

Consecuencias del reemplazo de ecosistemas naturales sudamericanos por forestaciones y pasturas megatérmicas: efectos sobre el carbono orgánico edáfico

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área: Ciencia del Suelo*

Roxana Paola Ecclesia

Ingeniera Agrónoma - Universidad Nacional de Entre Ríos- 2004

Lugar de trabajo: INTA



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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis
Gervasio Piñeiro
Ingeniero Agrónomo (UDELAR)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (UBA)

Consejero de Estudios
Esteban Jobbagy
Ingeniero Agrónomo (UBA)
PhD Biology, certification in Ecology (Duke)

JURADO DE TESIS

Director de tesis
Gervasio Piñeiro
Ingeniero Agrónomo (UDELAR)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (UBA)

JURADO
Carina Rosa Álvarez
Ingeniera Agrónoma (UBA)
Magister en Ciencias del Suelo (UBA)

JURADO
Sara Vazquez
Ingeniera Agrónoma (UNNE)
Doctor, área Recursos Naturales (UNNE)

Fecha de defensa de la tesis: 5 de mayo de 2011

Agradecimientos

Quiero agradecer especialmente a Gerva quien fue el principal responsable en éste proceso de aprendizaje y por abrimme las puertas en su grupo de trabajo. Sus consejos fueron muy importantes para mi formación y para la definición de éste proyecto. También quiero agradecer a Esteban por sus valiosos consejos y sugerencias. Ambos me alentaron y dieron confianza para realizar éste trabajo.

A mi mamá quien fue el motor que ayudó para poder continuar con el trabajo y que muchas veces también me ayudó en el procesamiento de las muestras. También quiero agradecer a Horacio y Luca por ser mi soporte, comprenderme y ayudarme en todo. También a mi papá y a mis hermanos por estar siempre que los necesitaba para poder realizar mis viajes.

Al Ing. Pícolo por iniciarme en la investigación de los suelos y por su apoyo en las cuestiones institucionales. También a Enrique Rieguelhaup, a Roberto Fernandez y a Jorge Frangi por sus consejos respecto al tema abordado en la tesis.

A quienes contribuyeron con sus sugerencias en las formas y en el análisis de los datos. En éste sentido quiero agradecer a Robert Jackson por sus consejos en el análisis regional. Por las sugerencias estadísticas a Mariano Oyaizabal, Roxi Aragón, Marcos Texeira y especialmente Fernando Biganzoli por su ayuda en el análisis de los datos. A los chicos del grupo (Gonza García, Coni Caride, Florencia Rositano, Lore Grion, Martín Durante, Lucía Ciufolli, Mercedes Vasallo, Caro Michel, Priscila Pinto) por sus consejos y sugerencias.

A Luís Colconvet, Martín Pinazzo, Norberto Pahr, y Santiago Lacorte por la ayuda en la ubicación de los sitios. También a las personas a cargo de los establecimientos muestreados (Hugo Reis, Ricardo Vilm, Carlos Navajas, Horacio Beltramino, Hampel Horman y Carlos Vera) por facilitarnos la ubicación e historia de los sitios. A Hernan Dieguez, Camilo Bagnato, Daniel Castillo, Lucía Romero y Alberto Sosa por la colaboración durante los muestreos. A Lore Grion por su ayuda en los análisis de las muestras. A Carolina Michel, Claudio Gonzales, Agustín Rearte y Juan Pablo Timpone por la colaboración en el procesamiento de las muestras. A Pablo Baldasini por su ayuda con el procesamiento de imágenes. A Fernando Albarenga por la ayuda con el diseño de los mapas.

A Sean Berthrong por facilitarme los datos de sus estudios para el análisis regional

A mis compañeras de oficina, Maira y Viky, por escucharme, ayudarme, alentarme, y por los lindos momentos compartidos.

A todas las personas del LART, especialmente a Lola, José Paruelo y por supuesto a Gerva, por recibirme y permitirme utilizar los materiales e instrumentos.

A las instituciones que apoyaron y financiaron éste trabajo: IFEVA (FAUBA) e INTA.

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

Roxana Paola Ecclesia

ÍNDICE GENERAL

Capítulo I. Introducción general.....	1
1. Problemática estudiada.....	2
2. Antecedentes.....	3
2.1 <i>Cambios en las reservas de COS en ecosistemas nativos Reemplazados por pasturas implantadas.....</i>	3
2.2 <i>Cambios en las reservas de COS en ecosistemas nativos Reemplazados por forestaciones.....</i>	4
2.3 <i>Ingresos y egresos de C como determinantes de los cambios de COS</i>	5
3 .Objetivos y organización de la tesis.....	7
Capítulo II. Consecuencias del reemplazo recíproco entre sistemas herbáceos y leñosos sobre el contenido de carbono orgánico de suelo	10
1. Introducción.....	11
2. Materiales y métodos.....	13
2.1 <i>Revisión bibliográfica sobre los cambios en los contenidos de COS a nivel regional.....</i>	13
2.2 <i>Experimentos detallados realizados en el campo.....</i>	16
2.3 <i>Análisis estadísticos.....</i>	20
3. Resultados.....	21
3.1 <i>Revisión bibliográfica sobre los cambios en los contenidos de COS a nivel regional.....</i>	21
3.2 <i>Experimentos detallados realizados en el campo</i>	24
4. Discusión.....	28
5. Conclusiones.....	31
Capítulo III. Ingresos y egresos de C al suelo, productividad aérea y subterránea: sus efectos sobre el carbono orgánico del suelo luego de distintos cambios en el uso de la tierra	32
1. Introducción.....	33
2. Materiales y métodos.....	35
2.1 <i>Sitios de estudio y diseño experimental.....</i>	35
2.2 <i>Muestreo a campo y análisis de laboratorio.....</i>	37
2.3 <i>Estimación de los contenidos de C y N orgánico del suelo.....</i>	38
2.4 <i>Estimación de la tasa de mineralización (k) y los ingresos y egresos de COS.....</i>	39
2.5 <i>Estimación de la Productividad Primaria Neta mediante sensores remotos.....</i>	41
2.6 <i>Análisis estadísticos.....</i>	41

3. Resultados.....	42
3.1 <i>Incidencia de los ingresos (I) y egresos (E) de COS sobre los cambios en los contenidos de COS.....</i>	42
3.2 <i>Productividad de la vegetación en sistemas nativos e implantados....</i>	46
4. Discusión.....	49
5. Conclusiones.....	52
Capítulo IV. Conclusiones generales.....	53
Consideraciones para el desarrollo de tecnologías productivas.....	56
Bibliografía.....	58
Anexos.....	68

ÍNDICE DE CUADROS

Tabla II 1. Pasturas y forestaciones relevadas en la regresión.....	14
Tabla II 2. Características de los sitios de estudio.....	18
Tabla II 3. Parámetros de la regresión de los efectos conjuntos de la edad y la PMA en los cambios de los contenidos de COS en forestaciones y pasturas.....	24
Tabla II 4. Contenidos de carbono y nitrógeno bajo distintos usos, en el primer metro de suelo.....	27
Tabla II 5. Relación C/N de broza y raíz ^a	28
Tabla III 1. Características de los sitios de estudio.....	36
Tabla III 2. Productividad de la vegetación en ecosistemas naturales e implantados, estimada con sensores remotos.....	46
Tabla A 1. Contenido y señal isotópica del COS inicial nativo (C_o) y final (C_f) y señal isotópica de la vegetación nueva, en cada sitio.....	68
Tabla A 2. Contenidos y flujos de C MOP y COS para cada sitio.....	70

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura I 1.** Esquema conceptual representando los ingresos y egresos de C orgánico al suelo y los principales factores que inciden en uno u otro flujo. En azul está representado el C derivado de la vegetación nueva (C_{nuevo}) luego de un cambio en el uso de la tierra y en rojo el C remanente de la vegetación nativa antecesora (C_{original}). Las flechas llenas representan las incidencias directas y las punteadas las indirectas 6
- Figura II 1.** Remplazos de vegetación evaluados en el estudio de campo 17
- Figura II 2.** Relación entre los cambios en los contenidos de COS con (a y b) la precipitación media anual (PMA) y (c y d) la edad de implantación de las forestaciones o pasturas, en los primeros 20 cm de suelo. PN es pastizal natural, S es selva, Ce es cerrado, PI es pasturas implantadas FI forestaciones implantadas. 22
- Figura II 3.** Modelo de regresión múltiple entre el efecto de la edad de implantación de (a) forestaciones y (b) pasturas megatérmicas y los cambios de los contenidos de COS, a diferentes niveles de precipitación media anual (PMA). Las flechas indican el sentido en que aumentan las isohietas de PMA. 23
- Figura II 4.** Contenidos de carbono, nitrógeno y relación C:N, en dos fracciones de la materia orgánica (MOP y MOAM) para diferentes profundidades del perfil de suelo y en stands adyacentes de a) pastizal-forestación ($n=3$) y b) selva-forestación ($n=3$). Las medias de stands adyacentes fueron comparadas para cada intervalo de profundidad utilizando un modelo mixto (ver M&M). 25
- Figura II 5.** Contenidos de carbono, nitrógeno y relación C:N, en dos fracciones de la materia orgánica (MOP y MOAM) para diferentes profundidades del perfil de suelo y en stands adyacentes de a) pastizal-pastura ($n=3$) y b) selva-pastura ($n=3$). Las medias de stands adyacentes fueron comparadas para cada intervalo de profundidad utilizando un modelo mixto (ver M&M). 26
- Figura III 1.** Esquema representando los flujos que afectan directamente los cambios en el COS luego de un cambio en el tipo de vegetación. Los

diferentes k (1, 2 y 3) representan las tasas de mineralización del C en las distintas fracciones del COS.

34

Figura III 2. Efecto de las diferentes transiciones de uso de la tierra sobre a) el cambio en los contenidos de COS, b) la tasa de mineralización (k) y c) los ingresos de C (I), en la fracción MOP y en el COS, en los primeros 20 cm de profundidad. Las barras de error representan los intervalos de confianza ($n=3$) en las transiciones de selva-pastura (S-PI) y pastizal-forestación (P-FI). En las transiciones pastizal natural-pastura (PN-PI) y selva-forestación (S-FI) no se calcularon los intervalos de confianza debido a la falta de réplicas ($n=1$). Diferentes letras indican diferencias significativas ($p<0,05$) entre pasturas y forestaciones implantadas, sin tener en cuenta el origen ($n=4$).

43

Figura III 3. Variación del C original remanente (C_{or}), a) C derivado de la pastura (C_p) en transiciones de selva-pastura y b) C derivado de la forestación (C_f) en transiciones de pastizal forestación, durante diferentes edades desde la implantación, en el COS y en la fracción MOP.

44

Figura III 4. (a) Influencia de los ingresos de C (I) en los cambios de C-MOP ($r^2=0,398$; $p=0,09$) y de COS ($r^2=0,72$; $p=0,007$); (b) Influencia de los egresos totales (E_t) en los cambios de C-MOP ($r^2=0,307$; $p=0,15$) y de COS ($r^2=0,378$; $p=0,10$). Los círculos representan a las pasturas y los rombos a las forestaciones. Cada número representa un sitio diferente, ver Tabla III 1.

45

Figura III 5. Relaciones entre los cambios ocurridos luego del remplazo de la vegetación nativa por pasturas o forestaciones en la PPNA (a), la PPNS (b) o la PPN (c) con los cambios ocurridos en los contenidos de C-MOP y COS total. Los círculos representan a las pasturas y los rombos a las forestaciones. Cada número representa un sitio diferente

48

Abreviaturas

C	Carbono
N	Nitrógeno
COS	Carbono orgánico del suelo
NOS	Nitrógeno orgánico del suelo
PN	Pastizal natural
S	Selva
PI	Pastura implantada
FI	Forestación implantada
PMA	Precipitación media anual
TMA	Temperatura media anual
MOP	Materia orgánica particulada
MOAM	Materia orgánica asociada a los minerales
Δ	Cambio
PPN	Productividad primaria neta
PPNA	Productividad primaria neta aérea
PPNS	Productividad primaria neta subterránea
RFAA	Radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación
ϵ	Eficiencia de conversión de la energía
RFA	Radiación fotosintéticamente activa incidente
fRFA	Fracción de la RFA que es absorbida por la vegetación verde
RI	Radiación incidente
IVN	Índice verde normalizado
MODIS	Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer
k	Tasa de mineralización
I	Ingresos de C
E	Egresos de C
$\delta^{31}\text{X}$	Señal isotópica de carbono
C_{nuevo}	Carbono de suelo derivado de la vegetación nueva
C_{or}	Carbono de suelo remanente derivado de la vegetación original
FCR	Fracción de carbono remanente

RESUMEN

Los cambios de uso de la tierra afectan los contenidos de carbono orgánico del suelo (COS), alterando tanto las entradas como las salidas de C en el suelo. En esta tesis se analizó, a partir de una revisión bibliográfica, el efecto a nivel regional de diferentes factores (precipitación, temperatura y edad de implantación) sobre los cambios en los contenidos de COS ocurridos al reemplazar la vegetación nativa por forestaciones o pasturas subtropicales. En un experimento a campo se evaluó el efecto del reemplazo recíproco de vegetación herbácea y leñosa sobre los cambios en los contenidos de COS. A su vez, también se evaluó el efecto de los ingresos y egresos de C (utilizando modelos con isótopos de ^{13}C), así como de la productividad de la vegetación (estimada a partir de sensores remotos), sobre los cambios ocurridos en los contenidos de COS. Los resultados obtenidos mostraron que los cambios en los contenidos de COS superficiales son independientes del tipo de vegetación nativa que es reemplazada. A su vez, las forestaciones ganaron C en zonas áridas pero perdieron C en zonas húmedas, siendo mayores las pérdidas a mayores precipitaciones. Las pasturas aumentaron los contenidos de COS en superficie, incrementando las ganancias con las precipitaciones, sin embargo en profundidad perdieron COS cuando reemplazaron ecosistemas de selva. Tanto en pasturas como forestaciones las ganancias de COS aumentaron con la edad de implantación, sugiriendo que el equilibrio entre entradas y salidas de C al suelo es alcanzado a edades avanzadas de las plantaciones. En todas las transiciones estudiadas los ingresos de C (y no los egresos), junto con la productividad subterránea, explicaron los cambios en los contenidos de COS ocurridos luego del cambio de uso, mientras que inesperadamente la tasa de mineralización del COS fue similar en todas ellas.

Palabras clave: carbono orgánico de suelo, nitrógeno orgánico de suelo, pasturas subtropicales, forestaciones, selva, pastizal, productividad primaria neta, precipitación media anual, edad de implantación.

ABSTRACT

Land use changes affect soil organic carbon (SOC) contents, altering both inputs and outputs of C from the soil. In this thesis I evaluate at the regional level, based on a literature review, the effects of different factors (precipitation, temperature and plantation age) on SOC changes occurred after replacing the native vegetation with tree plantations or tropical pastures. Additionally, I evaluated in a field experiment the effects reciprocal replacements of herbaceous and woody vegetation on SOC changes. Finally, I evaluated the relative importance of inputs vs. outputs of C from the soil (using ^{13}C mixing models) and vegetation productivity (estimated from remote sensing) on SOC changes observed after vegetation replacement. Soil organic C changes occurred in the first 20 cm of the soil after tree or pasture plantations were independent of previous native vegetation. Tree plantations gained SOC in arid sites but loosed SOC in humid areas, increasing losses with precipitation amount. Surface SOC contents increased under pasture, and increases were positively associated with precipitation. However pastures lost SOC in deep horizons when they replaced native forests. For both land uses SOC increased with plantation age, suggesting that C inputs and outputs to the soil stabilized long time after plantation. Carbon inputs (and not outputs), jointly with belowground productivity explained SOC changes, while, surprisingly, the decomposition rate of SOC was similar in all land transitions studied.

Keywords: soil organic carbon, nitrogen organic carbon, subtropical pastures, afforestations, forest, grasslands, net primary productivity, mean annual precipitation, plantation age.

Capítulo I. Introducción general

1. Problemática estudiada

El balance de carbono (C) entre la atmósfera y los ecosistemas terrestres y marinos, es uno de los principales determinantes de la concentración de CO₂ atmosféricos y por ende del efecto invernadero. La quema de combustibles fósiles emite alrededor de 8 Pg de C a la atmósfera cada año, de los cuales aproximadamente 3 Pg son reabsorbidos por la biosfera (IPCC, 2001). Los cambios en el uso de la tierra pueden provocar alteraciones importantes en las reservas de C de los ecosistemas, ya sea aumentando las emisiones de C a la atmósfera o secuestrando C atmosférico en la biomasa o en la materia orgánica del suelo (MOS) (Houghton, 1995). A su vez, los cambios en la materia orgánica del suelo, ocasionados por los cambios en el uso de la tierra, condicionan la fertilidad del nuevo uso y su sustentabilidad a largo plazo. Por consiguiente es importante cuantificar en forma precisa la permanencia y ciclado del C en cada compartimento del ecosistema antes y después de un cambio de uso de la tierra.

De los reservorios de C en el ecosistema terrestre, la materia orgánica del suelo (MOS) tiene un gran potencial para secuestrar C por largo tiempo (Schlesinger, 1990; Paul *et al.*, 1997; IPCC, 2001). Los cambios en el uso de la tierra pueden provocar grandes alteraciones en las entradas y salidas de carbono del suelo, y por lo tanto modificar el stock de carbono orgánico de suelo (COS). Cuando cambia el tipo de vegetación como consecuencia de un cambio en el uso de la tierra, es esperable que el patrón de distribución vertical o los contenidos de COS se modifiquen. Por ejemplo en ecosistemas de bosque natural, el COS disminuye cuando se realizan cultivos, en cambio hay un incremento del COS en superficie cuando se implantan pasturas (Guo & Gifford, 2002). En la situación inversa en donde pastizales naturales son transformados a forestaciones, el COS disminuye en superficie (Parfitt *et al.*, 1997). La tasa de ingreso y egreso no sólo dependerá del uso de la tierra sino también de las condiciones ambientales de cada lugar. Nuestra capacidad para predecir las consecuencias del uso de la tierra dependen en parte del entendimiento acerca de cómo el cambio en el funcionamiento o la estructura de la vegetación modifica el contenido y la distribución vertical del COS.

En las últimas décadas, la mayor parte de los países en desarrollo han sufrido una expansión agrícola muy importante a expensas de la disminución de ecosistemas naturales, generalmente liberando C del suelo a la atmósfera (Ramankutty *et al.*, 2002; Foley *et al.*, 2005). En Argentina, en virtud de incrementar la actividad económica, no sólo se ha expandido la frontera agrícola en zonas marginales, sino que se ha intensificado la producción en zonas tradicionalmente agropecuarias. Un claro ejemplo ha ocurrido en las provincias de Misiones y Corrientes con el avance de la actividad forestal y la intensificación de la ganadería extensiva. Entre 1973 y 2006, 4689 Km² de selva nativa han sido transformados en agroecosistemas, representando una disminución del 65 a 49 % de la cobertura forestal de la región. Durante el mismo período, el área dedicada a la producción forestal, principalmente especies de pino y eucalipto, se ha incrementado de un 1 a un 10 %, lo cual representa un aumento en 2702 Km². Del mismo modo, la intensificación de la producción ganadera, ha

promovido la implantación de pasturas subtropicales, especialmente en la zona de pastizales naturales (Izquierdo *et al.*, 2008).

Las plantaciones de pasturas y pinos en el Noreste argentino han sido realizadas sobre ecosistemas naturales de selva (selva atlántica subtropical) y pastizal (pastizales subhúmedos templados del Distrito de los Campos) (Burkart, 1975; Soriano *et al.*, 1992; Galindo Leal & Câmara, 2003). Esto ha ocasionado un mosaico de usos de la tierra en donde existen distintas trayectorias o transiciones de uso, las cuales parten de un tipo de vegetación natural herbácea o leñosa (pastizal o selva) que es remplazada por vegetación leñosa o herbácea (pasturas o forestaciones). Estas trayectorias representan un experimento singular, en el cual se puede estudiar el efecto de los diferentes usos de la tierra y evaluar el impacto del uso según el tipo de vegetación natural que fue remplazada. Así, bajo suelos del mismo orden, es posible estudiar las siguientes transiciones o reemplazos de vegetación: selva por forestaciones implantadas (S-FI), selva por pasturas implantadas (S-PI), pastizal nativo por forestaciones implantadas (PN-FI) y pastizal nativo por pasturas implantadas (PN-PI). Esta tesis tiene por finalidad estudiar los cambios de COS y nitrógeno orgánico de suelo (NOS) ocasionados por el reemplazo de la vegetación natural y específicamente el efecto de pasar de un tipo de vegetación herbácea a leñosa o viceversa.

2. Antecedentes

2.1 Cambios en las reservas de COS en ecosistemas nativos reemplazados por pasturas implantadas

Cuando la selva es remplazada por pasturas tropicales, se produce un cambio importante en el funcionamiento y la estructura del ecosistema original debido a que se remplaza vegetación arbórea por herbácea. Es esperable en esta transición que los contenidos de C en distintos compartimentos del ecosistema (biomasa aérea y subterránea, biomasa de troncos, etc.) cambien sustancialmente y por ende que las reservas de COS se vean afectadas. A su vez, este cambio drástico en la vegetación afectará seguramente tanto las entradas como las salidas de C del suelo (Nosetto *et al.*, 2005; Dieguez, 2009). Diversos trabajos muestran que existe un incremento en las concentraciones de COS en los horizontes superficiales luego de la implantación de pasturas sobre selva nativa (Bonde *et al.*, 1992; Trumbore *et al.*, 1995; Morães *et al.*, 1996), pero otros afirman lo contrario (Falesi, 1976; Desjardins *et al.*, 1994). Estos resultados contradictorios podrían deberse a la aplicación de distintos manejos en las pasturas. Por ejemplo, en el Amazonas Brasileiro (Nepstad *et al.*, 1994) observaron que en la superficie del suelo la biomasa subterránea de pasturas bien manejadas fue tres veces superior a la biomasa radical de árboles, mientras que en pasturas degradadas fue siempre menor, afectando las reservas de COS. El tiempo transcurrido luego del cambio en el uso de la tierra podría ser otro factor que afecte las reservas de COS. En la misma región otros autores encontraron que después del establecimiento de una pastura existe una caída inicial del COS, pero luego los contenidos de COS aumentan de forma exponencial (Cerri *et al.*, 2004).

Al reemplazar el pastizal natural por pasturas implantadas se producen pocos cambios a nivel estructural, sin embargo es probable que la calidad o la productividad cambien. En este sentido, si la productividad de la pastura es mayor a la del pastizal precedente, podrían esperarse aumentos en el COS, siempre que los egresos de C se mantengan constantes. En sabanas de Sudamérica que han sido reemplazadas por pasturas tropicales, se ha observado un aumento de 25 a 70 Mg de C ha⁻¹ en el COS, debido a la elevada productividad de las pasturas y a su sistema radical más profundo (Fisher *et al.*, 1994). La misma tendencia se observó en suelos del norte de China, donde la productividad de pasturas de alfalfa fue el doble que la de los pastizales naturales que reemplazaron, lo cual resultó en un aumento del 20% en el COS y en el NOS (Zhou *et al.*, 2007). Las pasturas utilizadas en las provincias de Misiones y Corrientes, superan ampliamente la productividad de los pastizales que reemplazan (Lacorte & Goldfarb, 1996; Pizzio *et al.*, 2000; Altuve & Bendersky, 2003). Por esto, y en base a los antecedentes se podrían esperar incrementos en el COS para la zona de estudio.

2.2 Cambios en las reservas de COS en ecosistemas nativos reemplazados por forestaciones

Al reemplazar la selva nativa por plantaciones forestales en general se observan disminuciones en el COS y cambios en la calidad del nuevo C incorporado al suelo. Zinn *et al.* (2002) observaron pérdidas de C de 11 Mg ha⁻¹ en selvas sobre Oxisoles cultivados con pinos. En plantaciones sobre antecesor selva, Guo & Gifford (2002) observaron que la cantidad de COS se redujo en un 20% en edades de plantación menores a los 40 años, pero a partir de allí el COS aumentaba sustancialmente y en algunos casos llegaba a valores similares a la selva. Algunos trabajos atribuyen estas pérdidas iniciales de COS a la preparación del sitio (Brand *et al.*, 2000; Turner & Lambert, 2000), mientras que otros autores sugieren que las pérdidas iniciales de C pueden atribuirse a las bajas tasas de crecimiento en los primeros años de los árboles plantados y por lo tanto al bajo ingreso de C al suelo (Paul *et al.*, 2002). Las diferencias en cuanto a la calidad del COS nuevo formado puede deberse a una combinación de factores, entre ellos, la composición química de la broza, la estructura de la comunidad microbiana y a una interacción organomineral (Chen *et al.*, 2004).

Es evidente que cuando forestaciones implantadas reemplazan a pastizales existe una acumulación significativa de C en la biomasa forestal, sin embargo, en ecosistemas húmedos o tropicales, la cantidad de COS generalmente disminuye (Hoen & Solberg, 1994; Guo & Gifford, 2002; Paul *et al.*, 2002; Nosetto *et al.*, 2006; Kirschbaum *et al.*, 2008a). En un metaanálisis Gúo y Gifford (2002) documentaron pérdidas cercanas al 12 % de COS en coníferas implantadas sobre pastizales, mientras que en forestaciones de pino en Australia han documentado pérdidas que van desde los 5,5 a 14,3 Mg ha⁻¹ de C y de 600 kg ha⁻¹ a 1 Mg ha⁻¹ de nitrógeno (Guo *et al.*, 2008; Kirschbaum *et al.*, 2008a).

El tiempo de permanencia o la edad de una plantación forestal pueden incidir fuertemente en el balance de COS. Paul et al. (2002) observaron que las pérdidas de C ocurridas luego de la plantación de árboles sobre el pastizal, son gradualmente compensadas con los ingresos de C provenientes de la forestación, hasta un momento en el cual existe un equilibrio entre los ingresos y egresos que se da en promedio alrededor de los 30 años desde el inicio de la plantación forestal. En algunos casos en plantaciones viejas los ingresos de C pueden ser tan elevados que provocan una acumulación de COS (Jobbágy, 2004). Esto ocurriría solamente en aquellas situaciones en donde la madera no es cosechada, ya que sí esto ocurre los ingresos de C al suelo y la productividad del rodal disminuyen notablemente porque se reduce el área foliar y las altas extracciones de nutrientes podrían limitar la productividad (Farley *et al.*, 2008; Berthrong *et al.*, 2009).

La extracción de nutrientes y la partición de C a raíces pueden estar explicando las disminuciones en el COS provocadas por las forestaciones sobre pastizales en sitios húmedos. Cambios en la relación C/N de las entradas de C al suelo también podrían afectar la mineralización y por lo tanto la acumulación de COS (Bosatta & Staaf, 1982; Vitousek & Sanford, 1986). A medida que la plantación forestal madura, se almacenan grandes cantidades de C en la biomasa arbórea, pero también como broza o formando horizontes orgánicos en la superficie del suelo (Jobbágy & Jackson, 2003). Sin embargo, muchas veces la baja tasa de humificación de la broza no logra aumentos en el COS (Guo *et al.*, 2008). Diversos estudios sugieren que la contribución relativa de las raíces al COS es mayor que la contribución de la biomasa aérea (broza) y que el C derivado de raíces tiene un mayor tiempo de residencia en el suelo (Broadbent & Nakashima, 1974; Rasse *et al.*, 2005). En la transición PN-FI no sólo cambia la acumulación de broza en superficie, sino también la asignación de recursos entre órganos aéreos y subterráneos. En forestaciones la relación entre biomasa aérea y subterránea es alrededor de 5:1 y en pastizales es 2:1 (Cairns *et al.*, 1997; Jobbágy & Jackson, 2000), por lo tanto en pastizales habrá una mayor proporción de la biomasa destinada a raíces. En este sentido, (Guo *et al.*, 2007) observaron que en forestaciones la cantidad de C y N aportado vía descomposición de raíces finas era menor que en los pastizales, principalmente en los primeros 10 cm de profundidad.

2.3 Ingresos y egresos de C como determinantes de los cambios de COS

Los factores enumerados arriba son responsables directos o indirectos de los cambios en los contenidos de COS por efecto del cambio de uso de la tierra. Sin embargo, las variables de flujo directamente modificadas por estos factores son las entradas de C (ingresos) y las salidas de C (egresos) del suelo. Por ejemplo, cambios en la productividad de la vegetación (PPN), de la partición a raíces o de la calidad de la vegetación, podrían modificar los ingresos de COS, mientras que el efecto de la labranza, la cobertura vegetal o el microclima podrían incidir en los egresos de COS (Fisher *et al.*, 1994; Paul *et al.*, 2002; Six *et al.*, 2002b; Giardina *et al.*, 2004; Guo *et al.*, 2007) (Figura I.1). A su vez, algunos de estos factores podrían interactuar entre sí o también modificar uno o ambos flujos conjuntamente. En la

medida que sea posible cuantificar los ingresos y egresos de C y su impacto relativo sobre los cambios en el COS, esto permitirá tomar medidas adecuadas para regular una o ambas variables del ciclo del C.

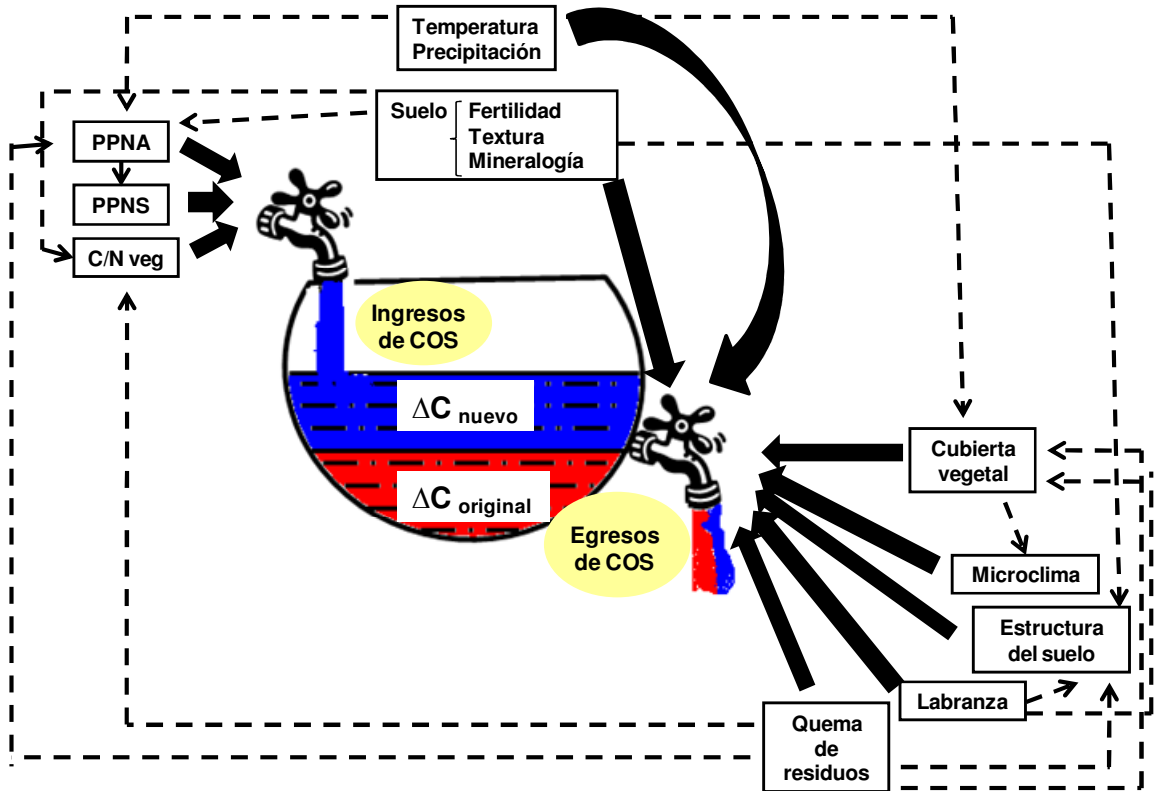


Figura I.1 Esquema conceptual representando los ingresos y egresos de C orgánico al suelo y los principales factores que inciden en uno u otro flujo. En azul está representado el C derivado de la vegetación nueva (C_{nuevo}) luego de un cambio en el uso de la tierra y en rojo el C remanente de la vegetación nativa antecesora (C_{original}). PPNA es la productividad primaria neta aérea, PPNS es la productividad primaria neta subterránea y C/N veg es la relación C/N de los residuos vegetales. Las flechas llenas representan las incidencias directas y las punteadas las indirectas.

La MOS es heterogénea en cuanto a su composición y edad. El fraccionamiento de la MOS a partir de diferentes técnicas ha permitido estudiar distintas fracciones de diferente labilidad y entender los cambios provocados por el uso de la tierra (Christensen, 2001). Las fracciones de la MOS más lábiles están constituidas por fragmentos de plantas en un estado temprano de descomposición, con tiempos de ciclado que van desde años a décadas. Estas fracciones comúnmente llamadas materia orgánica particulada (MOP) o fracción liviana (FL), según el método de fraccionamiento utilizado, responden a cambios inducidos por el manejo más rápidamente que otras fracciones más estables de la MOS. Aquellas fracciones más estables, en general están asociadas a la fracción mineral del suelo y presentan tiempos de ciclado más largos (Cambardella & Elliott, 1993; Six *et al.*, 1998). La dinámica de los ingresos y egresos de C al suelo debería ser estudiada dentro de cada uno de los compartimentos o fracciones de

la MOS de manera de interpretar la incidencia de cada compartimento en los cambios del COS.

Cuando se dan reemplazos de vegetación con diferentes metabolismos fotosintéticos, es decir especies C₃ por especies C₄, o viceversa, la materia orgánica en el suelo formada durante el crecimiento de la vegetación nueva puede diferenciarse de la materia orgánica formada previamente a través de su señal isotópica ($\delta^{13}\text{C}$). Debido a que el $\delta^{13}\text{C}$ del COS es similar al $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación de la cual derivó, diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ del suelo pueden ser usadas para calcular la cantidad de C derivado de cada tipo de vegetación (Balesdent & Mariotti, 1987). Conociendo los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del suelo original y del suelo luego de un cambio de vegetación, así como el $\delta^{13}\text{C}$ de los residuos de la nueva vegetación, es posible calcular la tasa de pérdida de COS nativo (k), el C derivado de la vegetación nueva luego del cambio de uso del suelo, los ingresos totales de COS (I) y los egresos (E), mediante ecuaciones y modelos de mezclado isotópico (Balesdent & Mariotti, 1987; Baisden & Amundson, 2003; Jobbagy *et al.*, 2006).

3. Objetivos y organización de la tesis

Esta tesis tiene como objetivo general determinar el efecto de distintos cambios en el uso de la tierra sobre la dinámica de la materia orgánica del suelo en ecosistemas subtropicales húmedos. Para tal fin se analizarán reemplazos de vegetación herbácea por leñosa, herbácea por herbácea, leñosa por leñosa y leñosa por herbácea a lo largo de gradientes ambientales y detalladamente en un experimento de campo para comprender los factores determinantes de los cambios en el COS. Para cumplir con este objetivo general se realizará una revisión bibliográfica cuantitativa y un experimento de campo que incluye el uso de isótopos estables de ^{13}C .

Esta tesis está organizada en cuatro capítulos. Los objetivos específicos e hipótesis asociadas a cada capítulo son:

Capítulo I. Se realiza una introducción general al problema de la tesis, se describen los principales antecedentes y se plantean los objetivos de la investigación (este Capítulo).

Capítulo II. Se evalúa a nivel regional la influencia de diferentes factores (precipitación, temperatura y edad de la plantación) en los cambios de COS ocurridos luego de reemplazar la vegetación natural por forestaciones o pasturas. También se evalúan con mayor detalle los cambios ocurridos en los contenidos de COS y también de NOS a distintas profundidades en

dos fracciones de la materia orgánica del suelo, luego del remplazo de distintos ecosistemas naturales (selva o pastizal) por pasturas o forestaciones.

Hipótesis II.1 La precipitación media anual (PMA), la temperatura media anual (TMA) y la edad de la plantación afectarán la magnitud y el sentido de los cambios ocurridos en los contenidos de COS por efecto de la implantación de forestaciones y pasturas megatérmicas en ecosistemas naturales.

Hipótesis II.2 La magnitud de los cambios en los contenidos de COS y NOS ocasionados por un nuevo uso del suelo dependerán del tipo de vegetación natural antecesora, ya que el cambio relativo en la dinámica del COS con respecto al ecosistema nativo determinará los efectos del nuevo uso.

Hipótesis II.3 Los cambios de vegetación afectarán principalmente a la MOP que a la MOAM la cual posee una dinámica más lenta.

Hipótesis II.4. Los reemplazos de vegetación afectarán a los contenidos de COS de diferente manera a distintas profundidades, afectando la distribución vertical del COS.

Capítulo III. En éste capítulo se evalúan los efectos sobre los contenidos de COS de alteraciones en los ingresos (I), los egresos de C (E) y la productividad de la vegetación ocurridas luego de distintos remplazos de vegetación nativa por cultivada (descriptos en el Capítulo II),

Hipótesis III.1 Al cambiar el uso de la tierra, los cambios en los contenidos de COS son afectados en mayor medida por los ingresos que por los egresos de C del suelo.

Hipótesis III.2 La tasa de mineralización del COS (k) variará en función de las condiciones ambientales de cada sitio y del cambio relativo en el tipo de vegetación ocurrido luego del cambio de uso.

Hipótesis III.3 Los cambios en el COS ocurridos luego del remplazo de la vegetación nativa estarán determinados por los ingresos de C al suelo, que dependerán a su vez de los cambios ocurridos en la productividad subterránea de la vegetación (PPNS) y no de los cambios ocurridos en la productividad aérea (PPNA).

Capítulo IV. En este capítulo se sintetizan los principales resultados de esta tesis y se relacionan con el conocimiento existente. Se plantean también futuras líneas de investigación así como los posibles usos de la información generada en esta tesis.

Capítulo II. Consecuencias del reemplazo recíproco entre sistemas herbáceos y leñosos sobre el contenido de carbono orgánico de suelo.

1. Introducción

La pérdida de COS luego del remplazo de ecosistemas naturales por agroecosistemas dominados por cultivos anuales ha sido ampliamente documentada (Burke *et al.*, 1989; Harrison *et al.*, 1993; Murty *et al.*, 2002; Lal, 2004). Sin embargo, son menos conocidos los efectos sobre el COS del remplazo de ecosistemas naturales por agroecosistemas dominados por cultivos perennes, como el caso de las pasturas o las forestaciones. Por ejemplo, dentro del protocolo de Kyoto se propone la implantación de cultivos forestales y pasturas para secuestrar C atmosférico. En el caso de las forestaciones, a pesar de la gran acumulación de C que generan en la biomasa, algunos trabajos encuentran pérdidas de COS, principalmente en ecosistemas tropicales (Hoen & Solberg, 1994; Guo & Gifford, 2002), mientras que otros sostienen que el COS se mantiene constante o que las pérdidas son revertidas en plantaciones adultas (Paul *et al.*, 2002; Jobbágy, 2004; Noretto *et al.*, 2006). Del mismo modo, no hay consenso en la literatura respecto a los cambios en el COS provocados por la implantación de pasturas. Algunos trabajos muestran que existe un incremento en las concentraciones de COS en los horizontes superficiales luego de la implantación de pasturas sobre selva nativa (Bonde *et al.*, 1992; Trumbore *et al.*, 1995; Morães *et al.*, 1996), pero otros afirman lo contrario (Falesi, 1976; Desjardins *et al.*, 1994). Se ha observado que parte de estas tendencias se deben a variaciones en las prácticas de manejo, el tipo de suelo y la edad de la plantación (Nepstad *et al.*, 1994; Van Dam *et al.*, 1997; Paul *et al.*, 2002; Lilienfein *et al.*, 2003; Cerri *et al.*, 2004; López-Ulloa *et al.*, 2005). Sin embargo, existen pocos trabajos que estudien los patrones de cambio en el COS a escala regional, relacionándolos con variables asociadas al clima, la edad de los cultivos perennes o con el tipo de vegetación nativa que es reemplazada (Kirschbaum *et al.*, 2008b; Bearthrong *et al.*, en preparación).

El contenido de C que se almacena en los suelos está influenciado por factores asociados al clima y al suelo. Jobbágy & Jackson (2000) determinaron que el COS en ecosistemas naturales se incrementaba con la precipitación y el contenido de arcilla, y disminuía con la temperatura. En una revisión global Amundson (2001) observó que los ingresos de COS aumentaban al aumentar la PMA, posiblemente debido a incrementos en la productividad de la vegetación, mientras el tiempo medio de residencia del COS disminuía a mayor PMA y temperatura media anual (TMA). El tiempo transcurrido desde el cambio de uso del suelo o edad de la plantación, es otro factor que condiciona la acumulación de COS. Algunos trabajos han observado incrementos en los contenidos de COS a edades crecientes en pasturas (Feigl *et al.*, 1995; Morães *et al.*, 1996; Koutika *et al.*, 1997; Cerri *et al.*, 2004; Desjardins *et al.*, 2004; Lisboa *et al.*, 2009) o en forestaciones (Guo & Gifford, 2002). Es posible pensar que los patrones de cambio en los contenidos de COS por efecto de factores como textura de suelo, edad, temperatura (TMA) y precipitación media anual (PMA), puedan ser diferentes bajo distintos usos dependiendo del ecosistema natural que es reemplazado. Por otra parte, si factores climáticos como la PMA, condicionan el almacenamiento del COS, es posible que también afecten los cambios en los contenidos de

COS ocurridos luego de un remplazo de vegetación, y también el tiempo al cual los sistemas recuperan los niveles de COS iniciales o se estabilizan en otro nivel.

La cantidad y distribución en profundidad del COS varía según los tipos funcionales de vegetación presentes en los ecosistemas (Jobbagy & Jackson, 2000). En este sentido podríamos suponer que los cambios de uso del suelo donde se sustituya vegetación herbácea por leñosa y viceversa, producirán cambios sustanciales en los contenidos de COS. El reemplazo de vegetación herbácea por leñosa o viceversa, altera la productividad primaria, la partición de C entre la parte aérea y la raíz, la profundidad radical y la distribución espacial de las raíces (Nepstad *et al.*, 1994; Jackson *et al.*, 2000), y por consiguiente puede afectar el ciclado de nutrientes y el almacenamiento de carbono (Trumbore, 1997; Jobbagy & Jackson, 2000). Guo & Gifford (2002) encontraron, en una revisión global de diversas transiciones o reemplazos de vegetación, que las pasturas sobre selva incrementaban 8 % los niveles de COS, mientras que las forestaciones sobre pastizal lo disminuían 10% y las forestaciones sobre selva reducían el COS un 13%. En la bibliografía diversos trabajos han evaluado los cambios en los contenidos de COS en reemplazos de vegetación herbácea por leñosa o viceversa, sin embargo, hasta el momento no se han analizado conjuntamente diversas transiciones posibles en una misma región geográfica, de modo de evaluar el efecto del tipo de vegetación original.

Del mismo modo, las transiciones entre especies herbáceas y leñosas podrían modificar los contenidos de nitrógeno de suelo (NOS). La diferente extracción de N por parte de los distintos tipos de vegetación, así como la diferencia en la calidad del material vegetal incorporado al suelo o diferencias en los flujos de N en otras partes de su ciclo, determinarían los cambios de NOS ocurridos luego de un cambio en el uso de la tierra. Por ejemplo, al reemplazar pastizales o pasturas por forestaciones se genera un incremento en la extracción de agua y nutrientes, en detrimento de los contenidos edáficos (Nosetto *et al.*, 2005; Farley *et al.*, 2008; Guo *et al.*, 2008). Al mismo tiempo, en las forestaciones se produce una partición de N a compartimentos con baja concentración de N (tronco y raíces gruesas), mientras que en las pasturas el N se destina a compartimentos con alta concentración de N (hojas y raíces finas), lo que genera una mayor velocidad de ciclado del N en las pasturas (Kirschbaum *et al.*, 2008a). Por otra parte, en transiciones de selva a pastura algunos autores han observado un incremento en la tasa de mineralización de N luego de la implantación de las pasturas (Matson *et al.*, 1987; Hölscher *et al.*, 1997), y otros muestran que estos aumentos disminuyen en pasturas viejas (Neill *et al.*, 1999; Verchot *et al.*, 1999). En este sentido, cambios en la disponibilidad de N podrían disminuir los contenidos de NOS y limitar la acumulación de COS (Kirschbaum *et al.*, 2008b; Piñeiro *et al.*, 2009).

Los objetivos de éste capítulo son: (1) analizar a nivel regional la influencia de diferentes factores (PMA, TMA y edad de la plantación) en los cambios de COS ocasionados al remplazar la vegetación natural por forestaciones o pasturas; y (2) evaluar con mayor detalle los cambios ocurridos en los contenidos de COS y también de NOS a distintas profundidades en dos fracciones de la materia orgánica del suelo, luego del remplazo de distintos ecosistemas naturales (selva o pastizal) por pasturas o forestaciones.

2. Materiales y métodos

2.1 Revisión bibliográfica sobre los cambios en los contenidos de COS a nivel regional.

En primera instancia y para evaluar los efectos a escala regional de la implantación de pasturas y forestaciones se realizó una revisión de los trabajos que evalúan los cambios en los contenidos de COS al implantarse pasturas o forestaciones en la región. Se encontraron 11 artículos que evalúan un total de 27 sitios con pasturas y 22 sitios con forestaciones implantadas sobre diferentes antecesores nativos (pastizal, selva o cerrado), ubicadas en distintos sitios de Argentina, Brasil y Uruguay (Tabla II 2). También se incluyeron en este análisis los sitios estudiados en detalle para el objetivo 2 de esta tesis. Muchos de los trabajos encontrados miden los contenidos de COS sólo hasta los 20 cm de profundidad, por esto para incluir la mayor cantidad de trabajos se analizaron los cambios en los contenidos de COS hasta esta profundidad. Los contenidos de COS fueron expresados en Mg ha^{-1} . En aquellos trabajos en que los datos de C se expresaban en concentración, fueron transformados a cantidad utilizando el dato de densidad aparente (D_a). Luego se estimó el porcentaje de cambio en los contenidos de COS según la ecuación II 1:

$$\text{Cambio en el COS (\%)} = \left(\frac{\text{COS actual} - \text{COS original}}{\text{COS original}} \right) \cdot 100 \quad (\text{II- 1})$$

Donde COS actual es el contenido de COS (Mg ha^{-1}) luego del cambio en el uso del suelo y COS original es el contenido de COS (Mg ha^{-1}) en el suelo con uso nativo.

Además de los datos de COS se recabó de cada trabajo la PMA y la TMA del sitio, así como el tiempo desde la implantación (Tabla II.2). En los trabajos que no reportaban la PMA o la TMA la misma se estimó con datos históricos climáticos recolectados por la FAO de la estación meteorológica más cercana al sitio de estudio (FAO, 1985). Debido a la ausencia marcada de datos de textura del suelo en los artículos relevados, no se incluyó dicha variable en el análisis.

Tabla II 1. Pasturas y forestaciones relevadas en la regresión

Antecesor	COS original ^a	COS actual ^a	Diferencia ^a	PMA ^b	TMA ^c	Edad	Ubicación	Fuente
Nativo	(Mg ha ⁻¹)	(Mg ha ⁻¹)	(Mg ha ⁻¹)	(mm)	(°C)	(años)		
Pasturas								
Selva	90	93	2,60	2100	26,5	8	Brasil	(Cerri <i>et al.</i> , 1991)
Selva	29	32	3,27	2100	26,5	3	Brasil	(Desjardins <i>et al.</i> , 2004)
Selva	29	34	4,52	2100	26,5	9	Brasil	(Desjardins <i>et al.</i> , 2004)
Selva	29	34	5,13	2100	26,5	15	Brasil	(Desjardins <i>et al.</i> , 2004)
Selva	55	56	0,61	2100	26,5	4	Brasil	(Desjardins <i>et al.</i> , 2004)
Selva	55	60	4,99	2100	26,5	8	Brasil	(Desjardins <i>et al.</i> , 2004)
Selva	55	62	6,52	2100	26,5	15	Brasil	(Desjardins <i>et al.</i> , 2004)
Selva	25	13	-12,20	1500	28	11	Brasil	(Falesi, 1976)
Selva	15	12	-3,10	1750	27,2	10	Brasil	(Falesi, 1976)
Selva	48	56	7,89	1750	27,2	17	Brasil	(Koutika <i>et al.</i> , 1997)
Selva	48	49	0,18	1750	27,2	7	Brasil	(Koutika <i>et al.</i> , 1997)
Selva	48	49	0,70	1750	27,2	12	Brasil	(Koutika <i>et al.</i> , 1997)
Selva	25	45	20,26	2200	25,6	95	Brasil	(Lisboa <i>et al.</i> , 2009)
Selva	25	39	13,92	2200	25,6	17	Brasil	(Lisboa <i>et al.</i> , 2009)
Selva	25	40	14,90	2200	25,6	34	Brasil	(Lisboa <i>et al.</i> , 2009)
Selva	25	40	14,60	2200	25,6	81	Brasil	(Neill <i>et al.</i> , 1996)
Pastizal	70	73	2,99	1600	20	15	Argentina	éste trabajo
Pastizal	45	46	0,34	1600	20	15	Argentina	éste trabajo
Pastizal	63	69	6,40	1600	20	15	Argentina	éste trabajo
Selva	34	51	16,68	2000	21	55	Argentina	éste trabajo
Selva	34	45	10,93	2000	21	65	Argentina	éste trabajo
Selva	36	40	4,41	2000	21	25	Argentina	éste trabajo
Cerrado	29,04	33	3,96	1550	22	13	Brasil	(Lilienfein <i>et al.</i> , 2003)
Cerrado	29,04	38,88	9,84	1550	22	13	Brasil	(Lilienfein <i>et al.</i> , 2003)
Cerrado	29,9	34,6	4,70	1370	19,2	20	Brasil	(Maquere <i>et al.</i> , 2008)
Cerrado	29,9	37,2	7,30	1370	19,2	80	Brasil	(Maquere <i>et al.</i> , 2008)
Cerrado	39,5	45	5,50	1500	22,5	13	Brasil	(Batlle-Bayer <i>et al.</i> , 2010)

Cerrado	37,9	40,7	2,80	1500	23,6	15	Brasil	(Batlle-Bayer <i>et al.</i> , 2010)
Cerrado	44,5	50,1	5,60	1500	20	9	Brasil	(Batlle-Bayer <i>et al.</i> , 2010)
Cerrado	68,7	65,8	-2,90	1500	20	11	Brasil	(Batlle-Bayer <i>et al.</i> , 2010)
Cerrado	68,7	67	-1,70	1500	20	11	Brasil	(Batlle-Bayer <i>et al.</i> , 2010)
Cerrado	54	53,5	-0,50	1500	20	11	Brasil	(Batlle-Bayer <i>et al.</i> , 2010)
Forestaciones								
Pastizal	19,7	17,7	-2,03	1261	18,5	12	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	48,4	48,9	0,45	1216	17,3	19	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	17,8	14,5	-3,25	1262	18,5	10	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	91,4	63,9	-27,45	1216	17,3	30	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	47,2	75,5	28,34	1248	17,3	28	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	81,5	123,5	42,05	928	15,0	50	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	9,6	9,9	0,27	1278	18,5	20	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	24,9	8,0	-16,83	1406	18,5	13	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	58,0	101,0	43,00	935	15,0	100	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	50,7	50,4	-0,29	968	16,9	30	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	15,5	40,9	25,42	842	15,6	35	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	39,6	37,7	-1,88	783	15,6	15	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	29,2	51,4	22,21	772	15,6	30	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	37,3	74,4	37,08	755	16,8	45	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	81,6	93,3	11,68	1002	16,9	30	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	86,9	66,1	-20,80	1229	17,3	12	Uruguay	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	21,9	34,7	12,80	661	15,1	35	Argentina	(Bearthrong <i>et al.</i> , en preparación)
Pastizal	62,9	56,4	-6,47	1600	20,0	15	Argentina	éste trabajo
Pastizal	59,2	47,6	-11,64	1600	20,0	31	Argentina	éste trabajo
Pastizal	41,7	33,4	-8,34	1600	20,0	25	Argentina	éste trabajo
Pastizal	37,0	25,2	-11,80	2000	14,5	8	Brasil	(Wiesmeier <i>et al.</i> , 2009)
Pastizal	37,0	14,0	-23,00	2000	14,5	30	Brasil	(Wiesmeier <i>et al.</i> , 2009)
Selva	41,1	34,7	-6,41	2000	20,0	14	Argentina	éste trabajo
Selva	52,8	32,6	-20,21	2000	20,0	30	Argentina	éste trabajo
Selva	46,5	28,5	-18,05	2000	20,0	7	Argentina	éste trabajo
Cerrado	29,9	38,6	8,70	1370	19,2	60	Brasil	(Maquere <i>et al.</i> , 2008)

Cerrado	29,9	36,8	6,90	1370	19,2	60	Brasil	(Maquere <i>et al.</i> , 2008)
Cerrado	55,0	49,0	-6,00	1550	22,0	20	Brasil	(Lilienfein <i>et al.</i> , 2003)

a Contenidos de COS hasta 20 cm de profundidad

b PMA: precipitación media anual

c TMA: temperatura media anual

2.2 Experimentos detallados realizados en el campo

Para hacer un análisis detallado de los cambios ocurridos en los contenidos de COS y también de NOS luego de la implantación de pasturas o forestaciones, se seleccionaron 11 sitios ubicados en el noreste de Argentina (27° S, 54 ° W) dentro de la provincia de Misiones y Norte de Corrientes. Se delimitaron dos zonas diferenciadas principalmente por el tipo de vegetación natural. En el norte de la provincia de Misiones se ubicaron sitios con vegetación natural leñosa (selva); y en el sur de la provincia de Misiones y noreste de la provincia de Corrientes se ubicaron sitios con vegetación natural herbácea (pastizal). El clima de la región es subtropical húmedo sin estación seca marcada. Las precipitaciones oscilan desde 1600 mm en el sur a 2000 mm en el norte. La temperatura media anual es de alrededor de 20 °C y la amplitud térmica media anual es de 11 °C (Ligier *et al.*, 1988). El relieve es ondulado con pendientes medias menores al 5 % y suelos lateríticos profundos clasificados dentro del orden Ultisol y Alfisol (Ligier *et al.*, 1988).

La selva de Misiones está constituida por varias especies de árboles, generalmente cubiertos de lianas y epifitas, entremezclados con arbustos, bambúseas y plantas herbáceas (Parodi, 1964). Las principales especies forestales son: *Araucaria angustifolia* (pino Paraná), *Aspidosperma australe* (guatambú amarillo), *Nectandra lanceolata* (laurel amarillo), *N. saligna* (laurel negro), *Aspidosperma olyneuron* (palo rosa), *Parapipta deniarigida* (anchico colorado), *Myrocarpus frondosus* (inciense), *Enterolobium cortotisiliquum* (paracá), *Peltophorum dubium* (ilbirá pitá), *Cedrela fissilis* (cedro misionero), *Cabrera canjerana* (cancharana), *Cordia tricótoma* (peteribí) y *Tabebuia ipé* (lapacho negro) (IFONA, 1988; Erize *et al.*, 1997). La Región de pastizal natural pertenece al distrito de los Campos del Norte de los Pastizales del Río de la Plata. Dentro de las especies más comunes se encuentran: *Axonopus compressus* (pasto jesuita), *Paspalum notatum* (pasto horqueta), *Paspalum paniculatum* (pasto yacaré) y otras gramíneas como *Schizachrium sp.*, *Chloris sp.*, *Andropogon lateralis* (paja colorada), *Elyonorus muticus*, *Arístida jubata*, *Sorghastrum mutans*, *Paspalum brunneum* y *Verónica chamaedrys* (Soriano *et al.*, 1992; Carnevali, 1994; Lacorte & Goldfarb, 1996).

En cada uno de los 11 sitios seleccionados, se muestrearon stands adyacentes de vegetación natural y cultivada, realizando una sustitución de espacio por tiempo para el análisis de los cambios en el COS. Es decir, suponiendo que el stand de vegetación natural tiene hoy las mismas características que tenía el par adyacente antes de ser cultivado. En la zona norte se realizaron muestreos en 3 sitios con stands apareados de selva con plantaciones de pinos (*Pinus taeda*) y en 3 sitios con stands de selva apareados con pasturas C₄ (*Axonopus compressus*). Por otro lado, en la zona sur se tomaron muestras en 3 sitios con stands adyacentes de pastizal natural y plantaciones de pinos (*Pinus elliotti*) y en 3 sitios con stands de pastizal natural con pasturas C₄ (*Brachiaria brizantha*) (Tabla 1 y Figura 1). Por esto a pesar de haberse estudiado 11 sitios, como en el sitio La Península se contaba con tres usos de la tierra, para el análisis de los cambios en los contenidos de COS se evaluaron los cuatro reemplazos de vegetación (ver Figura II 1) con tres replicas verdaderas cada uno. En todos los sitios, las pasturas y los pastizales habían sido pastoreados por el ganado vacuno con un manejo extensivo, con cargas menores a 0,7 EV ha⁻¹.

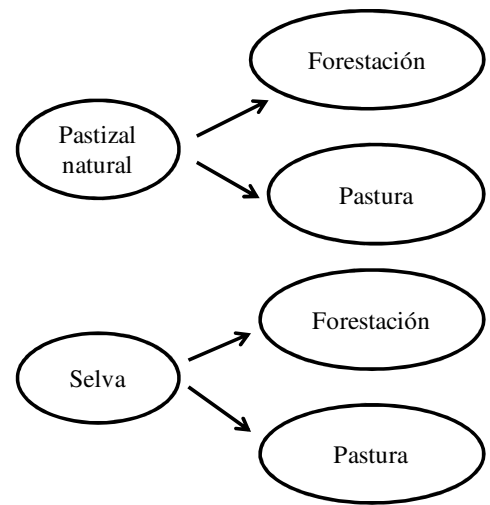


Figura II 1: Reemplazos de vegetación evaluados en el estudio de campo.

Tabla II 2. Características de los sitios de estudio.

Sitio	Latitud- Longitud	Departamento- provincia	Uso de la tierra	Edad de uso (años)	Contenidos de Arcilla+limo (%) ^a
La Península	28°17'11,4" S 55°50'54,6" WO	Santo Tomé (Corrientes)	Pastizal		92,47
			Forestación	15	93,42
			Pastura	15	93,41
Est. Santa Cecilia	27°28'14,9" S 55°41'13,1" WO	Candelaria (Misiones)	Pastizal		89,01
			Forestación	25	88,76
Santo Tomás	27°35'44,8" S 55°57'25,4" WO	Ituzaingó (Corrientes)	Pastizal		95,03
			Forestación	31	94,96
Itambé norte	27°26'56" S 55°59'14,0" WO	Capital (Misiones)	Pastizal		93,65
			Pastura	15	93,76
Est. San Francisco	27°54'59,7" S 56°05'00,7" WO	Santo Tomé (Corrientes)	Pastizal		84,1
			Pastura	15	86,04
Robicué I	26° 05'07,6" S 54° 24' 52,6" W	Iguazú (Misiones)	Selva		97,91
			pastura	25	93,36
Eto. Vilm Ricardo	26° 00' 28,4" S 54°30'40,7" WO	Iguazú (Misiones)	Selva		94,70
			pastura	55	93,38
Robicué II	26° 05'07,6" S 54° 24' 52,6" W	Iguazú (Misiones)	Selva		97,91
			pastura	65	93,74
Campo San Gabriel	26° 01' 55,37" S 54° 33' 25,21" O	Iguazú (Misiones)	Selva		90,80
			forestación	7	88,27
Campo Sajonia	26°01'48,2" S 54°39'24,6" WO	Iguazú (Misiones)	Selva		78,49
			forestación	14	81,95
Eto. La Paulina	26° 1'51.59"S 54°24'30.72"O	Iguazú (Misiones)	Selva		89,12
			forestación	30	89,33

^a valores promedio para 0-30 cm de profundidad.

Se tomaron muestras de suelo, raíces y broza en stands adyacentes de cada agroecosistema y del ecosistema natural, ambos stands separados a una distancia aproximada de 5 metros desde el alambrado, de manera de reducir el efecto de borde. En cada stand se tomaron de cuatro a seis submuestras. Las muestras de suelo se extrajeron hasta el metro de profundidad utilizando un barreno de 2 cm de diámetro, en intervalos de 0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. Las muestras fueron tamizadas con un tamiz de 2 mm y se secaron en estufa a 60 °C. Las fracciones de materia orgánica de suelo fueron determinadas de acuerdo a Cambardella & Elliott (1992). Para ello 10 gr de suelo fueron agitados durante 18 hs en 30 ml

de una solución dispersante de hexametáfosfato de sodio al 5%. El suelo disperso fue tamizado con malla de 53 μ m, lavándose sucesivas veces con agua destilada. El material que quedó sobre el tamiz constituyó la fracción de arena y aquel que atravesó el tamiz, la fracción de arcilla + limo. Ambos, se recolectaron en forma separada en vasos de precipitado y se llevaron a estufa a 60 °C hasta peso constante. Las muestras de la fracción arcilla+limo fueron molidas con un molinillo (IKA, Modelo M20) y la fracción arena fue molida a polvo utilizando un mortero de mano. Las concentraciones de C y N se determinaron con un analizador elemental (Carlo Erba) en el Laboratorio de Isótopos Estables (DEVIL), de la Universidad de Duke, USA. Las concentraciones de C y N de la fracción arena constituyeron el C y N de la materia orgánica particulada (C-MOP y N-MOP) y el C y N presente en la fracción limo+arcilla constituyeron el C y N asociados a la fracción mineral (C-MOAM y N-MOAM). El pH del suelo fue medido en agua destilada (15 gr. de suelo en 30 ml) con un peachímetro (Elliot *et al.*, 1999). Junto con las muestras para C y N se extrajeron cuatro submuestras para densidad aparente (Da) utilizando un cilindro de 6 cm de diámetro, en cada intervalo de profundidad hasta los 30 cm. El valor de Da para cada stand se obtuvo del promedio de las cuatro submuestras. Para las profundidades mayores a 30 cm se tomó la Da de suelos de la zona, asumiendo que no hubo compactación (Morrás & Piccolo, 1998). La similitud de los suelos entre stands y por lo tanto la selección correcta de los sitios de muestreo, fue evaluada en base a la textura del suelo (Tabla II 2), observándose diferencias en los contenidos de arcilla + limo entre stands apareados siempre menores al 5 %.

Se muestrearon raíces y broza en todos los stands. En las forestaciones se tomaron con pala muestras de distintos diámetros de raíces, mientras que en los pastizales y pasturas se tomaron muestras hasta los 30 cm de profundidad en intervalos de 0 a 10, 10 a 20 y 20 a 30 cm, utilizando un calador de 7 cm de diámetro. En cada stand se tomó una muestra de broza compuesta por 3 submuestras, utilizando un aro de 25,5 cm de diámetro. Tanto las muestras de raíces como las de broza fueron secadas en estufa a 60°C durante 24 hs, luego fueron homogeneizadas y molidas con molinillo. Las concentraciones de C y N de las muestras de raíces y broza se determinaron con un analizador elemental (Carlo Erba) en el Laboratorio de Isótopos Estables (DEVIL), de la Universidad de Duke, USA.

Los contenidos de COS y NOS se expresaron en masa equivalente para evitar sobrestimaciones de las reservas de carbono en sitios compactados (Davidson & Ackerman, 1993; Henderson, 1995). Los contenidos de COS (Mg ha^{-1}) para cada fracción de suelo fueron estimados mediante la siguiente ecuación:

$$\text{COS} = \frac{\text{SFR} \cdot \text{CFR} \cdot \text{Da} \cdot \text{Z} \cdot 100}{\text{SI}} \quad (\text{II- 2})$$

donde: SFR es el peso (g) de la fracción granulométrica (arena o arcilla+limo), CFR es el porcentaje de C para cada fracción, Da es la densidad aparente (Mg m^{-3}), Z es la profundidad corregida (m) y SI es el peso del suelo total, previo al fraccionamiento (g) (Sollins *et al.*, 1999; Solomon *et al.*, 2002). De modo de aislar el efecto de la compactación del suelo de la cantidad de carbono a cada profundidad del perfil, se realizó una corrección de la profundidad de los sistemas modificados (pastura y forestación), utilizando la ecuación:

$$Z = \left(\frac{\text{DaSI}}{\text{DaSO}} \right) \cdot X \quad (\text{II- 3})$$

donde DaSI es la densidad aparente (Mg m^{-3}) del sistema implantado (forestación o pastura), DaSO es la densidad aparente (Mg m^{-3}) del sistema original (pastizal o selva) y X es la profundidad de muestreo (m) (Davidson & Ackerman, 1993; Solomon *et al.*, 2002).

2.3. Análisis estadísticos

En la revisión bibliográfica regional, se analizó la influencia de diferentes factores (PMA, TMA y edad de la plantación) sobre los cambios en los contenidos de COS ocurridos luego de implantar forestaciones y pasturas mediante regresiones simples y múltiples entre dichos factores y el porcentaje de cambio en el contenido de COS. Los datos obtenidos en el experimento de campo se evaluaron mediante un análisis de varianza con medidas repetidas para analizar la variación de los contenidos de COS, NOS y la relación C/N con la profundidad entre los pares PN-PI, PN-FI, S-PI, S-FI. Los sitios se agruparon según el uso de la tierra (tres sitios de pastura y tres de forestación para cada zona), la profundidad y las dos fracciones de la materia orgánica de suelo. Las variables explicativas fueron el uso actual (PI y FI) y su antecesor natural (PN y S). La variable de respuesta fue el contenido de COS, NOS y la relación C/N. Se incluyó en el modelo una variable aleatoria “sitio”, (equivalente a un bloque), para considerar las observaciones apareadas con diferente uso. Se utilizó un modelo mixto con medidas repetidas para modelar la estructura de covarianza entre las mediciones realizadas a distintas profundidades en una misma transición de uso del suelo. La estructura de covarianza entre las profundidades del suelo seleccionada fue *spacial power*, que permite definir intervalos desiguales entre profundidades sucesivas (SAS, 1999). Para corregir los grados de libertad en el denominador se utilizó la corrección Kenward-Roger (Spilke *et al.*, 2005). Finalmente, la relación C/N de la biomasa vegetal de los distintos tratamientos se comparó mediante un ANOVA. En todos los casos se señalan las diferencias significativas usando la siguiente nomenclatura estadística: * = $p < 0,1$, ** = $p < 0,05$, *** = $p < 0,01$.

3. Resultados

3.1 Revisión bibliográfica sobre los cambios en los contenidos de COS a nivel regional

Los cambios en los contenidos de COS en superficie (0-20cm) ocasionados por la implantación de forestaciones o pasturas, variaron en función de la precipitación media anual (PMA) y de la edad de implantación, pero no con la temperatura media anual (TMA) de los sitios. Contrario a lo esperado, los efectos de las forestaciones o pasturas sobre los contenidos superficiales de COS no variaron según la vegetación natural de partida. Por esto, se analizaron los efectos de las pasturas o forestaciones sobre el COS juntando los diferentes orígenes encontrados en la literatura (selva, pastizal o cerrado).

Los cambios de COS estuvieron negativamente asociados con la PMA en las forestaciones pero positivamente en las pasturas. Todas las plantaciones forestales perdieron C cuando se ubicaron en sitios donde la PMA fue superior a 1200 mm. Los cambios en los contenidos de COS por efecto de las pasturas tuvieron una relación positiva con la precipitación, sin embargo hubo menor grado de asociación que con las forestaciones. En pasturas hubo pocos sitios que perdieron C al considerar los primeros 20 cm del perfil de suelo y, si bien no hubo sitios evaluados por debajo de los 1500 mm de PMA, se observó que a partir de precipitaciones entre 1500 a 1600 mm los cambios en el COS por efecto de las pasturas comienzan a ser positivos.

Tanto en forestaciones como en pasturas los cambios en los contenidos de COS se asociaron positivamente con la edad de implantación (Fig. II 2, b y d). Todas las forestaciones menores a 20 años perdieron C, mientras que a partir de los 20 a 30 años de edad comenzaron a incrementar los niveles de COS respecto a su antecesor nativo (independientemente del tipo de vegetación original). En las pasturas se observó que en general los niveles de COS aumentan incluso en etapas tempranas luego del remplazo de vegetación (Fig. II 2d). La pendiente de la recta entre edad y el porcentaje de cambio en el COS en las pasturas fue de 0,7 % por año mientras que en las forestaciones fue de 1,4 lo cual sugiere un mayor efecto de la edad en las forestaciones.

La PMA y la edad en forma conjunta explicaron más del 50 % de los cambios en los contenidos de COS al forestar o implantar pasturas (Tabla II 3). Respecto a la regresión simple, éste nuevo análisis cambia las edades a las cuales los sistemas recuperan los niveles iniciales de COS, ya que tiene en cuenta el factor PMA. Considerando ambos factores entonces, es posible inferir la edad a la cual el sistema alcanza a recuperar los niveles de COS original para un determinado nivel de PMA (Figura II 3). Así por ejemplo, para la isohieta de 1000 mm, las forestaciones recuperan los niveles de COS iniciales cerca los 20 años desde la implantación, mientras que para la isohieta de 2200 mm lo hacen alrededor de

los 60 años. Para las pasturas en cambio, se puede ver que para la isoyeta de 1400 mm los niveles de COS iniciales se recuperan alrededor de los 20 años desde la implantación.

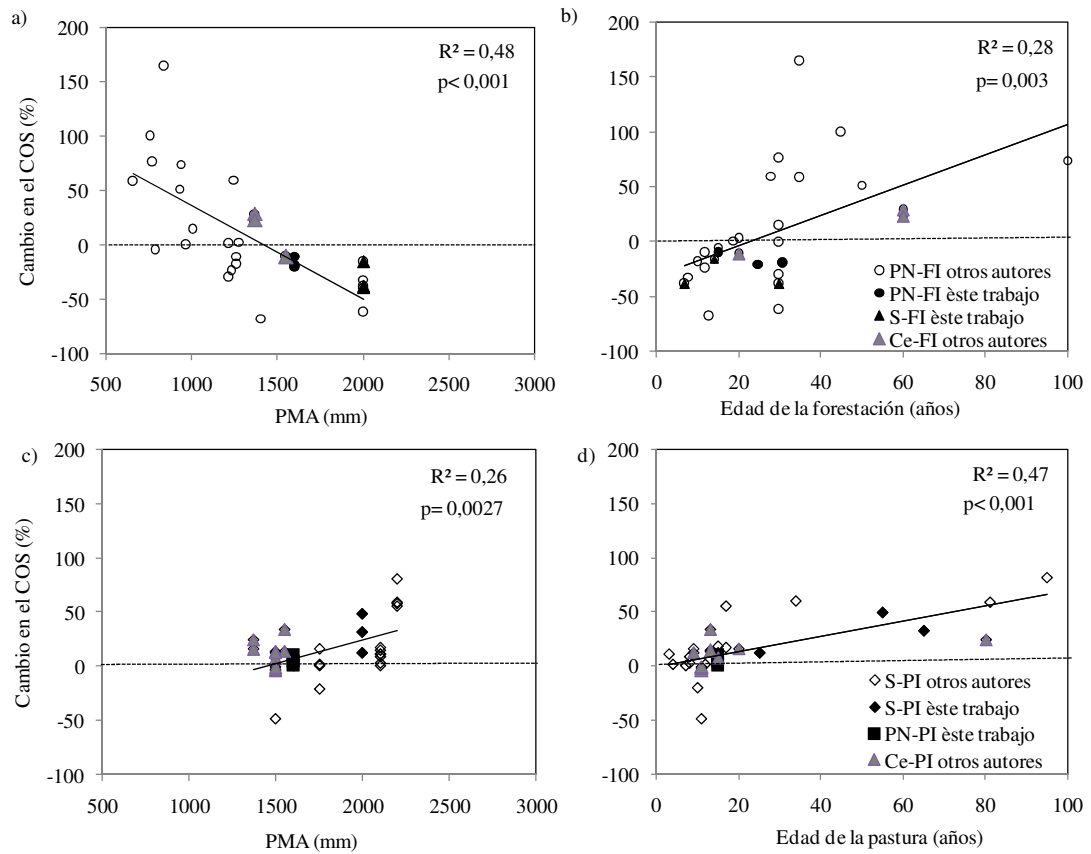


Figura II 2. Relación entre los cambios en los contenidos de COS con (a y b) la precipitación media anual (PMA) y (c y d) la edad de la plantación de las forestaciones o pasturas, en los primeros 20 cm de suelo. PN es pastizal natural, S es selva, Ce es cerrado, PI es pasturas implantadas FI forestaciones implantadas.

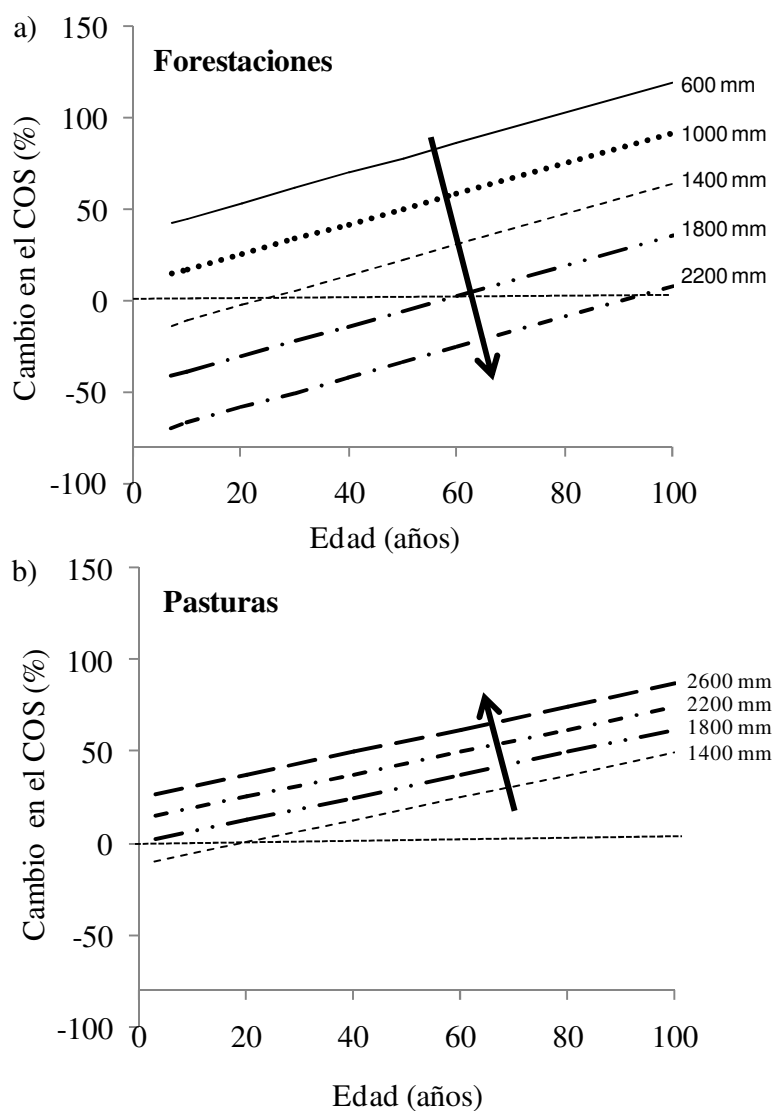


Figura II 3. Modelo de regresión múltiple entre el efecto de la edad de implantación de (a) forestaciones y (b) pasturas megatèrmicas y los cambios de los contenidos de COS, a diferentes niveles de precipitación media anual (PMA). Las flechas indican el sentido en que aumentan las isoyetas de PMA.

Tabla II 3. Parámetros de la regresión de los efectos conjuntos de la edad y la PMA en los cambios de los contenidos de COS en forestaciones y pasturas.

Sistema	VARIABLES	Coeficientes	P
Forestaciones	Intercepta	78,74	0,013
	Edad	0,83	0,032
	PMA	-0,07	<0,001
	R ² aj	0,54	<0,001
Pasturas	Intercepta	-55,08	0,005
	Edad	0,62	<0,001
	PMA	0,03	0,005
	R ² aj	0,57	<0,001

3.2 Experimentos detallados realizados en el campo

En concordancia con la revisión regional, tanto en la selva como en el pastizal los niveles de COS y NOS en el primer metro del suelo disminuyeron luego de la implantación de las forestaciones, ya que los sitios estudiados tenían menos de 35 años de edad y la PMA era mayor a 1600 mm (Tabla II 4). A diferencia de la revisión regional, las pérdidas de COS y NOS fueron mayores en las forestaciones que provenían de selva respecto a las que provenían de pastizal natural. En ambos sistemas las principales pérdidas de COS ocurrieron en la fracción MOAM (Fig II 4). Cuando las forestaciones remplazaron pastizales no se produjeron grandes cambios en la MOP, mientras que cuando remplazaron selvas la MOP disminuyó a la mitad aproximadamente (54% de C-MOP y el 63% de N-MOP, ver Tabla II 4), aunque los cambios fueron significativos solo en superficie (Figura II 4). Considerando un metro de suelo, las pérdidas de MOAM fueron en promedio de un 12 % en el C-MOAM y de un 9% en el N-MOAM (Tabla II 4) cuando se partió de pastizal, y de un 14% en el C-MOAM y de un 19 % en el N-MOAM cuando se partió de selva. Comparando ambas zonas, los contenidos totales de C-MOP previos a la forestación fueron el doble cuando el antecesor fue selva (8 Mg ha⁻¹ en el pastizal vs 17 Mg ha⁻¹ en la selva), mientras que los contenidos de C-MOAM fueron similares (~160 Mg ha⁻¹) bajo ambos antecesores. En el N-MOP las diferencias fueron aún superiores entre ambos orígenes (cambios positivos de 0,9 Kg.ha⁻¹.año⁻¹ en el sur cuando se partió de pastizal y pérdidas de 39 Kg.ha⁻¹.año⁻¹ en el norte, p<0,01, cuando se partió de selva). Las forestaciones tendieron a disminuir la C/N del suelo en la fracción MOP cuando fueron implantadas sobre pastizales y a incrementarla cuando fueron implantadas sobre selva. Sin embargo estas tendencias sólo fueron significativas en superficie y en los sitios de selva. Si bien la C/N de la fracción MOAM sufrió cambios similares (Tabla II 4), los mismos fueron de menor magnitud y sólo significativos en superficie y en sitios provenientes de selva (Figura II 4).

Como era esperado en base a la revisión regional las pasturas tendieron a incrementar los contenidos de COS y NOS en los primeros cm del suelo al reemplazar tanto a los pastizales como a la selva. Sin embargo, y contrario a lo esperado disminuyeron los contenidos de COS y NOS en profundidad en los sitios que provenían de selva. En términos generales, cuando las pasturas reemplazaron a los pastizales los contenidos de COS y NOS se mantuvieron en niveles similares, observándose una leve tendencia al aumento del COS (Tabla II 4), que fue significativa solo en la fracción C-MOP y en los primeros 5 cm de suelo (Figura II 5). Cuando las pasturas se implantaron sobre sitios de selva, el COS aumentó en superficie pero disminuyó por debajo de los 30 cm, principalmente en la fracción MOAM (Figura II 5). Estos cambios se contrarrestaron dentro del primer metro de suelo y por lo tanto los contenidos de COS se mantuvieron en niveles similares. Los cambios en el NOS siguieron la misma tendencia que en el COS, sin embargo los incrementos en el NOS fueron menores proporcionalmente a los que se dieron en el COS, tendiendo a incrementar la C/N de la MOP bajo pasturas respecto a la C/N de ambos sistemas naturales originales (Figura II 5 y Tabla II 4).

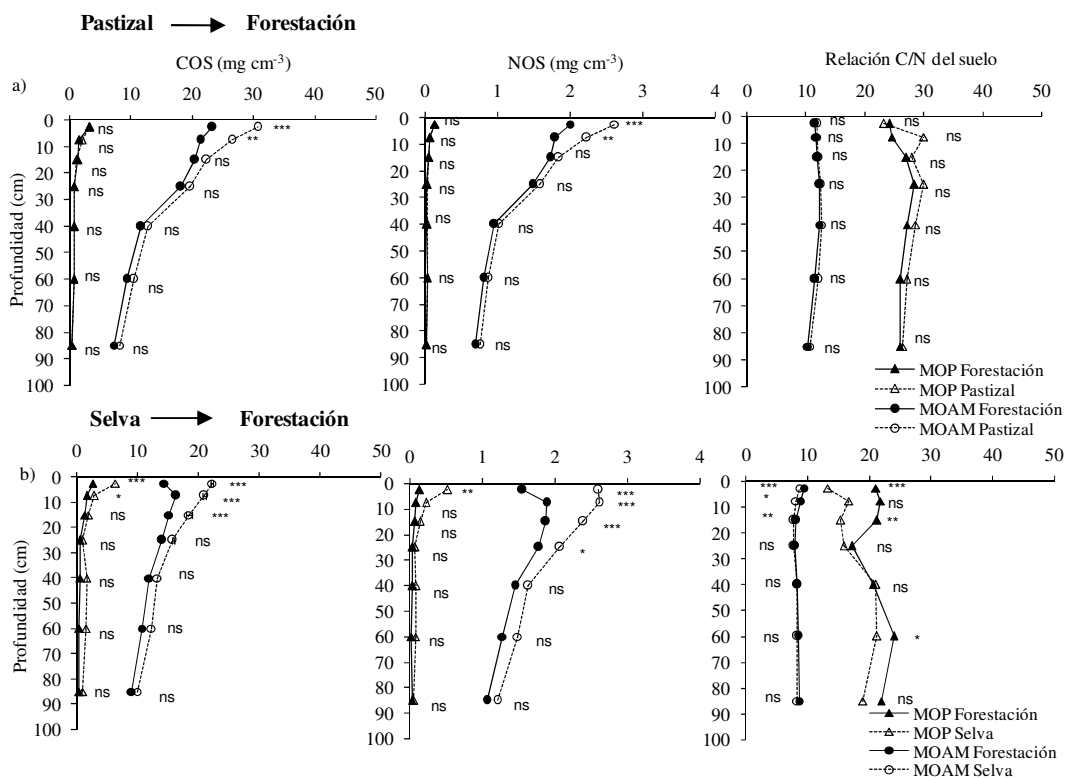


Figura II 4.Contenidos de carbono, nitrógeno y relación C:N, en dos fracciones de la materia orgánica (MOP y MOAM) para diferentes profundidades del perfil de suelo y en stands adyacentes de a) pastizal-forestación (n=3) y b) selva- forestación (n=3). Las medias de stands adyacentes fueron comparadas para cada intervalo de profundidad utilizando un modelo mixto (ver M&M). Los asteriscos indican los niveles de significancia estadística: * = p<0,1, ** = p<0,05, ***p<0,01

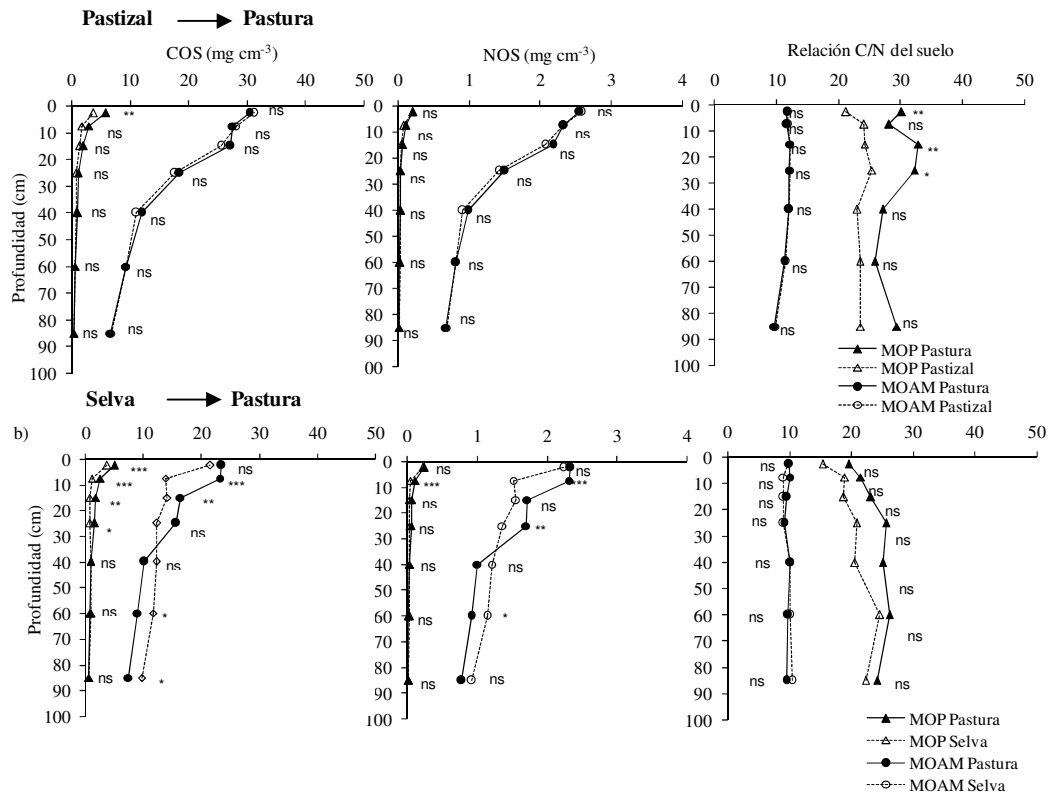


Figura II 5.Contenidos de carbono, nitrógeno y relación C:N, en dos fracciones de la materia orgánica (MOP y MOAM) para diferentes profundidades del perfil de suelo y en stands adyacentes de a) pastizal-pastura ($n=3$) y b) selva- pastura ($n=3$). Las medias de stands adyacentes fueron comparadas para cada intervalo de profundidad utilizando un modelo mixto (ver M&M). Los asteriscos indican los niveles de significancia estadística: * = $p<0,1$, ** = $p<0,05$, *** $p<0,01$

Tabla II 4. Contenidos de carbono y nitrógeno bajo distintos usos, en el primer metro de suelo.

	Sistema natural original	Forestación	Diferencia	Tasa de cambio (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Sistema natural Original	Pastura	Diferencia	Tasa de cambio (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)
Origen Pastizal								
C-MOP(Mg ha ⁻¹)	8,18	8,01	-0,17 ns	0,003 ns	9,35	12,27	2,92 ns	0,194 ns
C-MOAM (Mg ha ⁻¹)	164	145	-18,9 **	-0,789**	157	159	1,98 ns	0,132 ns
COS (Mg ha ⁻¹)	172	153	-19,0*	-0,786*	166	171	4,89 ns	0,326 ns
N-MOP(Mg ha ⁻¹)	0,30	0,32	0,02 ns	0,001 ns	0,45	0,47	0,02 ns	0,001 ns
N-MOAM (Mg ha ⁻¹)	13,7	12,4	-1,3 *	-0,051 *	13,4	13,6	0,2 ns	0,013 ns
NOS (Mg ha ⁻¹)	13,9	12,7	-1,2 *	-0,050 *	13,9	14,1	0,2 ns	0,014 ns
C:N- MOP	26,5	24,3	-2,22 ns		23,6	29,4	5,80 ns	
C:N-MOAM	12,1	11,9	-0,17 ns		11,6	11,5	-0,15 ns	
C:N MOS	13,1	12,8	-0,22 ns		12,3	12,7	0,44 ns	
Origen Selva								
C-MOP(Mg ha ⁻¹)	17,5	8,1	-9,5 ns	-0,592 ns	7,5	9,7	2,2 ns	0,065 ns
C-MOAM (Mg ha ⁻¹)	163	140	-23 **	-1,975 **	134	124	-10 ns	-0,129 ns
COS (Mg ha ⁻¹)	181	148	-32 *	-2,567*	142	134	-7,8 ns	-0,064 ns
N-MOP(Mg ha ⁻¹)	1,03	0,38	-0,65 ns	-0,039 ns	0,34	0,40	0,06 ns	0,002 ns
N-MOAM (Mg ha ⁻¹)	20,0	16,7	-3,3 **	-0,270 **	13,6	12,8	-0,84 ns	-0,011 ns
NOS (Mg ha ⁻¹)	21,5	17,6	-4,0 **	-0,309 **	13,9	13,2	-0,8 ns	-0,009 ns
C:N- MOP	17,4	21,1	3,64 ns		20,2	23,6	3,42 ns	
C:N-MOAM	8,15	8,51	0,37*		9,63	9,73	0,10 ns	
C:N MOS	9,03	9,20	0,17 ns		10,2	10,7	0,47 ns	

Finalmente, la relación C/N de las raíces y de la broza tendió a subir en la mayoría de los reemplazos de vegetación, excepto en las raíces cuando se reemplazó al pastizal nativo por forestaciones (Tabla II 5). En la zona norte, tanto las pasturas como las forestaciones presentaron una mayor relación C/N en las raíces que en la selva a la cual reemplazaron. En el sur, solo la C/N de las raíces de la pastura fue significativamente superior a la del pastizal, mientras que la C/N de la raíz de la forestación fue inferior a la del pastizal. Si bien la C/N de la broza tendió a subir en todos los reemplazos, sólo fue significativa cuando la selva fue reemplazada por forestaciones. A su vez, la C/N en las raíces de pasturas fue siempre superior a la de las forestaciones, independientemente del ecosistema original que reemplazaban. Por el contrario, a relación C/N de la broza de ambos agroecosistemas fue siempre similar.

Tabla II 5. Relación C/N de broza y raíz^a

Zona	Ecosistema	C/N Raíz	C/N Broza
Norte	Selva	29,2 a	17,5 a
	Forestación (<i>Pinus taeda</i>)	37,3 a	42,6 b
	Pastura (<i>Axonopus compressus</i>)	67,8 bc	30,8 ab
Sur	Pastizal	93,3 c	40,2 ab
	Forestación (<i>Pinus ellioti</i>)	55,8 ab	50,7 b
	Pastura (<i>Brachiaria brizantha</i>)	142 d	49,5 b

^a Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre la C/N de la raíz o de la broza de los ecosistemas.

4. Discusión

Los resultados muestran que los cambios superficiales en los contenidos de COS observados luego de la implantación de forestaciones y pasturas varían con la PMA y la edad de la plantación, posiblemente debido a alteraciones en las entradas o salidas de C y N al suelo a lo largo de estos gradientes. En el caso de las forestaciones, la tendencia a ganar COS en suelos de zonas áridas y a perder COS en suelos de zonas húmedas no se modificó al adicionar al análisis sitios de diferente tipo de vegetación natural original. Algunos trabajos sugieren que el NOS es el principal control de las pérdidas de COS, tendiendo a mantener la relación C/N (Kirschbaum *et al.*, 2008b). De modo tal que en zonas más húmedas las pérdidas por mineralización y lixiviado de N limitan la acumulación de COS (Kirschbaum *et al.*, 2008b). El NOS presente en las fracciones más lábiles (N-MOP) puede ser fácilmente mineralizado (Alvarez & Alvarez, 2000), y por consiguiente, es susceptible a perderse por lixiviación. En concordancia con esta hipótesis, nuestros resultados mostraron una disminución del C-MOP y del N-MOP, e incrementos en la C/N de la MOP en forestaciones sobre selva. Sin embargo, no observamos esta misma tendencia en

forestaciones establecidas sobre pastizal. Estas diferencias entre zonas se pueden atribuir a la mayor precipitación de la zona norte (selva) que podría determinar una mayor lixiviación de nitrógeno.

Además del N, cambios relativos en las entradas de C podrían explicar los cambios en el COS ocurridos luego de la implantación de forestaciones a diferentes niveles de PMA. Es probable que en sistemas naturales de zonas áridas el ingreso de C al suelo sea menor que en zonas húmedas ya que la productividad de los sistemas naturales se incrementa con la PMA (Burke *et al.*, 1997; Paruelo *et al.*, 1999). Eso haría que en zonas áridas la productividad de la vegetación nueva y por ende los ingresos de C al suelo, sean en general muy superiores a los de la vegetación nativa, mientras que en las zonas húmedas esta diferencia es menor. En éste sentido podríamos sugerir que la diferencia entre los ingresos de C entre el sistema nativo y el nuevo sistema implantado están controlando los cambios en el COS. En otras palabras, los niveles iniciales de COS varían a lo largo del gradiente de PMA, ya que están determinados en parte por la productividad de la vegetación nativa, y el cambio relativo en productividad de la vegetación nueva determinara el balance neto del COS.

Los incrementos de COS observados al aumentar la edad de las forestaciones podrían atribuirse tanto a incrementos de los ingresos y/o a disminuciones de los egresos de C. En la literatura, varios autores han observado al analizar distintos estudios conjuntamente una tendencia positiva en el COS a edades crecientes de las plantaciones y han observado balances positivos alrededor de los 30 años (Lugo & Brown, 1993; Guo & Gifford, 2002; Paul *et al.*, 2002). Aproximadamente a esa edad, diversos trabajos han observado que las plantaciones de pino llegan a un pico en la productividad aérea (PPNA) y luego la disminuyen, particionando más C a raíces (Gholz & Fisher, 1982; Gower *et al.*, 1996; Ryan *et al.*, 1997). Por otra parte, durante las etapas iniciales del crecimiento de las plantaciones forestales, la PPN es baja y además el destino principal de la PPN es su acumulación en biomasa de ramas y troncos y en menor medida en las hojas y en la broza sobre el suelo (Gholz & Fisher, 1982), lo cual disminuye la cantidad de C que ingresa al suelo. A medida que la plantación forestal madura (y si no es talada) la PPN aumenta y una mayor proporción de su PPN ingresa al suelo debido a la menor acumulación de biomasa en troncos y a una elevada producción de hojas y raíces. Por otro lado también es posible que los egresos de COS disminuyan a edades crecientes desde la implantación, ya que el microclima generado por la cobertura vegetal de forestaciones adultas (más sombra y menor disponibilidad hídrica), genera condiciones de menor descomposición respecto a forestaciones jóvenes donde el suelo está más descubierto. Sin embargo, la cuantificación de la importancia relativa de cada uno de estos mecanismos en la acumulación de COS requiere de futuras investigaciones.

Los resultados obtenidos sugieren que en la gran mayoría de los casos las pasturas incrementan los contenidos de COS superficiales entre los 1500 y 2500 mm de PMA, independientemente del tipo de vegetación que remplazan. Sin embargo, Guo and Gifford (2002) observaron, en una revisión global de los efectos de la implantación de pasturas, que

entre los 2000 y 3000 mm las pasturas podrían disminuir los contenidos de COS con respecto a la selva que replazan. La correlación positiva de los cambios en COS con la precipitación encontrada en nuestra revisión regional podría estar dada por un incremento en la productividad de la pastura con la PMA (Le Houerou & Hoste, 1977), suponiendo que la partición a raíces en la pastura no cambia, y por ende podríamos sugerir que a mayor productividad, los ingresos de C al suelo serán mayores. Trumbore *et al.* (2006) observaron no sólo mayor cantidad de raíces en los primeros 10 cm de profundidad, sino también una producción de raíces finas superior en pastura respecto a selva ($16\text{-}53\text{ g C m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ para selva y $25\text{-}91\text{ g C m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ para pastura). Cambios en la calidad del material vegetal incorporado al suelo también podrían explicar en parte las ganancias de carbono observadas bajo pasturas. Tanto en la transición pastizal-pastura o selva-pastura la C/N de la vegetación aumenta notablemente y por ende la C/N de la fracción MOP, especialmente en superficie.

Si bien las pasturas incrementaron los contenidos de COS en la mayoría de los casos estudiados, los estudios de campo realizados en esta tesis muestran que las pasturas podrían perder COS en profundidad al implantarse sobre sitios de selva. Posiblemente diferencias en la partición de la productividad a raíces, sumado a un menor ciclado de la MOS en profundidad, hayan determinado disminuciones de COS y NOS por debajo de los 30 cm en pasturas implantadas sobre selva. En concordancia con nuestros resultados, los escasos trabajos que han evaluado los contenidos de COS hasta el metro de profundidad tampoco encontraron diferencias entre sitios de pastura y selva (Koutika *et al.*, 1997; Roscoe *et al.*, 2001; Richards *et al.*, 2007). En contraposición, Fisher *et al.* (1994) sugieren que la alta producción de raíces en profundidad de las pasturas aumentaría la acumulación de COS bajo pasturas comparadas con sabanas. Estas tendencias contradictorias por debajo de los 20-30 cm podrían estar asociadas a un menor ciclado de la MO por un incremento en la protección por parte de las arcillas (Paul *et al.*, 1997; Jobbagy & Jackson, 2000; Trumbore, 2000), o bien a una diferencia entre la producción subterránea y la profundidad de raíces en diferentes especies de pasturas.

Finalmente, nuestros análisis detallados a campo sugieren que las ganancias de COS ocurridas al inicio de la implantación de las pasturas están asociadas a cambios en las fracciones lábiles del COS (o sea la MOP), mientras que posteriores incrementos podrían asociarse a la estabilización del C en fracciones más recalcitrantes (MOAM). (Cerri *et al.*, 1991) observaron en el Amazonas que las pérdidas iniciales de COS ocasionadas por la implantación de la pastura lograban recuperarse en aproximadamente 8 años. Diversos trabajos han observado incrementos en el COS con la edad de la pastura (Feigl *et al.*, 1995; Morães *et al.*, 1996; Koutika *et al.*, 1997; Cerri *et al.*, 2004; Desjardins *et al.*, 2004; Lisboa *et al.*, 2009), sin embargo la causa de ésta tendencia no ha sido dilucidada aún. Nuestros resultados sugieren que la acumulación de COS a largo plazo ocurrió en la fracción MOAM como se observa en las pasturas más antiguas estudiadas (60 y 65 años). Como, esto sitios se encontraban ambos en la zona Norte donde el antecesor es Selva no podemos separar el efecto de la vegetación antecesora sobre la acumulación de C-MOAM. Sin embargo, se podría pensar que las pasturas rápidamente llegan a un equilibrio entre los ingresos y

egresos de C en las fracciones más lábiles del COS, mientras que en las fracciones más recalcitrantes el C podría seguir acumulándose a mayor edad de la pastura.

5. Conclusiones

La precipitación y la edad de implantación explicaron en más del 50% los cambios ocurridos en los contenidos de COS en superficie por efecto de la implantación de forestaciones o pasturas en la región, independientemente del sistema natural original. En general las pasturas incrementaron los niveles de COS en superficie en todo el gradiente de PMA analizado (1500 a 2500 mm), mientras que los cambios del COS en profundidad estarían determinados por el tipo de vegetación natural original que remplazan. Por otro lado, las forestaciones aumentaron los niveles de COS en sitios áridos pero los disminuyeron en sitios húmedos. Sin embargo, las forestaciones recuperaron los niveles iniciales de COS a largo plazo, incluso en los sitios más húmedos, siempre considerando situaciones en donde las forestaciones no fueron cosechadas. Las pérdidas ocurridas al forestar ocurrieron principalmente en la fracción MOAM la cual constituyó cerca del 90 % del COS total.

Los resultados obtenidos en esta tesis son de suma utilidad para establecer recomendaciones de manejo sustentable según zona, especialmente en las plantaciones forestales, donde la PMA define ampliamente los cambios en el COS. Así, en forestaciones de zonas húmedas, donde las precipitaciones ascienden a 1400 mm, sería conveniente esperar al menos 20 años para lograr balances positivos en los niveles de COS. Mientras que en zonas áridas, si bien los niveles de COS siempre aumentan respecto al antecesor nativo, sería importante evaluar el impacto de las forestaciones sobre otras funciones ecosistémicas, como por ejemplo en la utilización del agua. Por otro lado, si bien al implantar pasturas el COS siempre aumenta en los horizontes superficiales, su balance en profundidad está fuertemente afectado por la vegetación original que es remplazada y su distribución vertical de raíces, lo cual podría determinar pérdidas de COS al remplazar selvas.

Capítulo III. Ingresos y egresos de C al suelo, productividad aérea y subterránea: sus efectos sobre el carbono orgánico del suelo luego de distintos cambios en el uso de la tierra

1. Introducción

Los cambios en el carbono orgánico de suelo COS ocurridos luego de un cambio en el uso de la tierra se deben exclusivamente a modificaciones en el balance entre ingresos y egresos de C al suelo (Amundson, 2001). Diversos trabajos intentan cuantificar los cambios en las reservas de COS al modificar los ecosistemas naturales y describen la influencia de distintos factores ambientales en la tasa de mineralización (k) del COS que determina los egresos (E) de COS. Por ejemplo, se ha observado que suelos de climas tropicales y subtropicales presentan mayor k respecto a suelos de climas templados, en parte debido a las condiciones de mayor temperatura y humedad, pero también debido a una diferencia en la mineralogía del suelo (Wattel-Koekkoek *et al.*, 2003). En este sentido, Feller & Beare (1997) y Giardina *et al.* (2001) encontraron que en similares condiciones climáticas, suelos de textura gruesa presentan mayor k que suelos de textura fina. A su vez, cambios en las prácticas de manejo también afectan las tasas de mineralización y los egresos de COS. Por ejemplo, los suelos bajo labranza convencional en general presentan mayor mineralización respecto a aquellos bajo siembra directa (Six *et al.*, 1999; Balesdent *et al.*, 2000). Por otra parte, si el cambio en el uso de la tierra implica cambios en la productividad de la vegetación nueva respecto a la vegetación original, es probable que existan cambios en la tasa de formación de C nuevo y por lo tanto en los ingresos (I) de C al suelo. Podríamos decir entonces que cambios positivos en los contenidos de COS ocurridos luego de un cambio en el uso de la tierra, podrían ser atribuidos a una disminución de los egresos de COS, pero también a un incremento en los ingresos de COS o a cambios relativos en ambos flujos que resulten en un incremento de COS. En el mismo sentido disminuciones en el COS podrían deberse tanto a un incremento en los egresos y/o a una disminución de los ingresos de COS.

La productividad primaria neta (PPN) puede variar significativamente entre ecosistemas, pero también la proporción de ésta que es destinada a órganos subterráneos o aéreos. La relación entre la productividad primaria neta subterránea y la aérea (PPNS/PPNA) varía según las condiciones climáticas y ambientales, pero está fuertemente determinada por el tipo de vegetación. En general la fracción de la PPN destinada a raíces es mayor en sistemas dominados por herbáceas que leñosas y perennes que anuales (Lauenroth & Gill, 2003; Zhou & Luo, 2008). Así, según una revisión bibliográfica realizada por Ruimy *et al.* (1994) esta relación puede variar de 0,22 a 1,7 en coníferas y de 0,7 a 5,8 en pastizales tropicales y templados. Rangos más estrechos se han encontrado para un mismo bioma, como ser la selva Amazónica brasilera en donde la razón PPNS/PPNA puede variar entre 0,26 a 0,38 (Yadvinder *et al.*, 2009). Si bien la PPN representa las ganancias totales de C del ecosistema, las variaciones en la razón PPNS/PPNA pueden explicar cómo al remplazar un ecosistema por otro con similar PPN, se pueden igualmente alterar los ingresos de C al suelo y afectar las reservas de COS (Guo *et al.*, 2007).

Los cambios en los contenidos de COS ocasionados por un cambio en el uso de la tierra pueden ocurrir de diferente manera en las distintas fracciones de la materia orgánica del suelo (Figura III 1). Con el fin de estudiar los procesos que afectan la mineralización de la MOS, se han definido diferentes fracciones de la MOS con distinta tasa y grado de descomposición (Bernoux *et al.*, 1998; Paul *et al.*, 1999; Giardina & Ryan, 2000; Davidson & Janssens, 2006). La fracción lábil, llamada materia orgánica particulada (MOP) o fracción liviana (FL) según el método de separación usado, representa a la MOS que no está acomplejada a la fracción mineral del suelo, contiene una alta relación C/N y se asemeja al material vegetal que ingresa al suelo (Golchin *et al.*, 1994a; Golchin *et al.*, 1994b). Al ser una fracción lábil tiene una tasa de mineralización (k) elevada y es una fracción altamente sensible a los cambios en el uso de la tierra, capaz de reflejar en el corto plazo la dinámica de los ingresos y egresos del C al suelo (Christensen, 1996). Sin embargo, otros trabajos han mostrado que cambios en el uso de la tierra también pueden modificar las fracciones más recalcitrantes del COS, incluso en intervalos de tiempo relativamente cortos (10 años) (Lisboa *et al.*, 2009; Piñeiro *et al.*, 2009). En este sentido, Richards *et al.* (2007) comparó pasturas y forestaciones de pino y observó que los ingresos de C en la FL eran similares en ambos usos, sin embargo el ingreso de C a fracciones más estables era menor en pino respecto a pastura y a su antecesor nativo. Existen evidencias entonces de que los cambios en el uso de la tierra pueden afectar ambas fracciones de la materia orgánica, pero no existe aún un consenso sobre cuales serían las fracciones más afectadas.

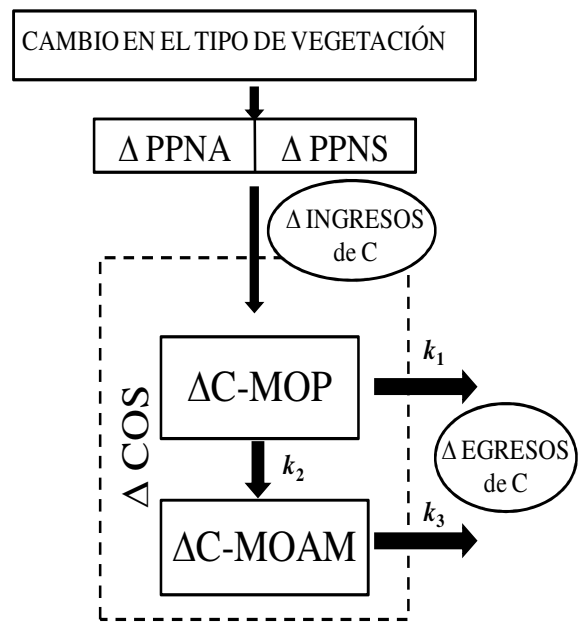


Figura III 1. Esquema representando los flujos que afectan directamente los cambios en el COS luego de un cambio en el tipo de vegetación. Los diferentes k (1, 2 y 3) representan las tasas de mineralización del C en las distintas fracciones del COS.

Cuando se dan reemplazos de vegetación con diferentes metabolismos fotosintéticos, es decir especies C_3 por especies C_4 , o viceversa, es posible determinar la proporción de COS derivado de cada tipo de vegetación utilizando isótopos estables de C. Debido a que las especies C_3 y C_4 presentan relaciones isotópicas muy distintas (las plantas C_3 presentan relaciones de $\delta^{13}C \approx -26 \text{ ‰}$ y las C_4 de $\delta^{13}C \approx -12 \text{ ‰}$), la MOS formada a partir de los residuos de una planta C_3 tendrá una relación isotópica cercana a -26, mientras que la materia orgánica formada a partir de residuos de plantas C_4 tendrá valores cercanos a -12. De esta manera, usando modelos de mezclado isotópico es posible diferenciar que

proporción de la MOS se deriva de cada tipo de vegetación (C_3 o C_4) (Balesdent & Mariotti, 1987). Diversos trabajos han utilizado isótopos estables para estimar la tasa de mineralización de la materia orgánica del suelo (k) y el tiempo medio de residencia (TMR) en distintos suelos y usos de la tierra (Balesdent & Mariotti, 1996; Koutika *et al.*, 1997; Bernoux *et al.*, 1998; Amundson & Baisden, 2001; Paul *et al.*, 2008). Por ejemplo, en reemplazos de selva por pasturas, Lisboa *et al.* (2009) determinaron el TMR y el k para diferentes fracciones de la MOS, de modo de evaluar la importancia de cada fracción en la estabilización del COS. En esta misma transición de uso, Paul *et al.* (2008) observaron que la mineralogía de los suelos influía en el TMR. Si bien existen muchos trabajos que han estimado la cantidad de C derivado de la vegetación nueva, muy pocos han realizado estimaciones de los ingresos de C al suelo luego de un cambio en el uso de la tierra (Jobbagy *et al.*, 2006). Este último caso considera además del C derivado de la vegetación actual, el C que ingresó al suelo y generó un cambio en la señal isotópica y luego se perdió por descomposición (mineralización). De esta manera es posible conocer no sólo el C que se descompone de la MOS nativa, sino también gran parte del C que se descompone de la MOS formada luego del cambio de vegetación.

La mayoría de las técnicas de manejo destinadas a incrementar los contenidos de COS apuntan a reducir los egresos de C, sin embargo es probable que los ingresos de C al suelo presenten igual o mayor relevancia. En este sentido, la siembra directa de cultivos agrícolas que elimina los laboreos y por ende disminuye los egresos de carbono producidos por la oxidación de la materia orgánica, es una técnica de manejo destinada a reducir las pérdidas de COS. Sin embargo, si bien esta técnica ha contribuido a reducir las pérdidas por erosión, a incrementar la estabilidad de agregados y a reducir las pérdidas de C por mineralización, algunos trabajos señalan que no produce aumentos de la materia orgánica del suelo (Angers & Eriksen-Hamel, 2008). Esto podría deberse al escaso impacto de esta técnica en los ingresos de C al suelo, ya que son similares a los de sistemas bajo labranza convencional (Six *et al.*, 1999; Six *et al.*, 2002a). Determinar la relevancia de los ingresos y los egresos de C en la formación de COS sería entonces muy relevante para diseñar tecnologías de manejo que aumenten los contenidos de COS. Este capítulo tiene como objetivo: 1) evaluar la importancia relativa de los ingresos (I) y egresos (E) de C al suelo para la formación del COS total y en la fracción MOP (C-MOP); y 2) determinar la relación existente entre los cambios ocurridos en la productividad primaria de la vegetación luego de un cambio de uso, con los cambios ocurridos en los contenidos de COS. Se evaluarán las mismas transiciones de uso de la tierra analizadas en el objetivo 2 del Capítulo II de esta tesis.

2. Materiales y métodos

2.1 Sitios de estudio y diseño experimental

El trabajo fue realizado en el noreste de Argentina (27° S, 54 ° W), en distintos sitios ubicados en la provincia de Misiones y norte de Corrientes. El relieve de la región es ondulado con pendientes medias menores al 5 % y suelos lateríticos profundos clasificados dentro del orden Ultisol y Alfisol (Ligier *et al.*, 1988). El clima de la región es subtropical húmedo sin estación seca marcada. Las precipitaciones medias son de 1600 mm en el sur y de 2000 mm en el norte. La temperatura media anual es de 20 °C y la amplitud térmica media anual es de 11 °C (Ligier *et al.*, 1988). Se muestrearon 11 sitios (ver tabla II 2, capítulo II) de los cuales solamente 8 fueron utilizados para los análisis de este capítulo (ver Tabla III 1), ya que 4 sitios no contaban con cambios en la relación isotópica del suelo como se detalla más adelante. En cada sitio se seleccionó un stand de vegetación natural adyacente a un stand con vegetación cultivada. En este tipo de diseño asume una sustitución de espacio por tiempo, es decir, supone que el stand de vegetación natural tiene las mismas características a las del par adyacente antes de ser cultivado. Las transiciones de uso de suelo evaluadas fueron: pastizal natural a pastura (PN-PI), pastizal natural a forestación (PN-FI), selva a pastura (S-PI) y selva a forestación (S-FI). Las características de estos sistemas naturales se encuentran descriptas en detalle en: Parodi (1964); Soriano *et al.* (1992); Carnevalli (1994); Erize *et al.* (1997). Las forestaciones evaluadas comprendieron especies de pinos (*P. elliotti* y *P. taeda*) y las pasturas implantadas fueron *Axonopus compressus* y *Brachiaria brizantha* (Tabla III 1). En todos los sitios, las pasturas y los pastizales habían sido pastoreados por el ganado vacuno con un manejo extensivo, con cargas menores a 0,7 EVha⁻¹.

Tabla III 1. Características de los sitios de estudio.

Sitio	Nº	Latitud- Longitud	Departamento y provincia	Usos de Tierra	Edad del cultivo (años)	Contenido de arcilla+limo (%)
Robicué II	1	26° 05' 07,6" S	Iguazú	Selva	65	98
		54° 24' 52,6" W	(Misiones)	Pastura		94
Robicué I	2	26° 05' 07,6" S	Iguazú	Selva	25	98
		54° 24' 52,6" W	(Misiones)	Pastura		93
E ^{to} . Vilm	3	26° 00' 28,4" S	Iguazú	Selva	55	95
		54° 30' 40,7" W	(Misiones)	Pastura		93
La Península	4	28° 17' 11,4" S	Santo Tomé	Pastizal	15	92
		55° 50' 54,6" W	(Corrientes)	Pastura		93

La Paulina	5	26° 1'51.59"S	Iguazú	Selva		89
		54°24'30.72"O	(Misiones)	forestación	30	89
La Península	6	28°17'11,4" S	Santo Tomé	Pastizal		92
		55°50'54,6" WO	(Corrientes)	Forestación	15	93
Santo Tomás	7	27°35'44,8" S	Ituzaingó	Pastizal		95
		55°57'25,4" WO	(Corrientes)	Forestación	31	95
Santa Cecilia	8	27°28'14,9" S	Candelaria	Pastizal		89
		55°41'13,1" WO	(Misiones)	Forestación	25	89

2.2 Muestreo a campo y análisis de laboratorio

Se tomaron muestras de suelo, raíces y broza en cada agroecosistema y en su situación nativa adyacente, ambos stands separados a una distancia aproximada de 5 metros desde el alambrado, de manera de reducir el efecto de borde. En cada stand se tomaron de cuatro a seis submuestras. Las muestras de suelo se extrajeron hasta los el metro de de profundidad utilizando un barreno de 2 cm de diámetro, en intervalos de 0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm. Debido a que las muestras de profundidades mayores a 20 cm no presentaron cambio isotópicos entre los stands adyacentes de vegetación nativa y nueva, sólo se utilizaron las muestras colectadas hasta los 20 cm para los análisis de este capítulo. Las muestras fueron tamizadas con una malla de 2 mm y se secaron en estufa a 60 °C. Las fracciones de la materia orgánica de suelo fueron determinadas de acuerdo a Cambardella & Elliot (1992). En síntesis, 10 g de suelo fueron agitados durante 18 h en 30 ml de una solución dispersante de hexametáfosfato de sodio al 5%. El suelo disperso fue tamizado con un tamiz de 53 μ m de malla, lavándose sucesivas veces con agua destilada. El material que quedó sobre el tamiz constituyó la fracción de arena y aquel que atravesó el tamiz, la fracción de arcilla + limo. Ambos, se recolectaron en forma separada en vasos de precipitado y se llevaron a estufa a 60 °C hasta peso constante. Las muestras de la fracción arcilla+limo fueron molidas con un molinillo (IKA, Modelo M20) y la fracción arena fue molida a polvo con un mortero de mano. Las concentraciones de C y N y la abundancia natural de ^{13}C se determinaron con un analizador elemental (Carlo Erba) acoplado a un espectrómetro de masas (Finnigan MAT) en el Laboratorio de Isótopos Estables (DEVIL), de la Universidad de Duke, USA. Las concentraciones de C y N de la fracción arena constituyeron el C y N de la materia orgánica particulada (C- MOP y N-MOP) y el C y N presente en la fracción limo+arcilla constituyeron el C y N asociados a la fracción mineral (C-MOAM y N-MOAM). El pH del suelo fue medido en agua destilada (15 gr. de suelo en 30 ml) con un pHímetro (Elliot *et al.*, 1999). Junto con las muestras para C y N se extrajeron cuatro submuestras por cada intervalo de profundidad para estimar la densidad aparente (Da) utilizando un cilindro de 6 cm de diámetro. La similitud de los suelos entre stands y por lo tanto, la selección correcta de los

sitios de muestreo, fue evaluada en base a la textura del suelo (Tabla II.1), observándose diferencias en los contenidos de arcilla + limo siempre menores al 5 %.

Se colectaron muestras de raíces y broza en todos los stands estudiados. Para el caso de la forestación se tomaron con pala muestras de distintos diámetros de raíces. En el caso del pastizal y la pastura se tomaron muestras hasta los 30 cm de profundidad, en intervalos de 0 a 10, 10 a 20 y 20 a 30 cm, utilizando un calador de 7 cm de diámetro. En cada stand se tomó una muestra de broza compuesta por 3 submuestras, utilizando un aro de 25,5 cm de diámetro. Tanto las muestras de raíces como las de broza fueron secadas en estufa a 60°C durante 24 hs, luego fueron homogeneizadas y molidas con molinillo. Las concentraciones de C y la abundancia natural de ^{13}C de las muestras de raíces y broza se determinaron con un analizador elemental (Carlo Erba) acoplado a un espectrómetro de masas (Finnigan MAT) en el Laboratorio de Isótopos Estables (DEVIL), de la Universidad de Duke, USA.

2.3 Estimación de los contenidos de C y N orgánico del suelo

Los contenidos de COS se expresaron en masa equivalente para evitar sobrestimaciones de las reservas de carbono en sitios compactados (Davidson & Ackerman, 1993; Henderson, 1995). Los contenidos de COS para cada fracción de suelo fueron estimados mediante la siguiente ecuación:

$$\text{COS} = \frac{\text{WF} \cdot \text{CF} \cdot \text{Da} \cdot 100}{\text{WT}} \quad (\text{II- 1})$$

donde WF es el peso (g) de la fracción granulométrica (arena o arcilla+limo), CF es el porcentaje de C para cada fracción, Da es la densidad aparente (Mg m^{-3}), y WT es el peso del suelo total, previo al fraccionamiento (g) (Sollins *et al.*, 1999). De modo de aislar el efecto de la compactación del suelo de la cantidad de carbono a cada profundidad del perfil, se realizó una corrección de la profundidad de los sistemas modificados (pastura y forestación), utilizando la ecuación:

$$Z = \left(\frac{\text{DaSI}}{\text{DaSO}} \right) \cdot X \quad (\text{II- 2})$$

donde Z es la profundidad corregida (m), DaSI es la densidad aparente del sistema implantado (Mg m^{-3}) (forestación o pastura), DaSO es la densidad aparente del sistema

original (Mg m^{-3}) (pastizal o selva) y X es la profundidad de muestreo (Davidson & Ackerman, 1993; Solomon *et al.*, 2002).

2.4 Estimación de la tasa de mineralización (k) y los ingresos y egresos de COS

La cantidad de C remanente en el suelo proveniente de los sistemas nativos y la cantidad de C proveniente de las forestaciones y pasturas, se estimaron para la fracción C-MOP y para el COS total. No se realizaron estimaciones para la fracción MOAM debido a que se desconoce la señal isotópica de los ingresos de C a esta fracción. Para estimar el C derivado de la vegetación nueva se utilizaron las siguientes ecuaciones (Vitarello *et al.*, 1989; Cerri & Andreux, 1990; Balesdent & Mariotti, 1996):

$$C_{\text{nuevo}} (\%) = (\delta - \delta_o / \delta_v - \delta_o) \cdot 100 \quad (\text{III-3})$$

donde C_{nuevo} es el C del suelo derivado de la vegetación nueva implantada (forestaciones o pasturas) (%); δ es el $\delta^{13}\text{C}$ del suelo de la plantación; δ_o es el $\delta^{13}\text{C}$ del suelo nativo original y δ_v es el $\delta^{13}\text{C}$ de los aportes de residuos al suelo (broza y raíces) provenientes de la vegetación nueva. Finalmente, para convertir los contenidos de C_{nuevo} en % a unidades de cantidad, en Mg ha^{-1} , se utilizó la ecuación:

$$C_{\text{nuevo}} = (C_{\text{nuevo}} \cdot C_f) / 100 \quad (\text{III-4})$$

donde C_f es la cantidad de COS medida bajo el nuevo uso de la tierra. Por otro lado, para estimar la cantidad de C derivado de la vegetación original nativa (C_{or}) bajo el nuevo uso de la tierra, se utilizó la ecuación:

$$C_{\text{or}} = (100 - C_{\text{nuevo}}) / 100 \cdot C_f \quad (\text{III-5})$$

$$\text{FCR} = C_{\text{or}} / C_o \quad (\text{III-6})$$

donde C_{or} es el C original remanente (Mg ha^{-1}) luego del cambio de uso del suelo; C_o es la cantidad de COS en el suelo original nativo (selva o pastizal) y FCR es la fracción de C original remanente luego del cambio de uso del suelo. La tasa de mineralización del C (k)

para el COS total y para la fracción MOP luego del cambio de uso del suelo, se estimó a través de una función exponencial negativa (Dalal & Mayer, 1986; Sala *et al.*, 2000; Richards *et al.*, 2007):

$$C_{or} = C_o e^{-kt} \quad (\text{III- 7})$$

$$k = - (\ln \text{FCR})/t \quad (\text{III- 8})$$

donde k es la tasa de mineralización del COS generado bajo vegetación nativa y t es el tiempo transcurrido desde el cambio de uso del suelo. Los ingresos (I) se estimaron a partir de una ecuación propuesta por Jobbagy *et al.* (2006). Esta ecuación supone que todos los ingresos (I) de C provienen de aporte vegetal in-situ y todos los egresos de C (E) son respiratorios y proporcionales a los contenidos de COS (se desprecian las pérdidas por transporte vertical y erosión). Los ingresos de C al suelo (I) incluyen todo el C derivado de la vegetación nueva que se encuentra presente en el suelo, pero también ingresos de C de la vegetación nueva que hayan sido respirados por los microorganismos. Esta última fracción de los I se estimó considerando que el k del COS proveniente de la vegetación nueva es igual al k del COS de la vegetación nativa precedente. Los valores promedio de I luego del cambio de uso del suelo están dados por la ecuación:

$$I = \frac{k \left(\frac{C_f \cdot \delta}{1 + \delta} - \frac{C_o \cdot \delta_o \cdot e^{-kt}}{1 + \delta_o} \right)}{\delta_v (1 - e^{-kt})} \quad (\text{III- 9})$$

asumiendo que I , δ_v y k son constantes en $t \geq 0$ y que cada pool de C está perfectamente mezclado. Debido a que la tasa mineralización (k) del COS derivado de la vegetación nueva probablemente sea mayor al k del COS derivado de la vegetación original, esta estimación de los ingresos de C realizada con la ecuación III-9 representa la mínima cantidad de C aportado por la vegetación nueva al suelo.

Los egresos de COS nativo (E_o), los egresos del COS formado luego del cambio en el uso de la tierra (E_{nuevo}) y los egresos totales de COS (E_t), se estimaron con las siguientes ecuaciones:

$$E_o = C_o - C_{or} \quad (\text{III- 10})$$

$$E_{\text{nuevo}} = I - C_{\text{nuevo}} \quad (\text{III- 11})$$

$$E_t = E_o + E_{\text{nuevo}} \quad (\text{III- 12})$$

2.5 Estimación de la Productividad Primaria Neta mediante sensores remotos

Se estimó la productividad primaria neta aérea (PPNA) de cada ecosistema utilizando imágenes satelitales, siguiendo el modelo de Monteith (1972) en el cual la PPNA es el producto entre de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación (RFAA) y la eficiencia de conversión de la energía (ϵ). A su vez, la RFAA es función de la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) y de la fracción de ésta que es absorbida por la vegetación verde (fRFA). La radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) se calculó a partir de la radiación incidente (RI), obtenida de una base de datos pública dependiente de la Universidad de Montana (<http://www.ntsug.umt.edu>). Se utilizaron datos de las estaciones meteorológicas de Posadas e Iguazú (Misiones). Luego el valor de RFA se calculó como el 48 % de la RI (McCree, 1972). La fRFA se estimó a partir de datos del índice verde normalizado (IVN) obtenido de imágenes satelitales. Captadas por el sensor MODIS, de la serie 2000-2009. El IVN se computa a partir de las bandas 1 (rojo, 620-670 nm) y 2 (infrarrojo, 842-856 nm). El producto MOD1391 tiene una resolución espacial (píxel) de 5,33 ha. y se publica gratuitamente cada 16 días (<ftp://e4ftl01u.ecs.nasa.gov/MOLT/MOD13Q1.005/>), sumando 23 imágenes por año. Cada imagen se forma con el mejor valor de cada píxel en los 16 días, haciendo un filtro por calidad. Se generaron polígonos abarcando cada stand de vegetación nativa o cultivada en cada sitio de estudio utilizando un sistema de información geográfico (SIG) mediante el software Arc GIS 9.0 (ESRI) y utilizando imágenes georreferenciadas LANDSAT. Se seleccionaron para representar a cada stand aquellos píxeles MODIS que estuvieran completamente dentro del polígono. Se calculó el IVN promedio para cada stand y para cada fecha del compuesto MODIS. La fracción de la radiación fotosintéticamente activa que es absorbida por el canopy (fRFA) se estimó como una función lineal del IVN de MODIS. Se parametrizó la relación asignando absorción nula (fRFA=0) al valor de IVN correspondiente a píxeles sin cobertura vegetal y valor de absorción máximo (fRFA=0.95) a lotes de alta cobertura vegetal. La ecuación resultante fue: $fRFA = \min(1,3914 \cdot IVN - 0,2863; 0,95)$ (Piñeiro *et al.*, 2006). Los valores de ϵ para los distintos sistemas naturales e implantados se obtuvieron de la bibliografía como se detalla en la tabla III2 (Ruimy *et al.*, 1994; Turner *et al.*, 2006; Yadvinder *et al.*, 2009).

2.6. Análisis estadísticos

Se compararon los flujos de COS (k, I) y los cambios en los contenidos de COS en cada transición mediante intervalos de confianza (IC) en las transiciones S-PI y PN-FI ($n=3$ en

cada transición). Debido al poco cambio isotópico en 2 de los sitios de las transiciones S-FI y 2 de las transiciones PN-PI, solo se pudieron estimar los flujos de COS en un sitio para cada transición ($n=1$), por lo que no se pudieron calcular los IC en estas transiciones. De manera de comparar el efecto del nuevo uso, independientemente del origen, se realizó un ANOVA comparando los flujos de COS (k , I) y los cambios en los contenidos de COS entre forestaciones ($n=4$) y pasturas ($n=4$). Con el fin de determinar la relación de los I y E_t de COS sobre los cambios en los contenidos de COS, para cada fracción de suelo, se obtuvieron regresiones entre las diferencias en los contenidos de COS final e inicial con los ingresos (I) y los egresos totales de C (E_t). A partir de un ANOVA se comparó la productividad de los distintos tipos de vegetación. Luego de probar la normalidad de los datos (test de Shapiro Wilks), se hizo una regresión entre los cambios en la productividad de la vegetación (PPNA, PPNS y PPN) y los ingresos de C MOP y COS. La regresión se consideró significativa a nivel $p < 0,05$.

3. Resultados

3.1 Incidencia de los ingresos (I) y egresos (E) de COS sobre los cambios en los contenidos de COS

Las tasa de mineralización del COS (k) fue similar en sitios con pasturas y en sitios con forestaciones, mientras que las entradas de C (I) fueron mayores bajo pasturas que bajo forestaciones, lo que explicaría los cambios en los contenidos de COS en superficie mostrados en el capítulo anterior. Al igual que en el capítulo anterior, no se encontró un efecto importante del antecesor (selva o pastizal) sobre k o I (Figura III 2). Los ingresos de COS en promedio fueron de $1,4 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y de $0,3 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en pasturas y forestaciones respectivamente. Los efectos de las pasturas o las forestaciones fueron menos claros en la fracción MOP. En esta fracción las forestaciones tendieron a presentar valores más altos de k (0,018) que las pasturas (0,008), mientras que los egresos de C de la fracción MOP tendieron a ser mayores en sitios con vegetación original de pastizal que en los de selva (Figura III 2, b y c; Tabla A2). Debido a la ausencia de datos en las transiciones PN-PI y S-FI no se pudo corroborar estadísticamente esta tendencia.

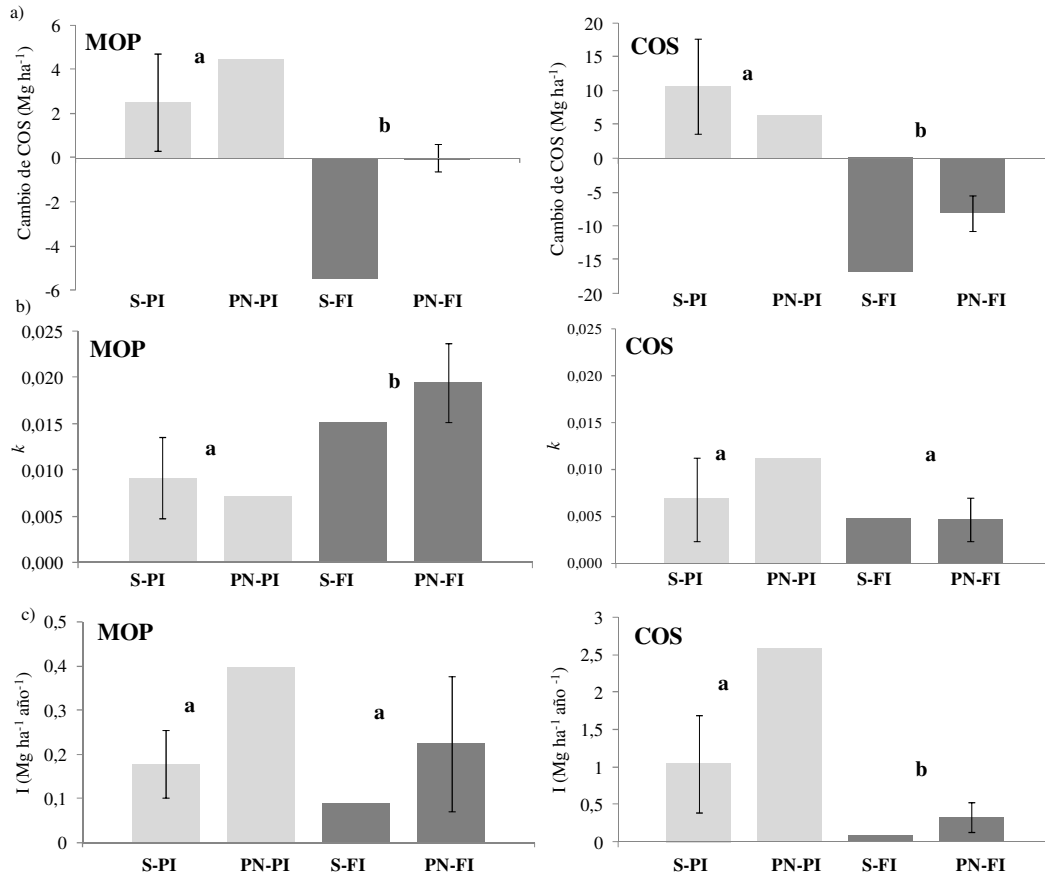


Figura III 2. Efecto de las diferentes transiciones de uso de la tierra sobre a) el cambio en los contenidos de COS, b) la tasa de mineralización (k) y c) los ingresos de C (I), en la fracción MOP y en el COS, en los primeros 20 cm de profundidad. Las barras de error representan los intervalos de confianza ($n=3$) en las transiciones de selva-pastura (S-PI) y pastizal-forestación (P-FI). En las transiciones pastizal natural-pastura (PN-PI) y selva-forestación (S-FI) no se calcularon los intervalos de confianza debido a la falta de réplicas ($n=1$). Diferentes letras indican diferencias significativas ($p<0,05$) entre pasturas y forestaciones implantadas, sin tener en cuenta el origen ($n=4$).

Como era de esperar, los cambios en los contenidos de carbono original remanente (C_{or}) y carbono nuevo derivado de la vegetación implantada (C_{nuevo}) variaron según el tiempo desde que se produjo el cambio de uso de la tierra. Al agrupar el análisis según el uso final (forestación o pastura), partiendo de los orígenes más contrastantes, es decir analizando las transiciones selva-pastura y pastizal-forestación, se observa como el C_{or} disminuye en el tiempo y el C_{nuevo} aumenta luego del remplazo de la vegetación original (Figura III 3). A los 65 años de implantación de las pasturas, el suelo contenía un 44% de C-MOP y un 56%

del COS total remanente de la vegetación nativa, mientras que luego de 31 años los suelos bajo forestación contenían un 12 % de C-MOP y un 65% del COS total remanente de la vegetación nativa. Las pasturas incrementaron los contenidos de C-MOP (en un 87%) y de COS (30 %) durante los primeros 25 años luego de implantadas y mantuvieron los contenidos de C-MOP y COS aproximadamente constantes luego de esta edad. Por su parte las forestaciones, perdieron C-MOP y COS durante los primeros 25 años y luego parecería existir una tendencia a aumentar los contenidos de C-MOP y COS mediante un aumento en la cantidad de C nuevo aportado por los árboles (y no por una disminución en los egresos de C) (Figura III 3).

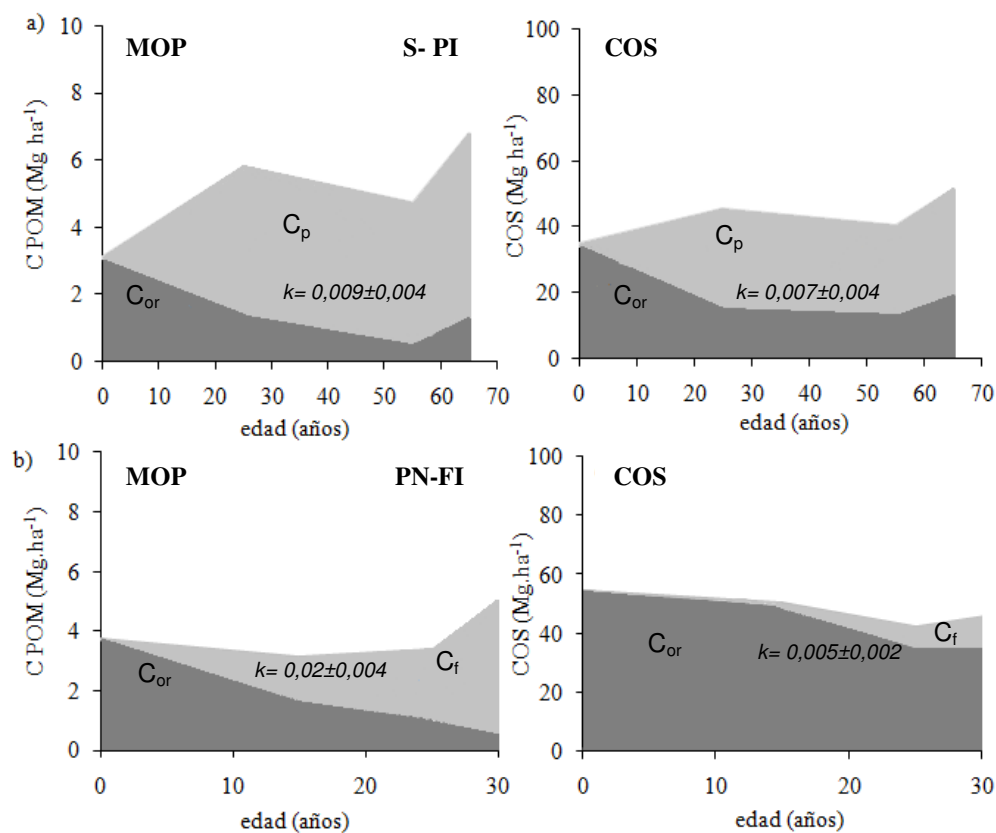


Figura III 3. Variación del C original remanente (C_{or}), a) C derivado de la pastura (C_p) en transiciones de selva-pastura (S-PI) y b) C derivado de la forestación (C_f) en transiciones de pastizal forestación (PN-FI), durante diferentes edades desde la implantación, en el COS y en la fracción MOP.

Al considerar todas las transiciones de uso de la tierra juntas los cambios en los contenidos de COS totales estuvieron significativamente asociados a la magnitud de los ingresos de C

al suelo (I), pero no a los egresos totales de COS (E_t) (Figura III 4). Si bien los cambios en los contenidos de C-MOP no estuvieron significativamente asociados ni a los I , ni a los E_t , los mismos mostraron una tendencia negativa con los cambios en E_t y una tendencia positiva con los aumentos en los I (Figura III 4). Podríamos decir entonces que los cambios en el COS total estarían más asociados a cambios en los ingresos y que los cambios en el C-MOP podrían deberse tanto a cambios en los ingresos como en los egresos de C.

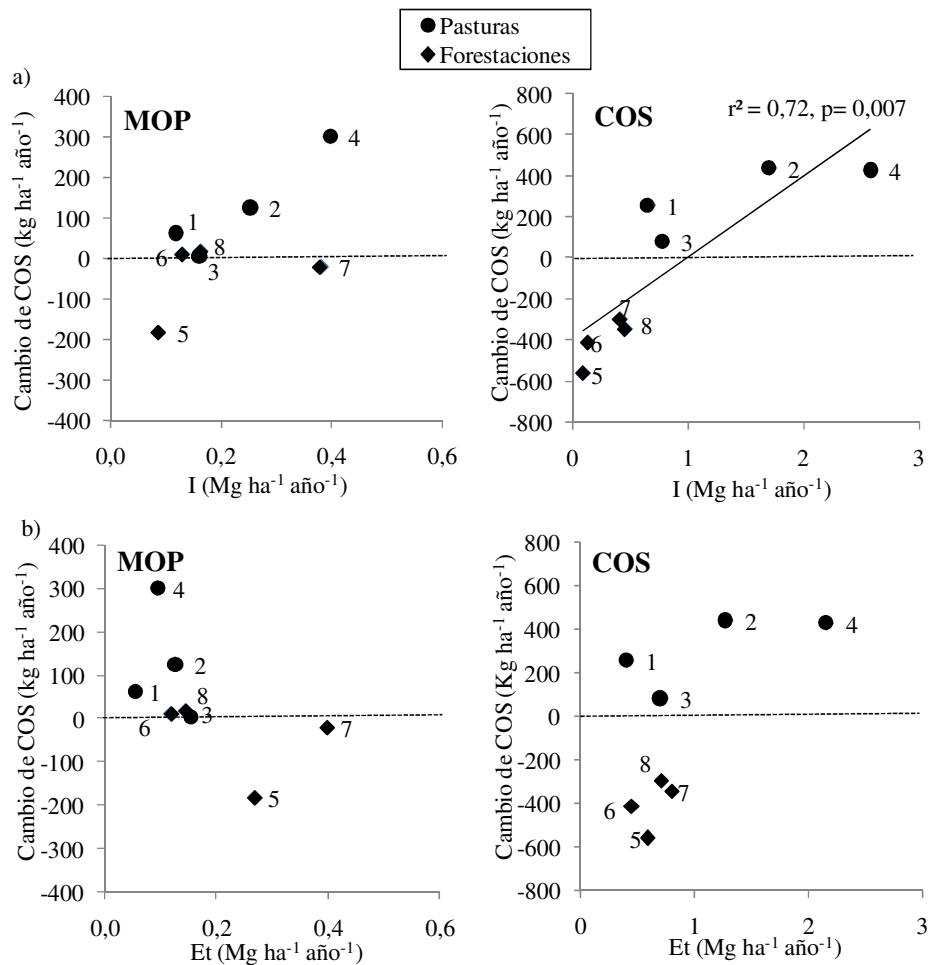


Figura III 4. (a) Influencia de los ingresos de C (I) en los cambios de C-MOP ($r^2=0,398$; $p=0,09$) y de COS ($r^2=0,72$; $p=0,007$); (b) Influencia de los egresos totales (E_t) en los cambios de C-MOP ($r^2=0,307$; $p=0,15$) y de COS ($r^2=0,378$; $p=0,10$). Los círculos representan a las pasturas y los rombos a las forestaciones. Cada número representa un sitio diferente, ver Tabla III 1.

3.2 Productividad de la vegetación en sistemas nativos e implantados

La productividad primaria neta aérea (PPNA) en los sistemas leñosos (selva y forestación) fue mayor que la de los ecosistemas herbáceos (pastizal y pastura), lo cual se invirtió al considerar la productividad subterránea (Tabla III 2). A pesar de que los sitios 1, 2, 3, y 5 pertenecían a la zona norte y los sitios 4, 6, 7 y 8 pertenecían a la zona sur, se observaron diferencias marcadas en la productividad de los distintos ecosistemas estudiados. En promedio, la PPNA de las selvas y de las forestaciones fueron alrededor de 1,5 veces superior a la de las pasturas y 2,5 veces superior a la de los pastizales. Por el contrario y debido a las diferencias en la partición de C a raíces, la productividad primaria neta subterránea (PPNS) fue superior en pasturas y pastizales con respecto a las forestaciones y selva (aunque sólo fue significativo en las pasturas) (Tabla III 2). Estas diferencias en PPNS y PPNA resultaron que los pastizales presentaran valores de PPN menores al resto de los ecosistemas.

Tabla III 2. Productividad de la vegetación en ecosistemas naturales e implantados, estimada con sensores remotos

Sitio	Sistema ^c	IVN	fRFA	ε^a	PPNA	Relación PPNS/PPNA ^b	PPNS	PPN
1	S	0,86	0,84	0,85	19,50	0,33	6,44	25,94
	PI	0,77	0,71	0,73	14,34	1,1	15,77	30,11
2	S	0,86	0,84	0,85	19,50	0,33	6,44	25,94
	PI	0,76	0,71	0,73	14,21	1,1	15,63	29,84
3	S	0,84	0,8	0,85	18,78	0,33	6,20	24,98
	PI	0,74	0,68	0,73	13,64	1,1	15,00	28,64
4	PN	0,66	0,57	0,5	7,83	1,1	8,61	16,43
	PI	0,60	0,49	0,73	10,03	1,1	11,03	21,05
5	S	0,89	0,87	0,85	20,17	0,33	6,65	26,82
	FI	0,79	0,74	1,2	24,34	0,29	7,06	31,40
6	PN	0,66	0,57	0,5	7,83	1,1	8,61	16,43
	FI	0,72	0,65	1,2	20,88	0,29	6,06	26,94
7	PN	0,67	0,58	0,5	7,87	1,1	8,66	16,52
	FI	0,77	0,72	1,2	23,39	0,29	6,78	30,18
8	PN	0,64	0,55	0,5	7,44	1,1	8,18	15,63
	FI	0,66	0,58	1,2	18,61	0,29	5,40	24,01
Promedios ¹	S	0,86 a	0,84 a		19,49 a		6,43 b	25,92 a
	PN	0,66 b	0,57 b		7,74 c		8,51 b	16,25 b
	PI	0,72 b	0,65 b		13,05 b		14,36 a	27,41 a
	FI	0,74 b	0,67 b		21,81 a		6,32 b	28,13 a

^a ε = eficiencia de conversión de la energía absorbida en biomasa, las eficiencias para cada tipo de vegetación fueron obtenidas de (Ruimy *et al.*, 1994; Turner *et al.*, 2006; Yadvinder *et al.*, 2009)

^b PPNS= productividad subterránea, PPNA= productividad aérea (Ruimy *et al.*, 1994; Yadvinder *et al.*, 2009; Paruelo *et al.*, 2010)

PPN= productividad primaria neta, PPNS= productividad primaria neta subterránea, PPNA= productividad primaria neta aérea y se expresan en Tn de biomasa por ha⁻¹año⁻¹, IVN no tiene unidades, fRFA en % y ε en g de biomasa. MJ⁻¹.

^c S= selva, PN= pastizal natural, PI= pastura implantada, FI= forestación implantada

¹ Letras diferentes dentro de una misma columna indican diferencias significativas p<0,05

Los cambios en la PPNS luego del remplazo de la vegetación nativa estuvieron significativa y positivamente relacionados con los cambios en los contenidos de COS. Sorprendentemente, los cambios en la PPNA estuvieron negativamente asociados a los cambios en el COS. Finalmente, no se encontró ninguna asociación entre los cambios en la PPN y los cambios en los contenidos de COS provocados por el cambio de uso. A su vez, los cambios en la PPNA, PPNS o la PPN no se relacionaron con los cambios en los contenidos de C-MOP (Figura III 5).

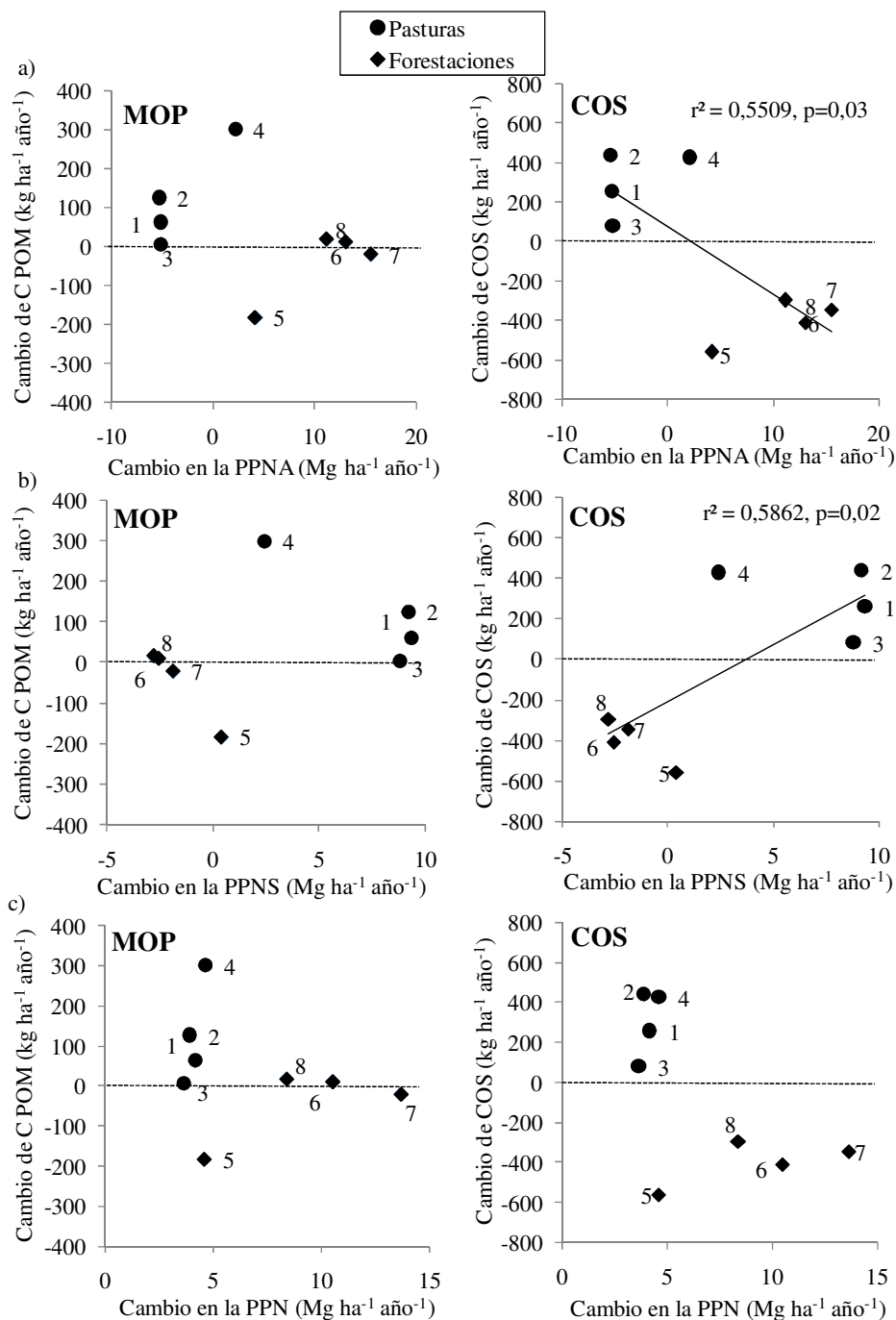


Figura III 5. Relaciones entre los cambios ocurridos luego del remplazo de la vegetación nativa por pasturas o forestaciones en la PPNA (a), la PPNS (b) o la PPN (c) con los cambios ocurridos en los contenidos de C-MOP y COS total. Los círculos representan a las pasturas y los rombos a las forestaciones. Cada número representa un sitio diferente.

4. Discusión

Sorprendentemente, nuestros resultados sugieren que la velocidad de mineralización (k) del COS total no difiere entre las distintas transiciones de uso de la tierra estudiadas. Se ha observado que selvas y pastizales presentan diferentes tasas de respiración aún creciendo bajo las mismas condiciones (Raich & Tufekcioglu, 2000), por lo que es inesperado el k del pastizal sea similar al de la selva, más aún bajo la influencia de usos de suelo distintos (pasturas o forestaciones). Sin embargo, estos mismos autores encontraron que la mineralización no difirió entre pastizales, bosques o sitios sin vegetación, con respecto a sitios cultivados adyacentes. A su vez, estos y otros autores señalan que los factores ambientales son en general más importantes que la vegetación para determinar las tasas de respiración del COS (Amundson, 2001; Epstein *et al.*, 2002). El suelo mineral ejerce un efecto de protección ante la degradación, especialmente cuando contienen elevados porcentajes de arcilla y óxidos (Wattel-Koekkoek *et al.*, 2003; Zinn *et al.*, 2007). En los suelos bajo estudio la mayoría del C presente (aproximadamente el 90%) se encuentra asociado a la fracción mineral (ver capítulo II). La protección que podría ejercer el suelo sobre el COS en nuestros sitios podría estar provocando la ausencia de variación del k , así como la escasa variación ambiental entre sitios (por ejemplo de temperatura y precipitación).

Los ingresos de C fueron los principales controles de los cambios en los contenidos de COS ocurridos luego del remplazo de la vegetación nativa. Se sabe que incrementos en los ingresos de material vegetal impactan positivamente en los niveles de COS, generando cambios en las propiedades de los suelos como por ejemplo en la estabilidad de los agregados (Rasmussen & Parton, 1994; Kong *et al.*, 2005). Nuestros resultados sugieren que los egresos de C no determinan los cambios de COS a largo plazo, ocurridos al implantarse forestaciones o pasturas, siendo los ingresos de C los principales responsables de estos cambios. A su vez, es de esperar que en las forestaciones y pasturas los mayores egresos de C se produzcan luego de la implantación, por efecto de la preparación del suelo, y durante el tiempo que el suelo permanece descubierto (Ceri *et al.*, 1991; Chonè *et al.*, 1991; Freier *et al.*, 2010). Los agroecosistemas evaluados en esta tesis tenían entre 15 y 65 años de edad desde el remplazo de la vegetación nativa, por lo que los cambios de corto plazo en I y E durante la implantación no han sido evaluados. Posiblemente nuestros resultados serían diferentes en sistemas agrícolas, donde el suelo permanece descubierto durante el barbecho y habría efecto de las labranzas (Six *et al.*, 1999; Alvarez & Alvarez, 2000; Balesdent *et al.*, 2000). En este sentido Iqbal *et al.* (2009) observaron una mayor mineralización del COS bajo sistemas agrícolas respecto a forestaciones, pero Raich & Tufekcioglu (2000) no encontraron diferencias significativas en la tasa de mineralización entre ambos sistemas al realizar un metanálisis global. Nuestros resultados en conjunto con los trabajos citados anteriormente, alientan a estudiar en detalle los sistemas de cultivos anuales para evaluar la importancia relativa de los I y los E en los cambios en los contenidos de COS.

La dinámica del C-MOP no tuvo una tendencia clara, posiblemente debido a que presenta un ciclado del C demasiado rápido como para presentar patrones a largo plazo. Si bien los cambios de C-MOP presentaron una tendencia en respuesta a incrementos de *I* y *E*, no se observó una relación clara con la productividad. Sin embargo, es posible que los cambios de COS en las fracciones lábiles se hayan expresado en etapas más tempranas luego del cambio de uso. En el capítulo II, observamos que las pasturas generaban incrementos no sólo en la MOP, sino también en fracciones más recalcitrantes del COS, expresando un rápido pasaje de C desde las fracciones más lábiles hacia más recalcitrantes, por lo que los cambios se observan en el COS y no tanto en la MOP. Sería necesario corroborar ésta hipótesis analizando los ingresos y egresos de C en fracciones más recalcitrantes del COS.

Llama la atención que las diferencias significativas en la PPNA entre los tipos de vegetación herbácea y arbórea no sigan el mismo patrón al considerar la PPN total. Esto ocurre principalmente por la elevada partición de C a raíces que presentan los ecosistemas herbáceos (pastizales o pasturas), lo cual provoca que la PPN sea similar entre selvas, pasturas o forestaciones y levemente menor en los pastizales. Según diferentes trabajos y revisiones globales el rango de PPN para pastizales subtropicales varían desde 6 a 16 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Gomez & Gallopin, 1991; Sundaravalli & Paliwal, 2000; Grace *et al.*, 2006). La PPN citada para ecosistemas de Selva en la literatura varía entre 20 y 25 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Ito & Oikawa, 2004; Grace *et al.*, 2006; Yadvinder *et al.*, 2009), aunque Clark *et al.* (2001) en una revisión global observó valores extremos desde 1,7 a 21,7 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ (o 3,4 a 43,4 Mg ha⁻¹ año⁻¹, considerando que el 50% de la biomasa seca es C). Los valores de PPN estimados en esta tesis caen dentro del rango de variación medido por estos trabajos. Para el caso de las forestaciones la PPN estimada en esta tesis fue superior a valores observados en la bibliografía (entre 10 y 20 Mg ha⁻¹ año⁻¹) para *Pinus elliotti* y *P. taeda* plantados en otras regiones (Clark *et al.*, 2001; Ito & Oikawa, 2004; Grace *et al.*, 2006; Litton *et al.*, 2007). Sin embargo, los valores de PPNA estimados en esta tesis fueron inferiores a los valores observados por Pérez *et al.* (2006) en sitios similares de la provincia de Misiones (34,8±1,5 Mg ha⁻¹ año⁻¹). Finalmente, para el caso de las pasturas tropicales los valores estimados en la literatura son generalmente elevados, incluso superiores a los estimados en esta tesis, variando entre 28 a 40 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Fisher *et al.*, 1997; Rezende *et al.*, 1999; Boddey *et al.*, 2004). En resumen, si bien en un principio es difícil pensar que la selva o las forestaciones presenten productividades similares a la pastura, tanto nuestros resultados como trabajos de otras regiones sugieren que la elevada PPNS de las herbáceas hace que la PPN entre estos ecosistemas sea similar.

Nuestros resultados sugieren que la PPNS contribuye en mayor proporción que la PPNA a la formación de COS, al igual que los trabajos de Balesdent & Balabane (1996), Bird & Torn (2006) y Bird *et al.* (2008). La relación positiva que se encontró entre los cambios ocurridos en la PPNS y los cambios ocurridos en los contenidos de COS, probablemente

esta determinada por los dos tipos de vegetación contrastantes estudiados (pasturas y forestaciones). Por un lado, las pasturas particionan gran parte de su PPN a PPNS, y a su vez destinan casi toda la PPNS a la producción de raíces finas. En éste aspecto, Trumbore *et al.* (2006) observó que la producción de raíces finas era 1,5 a 4 veces superior en las pasturas respecto a la selva en los primeros 10 cm de profundidad y 1,1 a 2 veces de 10 a 100 cm. Las forestaciones en cambio, además de tener una baja partición subterránea, gran parte de la PPNS se destina al crecimiento de raíces gruesas a expensas de una menor producción de raíces finas. De este modo Liao *et al.* (2010) en una revisión global observaron que en transiciones de selva a forestación la biomasa de raíces finas disminuía en un 66%, mientras que Cuevas *et al.* (1991) observaron una reducción de 35%. De esta manera las pasturas producirían grandes cantidades de raíces y a su vez mayormente finas, lo cual produciría los aumentos de COS observados. Por otro lado, la relación negativa encontrada entre los cambios en la PPNA y los cambios en los contenidos de COS se puede explicar por la acumulación de C en la biomasa aérea en las forestaciones. En las forestaciones, gran parte de la PPN se destina a madera (30-40 %) (Ryan *et al.*, 2004; Litton *et al.*, 2007) y por lo tanto es acumulada en biomasa y no llega al suelo. De esta manera los ecosistemas con alta PPNA (las forestaciones) no están contribuyendo a la formación de COS y por ende encontramos una relación negativa entre ambas variables.

Si bien en esta tesis se analizan los efectos de los ingresos de C sobre los cambios en los contenidos de COS en los primeros 20 cm del suelo, estos podrían ser importantes incluso a mayor profundidad. Es cierto que entre el 50 y el 90% de las raíces se encuentran concentradas en los primeros 30 cm centímetros del suelo (Jackson *et al.*, 1996), por lo que el ciclado y aporte de C se genera principalmente en superficie. Sin embargo, es probable que a mayor profundidad los ingresos de C sean relativamente importantes (en relación al poco COS que hay en profundidad), e incluso podrían ser más importantes que los egresos de C en determinar los cambios de COS. A mayor profundidad las condiciones ambientales son en general menos fluctuantes y la presión de oxígeno menor que en superficie, por lo que podríamos suponer una baja tasa de mineralización o de egresos de C y relativamente constante en el tiempo. Sin embargo, cuando existe una diferencia en la productividad radical en profundidad entre la vegetación nueva y nativa, los *I* de C podrían verse alterados y por ende se podrían generar cambios en los contenidos de COS. Estos cambios aunque sean de menor magnitud que los generados en superficie, proporcionalmente podrían ser importantes debido a los bajos contenidos de COS en profundidad. En el capítulo II observamos cambios negativos por debajo de los 30 cm de profundidad en transiciones de selva a pastura. Estas tendencias ya han sido medidas anteriormente en pasturas de la región Amazónica (Nepstad *et al.*, 1994; Fearnside & Barbosa, 1998). Cambios en profundidad, pero aumentos en vez de disminuciones, de la PPNS y de los contenidos de COS fueron observados por Fisher *et al.* (1994) en pasturas subtropicales puras o asociadas a leguminosas, cuando eran implantadas sobre sabanas en el Cerrado Brasileño.

5. Conclusiones

Los cambios en el contenido de COS por efecto del uso de la tierra en suelos subtropicales estuvieron controlados en mayor medida por los ingresos que por los egresos de C al suelo. Aquellos ecosistemas con alta partición de C a raíces y por lo tanto elevada PPNS, incrementaron los ingresos de C al suelo y por ende aumentaron los contenidos de COS. Por el contrario, los ecosistemas forestales implantados, en donde el principal destino del C asimilado es aumentar la biomasa (producción de madera), disminuyeron los ingresos de C al suelo y los contenidos de COS. Sorprendentemente, la tasa de mineralización del COS total fue similar en ecosistemas tan distintos como la selva y el pastizal. La mineralización también fue similar cuando la vegetación nueva considerada fue forestación o pastura, sugiriendo que los reemplazos de vegetación no afectan fuertemente la tasa de mineralización del COS y por ende la respiración del suelo.

Capítulo IV. Conclusiones generales

Uno de los principales hallazgos de ésta tesis fue que los ingresos de C al suelo fueron más importantes que los egresos en el control de los cambios en los contenidos de COS, luego de un cambio en el uso de la tierra (Hipótesis III 1), como se detalla en el Capítulo 3, figura III 4. En cultivos perennes y en el mediano plazo, cuando el suelo se cubre de vegetación y no se realizan laboreos recurrentes, los ingresos de C al suelo, principalmente generados por la producción de raíces finas o producción subterránea (PPNS), serían los principales responsables de los cambios en el COS (Figura III 4). A su vez, factores que alteren la PPNS, afectarán los ingresos de C al suelo y por lo tanto, determinarán los cambios en los contenidos de COS. Contrario a lo planteado en la Hipótesis III 2, la tasa de mineralización (k) del COS fue similar en las distintas transiciones de uso de la tierra estudiadas (Figura III 2). Así el COS se descompone a igual velocidad tanto cuando fue formado bajo vegetación de selva como de pastizal e independientemente del uso actual (forestaciones o pasturas). Esto último, justifica en parte el hecho de que los egresos de C no afecten significativamente a los cambios ocurridos en el COS. Estos hallazgos hacen suponer que posiblemente las diferencias en el k del COS observada en distintos ecosistemas del mundo estén asociadas más a diferencias en los factores ambientales (suelo y clima) que a diferencias en el tipo de vegetación como proponen Raich & Tufekcioglu (2000).

Los resultados de esta tesis apoyan la Hipótesis III 3 que sugiere que la PPNS contribuye en mayor proporción que la PPNA a la formación de COS (Figura III 5), en concordancia con los trabajos de Balesdent & Balabane (1996), Bird & Torn (2006) y Bird *et al.* (2008). Cuanto mayor sean los incrementos de PPNS, mayor será la cantidad de C que ingresa al suelo y por lo tanto mayor será la formación de COS. Los tipos de uso evaluados en esta tesis (forestaciones y pasturas) presentan particiones de la PPN muy diferentes. Por un lado, las pasturas particionan gran parte de su PPN a PPNS, y a su vez destinan casi toda la PPNS a la producción de raíces finas. Las forestaciones en cambio, además de tener una baja partición subterránea, gran parte de la PPNS se destina al crecimiento de raíces gruesas a expensas de una menor producción de raíces finas. Por otro lado, la relación negativa encontrada entre los cambios en la PPNA y los cambios en los contenidos de COS (Figura III 5) se puede explicar por la acumulación de C en la biomasa aérea en las forestaciones. En las forestaciones, gran parte de la PPN se destina a madera (30-40 %) (Ryan *et al.*, 2004; Litton *et al.*, 2007) y por lo tanto es acumulada en biomasa y no llega al suelo. De esta manera los ecosistemas con alta PPNA (las forestaciones) no están contribuyendo a la formación de COS y por ende encontramos una relación negativa entre ambas variables.

En el capítulo II de la tesis se muestra como los cambios superficiales en los contenidos de COS observados luego de la implantación de forestaciones y pasturas se relacionan con la precipitación media anual (PMA) y la edad de implantación apoyando la Hipótesis II 1 (Figuras II 2 y II 3), pero no con la temperatura media anual (TMA). Para ambos usos (forestaciones o pasturas), la precipitación y la edad explican más del 50 % de los cambios en el COS en los primeros 20 cm del suelo, sin embargo para cada uso la dirección de los cambios tiene sentido opuesto según gradientes crecientes de PMA. Así, a mayor PMA las pasturas incrementan las ganancias de COS, mientras que las forestaciones ganan C en zonas áridas y pierden C en zonas húmedas. En el capítulo 3 se muestran evidencias de que

los cambios en los contenidos de COS están fuertemente asociados a los ingresos (Hipótesis III 1) y a la PPNS (Hipótesis III 3), ver Figuras III 4 y III 5. Debido a que generalmente la productividad de los sistemas naturales se incrementa con la PMA (Burke *et al.*, 1997; Paruelo *et al.*, 1999), es probable que en zonas áridas la productividad de la vegetación nueva y por ende los ingresos de C al suelo, sean en general muy superiores a los de la vegetación nativa, mientras que en las zonas húmedas esta diferencia sea menor. Es de esperar entonces que en las forestaciones de zonas húmedas, donde la partición de la PPN a raíces es relativamente baja, posiblemente las diferencias en PPNS respecto a la situación nativa se traduzcan en pérdidas de COS. Por el contrario, en las pasturas, posiblemente los mayores niveles de productividad de esta vegetación sean los responsables de los incrementos de COS en todo el gradiente de PMA (Figura II 2).

A partir de las investigaciones realizadas en ésta tesis, es posible estimar la edad a la cual el nuevo uso del suelo tiende a recuperar los niveles de COS originales previos al cambio de uso, para diferentes niveles de PMA (Figura II 3). Algunos trabajos coinciden en que las pasturas incrementan los contenidos de COS a inicios de implantación, una vez que se han establecido (Cerri *et al.*, 2004; Cerri *et al.*, 2007), sin embargo éste es el primer trabajo donde se observa que además de que existe una rápida recuperación, los cambios para una edad determinada son superiores a mayores niveles de PMA. Del mismo modo, para las forestaciones la mayoría de los trabajos coinciden en que los niveles de COS se recuperan alrededor de los 30 años desde la implantación (Lugo & Brown, 1993; Guo & Gifford, 2002; Paul *et al.*, 2002), sin embargo en esta tesis se observó que en zonas húmedas (donde ocurren cambios negativos de COS) los plazos pueden variar desde 20 años, cuando la PMA se aproxima a los 1400 mm, hasta más de 60 años por encima de los 1800 mm de PMA (Figura II 3).

A pesar de que se esperaba que los cambios en los contenidos de C se produjeran principalmente en las fracciones más gruesas del suelo (Hipótesis II 3), también se observaron cambios considerables en las fracciones más finas (capítulo 2, Figuras II 4 y II 5). Si bien el mayor cambio porcentual se observó en la fracción MOP, en la MOAM se produjeron los cambios de mayor magnitud por efecto de la implantación de forestaciones y pasturas. Debido a la similitud observada en el k de los diferentes ecosistemas, la variación en los contenidos de COS en el tiempo depende especialmente de la cantidad de ingresos de C aportados por el nuevo uso de la tierra. En éste sentido, como era de esperar el ciclado en la fracción MOP fue superior al COS total, y en ambos casos fue mayor en pasturas respecto a forestaciones (Capítulo 3, Figura III 3, Tabla A 2). Así, a los 25 años de edad es posible recuperar más del 100% del C-MOP y el 84 % del COS mediante los ingresos de C derivado de la pastura y alrededor del 60 % del C-MOP y solo el 14 % del COS en las forestaciones.

De acuerdo a lo esperado en la Hipótesis II 4, las pasturas afectaron la distribución vertical de diferente manera según el sistema natural que reemplazaron (Figura II 5). Si bien las pasturas incrementaron los contenidos de COS en la mayoría de los casos estudiados, los experimentos de campo realizados en esta tesis (Capítulo 2) muestran que las pasturas

pierden COS en profundidad al implantarse sobre sitios de selva. Esto podría deberse ya sea a una mayor mineralización del COS formado por la selva o a un menor ingreso de C por parte de la pastura. Hasta el momento los estudios han observado tendencias contradictorias sobre los cambios de COS en pasturas sobre selva y cerrado (Fisher *et al.*, 1994; Koutika *et al.*, 1997; Roscoe *et al.*, 2001; Richards *et al.*, 2007). Si bien es cierto que entre el 50 y el 90% de las raíces se encuentran concentradas en los primeros 30 cm centímetros del suelo (Jackson *et al.*, 1996), por lo que el ciclado y aporte de C al suelo ocurre principalmente en superficie, es probable que a mayor profundidad los ingresos de C sean relativamente importantes (en relación a la escasa cantidad de COS que existe en profundidad), e incluso podrían ser más importantes que los egresos de C en determinar los cambios de COS profundos. La importancia relativa de ingresos y egresos para la formación de COS por debajo de los 30 cm debería ser abordada en futuras investigaciones.

Consideraciones para el desarrollo de tecnologías productivas:

De la tesis surgen algunas propuestas productivas para alcanzar balances de C positivos en el compartimento suelo, las cuales deberían ser evaluadas en profundidad en futuras investigaciones:

En forestaciones de zonas húmedas, el tiempo de permanencia de la plantación en pie, necesario para alcanzar balances positivos de COS supera ampliamente la edad de corte tradicional, establecida entre los 20 y 22 años de edad (Fassola *et al.*, 2008). En tal sentido una alternativa sería analizar la factibilidad económica de plantaciones de mayor edad, incluyendo en el análisis el pago de bonos de carbono. Otra alternativa sería evaluar el sistema considerando la implantación de gramíneas bajo el dosel de los árboles, de manera de recuperar los contenidos de COS en menos plazo. Esta última alternativa constituye al denominado sistema silvopastoril, que es una actividad que actualmente se lleva a cabo en la provincia de Misiones. En la actualidad, en INTA existen diferentes líneas de investigación probando la sustentabilidad de éstos sistemas. Hasta entonces se han probado y adaptado diferentes variedades de pasturas de alta producción, evaluando su comportamiento al sombreado (Benvenuti *et al.*, 2000; Lacorte *et al.*, 2004).

En cuanto a las pasturas a cielo abierto, la clave para incrementar los contenidos de COS, es maximizar la productividad. Las pasturas evaluadas en la tesis, presentan manejo tradicional, con fertilización de base, sólo en la implantación y pastoreo extensivo. En tal sentido, deberían evaluarse técnicas de manejo que favorezcan la productividad, entre ellas: fertilización, manejo del pastoreo, consociación con leguminosas, entre otras.

Esta tesis contribuye al conocimiento de los cambios de C sólo en el compartimento suelo. Para un análisis de los cambios absolutos de los contenidos de C por efecto de un cambio

en uso de la tierra, sería interesante incluir los cambios de C en la biomasa (aérea y subterránea) y evaluar el tiempo de residencia del C incluyendo el destino final o producto.

Bibliografía

- Altuve, SM & Bendersky, D. 2003. Pasturas y verdeos en Corrientes. Establecimiento y Producción. Noticias y comentarios, INTA Mercedes, Corrientes., 3 pp.
- Alvarez, R & Alvarez, CR. 2000. Soil Organic Matter Pools and Their Associations with Carbon Mineralization Kinetics. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 184-189.
- Amundson, R. 2001. The carbon budget in soils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 29: 535-562.
- Amundson, R & Baisden, W. 2001. Stable isotope tracers and mathematical models in soil organic matter studies. In: Sala, OE; Jackson, RB; Mooney, HA; Howarth, RW (Eds.), *Methods in Ecosystem Science*. Springer-Verlag, New York, 117-133 pp.
- Angers, DA & Eriksen-Hamel, NS. 2008. Full-Inversion Tillage and Organic Carbon Distribution in Soil Profiles: A Meta-Analysis. *Soil. Science. Society. of. America. Journal.* 72: 1370-1374.
- Baisden, WT & Amundson, R. 2003. An analytical approach to ecosystem biogeochemistry modelling. *Ecological applications* 13: 649-663.
- Balesdent, J & Balabane, M. 1996. Major contribution of roots to soil carbon storage inferred from maize cultivated soils. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 1261-1263.
- Balesdent, J; Chenub, C & Balabane, M. 2000. Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage *Soil and Tillage Research* 53: 215-230
- Balesdent, J & Mariotti, A. 1987. Natural ¹³C abundance as a tracer for studies of soil organic matter dynamics. *Soil Biology & Biochemistry* 19: 25-30.
- Balesdent, J & Mariotti, A. 1996. Measurement of soil organic matter turnover using ¹³C natural abundance. In: Boutton, TW; Yamasaki, SI (Eds.), *Mass Spectrometry of soils* Marcel Dekker, New York, USA. , 83-111 pp.
- Battle-Bayer, L; Batjes, NH & Bindraban, PS. 2010. Changes in organic carbon stocks upon land use conversion in the Brazilian Cerrado: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137: 47-58.
- Bearthrong, S; Piñeiro, G; Jobbágy, EG & Jackson, RB. en preparación. Changes in soil carbon and nitrogen with afforestation across gradients of precipitation and plantation age.
- Benvenuti, M; Pavetti, D; Correa, M & Pèrego, J. 2000. Evaluación de especies forrajeras gramíneas en distintos niveles de iluminación bajo monte forestal de pino para uso en sistemas foresto-ganaderos. *Inf. Técn. N° 70*. INTA EEA Cerro Azul: pp. 18
- Bernoux, M; Cerri, CC; Neill, C & L., dMJF. 1998. The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. *Geoderma* 82: 43-58.
- Berthrong, ST; Jobbágy, EG & Jackson, RB. 2009. A global meta-analysis of soil exchangeable cations, pH, carbon, and nitrogen with afforestation. *Ecological Applications* 19: 2228-2241.
- Bird, J & Torn, M. 2006. Fine Roots vs. Needles: A Comparison of ¹³C and ¹⁵N Dynamics in a Ponderosa Pine Forest Soil. *Biogeochemistry* 79: 361-382.
- Bird, JA; Kleber, M & Torn, MS. 2008. ¹³C and ¹⁵N stabilization dynamics in soil organic matter fractions during needle and fine root decomposition. *Organic Geochemistry* 39: 465-477.

- Boddey, RM; Macedo, R; Tarré, RM; Ferreira, E; De Oliveira, OC, *et al.* 2004. Nitrogen cycling in Brachiaria pastures: the key to understanding the process of pasture decline. *Agric. Ecosys. Environ.* 103: 389-403.
- Bonde, TA; Christensen, BT & Cerri, CC. 1992. Dynamics of soil organic matter as reflected by natural ¹³C abundance in particle size fractions of forested and cultivated oxisols *Soil Biology & Biochemistry* 24: 275-277.
- Bosatta, E & Staaf, H. 1982. The Control of Nitrogen Turn-Over in Forest Litter. *Oikos* 39: 143-151.
- Brand, DG; Cowie, A & Lamb, K. 2000. Developing the products and markets for carbon sequestration in planted forests. In: *The Future of Eucalypts for Wood Products*, Launceston, Tasmania, Australia, 52–63 pp.
- Broadbent, FE & Nakashima, T. 1974. Mineralization of carbon and nitrogen in soil amended with carbon-13 and nitrogen-15 labeled plant material. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 38: 313-315.
- Burkart, A. 1975. Evolutions of grasses and grassland in South America. *Taxon* 24: 53-66.
- Burke, IC; Lauenroth, WK & Parton, WJ. 1997. Regional and Temporal Variation in Net Primary Production and Nitrogen Mineralization in Grasslands. *Ecology* 78: 1330-1340.
- Burke, IC; Yonker, CM; Parton, WJ; Cole, CV; Schimel, DS, *et al.* 1989. Texture, Climate, and Cultivation Effects on Soil Organic Matter Content in U.S. Grassland Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53: 800-805.
- Cairns, MA; Brown, S; Helmer, EH & Baumgardner, GA. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111: 1-11.
- Cambardella, CA & Elliott, ET. 1992. Particulate Soil Organic-Matter Changes across a Grassland Cultivation Sequence. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56: 777-783.
- Cambardella, CA & Elliott, ET. 1993. Carbon and nitrogen distribution in aggregates from cultivated and native grassland soils. *Soil Sci Soc Am J* 57: 1071–1076.
- Carnevali, R. 1994. *Fitogeografía de la Provincia de Corrientes*. Gobierno de la provincia de Corrientes - INTA, 324 pp.
- Cerri, CC & Andreux, F. 1990. Changes in organic carbon content of oxisols cultivated with sugar cane and pasture based in ¹³C natural abundance measurements. In: *Fourteenth International Congress of Soil Science, Kyoto, Japan, August IV*: 98–103.
- Cerri, CC; Volkoff, B & Andreux, F. 1991. Nature and behaviour of organic matter in soils under natural forest, and after deforestation, burning and cultivation, near Manaus. *Forest Ecology and Management* 38: 247-257.
- Cerri, CEP; Easter, M; Paustian, K; Killian, K; Coleman, K, *et al.* 2007. Simulating SOC changes in 11 land use change chronosequences from the Brazilian Amazon with RothC and Century models. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122: 46-57.
- Cerri, CEP; Paustian, K; Bernoux, M; Victoria, RL; Melillo, JM, *et al.* 2004. Modeling changes in soil organic matter in Amazon forest to pasture conversion with the Century model. *Global Change Biology* 10: 815-832.
- Clark, DA; Brown, S; Kicklighter, DW; Chambers, JQ; Thomlinson, JR, *et al.* 2001. Net primary production in tropical forests: An evaluation and synthesis of existing field data. *Ecol. Appl.* 11: 371-384.

- Cuevas, E; Brown, S & Lugo, A. 1991. Above- and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. *Plant and Soil* 135: 257-268.
- Chen, CR; Xu, ZH & Mathers, NJ. 2004. Soil Carbon Pools in Adjacent Natural and Plantation Forests of Subtropical Australia. *Soil Sci Soc Am J* 68: 282-291.
- Chonè, T; Andreux, F; Correa, JC; Volkoff, B & Cerri, CC. 1991. Changes in organic matter in an Oxisol from the Central Amazonian forest during eight years as pasture determined by ¹³C isotopic composition. Elsevier: 397-405.
- Christensen, BT. 1996. Matching measurable soil organic matter fractions with conceptual pools in simulation models of carbon turnover: revision of model structure. In: Powlson, DS, Smith, P., Smith, J.U. (Eds.) (Ed.), In: *Evaluation of Soil Organic Matter Models*, Berlin, 143-159 pp.
- Christensen, BT. 2001. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European journal of soil science* 52: 345-353.
- Dalal, RC & Mayer, RJ. 1986. Long term trends in fertility of soils under continuous cultivation and cereal cropping in southern Queensland. II. Total organic carbon and its rate of loss from the soil profile. *Aust. J. Soil Res.* 24: 281-292.
- Davidson, E & Ackerman, I. 1993. Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils. *Biogeochemistry* 20: 161-193.
- Davidson, EA & Janssens, IA. 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 408: 165-173.
- Desjardins, T; Andreux, F; Volkoff, B & Cerri, C. 1994. Organic carbon and ¹³C contents in soils and soils size-fractions, and their changes due to deforestation and pasture installation in eastern Amazonia. *Geoderma* 61: 103-118.
- Desjardins, T; Barros, E; Sarrazin, M; Girardin, C & Mariotti, A. 2004. Effects of forest conversion to pasture on soil carbon content and dynamics in Brazilian Amazonia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103: 365-373.
- Dieguez, H. 2009. ¿Fuente o sumidero? El rol de las forestaciones en el río Uruguay y sobre el ciclo del carbono. Facultad de Cs. Ambientales. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 42 pp.
- Elliot, ET; Heil, JW; Kelly, EF & Monger, HC. 1999. Soil structural and other physical properties. In: Robertson, GP; Coleman, DC; Bledsoe, CS; Sollins, P (Eds.), in: *Standard soil methods for long-term ecological research*, Oxford University press, Ney York. pp.
- Epstein, HE; Burke, IC & Lauenroth, WK. 2002. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the U.S. great plains. *Ecology* 83: 320-327.
- Erize, FE; Dimitri, MJ; Julio Leonardis, RF; Biloni, JS; Babarskas, M, *et al.* 1997. *Especies Forestales de la Argentina Oriental. El Nuevo libro del arbol*, Buenos Aires, 124 p. pp.
- Falesi, I. 1976. *Ecosistema de Pastagem Cultivada na Amazônia Brasileira*. Boletim Técnico No. 1. EMBRAPA/CPATU, Belém, Pará, Brazil. 193.
- FAO. 1985. *Datos agroclimatológicos para América Latina y El Caribe*. pp.
- Farley, KA; Piñeiro, G; Palmer, SM; Jobbagy, EG & Jackson, RB. 2008. Stream acidification and base cation losses with grassland afforestation. *Water Resour. Res.* 44: W00A03.
- Fassola, H; Crechi, E; Videla, D & Keller, A. 2008. Estudio preliminar del rendimiento en el aserrado de rollizos de rodales de *Pinus taeda* L. con distintos regímenes silvícolas. XIII

- Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales. , Facultad de Ciencias Forestales, UNaM – EEA Montecarlo, INTA. Eldorado, Misiones, Argentina., 11 p. pp.
- Fearnside, PM & Barbosa, RI. 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108: 147-166.
- Feigl, B; Melillo, J & Cerri, C. 1995. Changes in the origin and quality of soil organic matter after pasture introduction in Rondônia (Brazil). *Plant and Soil* 175: 21-29.
- Feller, C & Beare, MH. 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* 79: 69-116.
- Fisher, MJ; Rao, IM; Ayarza, MA; Lascano, CE; Sanz, JI, *et al.* 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371: 236-238.
- Fisher, MJ; Thomas, RJ & Rao, IM. 1997. Management of tropical pastures in acid soil savannas of South America for carbon sequestration in the soil. In: Lal, R;Kimble, JM;Follet, RF;Stewart, BA (Eds.), *Management of Carbon Sequestration in Soil*. CPC Press, Boca Raton, FL, USA, 405–420 pp.
- Foley, JA; DeFries, R; Asner, GP; Barford, C; Bonan, G, *et al.* 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309: 570-574.
- Freier, KP; Glaser, B & Zech, W. 2010. Mathematical modeling of soil carbon turnover in natural Podocarpus forest and Eucalyptus plantation in Ethiopia using compound specific $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Global Change Biology* 16: 1487-1502.
- Galindo Leal, C & Câmara, IdG. 2003. *The Atlantic Forest of South America : biodiversity status, threats, and outlook*. Island Press, Washington 473 pp.
- Gholz, HL & Fisher, RF. 1982. Organic Matter Production and Distribution in Slash Pine (*Pinus Elliottii*) Plantations. *Ecology* 63: 1827-1839.
- Giardina, CP; Binkley, D; Ryan, MG; Fownes, JH & Senock, RS. 2004. Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia* 139: 545-550.
- Giardina, CP & Ryan, MG. 2000. reply: Soil warming and organic carbon content. *Nature* 408: 790.
- Giardina, CP; Ryan, MG; Hubbard, RM & Binkley, D. 2001. Tree Species and Soil Textural Controls on Carbon and Nitrogen Mineralization Rates. *Soil Sci Soc Am J* 65: 1272-1279
- Golchin, A; Oades, JM; Skjemstad, JO & Clarke, P. 1994a. Study of free and occluded particulate organic matter in soils by solid state ^{13}C CP/MAS NMR spectroscopy and scanning electron microscopy. *Australian Journal of Soil Research* 32: 285–309.
- Golchin, A; Oades, JM; Skjemstad, JO; Clarke, P & . 1994b. Soil structure and carbon cycling. *Australian Journal of Soil Research* 32: 1043–1068.
- Gomez, IA & Gallopin, GC. 1991. Relationship between net primary productivity of terrestrial ecosystems around the world and some environmental factors. *Estimacion de la productividad primaria neta de ecosistemas terrestres del mundo en relacion a factores ambientales* 1: 24-40.
- Gower, ST; McMurtrie, RE & Murty, D. 1996. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 378-382.
- Grace, J; San José, J; Meir, P; Miranda, HS & Montes, RA. 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *J. Biogeogr.* 33: 387–400.

- Guo, L; Wang, M & Gifford, R. 2007. The change of soil carbon stocks and fine root dynamics after land use change from a native pasture to a pine plantation. *Plant and Soil* 299: 251-262.
- Guo, LB; Cowie, AL; Montagu, KD & Gifford, RM. 2008. Carbon and nitrogen stocks in a native pasture and an adjacent 16-year-old *Pinus radiata* D. Don. plantation in Australia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 124: 205-208.
- Guo, LB & Gifford, RM. 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology* 8: 345-360.
- Harrison, KG; Broecker, WS & Bonani, G. 1993. The Effect of Changing Land Use on Soil Radiocarbon. *Science* 262: 725-726.
- Henderson, GS. 1995. Soil organic matter: a link between forest management and productivity. In: Bigham, J.M., Bartels, J.M. (Eds.), *Carbon Forms and Functions in Forests Soils*. Soil Science Society of America Inc. Madison, WI, USA: 419-435.
- Hoen, HF & Solberg, B. 1994. Potential and economic efficiency of carbon sequestration in forest biomass through silvicultural management. *Forest Sci.* 40: 429-451.
- Hölscher, D; Ludwig, B; Möller, RF & Förster, H. 1997. Dynamic of soil chemical parameters in shifting cultivation agriculture in the eastern Amazon. *Agric Ecosys Environ* 66: 153-163.
- Houghton, A. 1995. Land-use change and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1: 275-287.
- IFONA. 1988. *Jornadas para el desarrollo del sector forestal argentino: Síntesis de la situación actual, política y proyecciones.*, Buenos Aires, 70 pp.
- IPCC. 2001. *Third Assessment Report. Climate Change 2001*. Cambridge University Press, Cambridge. pp.
- Iqbal, J; Hu, R; Lin, S; Ahamadou, B & Feng, M. 2009. Carbon dioxide emissions from Ultisol under different land uses in mid-subtropical China. *Geoderma* 152: 63-73.
- Ito, A & Oikawa, T. 2004. Global Mapping of Terrestrial Primary Productivity and Light-Use Efficiency with a Process-Based Model. *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*, 343-358 pp.
- Izquierdo, AE; De Angelo, CD & Aide, TM. 2008. Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic forest of Misiones, Argentina: an evaluation of the forest transition model. *Ecology and Society* 13: 3.
- Jackson, RB; Canadell, J; Ehleringer, JR; Mooney, HA; Sala, OE, *et al.* 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- Jackson, RB; Schenk, HJ; Jobbágy, EG; Canadell, J; Colello, GD, *et al.* 2000. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecol. Appl.* 10: 470-483.
- Jobbágy, E. 2004. *Secuestro de Carbono en plantaciones de C de la Pampa húmeda: Hacia una cuantificación integral. Informe de actividades del proyecto "Secuestro de Carbono en plantaciones forestales"*. 12 pp.
- Jobbágy, E; Rizzotto, MG; Piñeiro, G; Paruelo, JM & Jackson, RB. 2006. Modelado de la dinámica del carbono orgánico en suelos usando información isotópica: aplicación en pastizales forestados. En: *Primeras Jornadas Argentinas sobre el Empleo de Isótopos Estables en Agroecosistemas: en CD*.
- Jobbágy, EG & Jackson, RB. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.* 10: 423-436.

- Jobbágy, EG & Jackson, RB. 2003. Patterns and mechanisms of soil acidification in the conversion of grasslands to forests. *Biogeochemistry* 64: 205-229.
- Kirschbaum, MUF; Guo, LB & Gifford, RM. 2008a. Observed and modelled soil carbon and nitrogen changes after planting a *Pinnus radiata* stand onto former pasture. *Soil Biology & Biochemistry* 40: 247-257.
- Kirschbaum, MUF; Guo, LB & Gifford, RM. 2008b. Why does rainfall affect the trend in soil carbon after converting pastures to forests? A possible explanation based on nitrogen dynamics. *Forest Ecology and Management* 255: 2990–3000.
- Kong, AYY; Six, J; Bryant, DC; Denison, RF & Van Kessel, C. 2005. The Relationship between Carbon Input, Aggregation, and Soil Organic Carbon Stabilization in Sustainable Cropping Systems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69: 1078–1085
- Koutika, LS; Bartoli, F; Andreux, F; Cerri, CC; Burtin, G, *et al.* 1997. Organic matter dynamics and aggregation in soils under rain forest and pastures of increasing age in the eastern Amazon Basin. *Geoderma* 76: 87-112.
- Lacorte, SM; Fassola, HE; Pachas, N & Colcombet, L. 2004. Efecto de diferentes grados de sombreado, con y sin fertilización fosfórica, sobre la producción de un pastizal modificado con predominio de *Axonopus compressus* en el sur de Misiones, Argentina. . 11 Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales. Disponible en CD. , INTA FCF. Eldorado., 9 p. pp.
- Lacorte, SM & Goldfarb, MC. 1996. Evaluación agronómica de un pastizal nativo del sur de Misiones. *Miscelánea*, INTA, EEA Cerro Azul, Misiones, 15 pp.
- Lal, R. 2004. Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science* 304: 1623.
- Lauenroth, WK & Gill, R. 2003. Turnover of root systems. In: de Kroon, H;Visser, EJW (Eds.), *Root ecology*. Ecological Studies 168. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 61-89 pp.
- Le Houerou, HN & Hoste, CH. 1977. Rangeland Production and Annual Rainfall Relations in the Mediterranean Basin and in the African Sahelo-Sudanian Zone. *Journal of Range Management* 30: 181-189.
- Liao, C; Luo, Y; Fang, C & Li, B. 2010. Ecosystem Carbon Stock Influenced by Plantation Practice: Implications for Planting Forests as a Measure of Climate Change Mitigation. *PLoS ONE* 5: e10867.
- Ligier, HD; Matteio, HR; Polo, HL & Rosso, JR. 1988. Mapa de suelos de la provincia de Misiones In: INTA (Ed.), *Atlas de suelos de la República Argentina*, Buenos Aires, 107-154 pp.
- Lilienfein, J; Wilcke, W; Vilela, L; Ayarza, MA; Lima, SdC, *et al.* 2003. Soil Fertility under Native Cerrado and Pasture in the Brazilian Savanna. *Soil Sci Soc Am J* 67: 1195-1205.
- Lisboa, C; Conant, R; Haddix, M; Cerri, C & Cerri, C. 2009. Soil Carbon Turnover Measurement by Physical Fractionation at a Forest-to-Pasture Chronosequence in the Brazilian Amazon. *Ecosystems* 12: 1212-1221.
- Litton, CM; Raich, JSW & Ryan, MLG. 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology* 13: 2089–2109.
- López-Ulloa, M; Veldkamp, E & de Koning, GHJ. 2005. Soil Carbon Stabilization in Converted Tropical Pastures and Forests Depends on Soil Type. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69: 1110-1117.
- Lugo, AE & Brown, S. 1993. Management of tropical soils as sinks or sources of atmospheric carbon. *Plant and Soil* 149: 27-41.

- Maquere, V; Laclau, JP; Bernoux, M; Saint-Andre, L; Gonçalves, JLM, *et al.* 2008. Influence of land use (savanna, pasture, Eucalyptus plantations) on soil carbon and nitrogen stocks in Brazil. *European journal of soil science* 59: 863-877.
- Matson, PA; Vitousek, PM; Ewel, JJ; Mazzarino, MJ & Robertson, GP. 1987. Nitrogen transformations following tropical forest felling and burning on a volcanic soil. *Ecology* 68: 491-502.
- McCree, KJ. 1972. Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agricultural Meteorology* 10: 443-453.
- Monteith, J. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9: 747-766.
- Morães, JFL; Volkoff, B; Cerri, CC & Bernoux, M. 1996. Soil properties under Amazon forest and changes due to pasture installation in Rondônia, Brazil. *Geoderma* 70: 63-81.
- Morrás, H & Piccolo, GA. 1998. Biological recuperation of degraded Ultisols in the Province of Misiones, Argentina. *Advances in GeoEcology* 31: 1211-1215.
- Murty, D; Kirschbaum, MUF; McMurtrie, RE & McGilvray, H. 2002. Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? a review of the literature. *Global Change Biology* 8: 105-123.
- Neill, C; Fry, B; Melillo, JM; Steudler, PA; Moraes, JFL, *et al.* 1996. Forest- and pasture-derived carbon contributions to carbon stocks and microbial respiration of tropical pasture soils. *Oecologia* 107: 113-119.
- Neill, C; Piccolo, MC; Melillo, JM; Steudler, PA & Cerri, CC. 1999. Nitrogen dynamics in Amazon forest and pasture soils measured by ¹⁵N dilution. *Soil Biol Biochem* 31: 567-572.
- Nepstad, DC; de Carvalho, CR; Davidson, EA; Jipp, PH; Lefebvre, PA, *et al.* 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- Nosetto, MD; Jobbágy, EG & Paruelo, JM. 2005. Land-use change and water losses: the case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology* 11: 1101-1117.
- Nosetto, MD; Jobbágy, EG & Paruelo, JM. 2006. Carbon sequestration in semi-arid rangelands: Comparison of *Pinus ponderosa* plantations and grazing exclusion in NW Patagonia. *Journal of Arid Environments* 67: 142-156.
- Parfitt, RL; Percival, HJ; Dahlgren, RA & Hill, LF. 1997. Soil and solution chemistry under pasture and radiata pine in New Zealand. *Plant and Soil* 191: 279-290.
- Parodi, RL. 1964. Las regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Ganadería*, Buenos Aires, 14 p pp.
- Paruelo, JM; Lauenroth, WK; Burke, IC & Sala, OE. 1999. Grassland Precipitation-Use Efficiency Varies Across a Resource Gradient. *Ecosystems* 2: 64-68.
- Paruelo, JM; Piñeiro, G; Baldi, G; Baeza, S; Lezama, F, *et al.* 2010. Carbon Stocks and Fluxes in Rangelands of the Río de la Plata Basin. *Rangeland Ecology & Management* 63: 94-108.
- Paul, E; Paustian, K; Elliott, E & Cole, C. 1997. *Soil Organic matter in Temperate Ecosystems*. New York, 405 pp.
- Paul, EA; Harris, D; Collins, HP; Schulthess, U & Robertson, GP. 1999. Evolution of CO₂ and soil carbon dynamics in biologically managed, row-crop agroecosystems. *Applied Soil Ecology* 11: 53-65

- Paul, KI; Polglase, PJ; Nyakuengama, JG & Khanna, PK. 2002. Change in soil carbon following afforestation. *Forest Ecology and Management* 168: 241- 257.
- Paul, S; Flessa, H; Veldkamp, E & López-Ulloa, M. 2008. Stabilization of recent soil carbon in the humid tropics following land use changes: evidence from aggregate fractionation and stable isotope analyses. *Biogeochemistry* 87: 247-263.
- Pérez, CA; Goya, JF; Bianchini, F; Frangi, JL & Fernandez, R. 2006. Productividad aérea y ciclo de nutrientes en plantaciones de *Pinus taeda* L. en el norte de la provincia de Misiones, Argentina. *Interciencia* 31: 794-801.
- Piñeiro, G; Oesterheld, M & Paruelo, JM. 2006. Seasonal variation of aboveground production and radiation use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems* 9: 1–19.
- Piñeiro, G; Paruelo, JM; Jobbagy, EG; Jackson, RB & Oesterheld, M. 2009. Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exclosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochem. Cycles* 23: GB2003.
- Pizzio, R; Royo Pallarés, O; Fernández, JG & Benitez, CA. 2000. Vegetación de seis pastizales del este de la provincia de Corrientes. *Noticias y comentarios, INTA Mercedes, Corrientes*, 5 pp.
- Raich, JW & Tufekcioglu, A. 2000. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry* 48: 71-90.
- Ramankutty, N; Foley, JA & Olejniczak, NJ. 2002. People on the Land: Changes in Global Population and Croplands during the 20th Century. *Ambio* 31: 251-257.
- Rasmussen, PE & Parton, WJ. 1994. Long-Term Effects of Residue Management in Wheat-Fallow: I. Inputs, Yield, and Soil Organic Matter. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58: 523-530.
- Rasse, D; Rumpel, C & Dignac, MF. 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil* 269: 341-356.
- Rezende, CdP; Cantarutti, RB; Braga, JM; Gomide, JA; Pereira, JM, *et al.* 1999. Litter deposition and disappearance in *Brachiaria* pastures in the Atlantic forest region of the South of Bahia, Brazil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 54: 99-112.
- Richards, AE; Dalal, RC & Schmidt, S. 2007. Soil carbon turnover and sequestration in native subtropical tree plantations *Soil Biology & Biochemistry* 39: 2078-2090.
- Roscoe, R; Buurman, P; Velthorst, EJ & Vasconcellos, CA. 2001. Soil organic matter dynamics in density and particle size fractions as revealed by the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotopic ratio in a Cerrado's oxisol. *Geoderma* 104: 185-202.
- Ruimy, A; Saugier, B & Dedieu, G. 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *J Geophys Res* 99: 5263–5283.
- Ryan, MG; Binkley, D & Fownes, JH. 1997. Age-related decline in forest productivity : Pattern and process. *Advances in ecological research* 27: 213-262.
- Ryan, MG; Binkley, D; Fownes, JH; Giardina, CP & Senock, RS. 2004. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs* 74: 393-414.
- Sala, OE; Jackson, RB; Mooney, HA & Howarth, RW. 2000. *Methods in Ecosystem Science*. 421 pp.
- SAS Institute Inc. 1999. *SAS/STAT® User's Guide, Version 8*. SAS Institute Inc., Cary, NC pp.
- Schlesinger, WH. 1990. Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils. *Nature* 348: 232–234.

- Six, J; Conant, RT; Paul, EA & Paustian, K. 2002a. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* 241: 155-176.
- Six, J; Elliott, ET & Paustian, K. 1999. Aggregate and Soil Organic Matter Dynamics under Conventional and No-Tillage Systems. *Soil Sci Soc Am J* 63: 1350-1358.
- Six, J; Elliott, ET; Paustian, K & Doran, JW. 1998. Aggregation and Soil Organic Matter Accumulation in Cultivated and Native Grassland Soils. *Soil Sci Soc Am J* 62: 1367-1377.
- Six, J; Feller, C; Denef, K; Ogle, SM; de Moraes Sa, JC, *et al.* 2002b. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils - Effects of no-tillage *Agronomie* 22: 755-775.
- Solomon, D; Fritzsche, F; Lehmann, J; Tekalign, M & Zech, W. 2002. Soil Organic Matter Dynamics in the Subhumid Agroecosystems of the Ethiopian Highlands: Evidence From Natural ¹³C Abundance and Particle-Size Fractionation. 969-978 pp.
- Sollins, P; Glassman, C; Paul, E; Swanston, C; Lajtha, K, *et al.* 1999. Soil carbon and nitrogen pools and fractions. In: Robertson, GP; Coleman, DC; Bledsoe, CS; Sollins, P (Eds.), *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Oxford University Press, USA, New York, 437 pp.
- Soriano, A; León, RJC; Sala, OE; Lavado, RS; Deregibus, VA, *et al.* 1992. Río de la Plata grasslands. In: Coupland, RT (Ed.), *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, New York, pp. 367-407 pp.
- Spilke, J; Piepho, HP & Hu, X. 2005. Analysis of Unbalanced Data by Mixed Linear Models Using the mixed Procedure of the SAS System *J. Agronomy & Crop Science* 191: 47-54.
- Sundaravalli, M & Paliwal, K. 2000. Primary production and soil carbon dioxide emission in the semi-arid grazing lands of Madurai, India. *Tropical grasslands* 34: 14-20.
- Trumbore, S. 2000. Age of soil organic matter and soil respiration: Radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecol. Appl.* 10: 399-411.
- Trumbore, S; Costa, ESD; Nepstad, DC; Camargo, PBD; Martinelli, LA, *et al.* 2006. Dynamics of fine root carbon in Amazonian tropical ecosystems and the contribution of roots to soil respiration. *Global Change Biology* 12: 217-229.
- Trumbore, SE. 1997. Potential responses of soil organic carbon to global environmental change *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94: 8284-8291.
- Trumbore, SE; Davidson, EA; Camargo, PBD; Nepstad, DC & Martinelli, LA. 1995. Belowground Cycling of Carbon in Forests and Pastures of Eastern Amazonia. *Global Biogeochem. Cycles* 9: 515-528.
- Turner, DP; Ritts, WD; Cohen, WB; Gower, ST; Running, SW, *et al.* 2006. Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes. *Remote Sensing of Environment* 102: 282-292.
- Turner, J & Lambert, M. 2000. Change in organic carbon in forest plantation soils in Eastern Australia. *Forest Ecol. Manage* 133: 231-247.
- Van Dam, D; Veldkamp, E & Van Breemen, N. 1997. Soil organic carbon dynamics: variability with depth in forested and deforested soils under pasture in Costa Rica. *Biogeochemistry* 39: 343-375.
- Verchot, LV; Davidson, EA; Cattânio, JH; Ackerman, IL; Erickson, HE, *et al.* 1999. Land use change and biogeochemical controls of nitrogen oxide emissions from soils in eastern Amazônia *Global Biogeochem Cycles* 13: 31-46.

- Vitorello, VA; Cerri, CC; Andreux, F; Feller, C & Victoria, RL. 1989. Organic matter and natural carbon-13 distribution in forested and cultivated oxisols. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 53: 773–778.
- Vitousek, PM & Sanford, RL. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- Wattel-Koekkoek, EJW; Buurman, P; van der Plicht, J; Wattel, E & van Breemen, N. 2003. Mean residence time of soil organic matter associated with kaolinite and smectite. *European journal of soil science* 54: 269-278.
- Wiesmeier, M; Dick, DP; Rumpel, C; Dalmolin, RSD; Hilscher, A, *et al.* 2009. Depletion of soil organic carbon and nitrogen under *Pinus taeda* plantations in Southern Brazilian grasslands (Campos). *European journal of soil science* 60: 347-359.
- Yadvinder, M; Luiz Eduardo O. C, A; Daniel B, M; Romilda, P; Carlos A, Q, *et al.* 2009. Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Global Change Biology* 15: 1255-1274.
- Zhou, T & Luo, Y. 2008. Spatial patterns of ecosystem carbon residence time and NPP-driven carbon uptake in the conterminous United States. *Global Biogeochem. Cycles* 22: GB3032.
- Zhou, Z; Sun, O; Huang, J; Li, L; Liu, P, *et al.* 2007. Soil carbon and nitrogen stores and storage potential as affected by land-use in an agro-pastoral ecotone of northern China. *Biogeochemistry* 82: 127-138.
- Zinn, YL; Lal, R; Bigham, JM & Resck, DVS. 2007. Edaphic Controls on Soil Organic Carbon Retention in the Brazilian Cerrado: Texture and Mineralogy. *Soil Sci Soc Am J* 71: 1204-1214.
- Zinn, YL; Resck, DVS & da Silva, JE. 2002. Soil organic carbon as affected by forestation with *Eucalyptus* and *Pinus* in the Cerrado region of Brazil. *Forest Ecology and Management* 166: 285-294.

Anexos

Tabla A 1. Contenido y señal isotópica del COS inicial nativo (C_o) y final (C_f) y señal isotópica de la vegetación nueva, en cada sitio.

Sistema	Sitio	Profundidad (cm)	C_o (Mg ha ⁻¹)		C_f (Mg ha ⁻¹)		$\delta^{13}C_o$		$\delta^{13}C_f$		$\delta^{13}C$ Vegetación nueva	
			COS	MOP	COS	MOP	COS	MOP	COS	MOP	Broza	Raíces
Pasturas	1	0 a 5	12,06	1,33	14,09	2,57	-26,6	-28,2	-16,5	-15,2	-13,5	-12,5
		5 a 10	7,25	0,44	15,14	1,57	-25,2	-27,5	-17,6	-15,2		
		10 a 20	14,86	0,57	21,62	2,30	-25,0	-28,3	-18,5	-15,9		
	2	0 a 5	13,26	1,32	13,26	2,38	-26,6	-28,2	-16,7	-15,5	-14,4	-12,2
		5 a 10	12,46	0,44	12,46	1,17	-25,2	-27,5	-17,5	-17,4		
		10 a 20	19,37	0,57	19,37	1,93	-25,0	-28,3	-18,1	-16,4		
	3	0 a 5	13,67	2,85	15,40	2,54	-26,3	-29,0	-16,5	-15,9	-14,0	-13,6
		5 a 10	7,77	0,71	11,07	1,18	-24,0	-27,7	-16,6	-16,1		
		10 a 20	14,61	1,08	13,99	1,26	-22,0	-27,0	-18,3	-16,3		
	4	0 a 5	18,76	0,88	15,53	1,03	-15,8	-20,0	-13,9	-14,1	-13,1	-12,7
		5 a 10	15,35	0,56	13,72	0,42	-14,6	-18,7	-13,8	-14,1		
		10 a 20	28,76	0,90	27,47	1,06	-14,2	-19,3	-13,7	-15,0		
Forestaciones	5	0 a 5	15,64	4,45	8,06	1,42	-26,5	-27,4	-26,9	-28,5	-29,6	-29,9
		5 a 10	14,39	2,36	9,74	1,11	-25,9	-26,8	-26,1	-28,3		
		10 a 20	22,78	2,76	18,19	1,57	-25,6	-27,3	-25,4	-27,5		
	6									-29,5	-29,2	

	0 a 5	18,76	0,88	15,53	1,03	-15,8	-20,0	-16,0	-25,5		
	5 a 10	15,35	0,56	13,72	0,42	-14,6	-18,7	-14,2	-24,1		
	10 a 20	28,76	0,90	27,47	1,06	-14,2	-19,3	-14,4	-24,8		
7	0 a 5	19,13	2,97	12,25	2,10	-13,8	-13,8	-19,8	-26,6	-28,8	-27,7
	5 a 10	16,62	1,73	13,05	1,27	-13,8	-14,1	-16,3	-25,5		
	10 a 20	23,50	1,51	23,23	2,21	-13,2	-13,7	-15,2	-26,7		
8	0 a 5	13,03	1,02	11,93	1,70	-15,8	-21,2	-21,1	-26,4	-27,8	-28,1
	5 a 10	10,68	0,66	7,48	0,58	-13,7	-15,9	-16,6	-25,8		
	10 a 20	18,03	0,96	14,90	0,81	-14,1	-16,6	-15,1	-24,6		

Tabla A 2. Contenidos y flujos de C MOP y COS para cada sitio

Sitios	Transición	C_o	C_f	Cambio COS	Cambio COS	C_{or}	C_{nuevo}	k	I	E_o	E_{nuevo}	E_f
		(Mg ha ⁻¹)		(Kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	(%)	(Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)						
MOP												
1	S-PI	2,3	6,4	4,1	63,0	44,4	83,9	0,005	0,12	0,02	0,04	0,06
2	S-PI	2,3	5,5	3,1	125,7	46,9	80,0	0,012	0,25	0,05	0,08	0,13
3	S-PI	4,6	5,0	0,3	6,2	17,1	84,1	0,011	0,16	0,07	0,08	0,15
4	PN-PI	2,3	6,8	4,5	300,0	73,1	75,0	0,007	0,40	0,04	0,05	0,10
5	S-FI	9,6	4,1	-5,5	-182,2	28,9	32,7	0,015	0,09	0,23	0,04	0,27
6	PN-FI	2,3	2,5	0,2	11,2	47,3	55,9	0,017	0,13	0,08	0,04	0,12
7	PN-FI	6,2	5,6	-0,6	-20,2	11,4	87,3	0,024	0,38	0,18	0,22	0,40
8	PN-FI	2,6	3,1	0,4	17,9	27,8	76,2	0,018	0,16	0,08	0,07	0,15
Promedios comparando uso actual												
Pasturas				3,01 *	123,72 ns	45,38 ns	80,73 ns	0,008	0,23 ns	0,04	0,06	0,11
Forestación				-1,36	-43,34	28,84	63,02	0,018 **	0,18	0,14 *	0,09 ns	0,23 ns
Promedio comparando origen												
Selva				0,53	3,18	34,33	70,16	0,0107	0,15	0,09	0,06	0,15
Pastizal				1,12 ns	77,20 ns	39,90 ns	73,60 ns	0,0164 ns	0,26 ns	0,09 ns	0,09 ns	0,18 ns
COS												
1	S-PI	34,2	50,9	16,7	256,6	56,3	62,2	0,003	0,65	0,23	0,17	0,40
2	S-PI	34,2	45,1	10,9	437,4	46,0	65,2	0,011	1,70	0,74	0,53	1,27
3	S-PI	36,1	40,5	4,4	80,3	39,3	65,0	0,006	0,78	0,40	0,30	0,70
4	PN-PI	62,9	69,3	6,4	426,4	63,5	42,4	0,011	2,58	1,53	0,62	2,15
5	S-FI	52,8	36,0	-16,8	-560,4	67,4	3,7	0,005	0,09	0,57	0,01	0,59

6	PN-FI	62,9	56,7	-6,2	-410,5	90,0	2,5	0,002	0,13	0,42	0,03	0,45
7	PN-FI	59,2	48,5	-10,7	-345,3	64,1	21,8	0,005	0,45	0,69	0,11	0,80
8	PN-FI	41,7	34,3	-7,4	-297,0	63,5	22,7	0,006	0,41	0,61	0,10	0,71
Promedios comparando uso actual												
Pasturas				9,60 **	300 **	51,27	58,67 **	0,007 ns	1,43 *	0,72 ns	0,40 *	1,13
Forestación				-10,27	-403	71,25 ns	11,47	0,004	0,27	0,57	0,06	0,63 ns
Promedio comparando origen												
Selva				3,80 ns	53,43 ns	52,23	49,01 ns	0,0063	0,81	0,49	0,25 ns	0,74
Pastizal				-4,47	-156,60	70,28 ns	22,33	0,0063 ns	0,89 ns	0,81 ns	0,22	1,03 ns

*p<0,05,