestone, MK. (1989). Evaluation of three in situ soil nitrogen availability assays. *Canadian Journal of Forest Research*. 19: 185–191.
- Hart, S.C.; Nason, G.E.; Myrold, D.D. & Perry, D.A. (1994). Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology*. 75: 880–891.
- Hasebe A.; Kanazawa S.; Takai Y (1985) Microbial biomass in paddy soil. 2. "Microbial biomass carbon" measured by Jenkinson's fumigation method. *Soil Sci Plant Nutr*. 31: 349–359.
- Hatchell, G.E.; Ralston C.W. & Foil, R.R. (1970). Soil disturbance in logging. *Journal of Forest*. 68: 772–775.
- Hendrickson, O.Q., Chatarpaul, L. & Robinson J.B. (1985). Effects of two methods of timber harvesting on microbial processes in forest soil. *Soil Science Society of American Journal*. 49: 739–736.
- Hendrickson, O.Q.; Burgess, D.; & Chatarpaul, L. (1987). Biomass and nutrients in Great Lakes – St. Lawrence forest species: implications for whole-tree and conventional harvest. *Canadian Journal of Forest Research*. 17: 210–218.

- Hobbie, H. (1992). Effects of Plant Species on Nutrient Cycling. *Trends in Ecology & Evolution*. 7: 336–339.
- Hobbie, S.E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecology Monographs*. 66: 503–522.
- Houston, A.P.C.; Visser, S. & Lautenschlager, R.A. (1998). Microbial processes and fungal community structure in soils from clear-cut and unharvested areas of two mixedwood forests. *Canadian Journal of Botany*. 76: 630–640.
- Huang, J.; Lacey, S.T.; & Ryan, P.J. (1996). Impact of forest harvesting on the hydraulic properties of surface soil. *Soil Science*. 161: 79–86.
- Hyvönen, R.; Olsson, B.; Lundkvist, H. & Staaf, H. (2000). Decomposition and nutrient release from *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus sylvestris* L. logging residues. *Forest Ecology & Management*. 126: 97–112.
- Ibarra, M.; Caldentey J. & Promis A (2011). Descomposición de hojarasca en rodales de *Nothofagus pumilio* de la región de Magallanes. *Bosque* 32(3): 227–233.
- Idol T.W.; Pope, P.E. & Ponder, F. (2002). Changes in microbial nitrogen across a 100-year of chronosequence of Upland Hardwood Forests. *Soil Science Society of American Journal*. 66: 1652–1648.
- Idol, T.W.; Pope, P.E. & Ponder, F. (2003). N mineralization, nitrification, and N uptake across a 100-year chronosequence of upland hardwood forests. *Forest Ecology & Management*. 176: 509–518.
- Ingestad, T. & G.I. Agren. (1988). Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiol. Plant*. 72: 450–459.
- INTA (1991). Grupo de estudios de los suelos con aluminio activo. Tierra del Fuego, Santa Cruz and Magallanes. Informe Técnico. 156 pp.
- Iritani, W.M. & Arnold, C.Y. (1960). Nitrogen release of vegetable crop residues during incubation as related to their chemical composition. *Soil Science*. 9: 74–82.
- Iturraspe, R.; Sottini, R.; Schröder, C. & Escobar, J. (1989). Hidrología and variables climáticas del Territorio de Tierra del Fuego. Información básica. CONICET–CADIC. Ushuaia, Tierra del Fuego (Argentina). Contribución N°7.
- IUSS Working Group WRB. (2006). World reference base for soil resources. 2nd edition. World Soil Resources Reports No. 103. FAO. Rome. 133 pp
- Jackson, L.E.; Schimel, J.P. & Firestone, M.K.; (1989). Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. *Soil Biology & Biochemistry*. 21: 409–411.
- Jandl, R.; Lindner, M.; Vesterdal, L.; Bauwens, B.; Baritz, R.; Hagedorn, F. & Byrne, K. (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*. 137(3–4): 253–268.
- Janzen, H.H.; Campbell, C.A.; Brandt, S.A.; Lafond, G.P. & Townley-Smith, L.; (1992). Light fraction organic matter in soils from long term crop rotations. *Soil Science Society of America Journal*. 56: 1799–1806.

- Jenkinson, D.S. & Ladd, J.N. (1981). Microbial Biomass in Soil: Measurement and Turnover. En: Paul E.A.; Ladd, J.N.; editors. Soil Biochemistry. New York: Marcel Dekker. 5: 455–471.
- Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*. 10: 423–436.
- Johnson, D.W.; Van Miegroet, H.; Cole, D.W. & Richter, D.D. (1983). Contributions of acid deposition and natural processes to cation leaching from forest soils: a review. *Journal Air Pollut. Control Assoc.* 33: 1036–1041.
- Johnson, D.W.; Henderson, G.S.; D.E. Tood. (1988). Changes in nutrients distribution in forests and soils of Walker branch Watershed, Tennessee, over an eleven-year period. *Biogeochemistry*. 5: 275–293.
- Johnson, D.W. (1992). Effects of forest management on soil carbon storage. *Water, Air, & Soil Pollution*. 83–121.
- Johnson, C.E.; Johnson, A.H.; Huntington, T.G. & Siccama, T.G. (1991a). Whole-tree clear-cutting effects on soil horizons and organic-matter pools. *Soil Science Society of America Journal*. 55: 497–502.
- Johnson, C.E.; Johnson, A.H. & Siccama, T.G. (1991b). Whole-tree clear-cutting effects on exchangeable cations and soil acidity. *Soil Science Society of America Journal*. 55: 502–508.
- Johnson, D.W. & Curtis, P.S. (2001). Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology & Management*. 140: 227–238.
- Jones, D. (1998). Organics acids in the rhizosphere acritical review. *Plant & Soil*. 205: 25–44.
- Jurgensen, M.F.; Harvey, A.E.; Graham, R.T.; Page–Dumroese, D.S.; Tonn, J.R.; Larsen, M.J. & Jain, TB. (1997). Impacts of timber harvesting on soil organic matter, nitrogen, productivity, and health of inland northwest forests. *Forest Science*. 43: 234–251.
- Kaczmarek, W.; Kaszubiak, H. & Pedziwilk, Z, (1976) The ATP content in soil microorganisms. *Ekologia Polska*. 24: 399–406
- Keenan R; Prescott, C.; Kimmins, J.; Pastor, J. & Dewey, B. (1996). Litter decomposition in western red cedar and western hemlock forest on northern Vancouver Island, British Columbia. *Canadian Journal of Botany*. 74: 1626–1634.
- Keeney, D.R. & Nelson, D.W. (1982). Nitrogen inorganic forms. En: Page et al. (Eds.). *Methods of Soil Analysis. Part 2: Chemical and microbiological properties*. American Society of Agronomy, Madison: 643–698.
- Khanna, P. K. & Ulrich B. (1991). Ecochemistry of temperate deciduous forests. En: G. E. Röhrig and B. Ulrich (eds), *Temperate deciduous forests. Ecosystems of the World 7*. Elsevier. 121–163 pp.
- Kim, C.; Sharik, T.L. & Jurgensen M.F. (1995). Canopy cover effects on soil nitrogen mineralization in northern red oak (*Quercus rubra*) stands in northern Lower Michigan. *Forest Ecology & Management*. 76: 21–28.

- Kimmins, J.P. (1997). Biogeochemistry, cycling of nutrients in ecosystem. En: Forest ecology, a foundation for sustainable management. 2nd ed. Edited by J.P. Kimmins. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. 71–129 pp.
- Klein, D.; Fuentes, J.P.; Schmidt, A.; Schmidt, H. & Schulte, A. (2008). Soil organic C as affected by silvicultural and exploitative interventions in *Nothofagus pumilio* forests of the Chilean Patagonia. *Forest Ecology & Management*. 255: 3549–3555.
- Knoepp, J. & Swank, W.T. (1994). Long-Term Soil Chemistry Changes in Aggrading Forest Ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*. 58: 325–331.
- Koch, A.S. & Matzner, E. (1993). Heterogeneity of soil and solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Kast.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis. *Plant Soil*. 151: 222–237.
- 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.
- Koger, J.L.; Hurt, E.C.; & Trowse, A.C. Jr. (1984). Skidder tire size vs. soil compaction in soil bins. *Transactions of the ASABE*. 27: 665–669.
- Lambers, H.; Chapin F.S. & Pons, T.L. (1998). *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York. 540 pp.
- Lanciotti, M.L.; Colmet-Daage, F. & H. Morrás. (1993). Los suelos de los ñirantales de la Tierra del Fuego. En: XIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Mendoza. 413–414 pp.
- Laskowski, R.; Niklinska, M. & Maryanski, M. (1995). The dynamics of chemical elements in forest litter. *Ecology*. 76: 1393–1406.
- Lee, R. (1978). *Forest microclimatology*. New York, USA. Columbia University Press. 276 pp.
- Lemée, G. (1967). Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans des humus forestiers in situ. *Oecologia Plantarum*. 2: 285–324.
- Lencinas, M.V.; Martínez Pastur, G.; Soler Esteban, R.; Bassino, E.; Córdoba, J.; Martínez, A. & Barrera, M. (2010). Dinámica del sotobosque en bosques de lenga aprovechados mediante retención variable. *Jornadas Forestales de Patagonia Sur, Ushuaia*.
- Lencinas, M.V.; Martínez Pastur, G.; Gallo, E. & Cellini, J.M. (2011). Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *Forest Ecology & Management*. 262: 1236–1250.
- Li, Q.; Allen, H.L. & Wilson, C.A. (2003). Nitrogen mineralization dynamics following the establishment of a loblolly pine plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 364–374.
- Likens, G.E.; Bormann, F.H.; Johnson, N.M.; Fisher, D.W. & Pierce, R.S. (1970). Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecological Monographs*. 40: 23–47.
- Lin, C. & Coleman, N.T. (1960). The measurement of exchangeable aluminium in soils and clays. *Soil Science Society of America Proceedings*. 24: 444–446.

- Lindner, D.L. & Burdsall, H.H. (2006). Species diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with differing management histories. *Mycologia*. 98 (2): 195–217.
- Maithani K.; Arunachalama, A.; Tripathi R.S. & Pandey, H.N. (1998). Nitrogen mineralization as influenced by climate, soil and vegetation in a subtropical humid forest in northeast India. *Forest Ecology & Management*. 109: 91–101.
- Maithani, K.; Tripathi, R.S.; Arunachalam, A. & Pandey, H.N. (1996). Seasonal dynamics of microbial biomass C, N and P during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in north–east India. *Applied Soil Ecology*. 4: 31–37.
- Mansilla, P.R. (2013). Evaluación de la alteración and restauración de los ciclos biogeoquímicos en bosques de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego afectados por prácticas de manejo forestal. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires Facultad de Ciencias Exactas and Naturales. Buenos Aires, Argentina. 140 pp.
- Martín, A.; Gallardo, J. & Santa Regina I. (1997). Long–term decomposition process of leaf litter from *Quercus pyrenaica* forests across a rainfall gradient. *Annals of Forest Science*. 54: 191–202.
- Martínez Pastur, G.; Peri, P.; Vukasovic, R.; Vaccaro, S. & Piriz Carrillo, V. (1997). Site index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *Phyton*. 6(1/2): 55–60.
- Martínez Pastur, G.; Cellini, J.M.; Peri, P.L.; Vukasovic, R.F. & Fernández, M.C. (2000a). Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *Forest Ecology & Management*. 134: 153–162.
- Martínez Pastur, G.; Lencinas, M.V.; Vukasovic, R.; Peri, P.; Diaz, B. & Cellini, J.M. (2000b). Turno de corta y posibilidad de los bosques de lenga de Tierra del Fuego (Argentina) considerando la influencia del ganado, el manejo silvícola and la calidad de sitio. *Actas Reunión Internacional: Modelos and Métodos estadísticos Aplicados a Bosques Naturales*. Valdivia, Chile. 20–21.
- Martínez Pastur, G.; Lencinas, M.V.; Vukasovic, R.; Peri, P. & Fernández C. (2000c). Incorporación de la altura dominante and de la clase de sitio en la construcción de ecuaciones estándar de volumen total and de fute en *Nothofagus*. *Actas Reunión Internacional: Modelos and Métodos estadísticos Aplicados a Bosques Naturales*. Valdivia, Chile. 18–19.
- Martínez Pastur, G.; Peri, P.; Fernández, M.; Staffieri, G. & Lencinas, M.V.; (2002). Changes in understory species diversity during the *Nothofagus pumilio* forest management cycle. *Journal of Forest Research*. 7 (3): 165–174.
- Martinez Pastur, G. & Lencinas, M.V. (2005). El manejo forestal en los bosques de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. *IDIA XXI 01*. 5(8): 107–110.
- Martínez Pastur, G.; Lencinas, M.V.; Peri, P.; Moretto, A.; Cellini, J.M.; Mormeneo I. & Vukasovic, R. (2007). Harvesting adaptation to biodiversity conservation in sawmill industry: technology innovation and monitoring program. *Journal of Technology Management Innovation* 2(3): 58–70.

- Martínez Pastur, G.; Cellini, J.M.; Peri, P.; Lencinas, M.V.; Gallo, E. & Soler Esteban, R.; (2009). Alternative silviculture with variable retention in timber management of South Patagonia. *Forest Ecology & Management*. 258: 436–443.
- Martínez Pastur, G.; Cellini, J.M.; Lencinas, M.V.; Barrera, M. & Peri, P. (2011). Environmental variables influencing regeneration of *Nothofagus pumilio* in a system with combined aggregated and dispersed retention. *Forest Ecology & Management*. 261: 178–186.
- Martínez Pastur., G.; Soler Esteban, R.; Pulido, F. & Lencinas, M.V. (2013). Variable retention harvesting influences biotic and abiotic drivers along the reproductive cycle in southern Patagonian forests. *Forest Ecology & Management* 289(1): 106–114.
- Martínez, E.; Fuentes, J.P. & Acevedo, E. (2008). Carbono orgánico y propiedades del suelo. *R.C.Suelo Nutr. Veg.* 8 (1): 68–96.
- Matson, P.A. & Boone, R.D. (1984). Natural disturbance and nitrogen mineralization: Wave-form dieback of Mountain Hemlock in the Oregon Cascades. *Ecology*. 65: 1511–1516.
- Mazzarino, M.J.; Bertiller, M.; Schlichter, T. & Gobbi, M. (1998). Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecología Austral*. 8: 167–181.
- Mazzarino, M.J. & Gobbi, M.E. (2005). Indicadores de circulación de nutrientes en bosques andino patagónicos. IDIA–XXI. *Revista de información sobre investigación y desarrollo agropecuario*. 5 (8): 15–18.
- McClougherty, C.A.; Pastor, J. & Aber, J.D. (1985). Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*. 66. 266–275.
- McGill, W.B.; Cannon, K.R.; Robertson, J.A. & Cook, F.D. (1986). Dynamics of soil microbial biomass and water soluble organic C in Breton L. after 50 years of cropping to two rotations. *Canadian Journal of Soil Science*. 66: 1–19.
- McDill, M; R Amateis. (1992). Measuring forest site quality using the parameters of a dimensionally compatible height growth function. *Forest Science*. 38(2): 409–429.
- McLaughlin, J.W.; Calhoun, E.B.W.; Gale, M.R.; Jurgensen, M.F. & Trettin C.C. (2011) Biogeochemical cycling and chemical fluxes in a managed northern forested wetland, Michigan, USA. *Forest Ecology & Management* 261: 649–661.
- Melillo, J.M.; Aber, J.D. & Murature, J.F. (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*. 63: 571– 584.
- Mikan, C.; Schimed, J. & Doyle, A. (2002). Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology & Biochemistry*. 34: 1785–1795.
- Mitchell, S.J. & Beese, W.J. (2002). The retention system: reconciling variable retention with the principles of silvicultural systems. *Forestry Chronicle*. 78(3): 397–403.
- Mitscherlich, G. (1981). *Wald, Wachstum und Umwelt*. Zweiter Band: Waldklima und Wasserhaushalt. J. D. Saurländer's Verlag. Frankfurt am Main. Alemania. 402 p.
- Moehring, D.M., & Rawls, I.W. (1970). Detrimental effects of wet weather logging. *Journal of Forestry*. 68: 166–167.

- Moore, D.M. & Goodall R.N.P. (1977). La flora adventicia de Tierra del Fuego. Patagonia. 8: 263–274.
- Moore, D.M. (1983). Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson, (England) – and Missouri Botanical Garden eds. (EEUU). 396 pp.
- Moretto, A.; Martínez Pastur, G. & Peri, P. (2004). Producción de hojarasca en diferentes sistemas de regeneración con retención dispersa y agregada en bosques de *Nothofagus pumilio*. Actas del Segundo Congreso Chileno de Ciencias Forestales. Valdivia (Chile). 7 pp.
- Moretto, A.; Lázzari, A. & Fernández, O. (2005). Calidad y cantidad de nutrientes de la hojarasca y su posterior mineralización en bosques primarios y bajo manejo con distintos sistemas de regeneración. Dirección de Bosques de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de Nación (SAyDS). Proyecto BIRF 4085–AR.
- Mormeneo, I.; Martínez Pastur, G.; Busso, C.; Lencinas, M.V. (2003). Caracterización climática en bosques primarios e intervenidos de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego (Argentina). Anais XIII Congresso Brasileiro de Agrometeorologia, Santa María (Br). Vol. 1: 187–188.
- Mormeneo, I.; Moretto, A.; Martínez Pastur, G.; Lencinas, M.V. (2004). Descomposición de la hojarasca en relación a cambios microclimáticos de bosques primarios e intervenidos de *Nothofagus pumilio*. XVII Congreso de Agrometeorología, en CD. Mar del Plata.
- Morris, L. A.; Pritchett, W.L. & Swindel, B.F. (1983). Displacement of nutrients into windrows during site preparation of a flatwood forest. Soil Science Society of America Journal. 47: 591–594.
- Mtambanengwe, F. & Kirchmann, H. (1995). Litter from a tropical savanna woodland (Miombo): Chemical composition and C and N mineralization. Soil Biology & Biochemistry. 27: 1639–1651.
- Munson, A. D.; Margolis, H. A. & Brand, D. G. (1993). Intensive silvicultural treatment: impacts on soil fertility and planted conifer response. Soil Science Society of America Journal. 57: 246–255.
- Nadelhoffer, K.J.; Aber, J.D. & Melillo, J.M., (1984). Seasonal patterns of ammonium and nitrate uptake in nine temperate forest ecosystems. Plant & Soil. 80: 321–335.
- Nagaike, T.; Kamitani, T. & Nakashizuka, T. (1999) The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata*) forest in Japan. Forest Ecology & Management. 118: 161–171.
- Neville, J.; Tessier, J.L.; Morrison, I.; Scarratt, J.; Canning, B. & Klironomos, J.N. (2002). Soil depth distribution of ecto- and arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Populus tremuloides* within a 3-year old boreal forest clear-cut. Applied Soil Ecology. 19: 209–216.
- Nóvoa Muñoz, J.C.; Pontevedra Pombal, X.; Moretto, A.; Martínez Cortizas, A.; García-Rodeja Gayoso, E. (2007). Caracterización geoquímica de suelos forestales de *Nothofagus pumilio* (lenga) en un gradiente altitudinal en Tierra del Fuego, Argentina”. En: Tendencias Actuales de la Ciencia del Suelo (Bellinfante, N y Jordán, A. Eds.). Actas del II Congreso Ibérico de Ciencia del Suelo. 689–696 pp.

- Nunan, N.; Morgan, M.; Scott, J. & Herlihy, J. (2000). Temporal changes in nitrogen mineralization, microbial biomass, respiration and protease activity in a clay loam soil under ambient temperature. *Biology & Environment of the Royal Irish Academy*. 100 (2): 107–114.
- Nyahoza, F; Marshall, C. & Sagar GR (1973). The interrelationship between tillers and rhizomes of *Poa pratensis* L. – an autoradiographic study. *Weed Research* 13: 304–309.
- Oades, J.M. & Jenkinson, D.S. (1979). Adenosine triphosphate content of the soil microbial biomass. *Soil Biol Biochem*. 11: 201–204.
- Oliva, G.; González, L.; Rial, P. & Livraghi, E. (2001). Capítulo 2: El ambiente en la Patagonia Austral en Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral: Tecnología de Manejo Extensivo. Eds INTA. 19–82. 270 pp
- Olson, J. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*. 44 (2): 322–331.
- Osono, T. & Takeda, H. (2001). Organic chemical and nutrient dynamics in decomposing beech leaf litter in relation to fungal ingrowth and succession during 3–year decomposition processes in a cool temperate deciduous forest in Japan. *Ecological Research*. 16: 649–670.
- Osono, T. & Takeda, H. (2004). Potassium, calcium and magnesium dynamics during litter decomposition in a cool temperate forest. *Journal of Forest Research*. 9: 23–31.
- Padilla, E. (2006). Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Mineralización de N en bosque de *Nothofagus alpina* (P. et E) Oerst. con manejo silvícola, Cordillera de los Andes, Sur de Chile. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias. 44 pp.
- Page–Dumroese, D.S.; Jurgensen, M.F.; Tiarks, A.E.; Ponder, F.; Sanchez, F.G.; Fleming, R.L.; Kranabetter, J.M.; Powers, R.F.; Stone, D.M.; Elioff J.D. & Scott, D.A. (2006). Soil physical property changes at the North American Long–Term Soil Productivity study sites: 1 and 5 years after compaction. *Canadian Journal of Forest Research*. 36: 551–564.
- Palacios–Bianchi, P. (2003). Producción y descomposición de hojarasca en un bosque maulino fragmentado. Seminario de Título, Facultad de Ciencias, Universidad Chile, Chile.
- Palviainen, M.; Finer L.; Kurka A.M.; Mannerkoski, H.; Piirainen, S. & Starr M (2004). Decomposition and nutrient release from logging residues after clear–cutting of mixed boreal forest. *Plant & Soil*. 263: 53–67.
- Pancotto, V.; Sala; O. & Cabello, M. (2003). Solar UV–B decreases decomposition in herbaceous plant litter in Tierra del Fuego, Argentina: Potential role of an altered decomposer community. *Global Change Biology*. 9: 1465–1474.
- Pancotto, V.; Sala, O.; Robson, T.; Caldwell, M. & Scopel; A.I. (2005). Direct and indirect effects of solar ultraviolet–B radiation on long–term decomposition. *Global Change Biology*. 11: 1982–1989.
- Panigatti JL (2010). Argentina 200 años, 200 suelos. Ed. INTA Buenos Aires. 345 pp.

- Parton, W.; Scimel, D.; Cole, C. & Ojima, D. (1987). Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of America Journal*. 51: 1173–1179.
- Paul, E.A. & Clark F.E. (1996). *Soil Microbiology and Biochemistry*. Second ed. Academic Press, San Diego, E.E.U.U. 340pp.
- Pedrasa, M. (1989). Producción de biomasa y circulación de nutrientes en un rodal de *Nothofagus alessandrii* (Ruil) en la zona de Constitución. Memoria de Título. Escuela de Cs. Forestales. Universidad de Chile. 112 pp.
- Peech, M.; Alexander, L.T.; Dean, L.A. & Reed, J.F. (1947). *Methods of Soil Analysis for Soil Fertility Investigations*. U.S. Dep. Agr. Cir.
- Peltzer, D.A.; Bast, M.A.; Wilson, S.D. & Gerry, A.K. (2000). Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. *Forest Ecology & Management*. 127: 191–203.
- Peña-Rodríguez, S.; Moretto, A.; Pontevedra-Pombal, X.; Oro, N.; García-Rodeja Gayoso, E.; Rodríguez-Salgado, I.; Rodríguez-Racedo, J.; Escobar, J. & Nóvoa-Muñoz, J.C. (2013). Trends in nutrient reservoirs stored in uppermost soil horizons of subantarctic forests differing in their structure. *Agroforestry Systems*. 87 (6): 1273–1281.
- Perakis, S.S. & Hedin, L.O. (2001). Fluxes and fates of inorganic nitrogen in an unpolluted old-growth temperate forest, southern Chile. *Ecology*. 82: 2245–2260.
- Pérez, C. (1995). Los procesos de la descomposición de la materia orgánica de bosques templados costeros: Interacción suelo, clima y vegetación. En: Armesto, J., Villagrán, C & Arroyo, M. (Eds). *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*. Editorial Universitaria. 301–315 pp.
- Pérez C.; Hedin, L. & Armesto, J. (1998). Nitrogen mineralization in two unpolluted Old-growth forest of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems*. 1: 361–373.
- Pérez, C.A.; Armesto, J.J.; Torrealba, C. & Carmona, M.R. (2003a). Litterfall dynamics and nitrogen use efficiency in two evergreen temperate rain forests of southern Chile. *Austral Ecology*. 28: 591–600.
- Pérez, C.A.; Carmona, M.R. & Armesto, J.J. (2003b). Non-symbiotic nitrogen fixation, net nitrogen mineralization and denitrification in evergreen forests of Chiloé island, Chile: a comparison with other temperate forests. *Gayana Botanica*. 60: 25–33.
- Peri, P.; Martínez Pastur, G.; Díaz, B. & Fucaraccio, F. (1997). Uso del Índice de Sitio para la construcción de ecuaciones estándar de volumen total de fuste para lenga (*Nothofagus pumilio*) en Patagonia Austral. II° Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Posadas, 13 al 15 de Agosto de 1997. 123–132 pp.
- Piense, H. & Van Cleve, K. (1978). Weight loss of litter and cellulose bags in a thinned white spruce forest in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*. 8: 42–46.
- Piirainen, S.; Finér, L.; Mannerkoski, H. & Starr, M. (2002). Effects of forest clear-cutting on the carbon and nitrogen fluxes through podzolic soil horizons. *Plant & Soil*. 239: 301–311.

- Pinheiro, J. & Bates, D.M. (2000). Mixed-effects models in S and S-PLUS, First Edit. 530 pp.
- Pisano, E. (1975). Características de la biota magallánica derivadas de factores especiales. *Anales Inst. Pat. Punta Arenas*. (Chile). 6: 123–137.
- Porta, J.; López Acebedo, M. & Roquero, C. (1994). Edafología para la Agricultura y el Medio Ambiente. Ed. Mundi-Prensa. 167–202 pp.
- Powers, R.F. (1990). Nitrogen mineralization along an altitudinal gradient: Interactions of soil temperature, moisture, and substrate quality. *Forest Ecology & Management*. 30: 19–29.
- Powers, R.F.; Scott, A.; Sanchez, F.G.; Voldseth, R.A.; Page-Dumroese, D.; Elioff, J.D. & Stone DM (2005). The North American long term soil productivity experiment: Findings for the first decade of research. *Forest Ecology & Management*. 220 (1–3): 31–50.
- Prescott, C. (1997). Effects of clearcutting and alternative silvicultural systems on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a coastal montane coniferous forest. *Forest Ecology & Management*. 95: 253–260.
- Prescott, C.E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*. 22. 1193–1200.
- Priha, O. & Smolander, A., (1999). Nitrogen transformations in soil under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Soil Biology & Biochemistry*. 31: 965–977.
- Prodan, M.; Peters, R.; Cox, F. & Real, P. (1997). *Mensura Forestal*. GTZ/IICA. Serie Investigación y Educación en Desarrollo Sostenible. San José, Costa Rica. 586 pp.
- Prohaska, F. (1976). The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. En: W. Schwerdtfeger (ed.), *Climates of Central and South America*. Survey of Climatology 12. Elsevier Sci. Publ. Co. 13–112 pp.
- Pye, J. M. & Vitousek, P.M. (1985). Soil and nutrient removals by erosion and windrowing at a southeastern U.S. Piedmont site. *Forest Ecology & Management*. 11: 145–155.
- Quinby, P. (2000). First-year impacts of shelterwood logging on understory vegetation in an old-growth pine stands in central Ontario, Canadá. *Environment Conservation*. 27: 229–241.
- R Development Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabassa, J.; & Coronato, A. (2007). Glaciaciones del Cenozoico tardío en los Andes Patagónico-Fueguinos. En *Patagonia total Antártida e Islas Malvinas*. Ed. Alfa Centro Literario – Patagonia Argentina. 1088 pp.
- Rabassa, J.; Coronato, A.; Bujalesky, G.; Roig, C.; Salemme, M.; Meglioli, A.; Heusser, C.; Gordillo, S.; Borrromei, A. & Quattrocchio, M. (2000). Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: in updated review. *Quaternary International*. 68–71: 217–240.

- Rabassa, J.; Coronato, A.; Roig, C. & Roig Juñent F. (2004). Los bosques de Tierra del Fuego durante el Cuaternario. En: Arturo, M., Frangi, J.L., Goya, J. (Eds.), Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, Buenos Aires. 1–12 pp.
- Reich, P.B.; Grigal, D.F.; Aber, J.D. & Gower, S.T. (1997). Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology*. 78: 335–347.
- Reisinger, T.W.; Simmons, G.L. & Pope, P.E. (1988). The Impact of Timber Harvesting on Soil Properties and Seedling Growth in the South. *SJA*. 12: 58–67.
- Ritcher, L. & Frangi, J. (1992). Bases ecológicas para el manejo del bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*. 68: 35–52.
- Ritter, E.; Starr, M. & Vesterdal, L. (2005). Losses of nitrate from gaps of different sizes in a managed beech (*Fagus sylvatica*) forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 35: 308–319.
- Rivas, Y.; Godoy, R.; Valenzuela, E.; Leiva, J.; Oyarzún, C. & Alvear, M. (2007). Actividad biológica del suelo en dos bosques de *Nothofagus* del centro sur de Chile. *Gayana Bot.* 64 (1): 81–92.
- Robertson, G.P. (1982). Nitrification in forested ecosystems. *Philos. T. Roy. Soc. London Bull.* 296: 445–457.
- Robertson, G.P.; Huston, M.A.; Evans, F.C. & Tiedje, J.M. (1988). Spatial variability in a successional plant community: Patterns of nitrogen availability. *Ecology*. 69: 1517–1524.
- Roig, F. (1998). La Vegetación de la Patagonia. En: Correa, M. (Ed.). *Flora Patagónica*. INTA Colección Científica, 8 (1): 48–174.
- Romanyà, 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.
- Ross, D.J.; Tate, K.R.; Cairns, A. & Pansier, E.A. (1980). Microbial biomass estimations in soils from tussock grasslands by three biochemical procedures. *Soil Biol Biochem.* 12: 375–383.
- Ross, D.J.; Tate, K.R.; Scott, N.A. & Feltham, C.W. (1999). Land-use change: effects on soil carbon, nitrogen and phosphorus pools and fluxes in three adjacent ecosystems. *Soil Biol. Biochem.* 31: 803–813.
- Ross, D.J.; Valerie, A.O. & Rhoades, D.A. (1984). Temporal fluctuations in biochemical properties of soil under pasture. I. Respiratory activity and microbial biomass. *Aust. J. Soil Res.* 22: 303–317.
- Rustad L.E. & Cronan, C.S. (1988). Element loss and retention during litter decay in a red spruce stand in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*. 18: 947–953.
- Saetre, P. & E. Baath. (2000). Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand. *Soil Biology & Biochemistry*. 32: 909–917.

- Satti, P.; Mazzarino, M.; Gobbi, M.; Funes, F. & Roselli, L. (2003). Soil N dynamics in relation to leaf litter quality and soil fertility in north–western Patagonian forests. *Journal of Ecology*. 91: 173–181.
- Schimel, J.P. & Bennett, J., (2004). Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*. 85: 591–602.
- Schlesinger, W.H. (1991). *Biogeochemistry – an analysis of global change*. Academic Press, London.
- Schmidt, H. & Urzúa, A. (1982). Transformación y manejo de los bosques de Lengua en Magallanes. Universidad de Chile. *Ciencias Agrícolas* 11. 62 pp.
- Schmidt, H. (1994). Posibilidades de uso sustentable de los bosques de lengua: El caso de Magallanes – Chile. In Montes L, G Oliva eds. *Patagonia. Actas del taller internacional sobre recursos fitogenéticos, desertificación y uso sustentable*. Río Gallegos, Argentina. INTA. 128–137 pp.
- Schmidt, H; Caldentey, J.; Donoso, S. & Peña, K. (1996). Informe: seguimiento forestal y ambiental del uso de los bosques de lengua–XII Región. Universidad de Chile–CONAF. 37 pp.
- Schmidt, I.K; Jonasson, S. & Michelsen, A. (1999). Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment. *Applied Soil Ecology*. 11: 147–160.
- Schoenholtz, S.H.; Van Miegroet, H. & Burger, J.A. (2000). A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management*. 138: 335–356.
- Seastedt, T.R. & Crossley, Jr. D.A. (1981). Microarthropod response following cable logging and clear–cutting in the southern Appalachians. *Ecology*. 62: 126–135.
- Sierra, J. (1996). Nitrogen mineralization and its error of estimation under field conditions related to the light fraction soil organic matter. *Australian Journal of Soil Research*. 34: 755–767.
- Singh, R.S.; Raghubanshi, A.S. & Singh, J.S. (1991). Nitrogen–mineralization in dry tropical savanna: Effects of burning and grazing. *Soil Biol. Biochem*. 23: 269–273.
- Six, J.; Callewaert, P.; Lenders, S.; Gryze, S.D.; Morris, S.J.; Gregorich, E.G.; Paul, E.A. & Paustian, K. (2002). Measuring and understanding carbon storage in afforested soils by physical fractionation. *Soil Science Society America Journal*. 66: 1981–1987.
- Smith, C. & Norris, C. (1995). www.icfrnet.unp.ac.za/bulletin/o7-95/soilsens.htm.
- Snyder, K.E.; & Harter, R.D. (1984). Changes in solum chemistry following clearcutting of northern hardwood stands. *Soil Science Society of America Journal* 48: 223–228.
- Soil Survey Staff. (1997). *National Soils Handbook*. USDA–Natural Resources Conservation Service, Washington, DC. 869 pp.
- Soil Taxonomy (2006). Tenth Edition United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service. 333 pp.

- Soriano Soto, D. & Pons Martí, V. (2004). Determinación de la humedad de capacidad de campo de un suelo. En: Edafología y climatología 40. Ed. Universiad Politécnica de Valencia. Alfaomega. España. 40 pp.
- Spading, G.P. (1981). Microcalorimetry and other methods to assess biomass and activity in soil. *Soil Biology & Biochemistry*. 13: 93–98
- Staff, H. & Berg, B. (1982). Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. II. Long– term decomposition in a Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany*. 60: 1561–1568.
- Stark, J.M. & Hart, S.C. (1997). High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature*. 385: 61–64.
- Startsev, N.A.; McNabb, D.H. & Startsev, A.D. (1998). Soil bio– logical activity in recent clearcuts in west–central Alberta. *Canadian Journal of Soil Science*. 78: 69–76.
- Steubing, L.; Godoy, R. & Alberdi, L. (2002). Métodos de ecología vegetal. Editorial Universitaria. 345 pp.
- Stottleyer, R.; Travis, B. & Toczydlowski D. (1995). Nitrogen mineralization in boreal forest stands of Isle Royale, northern Michigan. *Water, Air & Soil Pollution*. 82: 191–202.
- Suberkropp K.; G. Godshalk & Klug M. (1976). Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*. 57: 720–727.
- Suffling, R. & Smith, D. (1974) Litter decomposition studies using mesh bags: spillage inaccuracies and the effects of repeated artificial drying. *Can J. Bot.* 52: 2157–2163
- Sullivan, T.P.; Sullivan, D.S. & Lindgren, P.M.F. (2001). Stand structure and small mammals in young lodgepole pine forest: 10–year results after thinning. *Ecological Applications* 11: 1151–1173.
- Sundman, V.; Huhta, V. & Niemelä, S. (1978). Biological changes in northern Spruce forest soil after clear–cutting. *Soil Biology & Biochemistry*. 10: 393–397.
- Sveinbjornsson, B.; Davies J.; Abadie, W. & Butler, A. (1995). Soil carbon and nitrogen mineralization at different elevations in the Chugach Mountains of South–Central Alaska, USA. *Arctic & Alpine Research*. 27: 29–37.
- Swift, M.; Heal, O. & Anderson, J. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press. Berkeley. California, USA. 372 pp.
- Tan, Z.; Lal, R.; Owens, L. & Izaurralde, R.C. (2007). Distribution of light and heavy fractions of soil organic carbon as related to land use and tillage practice. *Soil & Tillage Research*. 92: 53–59
- Taylor, L.A.; Arthur, M.A. & Yanai, R.D. (1999). Forest floor microbial biomass across a northern hardwood successional sequence. *Soil Biology & Biochemistry*. 31: 431–439
- Tew, D.T.; Morris, L.A.; Allen, H.L. & Wells, C.G. (1986). Estimates of nutrient removal, displacement and loss resulting from harvest and site preparation of a *Pinus taeda* plantation in the Piedmont of North Carolina. *Forest Ecology & Management*. 15: 257–267

- Tietema, A. (1998). Microbial carbon and nitrogen dynamics in coniferous forest floor material collected along a European nitrogen deposition gradient. *Forest Ecology & Management*. 101: 29–36.
- Toland, D. & D. Zak. (1994). Seasonal pattern of soil respirations in intact and clear-cut Northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 24: 1711–1716.
- Trofymow, J.; Moore, T.; Titus, B.; Prescott, B.; Morrison, I.; Siltanen, M.; Smith, S.; Fyles, J.; Wein, R.; Camiré, C.; Duschene, L.; Kozark, L.; Kranabetter, L. & S. Visser. (2002). Rates of litter decomposition over 6 year in Canadian forest: influence of litter quality and climate. *Canadian Journal of Forest Research*. 32: 789–804.
- Tuhkanen, S; Kuokka, I.; Hyvonen, J.; Stenroos, S & Niemela, J. (1989–1990). Tierra del Fuego as a target for biogeographical research in the past and present. *Anales del Instituto de la Patagonia* 19(2). 107pp.
- Tukhanen, S. (1992). The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennicae*. 145: 1–64.
- Tuttle, C.L.; Golden, M.S. & Meldhal, R.S. (1985). Surface soil removal and herbicide treatment: effects on soil properties and loblolly pine early growth. *Soil Science Society of America Journal*. 49: 1558–1562.
- Valenzuela, E.; Leiva, S. & Godoy; R. (2001). Variación estacional y potencial enzimático de microhongos asociados con la descomposición de hojarasca de *Nothofagus pumilio*. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74: 737–749.
- Van Soest, P.J. (1963). Use of detergents in analysis of fibrous feeds II: a rapid method for the determination of fiber and lignin. *Annals of Chemistry*. 46: 829–835.
- Van Vuuren, M.; F. Berendse y W. De Visser. (1993). Species ad Site differences in the decomposition of litters ad roots from wet heathlands. *Canadian Journal of Botany*. 71: 167–173.
- Veblen, T.T.; Hill, R.S. & Read, J. (1996). *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press. Veblen, T.T., R.S. Hill and J. Read. 1996. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press. 403 pp.
- Verhoeven, J.T.A.; Koerselman, W. & Meuleman, A.F.M. (1996). Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology & Evolution*. 11: 495–497.
- Vitousek, P.M. & Melillo, J.M., (1979). Nitrate losses from disturbed forests: Patterns and mechanisms. *Forest Science* 25: 605–619.
- Vitousek, P. & Matson, P. (1985). Disturbance, N-availability and N-losses: An experimental study in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology* 66: 1360–1376.
- Vitousek, P.M.; Gozz, J.R.; Grier, C.C.; Melillo, J.M. & Reiners, W.A. (1982). A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monographs* 52: 155–177.

- Vitousek, P.M.; Turner, D.R.; Parton, W.J. & Sanford, R.L. (1994). Litter decomposition on the Mauna–Loa environmental matrix, Hawaii – patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 72: 418–429.
- Vivanco, L. & Austin, A.T. (2008). Tree species identity alters forest litter decomposition through long–term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96: 727–736.
- Vlug, H. & Borden, J.H. (1973). Soil Acari and Collembola populations affected by logging and slash burning in a coastal British Columbia Coniferous Forest. *Environmental Entomology* (2) 6: 1016–1023.
- Voroney, R.P.; Wintwr, J.P. & Beyaert, RP. (1993). Soil microbial biomass C and N. In M.R. Carter (Ed.). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publ., Chelsea, MI, E.E.U.U. 277–285 pp.
- Vukasovic R.; Martínez Pastur G. & Cellini J.M. (2004). Plan de manejo Forestal Los Cerros. En el marco del Proyecto PIARFON–BIRF 4085–AR. Dirección de Bosques. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. 125 pp.
- Wäbo, E. (1998). Informe final de las tareas de campo. Inventario Forestal de la Provincia de Tierra del Fuego. Convenio Provincia – CFI. Octubre. 28 pp.
- Wagner, G.H. & Wolf, D.C. (1998). Carbon transformations and soil organic matter formation. En: *Principles and applications of soil microbiology* (Eds. Sylvia D.M., J.J. Fuhrmann, P.G. Hartel & D.A. Zuberer). Prentice Hall, New Jersey. 218–258 pp.
- Wardle, D.A. (1992). Microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Review*. 67 pp.
- Waring, R.H. & Schlesinger, W.H. (1985). *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, New York. 340 pp.
- Wedin, A. & D. Tilman. (1990). Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia*. 84: 433–441.
- Weetman, G.F. (1965). The decomposition of confined black spruce needles on the forest floor. Pulp & Paper Research Institute of Canada, Woodlands Research No165.
- Williamson, J.R. & Neilsen, W.A. (2000). The influence of forest site on rate and extent of soil compaction and profile disturbance of skid trails during ground–based harvesting. *Can. J. For. Res.* 30: 1196–1205.
- Wolters, V.; Plug, A.; Taylor, A.R.; & Schroeter, D. (2000). Diversity and Role of the Decomposer Fod Web. En: Schulze, E–D. (ed.) *Carbon and nitrogen Cycling in european Forest Ecosystems*. Ecological Studies Springer Verlag, Berlin Heidelberg, Germany. 142: 366–381.
- Yin, X.; Perry, J.A. & Dixon, R.K. (1989). Influence of canopy removal on oak forest floor decomposition. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 204–214.
- Yoshida, T.; Iga, Y.; Ozawa, M.; Noguchi, M & Shibata, H. (2005). Factors influencing early vegetation establishment following soil scarification in a mixed forest in northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 175–188.

- Zack, D.R.; Grigal D.F. & LF. Ohmann. (1993). Kinetics of microbial respiration and nitrogen mineralization in Great Lakes forests. *Soil Science Society of America Journal*. 57: 1100–1106.
- Zamorano, J. (2000). Actividad biológica aeróbica del suelo en un bosque de *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oest., Parque Nacional Puyehue. Tesis Ing. For. Valdivia, Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. 60 pp.
- Zar, J.H. (1996). *Biostatistical Analysis*, 3rd Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 927 pp.

Anexos

ANEXO 3. 1: Riqueza de especies vegetales encontradas en el sotobosque

Clase	Nombre científico	Nombre vulgar	Origen	Familia o tribu (según Moore, 1983)	Frecuencia por sitio				
					C	RA1	RA5	RD1	RD5
Briófitas		musgo	nativa		F	MF	R	R	-
Dicotiledóneas	<i>Acaena magellanica</i>	abrojo	nativa	Rosaceae	-	-	F	-	PF
	<i>Cardamine glacialis</i>	berro nativo	nativa	Cruciferae	-	-	-	R	-
	<i>Cerastium arvense</i>	cerastio	nativa	Caryophyllaceae	-	-	-	-	R
	<i>Dysopsis glechomoides</i>	-	nativa	Euphorbiaceae	-	R	R	PF	-
	<i>Cotula scariosa</i>	-	nativa	Compositae	PF	-	-	-	-
	<i>Rumex acetosella</i>	vinagrillo	exótica	Polynaceae	-	-	R	-	PF
	<i>Galium antarcticum</i>	pega-pega	nativa	Rubiaceae	MF	MF	PF	MF	-
	<i>Nothofagus pumilio</i>	lenga	nativa	Fagaceae	F	MF	MF	MF	F
	<i>Osmorhiza deupaperata</i>	cacho de cabra	nativa	Umbelliferae	MF	MF	MF	F	MF
	<i>Ribes magellanicum</i>	parrilla	nativa	Saxifragaceae	-	-	-	-	R
	<i>Schizeilema ranunculoides</i>	-	nativa	Umbelliferae	R	R	-	-	-
	<i>Taraxacum officinale</i>	achicoria	exótica	Compositae	F	-	MF	R	MF
<i>Viola magellanica</i>	violeta amarilla	nativa	Violaceae	R	PF	R	F	-	
Monocotiledóneas	<i>Festuca magellanica</i>		nativa	Poeae	R	-	-	-	R
	<i>Hordeum comosum</i>	cebada patagónica	nativa	Triticeae	-	-	-	-	R
	<i>Phleum alpinum</i>	-	nativa	Aveneae	-	-	R	-	PF
	<i>Poa pratensis</i>	poa de los prados	exótica	Aveneae	F	-	MF	-	MF
	<i>Carex sp</i>	-	nativa	Cyperaceae	-	R	-	-	-
Pteridófitas	<i>Blechnum penna-marina</i>	blechnum	nativa	Blechnaceae	-	-	PF	-	PF

R= rara; PF= poco frecuente; F= frecuente; MF=muy frecuente

ANEXO 4.1: Tasas de descomposición modelada a lo largo de 18 meses en $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$.

Tiempo (meses)	BP	RA1	RA5	RD1	RD5
0	0,21	0,17	0,22	0,20	0,25
3	0,18	0,14	0,18	0,17	0,20
6	0,15	0,12	0,15	0,14	0,16
9	0,12	0,10	0,12	0,11	0,12
12	0,09	0,08	0,10	0,08	0,08
15	0,07	0,06	0,07	0,05	0,04
18	0,04	0,04	0,04	0,02	0,00

ANEXO 4.2: Tabla de ANOVA de concentración de nutrientes a lo largo de los 18 meses.

Elemento	Factor	numGL	denGL	F	p
C	Sitio_Año	4	175	2,8	0,028
C	Tiempo	5	283	161,1	0,000
C	Sitio_Año:Tiempo	20	283	2,6	0,000
N	Sitio_Año	4	175	17,4	0,000
N	Tiempo	5	282	184,8	0,000
N	Sitio_Año:Tiempo	20	282	3,5	0,000
P	Sitio_Año	4	175	6,5	0,000
P	Tiempo	5	281	958,5	0,000
P	Sitio_Año:Tiempo	20	281	2,5	0,000
K	Sitio_Año	4	145	6,7	0,000
K	Tiempo	4	222	661,8	0,000
K	Sitio_Año:Tiempo	16	222	3,0	0,000
Ca	Sitio_Año	4	175	5,3	0,001
Ca	Tiempo	5	281	53,8	0,000
Ca	Sitio_Año:Tiempo	20	281	1,0	0,405
Mg	Sitio_Año	4	175	1,9	0,121
Mg	Tiempo	3	94	198,1	0,000
Mg	Sitio_Año:Tiempo	12	94	0,7	0,786

ANEXO 4.3: Tabla de ANOVA de liberación de nutrientes a lo largo de los 18 meses.

Elemento	Factor	numGL	denGL	F	p
C	Sitio	4	173	8,7	0,000
C	Tiempo	4	236	933,8	0,000
C	Sitio:Tiempo	16	236	5,8	0,000
N	Sitio	4	173	5,0	0,001
N	Tiempo	4	235	9,0	0,000
N	Sitio:Tiempo	16	235	1,8	0,035
P	Sitio	4	173	5,4	0,000
P	Tiempo	4	229	1472,5	0,000
P	Sitio:Tiempo	16	229	2,4	0,002
K	Sitio	4	173	0,7	0,626
K	Tiempo	4	229	579,0	0,000
K	Sitio:Tiempo	16	229	1,1	0,397
Ca	Sitio	4	173	2,5	0,046
Ca	Tiempo	4	229	7,0	0,000
Ca	Sitio:Tiempo	16	229	0,7	0,744
Mg	Sitio	4	173	2,4	0,048
Mg	Tiempo	2	51	626,4	0,000
Mg	Sitio:Tiempo	8	51	0,5	0,828

ANEXO 5.1: Tabla de ANOVA de N disponible por fecha. Entre paréntesis se muestran los errores estándar.

	numGL	denGL	N-NH ⁺ ₄	N-NO ⁻ ₃	N-total
(Intercept)	1	225	2251,7 (0,000)	823,5 (0,000)	2347,7 (0,000)
Sitio	4	45	7,7 (0,0001)	2,6 (0,048)	10,6 (0,000)
Fecha	5	225	69,6 (0,000)	79,2 (0,000)	76,4 (0,000)
Sitio:Fecha	20	225	7,7 (0,000)	6,4 (0,000)	8 (0,000)

ANEXO 5.2: Tabla de ANOVA de las tasas diarias de mineralización a campo de N. Entre paréntesis se muestran los errores estándar.

	numGL	denGL	M-NH ⁺ ₄	M-NO ⁻ ₃	M-N total
(Intercept)	1	225	33,2 (0,000)	97,1 (0,000)	129,3 (0,000)
Sitio	4	45	2,5 (0,056)	3 (0,028)	2,6 (0,050)
Fecha	5	225	47,6 (0,000)	30,7 (0,000)	10,5 (0,001)
Sitio:Fecha	20	225	5,3 (0,000)	4,7 (0,000)	2,9 (0,023)

ANEXO 5.3: Tabla de ANOVA de las tasas diarias de mineralización potencial de N. Entre paréntesis se muestran los errores estándar.

	numGL	denGL	MP-NH ⁺ ₄	MP-NO ⁻ ₃	MP-total
(Intercept)	1	225	0,69 (0,445)	114 (0,000)	74,8 (0,000)
Sitio	4	45	4,7 (0,003)	2,21 (0,083)	0,6 (0,684)
Fecha	5	225	53 (0,000)	52,7 (0,000)	98,7 (0,00)
Sitio:Fecha	20	225	7,1 (0,000)	4,5 (0,000)	7,5 (0,000)