

**Impactos de las plantaciones de pino sobre el ciclo de carbono  
a lo largo de un gradiente de precipitaciones en la Patagonia,  
Argentina**

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

**Patricia Inés Araujo**

Licenciada en Ciencias Biológicas  
Universidad de Buenos Aires, 2006

Lugar de trabajo:  
IFEVA-Facultad de Agronomía  
Universidad de Buenos Aires



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





## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

**Amy T. Austin**

Bachelor of Arts, *magna cum laude*, Environmental Sciences

(Willamette University, EEUU)

Doctor of Philosophy (Ph.D.) Biological Sciences, (Stanford University, EEUU)

Consejero de Estudios

**Martín Oesterheld**

Ingeniero Agrónomo (UBA)

Doctor of Philosophy (Ph.D.) in Biology (Syracuse University, EEUU)

Consejero de Estudios

**Laura Yahdjian**

Licenciada en Ciencias Biológicas (UBA)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (UBA)

## JURADOS DE TESIS

**Natalia Pérez Harguindeguy**

Licenciada en Ciencias Biológicas (Univ. Nac. de Córdoba)

Doctora en Ciencias Biológicas (Univ. Nac. de Córdoba)

**Pablo Peri**

Ingeniero Forestal (Univ. Nac. de La Plata)

Doctor of Philosophy (Ph.D.) in Plant Science "Agroforestry" (Lincoln University,  
Nueva Zelanda)

**Tomás Schlichter**

Ingeniero Agrónomo (UBA)

Doctor in Ciencias Forestales (Univ. Georg-August, Goettingen, Alemania)

Fecha de defensa de la tesis: 22 de marzo de 2012



*Le dedico esta tesis a mi gran amiga Ade,  
que con espíritu lúdico y gran corazón me acompañó y alentó  
en todo momento.*

En la historia como en la  
Naturaleza, la podredumbre  
es el laboratorio de la vida.

*Carlos Marx*



## AGRADECIMIENTOS

A Amy le agradezco infinitamente todas sus enseñanzas, su entusiasmo, su claridad, su confianza, su curiosidad, su generosidad y su amplia visión sobre la ecología y el funcionamiento de los ecosistemas. Con magia y arte supo guiarme y acompañarme en el transcurso de toda la tesis. Considero que nuestras charlas semanales de los jueves 11 a.m. fueron fundamentales para mi formación. Luego de casi 6 años de trabajo, si tuviera que volver a empezar mi doctorado, no tengo dudas que volvería a elegir a Amy como mi directora.

Les agradezco a mis consejeros de estudios, Laura Y. y Martin O., que supieron escucharme y darme muy buenas sugerencias que enriquecieron esta tesis.

Y un especial agradecimiento a Ade y Lau M., que me acompañaron, me ayudaron y pusieron todo su corazón (o mejor dicho, manos, cabeza y corazón) en el transcurso de toda la tesis.

Una de las partes más divertidas y desafiantes fueron los viajes al campo y que fueron muchos. En la búsqueda de los sitios de estudio, Andrés G. fue un compañero de viaje esencial, guía de rutas y caminos. También le agradezco a Darío R., quien me proporcionó las primeras coordenadas acerca de las plantaciones de pino en la provincia de Neuquén. Enseguida se sumaron a los viajes de campo Ade y Lau M. Juntas establecimos las parcelas experimentales a lo largo del gradiente de precipitaciones y trabajamos mucho, entre risas y empanadas, durante 3 años de experimentos en el campo y mediciones en el laboratorio. Realmente esta tesis es el resultado de un trabajo colectivo, ya que muchas otras manos se fueron sumando en distintos momentos, ya sea para las tareas en el campo, las tareas de laboratorio o para compartir las reuniones de grupo. Muchas gracias a Marina G.P., Lucía V., Adri F.S. Jaime M., Clara F., Sole M., Laura H., Jenny, Julia y Mirta T. Y destaco la gran ayuda de Andrea T. y Wally en el procesamiento de las muestras.

Muchos integrantes del IFEVA (profesores, estudiantes y técnicos), a través de sus preguntas y comentarios colaboraron también en gran medida en esta tesis y en mi formación. También mi agradecimiento a mis compañeros de oficina (Esteban F., Andrea U., Germán B., Pedro G., Martín D., Juanma P., Lu D., Vicky P.), y en especial a Grisel, que alegraron mis días de trabajo. Y a las distintas entidades (UBA, Conicet, ANPCyT, RLB) que brindaron apoyo económico.

Esta tesis hubiera sido imposible de realizar sin la ayuda y la buena predisposición de los dueños y encargados de las estancias y establecimientos donde establecimos los sitios de estudio. Ellos son: Martín Zimmerman (Pampachichahuay), Silvia Focarazzo, Pablo Pesce y Viviana (Corfone Junín), Hugo Brockerof (Meliquina), Juan Pablo Casado (Corfone Lolog), Raúl Pizales y Carmelo (Lolog) y Esteban Coliqueo (Quechuquina). También quiero agradecer a Parques Nacionales (APN), que nos permitió trabajar en el Parque Nacional Lanín, a Pablo Laclau (INTA San Martín de los Andes) por sus buenos consejos y la ayuda metodológica brindada y al grupo de Ecología Forestal del INTA Bariloche.

Finalmente agradezco el cariño de mi familia, Beby, So, Ale, Jorge, cuñados y sobrinos; y en particular le agradezco a mi mamá (Beby), que supo acomodarse a mis idas y vueltas de su casa y nunca dejó de cuidarme. Y gracias Martín, *mi negro*, por todo su amor, dulce y compañero.



## **DECLARACIÓN**

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



# ÍNDICE GENERAL

Índice de tablas.....	xv
Índice de figuras.....	xvii
Resumen.....	xix
Abstract.....	xxi
<b>Capítulo 1: Introducción general.....</b>	<b>1</b>
Funcionamiento de los ecosistemas.....	3
Ciclo de carbono en los ecosistemas terrestres.....	4
Controles sobre el balance de carbono en ecosistemas terrestres.....	5
Plantaciones forestales en Patagonia y secuestro de carbono.....	5
Estudios de gradientes.....	6
<b>Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis.....</b>	<b>9</b>
<b>Capítulo 2: Efectos de las precipitaciones sobre la vegetación y suelo superficial en ecosistemas naturales y modificados con plantaciones de pino en la Patagonia.....</b>	<b>11</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>13</b>
Estudio de gradientes.....	13
Gradiente en Patagonia.....	13
<b>Objetivos.....</b>	<b>15</b>
<b>Materiales y Métodos.....</b>	<b>16</b>
Sitio de estudio.....	16
Descripción de los sitios pareados: gradiente de formas de vida y plantaciones de pino.....	18
Diseño experimental.....	20
Caracterización de la vegetación aérea y del suelo.....	20
Análisis de datos.....	22
<b>Resultados.....</b>	<b>23</b>
Características ambientales.....	23
Estructura de la vegetación.....	24
Efectos de la cobertura de la vegetación.....	25
Características de los suelos a lo largo del gradiente de precipitaciones.....	26
Impactos de las plantaciones sobre las características de los suelos.....	27
<b>Discusión.....</b>	<b>31</b>
<b>Capítulo 3: Productividad primaria de los ecosistemas naturales y modificados con pino a lo largo de un gradiente de precipitaciones.....</b>	<b>35</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>37</b>
Controles de la productividad primaria.....	37
<b>Objetivos e hipótesis.....</b>	<b>39</b>
<b>Materiales y Métodos.....</b>	<b>39</b>
Evaluación de la PPNA a lo largo del gradiente.....	39

Productividad foliar.....	39
Productividad del fuste.....	42
Análisis de datos.....	42
<b>Resultados</b> .....	43
PPNA de los ecosistemas naturales.....	43
PPNA de las plantaciones.....	43
Impactos de las plantaciones sobre la PPNA a lo largo del gradiente.....	43
<b>Discusión</b> .....	46
Productividad de los ecosistemas de vegetación natural.....	47
Productividad de las plantaciones.....	47
Impactos de las plantaciones sobre la PPNA y ciclo de carbono.....	48

<b>Capítulo 4: Controles de la descomposición de broza a lo largo de un gradiente de precipitaciones: agua y vegetación.....</b>	<b>51</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>53</b>
Controles de la descomposición.....	53
Estudios de descomposición a lo largo de gradientes de precipitación.....	54
<b>Objetivos e hipótesis</b> .....	<b>56</b>
<b>Materiales y Métodos</b> .....	<b>57</b>
Descomposición de broza.....	57
Constante de descomposición ( <i>k</i> ).....	60
Características químicas de la broza.....	60
Análisis de datos.....	61
<b>Resultados</b> .....	<b>62</b>
Dinámica de pérdida de masa de los sustratos comunes.....	62
Tasas de descomposición de los sustratos comunes .....	64
Características químicas de los sustratos comunes.....	64
Impactos de las plantaciones sobre la descomposición de sustratos comunes. (Efectos biofísicos).....	64
Dinámica de pérdida de masa de la broza in situ de los ecosistemas evaluados.....	66
Tasa de descomposición y características químicas de la broza in situ.....	67
Transplantes recíprocos (cruce de brozas entre ecosistemas pareados) Efectos de la broza.....	70
<b>Discusión</b> .....	<b>71</b>
Descomposición de sustratos comunes a lo largo del gradiente de precipitaciones.....	71
Efectos biofísicos.....	72
Descomposición in situ.....	72
Efectos de la broza.....	73

<b>Capítulo 5: Efectos del reemplazo de la vegetación natural por plantaciones de pino sobre los reservorios y secuestro de carbono</b> .....	75
<b>Introducción</b> .....	77
Plantaciones forestales y secuestro de carbono.....	78
Incertidumbres acerca del destino final del carbono capturado en los nuevos ecosistemas.....	78
<b>Objetivos e hipótesis</b> .....	80
<b>Materiales y Métodos</b> .....	80
Inventario de carbono de la vegetación (Tabla 5.1).....	80
Biomasa aérea.....	80
Biomasa de raíces.....	81
Detritos.....	81
Carbono del suelo (COS).....	82
Análisis de datos.....	84
<b>Resultados</b> .....	84
Inventario de carbono de los ecosistemas naturales y modificados.....	84
Impacto de las plantaciones de pino sobre el carbono de la biomasa y detritos.....	84
Carbono orgánico del suelo (COS).....	85
Impacto de las plantaciones sobre el contenido de COS.....	85
Secuestro efectivo de carbono.....	91
<b>Discusión</b> .....	93
Impacto de las plantaciones sobre el contenido de carbono.....	94
Moduladores de los cambios en el contenido de carbono.....	94
Impactos de las plantaciones sobre el COS.....	95
Vulnerabilidad y tiempo de residencia del carbono en los ecosistemas.....	96
<b>Capítulo 6: Síntesis y Discusión general</b> .....	99
<b>Principales resultados de la tesis</b> .....	101
Controles sobre los patrones y procesos vinculados al ciclo de carbono.....	102
Impactos de las plantaciones de pino sobre el balance de carbono.....	105
Incremento de carbono de las plantaciones forestales.....	107
<b>Contribuciones originales de la tesis</b> .....	108
Diseño experimental.....	108
Contribuciones al conocimiento de los controles bióticos y abióticos de la descomposición de broza.....	109
Evaluación del secuestro de carbono en distintos tipos de ecosistemas.....	109
<b>Significado e implicancias de los resultados</b> .....	110
Implicancias en la remoción de CO <sub>2</sub> de los ecosistemas terrestres.....	110
Incertidumbres sobre el destino final de carbono.....	111
<b>Perspectivas futuras</b> .....	111
<b>Palabras finales</b> .....	113
<b>Bibliografía</b> .....	115
<b>Apéndice</b> .....	131



## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 2.1</b> Descripción de los cinco puntos del gradiente.....	18
<b>Tabla 2.2</b> Fisonomía de la vegetación de los sitios pareados y año en que se introdujo la plantación de pino (o rodal) en estudio.....	21
<b>Tabla 2.3</b> Porcentaje de lluvia caída por estación del año en cada punto del gradiente.....	24
<b>Tabla 2.4</b> Temperatura (°C) del suelo en ambos tipos de ecosistemas.....	28
<b>Tabla 2.5</b> Efecto de las plantaciones de pino sobre el carbono orgánico del suelo (%).....	30
<b>Tabla 2.6</b> Coeficientes de correlación entre las variables biogeoquímicas de los suelos.....	30
<b>Tabla 3.1</b> Detalle de la metodología empleada en los ecosistemas naturales y plantaciones de pino para estimar la PPNA.....	42
<b>Tabla 3.2</b> PPNA ( $\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y %) de los ecosistemas naturales y de las plantaciones.....	45
<b>Tabla 4.1</b> Lista de las especies de brozas utilizadas en los experimentos de descomposición y lugar donde se las incubó.....	59
<b>Tabla 4.2</b> Diseño de la bolsa y peso original en función del tipo de broza utilizada.....	60
<b>Tabla 4.3</b> Características químicas y físicas de la broza de los sustratos comunes.....	64
<b>Tabla 4.4</b> Características químicas y físicas de la broza <i>in situ</i> de la vegetación natural.....	69
<b>Tabla 4.5</b> Características químicas de la broza <i>in situ</i> de las plantaciones.....	69
<b>Tabla 5.1</b> Compartimentos de C medidos en los ecosistemas naturales y plantaciones.....	83
<b>Tabla 5.2</b> Coeficientes de partición utilizados para estimar la biomasa radical en función de la biomasa aérea.....	83
<b>Tabla 5.3</b> Inventario de C de la vegetación ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones a lo largo del gradiente de precipitaciones.....	86
<b>Tabla 5.4</b> Concentración de carbono orgánico del suelo (COS, %), densidad aparente del suelo ( $\text{g m}^{-3}$ ) y contenido de COS ( $\text{g m}^{-2}$ ).....	88
<b>Tabla 5.5</b> Impacto de las plantaciones de pino sobre los reservorios de C de los ecosistemas.....	92
<b>Tabla 6.1</b> Emisiones anuales de C por diversas actividades.....	110
<b>Tabla 6.2</b> Inventario de emisiones anuales de C (Pg) de la Argentina durante el año 2000.....	111



## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.1</b> Esquema simplificado del Ciclo de C en los ecosistemas terrestres y los factores que lo regulan .....	4
<b>Figura 1.2</b> Relación triangular (a) del clima con los patrones (vegetación) y los procesos de los ecosistemas.....	8
<b>Figura 2.1</b> Mapa de la República Argentina donde se muestra la provincia de Neuquén (a) y ampliado la región en estudio con los 5 puntos donde realizamos este trabajo.....	17
<b>Figura 2.2</b> Precipitación media anual (registrada con los pluviómetros) (a) y valor de precipitación media anual (b).....	23
<b>Figura 2.3</b> Variación mensual de las precipitaciones registradas con los pluviómetros.....	24
<b>Figura 2.4</b> Cobertura relativa de pastos, arbustos y detritos (%) en los ecosistemas naturales y plantaciones.....	25
<b>Figura 2.5</b> Densidad de plantas (a), diámetro a la altura de pecho (DAP) y área basal de los bosques naturales y plantaciones.....	26
<b>Figura 2.6</b> Radiación solar incidente sobre la superficie del suelo a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas.....	28
<b>Figura 2.7</b> Contenido gravimétrico de agua del suelo (0-5cm) a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas.....	28
<b>Figura 2.8</b> Características biogeoquímicas de los suelos (0-5cm) a lo largo del gradiente de precipitaciones .....	29
<b>Figura 3.1</b> Productividad primaria neta aérea (PPNA) a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas .....	44
<b>Figura 3.2</b> PPNA foliar (hojas y/o estrato herbáceo y arbustivo) (a) y del fuste (b) a lo largo del gradiente de precipitaciones.....	46
<b>Figura 4.1</b> Interacción clima –vegetación y su impacto sobre la descomposición.....	56
<b>Figura 4.2</b> Dinámica de la materia orgánica remanente de los sustratos comunes en los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones.....	63
<b>Figura 4.3</b> Tasa de descomposición $k$ (año <sup>-1</sup> ) de sustratos comunes a lo largo del gradiente en los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones.....	65
<b>Figura 4.4</b> Impacto de las plantaciones sobre la descomposición de broza en función de (a) las precipitaciones y (b) radiación solar incidente.....	66
<b>Figura 4.5</b> Dinámica de la materia orgánica remanente de brozas <i>in situ</i> (a) de los árboles y (b) pastos y arbustos.....	67
<b>Figura 4.6.</b> Tasa de descomposición ( $k$ , año <sup>-1</sup> ) de la broza <i>in situ</i> a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas.....	68
<b>Figura 4.7</b> Tasa de descomposición ( $k$ , año <sup>-1</sup> ) de las brozas de la vegetación natural y de pino incubadas en los ecosistemas naturales (a) y en las plantaciones (b).....	70
<b>Figura 4.8</b> Impacto de la broza de pino sobre la descomposición a lo largo del gradiente.....	70

<b>Figura 5.1</b> Compartimentos de C en los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones de pino.....	89
<b>Figura 5.2</b> Relación entre la concentración de carbono orgánico del suelo (COS, %) y la densidad de suelo ( $\text{g m}^{-3}$ ) (a) y contenido de COS ( $\text{g m}^{-2}$ ) (b) a lo largo del gradiente de precipitaciones.....	90
<b>Figura 5.3</b> Impacto de las plantaciones de pino sobre el contenido de C a lo largo del gradiente de precipitaciones.....	93
<b>Figura 6.1</b> Principales impactos (relativos) de las plantaciones a lo largo del gradiente de precipitaciones.....	102
<b>Figura 6.2</b> Efectos diferenciales de las precipitaciones y la vegetación sobre la productividad y la descomposición de broza.....	106
<b>Figura 6.3</b> Comparación entre el colchón de broza medida a campo y el predicho o modelado a partir de los flujos de entrada y salida de C.....	106
<b>Figura 6.4</b> Tasa de descomposición ( $k$ , $\text{año}^{-1}$ ) de brozas a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas.....	109

## **Impactos de las plantaciones de pino sobre el ciclo de carbono a lo largo de un gradiente de precipitaciones en la Patagonia, Argentina**

### *Resumen*

Los cambios en el uso de la tierra modifican la circulación de carbono (C) entre la atmósfera y los ecosistemas, lo que altera el funcionamiento de estos últimos. Los ecosistemas terrestres juegan un papel central sobre el ciclo de C, pero todavía existen muchas incertidumbres asociadas a los impactos del reemplazo de la vegetación natural sobre los reservorios y flujos de C en condiciones climáticas contrastantes. En esta tesis evaluamos el impacto del reemplazo de la vegetación natural por plantaciones de pino sobre el ciclo de C a lo largo de un gradiente de precipitaciones (250-2200 mm) en la Patagonia. Un gradiente donde la composición de especies y formas de vida de la vegetación varía (de estepas arbustivas gramíneas a bosques templados) y ecosistemas pareados donde la vegetación es constante (*Pinus ponderosa*) permitió explorar los efectos combinados y desacoplados de las precipitaciones y la vegetación sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA), la descomposición de broza y el balance de C. A la vez, evaluamos el potencial de secuestro de C de dichas plantaciones.

Las plantaciones modificaron el balance de C de los ecosistemas a través de cambios simultáneos en la PPNA y la descomposición, y atenuaron la respuesta de algunas variables biogeoquímicas del suelo a los cambios en las precipitaciones. La PPNA de los ecosistemas naturales y plantaciones aumentó de manera lineal a lo largo del gradiente y la pendiente de la relación PPNA-precipitaciones fue similar entre ecosistemas. La descomposición de broza difirió de manera notable entre ecosistemas y sólo presentó una relación positiva con las precipitaciones en las plantaciones. En los ecosistemas naturales, la combinación de las distintas calidades de broza y los efectos abióticos, como la fotodegradación que disminuye al aumentar la cobertura de la vegetación, generaron tasas de descomposición variables a lo largo del gradiente, y siempre superiores a la de las plantaciones. Las plantaciones incrementaron el contenido de C de la biomasa y detritos entre los 250 a 1350 mm, y lo redujeron con respecto al bosque nativo. El incremento de los detritos estuvo asociado a retrasos en la descomposición, pero estos cambios no se reflejaron en el contenido de carbono orgánico del suelo superficial.

En esta tesis identificamos interacciones múltiples entre el clima, la vegetación que se reemplaza y la identidad de la especie introducida, que en conjunto definieron el impacto absoluto y relativo de las plantaciones sobre el balance de C a lo largo del gradiente de precipitaciones. La utilización de plantaciones forestales de la Patagonia como estrategia segura de secuestro de C a largo plazo, presentaría bastante incertidumbre y tendría un papel menor en términos de compensar las emisiones de CO<sub>2</sub> a la atmósfera que diversas actividades humanas generan.

*Palabras claves:* balance de carbono, sistemas semiáridos y bosques templados, descomposición biótica, fotodegradación, forestaciones, secuestro de C, cambio global



## Impacts of pine afforestation on carbon cycling along a precipitation gradient in Patagonia

### *Abstract*

Land use changes are altering carbon (C) cycling between the atmosphere and ecosystems with important consequences for ecosystems functioning. Terrestrial ecosystems play a central role in the global C cycle, but there are many uncertainties about the impact of changing natural vegetation on C pool sizes and fluxes under contrasting climate conditions. We took advantage of an unplanned natural experiment along a precipitation gradient (250-2200 mm) in Patagonia, Argentina, where extensive areas of steppe and native forest have been converted to forest plantations of a single species (*Pinus ponderosa*). We explored how changes in the dominant vegetation, precipitation and its interaction simultaneously affected aboveground net primary production (ANPP), litter decomposition and C balance. We also evaluated potential C sequestration in these modified ecosystems.

Pine plantations disrupted the C balance through simultaneous changes in ANPP and decomposition, and the responses of biogeochemical soil properties to increasing precipitation were diminished. ANPP increased linearly with precipitation in both natural vegetation and in pine plantations and in a similar way (similar slopes). Litter decomposition differed notably between ecosystems and demonstrated a positive relationship with precipitation only in pine plantations. In natural ecosystems, decomposition was variable along the precipitation gradient as a result of combined effect of photodegradation (diminishing as vegetative cover increases) and different litter types, and was always higher than the pine plantation in the same precipitation regime. Pine plantations had increased biomass and detritus carbon pools in arid to mesic ecosystems between 250-1350 mm, but reduced substantially compared with the native forest at the wettest end of the gradient. The large accumulation of carbon in detritus in the pine plantations was mainly due to slower decomposition rates in these modified ecosystems; however these increases in detrital C were not mirrored in the surface soil organic carbon which did not differ when compared to native vegetation. We identified in this dissertation interactive effects of climate, natural vegetation and the identity of the specie that is introduced, which together modulated the relative and absolute impacts of pine plantation on carbon balance along a precipitation gradient. Our results suggest that pine afforestation in Patagonia as a mechanism of C sequestration in the long term has significant uncertainties and would likely play a minor role in compensating for CO<sub>2</sub> emissions due to other anthropogenic activities.

*Keywords:* carbon balance, semiarid ecosystems and temperate forests, biotic decomposition, photodegradation, afforestation, carbon sequestration, global change



**Capítulo 1**  
**Introducción general**



La vegetación juega un papel central sobre la concentración de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) de la atmósfera y el contenido de carbono (C) de los ecosistemas terrestres (Houghton 2007). La vegetación remueve continuamente  $\text{CO}_2$  de la atmósfera a través del proceso de fotosíntesis (la integración de dicho proceso al nivel de ecosistema se denomina productividad primaria) y lo libera a través de la descomposición de la materia orgánica. En condiciones de equilibrio el balance entre la productividad primaria y la descomposición refleja la cantidad de C que a largo plazo se acumula y permanece en los ecosistemas (Coûteaux et al. 1995; Amundson 2001; Chapin et al. 2002). Las actividades humanas impactan de manera notable sobre la circulación de carbono (C) entre la atmósfera y los ecosistemas. Por ejemplo, la deforestación, la conversión de pastizales a sistemas agrícolas y la quema de combustible fósil generan un aumento de las emisiones de  $\text{CO}_2$  desde los ecosistemas y una mayor concentración de dicho gas en la atmósfera (Vitousek et al. 1997; Houghton 2007). Como consecuencia del incremento del  $\text{CO}_2$  atmosférico, cambios en el clima y en el funcionamiento de los ecosistemas han sido documentados (Vitousek et al. 1997; Houghton et al. 2001). Algunos efectos sobre el clima son un aumento en la temperatura media global y cambios en el régimen de precipitaciones (IPCC 2007), mientras que un aumento en la tasa fotosintética, en particular en las plantas con metabolismo  $\text{C}_3$  y el reemplazo de distintos grupos funcionales de la vegetación dentro de una comunidad (Bazzaz 1990; Vitousek 1994) son algunos ejemplos de cambios en el funcionamiento de los ecosistemas.

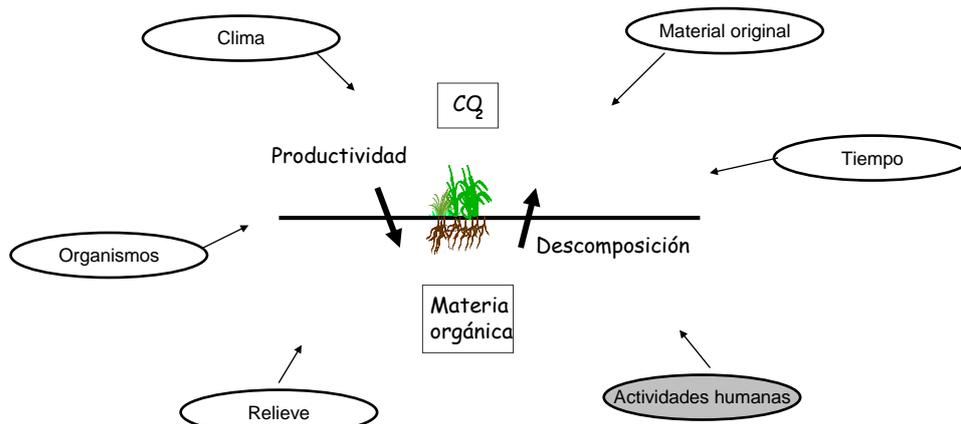
Los sistemas biológicos, y en particular los bosques, tienen la capacidad de almacenar o secuestrar una gran cantidad de C por largos períodos de tiempo (Harmon 2001). Por esta razón, distintas estrategias (como el manejo de los bosques, la forestación, etc) que promuevan un incremento en el secuestro de C podrían temporalmente demorar el incremento del  $\text{CO}_2$  atmosférico (Vitousek 1991; Harmon 2001; McKinley et al. 2011). En los últimos años la introducción de plantaciones forestales en regiones dominadas por vegetación herbácea ha sido propuesta como un mecanismo potencial de remoción de  $\text{CO}_2$  atmosférico y compensación de las emisiones de dicho gas que diversas actividades humanas generan (Vitousek 1991; Houghton et al. 1999; Jackson y Schlesinger 2004).

Algunos trabajos han mostrado que el impacto de las plantaciones forestales sobre la remoción de  $\text{CO}_2$  y el secuestro de C puede ser distinto en función de la vegetación que se reemplaza y las condiciones climáticas donde se las introduce (Guo y Gifford 2002; Berthrong et al. 2012). El clima y la vegetación regulan los flujos de entrada y salida de C (Chapin et al. 2002) y a la vez, la vegetación que se reemplaza define el contenido inicial de C sobre el cual habría un incremento de C en el nuevo ecosistema implantado. Entonces, explorar de qué manera el clima y la vegetación determinan el ciclo de C en los ecosistemas naturales y forestados resulta clave para evaluar el potencial secuestro de C de las plantaciones forestales.

### *Funcionamiento de los ecosistemas*

El funcionamiento de los ecosistemas depende de la transferencia de energía y el reciclado de los nutrientes entre los distintos compartimentos que lo integran (Olson 1963), como los organismos vivos, la atmósfera, los detritos y el suelo. El desafío en el estudio de la ecología de los ecosistemas radica en entender los principales factores bióticos y abióticos que regulan los flujos de energía y la circulación de los materiales,

como también el tamaño de los reservorios de los principales elementos que lo conforman (carbono, nitrógeno, fósforo, etc). Jenny (1941; 1980) formalizó el concepto de funcionamiento de los ecosistemas como el resultado de la interacción de cinco variables independientes: el clima, los organismos, el relieve, el material original y el tiempo, a las que definió como “factores de estado”. Años más tarde, debido al impacto de las actividades humanas sobre los ecosistemas, se las propuso como un sexto factor de estado (Amundson y Jenny 1997), y que junto a los otros cinco, regulan los patrones y procesos que determinan el funcionamiento de los ecosistemas (Fig. 1.1).



**Figura 1.1** Esquema simplificado del Ciclo de C en los ecosistemas terrestres y los factores que lo regulan. Se indica el principal flujo de entrada (productividad primaria neta) y salida de C (descomposición de la materia orgánica de la biomasa y suelo) de los ecosistemas (flechas gruesas). Los óvalos hacen referencia a los factores de estado (naturales en blanco y antrópico en gris).

### *Ciclo de carbono en los ecosistemas terrestres*

La productividad primaria neta (balance entre la productividad primaria bruta y la respiración de las plantas) representa la entrada principal de energía y C a los ecosistemas terrestres y determina la energía disponible para los demás niveles tróficos (Odum 1969). La descomposición de la materia orgánica, resultado de la actividad metabólica de los organismos del suelo y de procesos abióticos (Meentemeyer 1978; Swift et al. 1979; Berg et al. 1993; Vitousek et al. 1994; Austin y Vitousek 2000) representa el principal flujo C desde los ecosistemas hacia la atmósfera (Coûteaux et al. 1995; Prentice et al. 2001; Adair et al. 2008) (Fig. 1.1). La descomposición de los residuos vegetales (aéreos y raíces) es esencial para el funcionamiento de los ecosistemas. La formación de la materia orgánica del suelo y la disponibilidad de los nutrientes deriva del reciclado de dichos residuos (Chapin et al. 2002), lo que en definitiva afecta la productividad de los ecosistemas. Los suelos representan el reservorio más grande de C orgánico de los ecosistemas terrestres (Trumbore et al. 1996; Chapin et al. 2009) y el tiempo de residencia del C en dicho compartimento depende de las características de los suelos, el clima y la vegetación (Post et al. 1982; Burke et al. 1989; Schlesinger 1997; De Deyn et al. 2008).

### *Controles sobre el balance de carbono en ecosistemas terrestres*

El clima es un control importante del funcionamiento de los ecosistemas terrestres ya que regula, directa e indirectamente las entradas, salidas y ciclado de C y nutrientes (Noy-Meir 1973; Sala et al. 1988; Austin y Vitousek 1998). La temperatura y las precipitaciones tienen efectos directos sobre la productividad primaria (Lieth 1975; Austin y Vitousek 2000; Austin y Sala 2002; Jobbágy et al. 2002) y la descomposición biótica de la materia orgánica (Vitousek et al. 1994), como también efectos indirectos a través de regular las formas de vida dominantes de la vegetación (Schulze et al. 1996; Burke et al. 1997; Bertiller et al. 2006) y la calidad de la broza (Aerts 1997; Collins et al. 2008). A su vez, evidencias recientes han mostrado que la fotodegradación, es decir, la mineralización fotoquímica de la materia orgánica por efecto de la radiación solar (UV y visible) puede ser un control importante de la descomposición en regiones semiáridas (Austin y Vivanco 2006; Brandt et al. 2009; Gallo et al. 2009). En este sentido, mientras una mayor disponibilidad de agua estimularía la descomposición biótica, una mayor cobertura vegetal (también como resultado del aumento en la disponibilidad de agua) reduciría los efectos de la fotodegradación (Austin 2011), por lo que ambos controles podrían operar en sentido opuesto a lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones.

La estructura y la fenología de la vegetación influyen directamente sobre la productividad de los ecosistemas. La composición, la densidad, los grupos funcionales y las formas de vida de las especies vegetales determinan por ejemplo la eficiencia en el uso de los nutrientes (Chapin 2003) y el acceso a fuentes de agua (Nosetto et al. 2005). A la vez, las características funcionales de la vegetación influyen sobre las características físicas y químicas de la broza (hojas y raíces senescentes) y su tasa de descomposición (Cornelissen et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2007; Cornwell et al. 2008). Por ende, los cambios en la cobertura vegetal debido a las actividades humanas podrían tener un gran impacto sobre el balance de C y otros servicios de los ecosistemas terrestres (Chapin 2003; Foley et al. 2005).

### *Plantaciones forestales en Patagonia y secuestro de carbono*

La comunidad científica ha expresado la necesidad de estabilizar la concentración de CO<sub>2</sub> de la atmósfera que está aumentando con la actividad humana (IPCC 2007). Varios países firmantes del protocolo de Kyoto de 1997\* (del Anexo 1) se comprometieron a compensar sus emisiones a través de distintos proyectos de captura del CO<sub>2</sub> y en particular (como ya se ha mencionado), a través de la introducción de plantaciones forestales en regiones dominadas por vegetación herbácea. La capacidad de estos nuevos ecosistemas de incrementar el almacenamiento de C con respecto a los

---

\*EL protocolo de Kyoto es un tratado internacional cuyo objetivo es reducir las emisiones de gases de efecto invernadero a nivel global, ya que son la principal causa de cambio climático (IPCC 2001). Cambios tecnológicos, un menor consumo de combustible fósil, el uso de energías alternativas y la creación de sumideros de C, en particular la forestación, son algunas de las estrategias propuestas para alcanzar como objetivo final, estabilizar la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico.

ecosistemas que reemplazaron es lo que se conoce como “adicionalidad” (IPCC 2007) o, como lo llamaremos en esta tesis, “Secuestro efectivo” de C\*\*.

La introducción de coníferas de rápido crecimiento representa un importante cambio en el uso de la tierra en la región de la Patagonia (Schlichter y Laclau 1998). La principal especie introducida desde mediados de la década del '70 es *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws., que cubre alrededor de 70.000 ha, entre los 39° y 42° de latitud sur y ha reemplazado en particular ecosistemas de precipitación media anual entre los 600 y 1000 mm (Schlichter y Laclau 1998; Laclau 2003; Broquen et al. 2005). En los últimos años varios trabajos han comenzado a explorar el impacto de dichas plantaciones sobre algunos patrones y procesos de los ecosistemas. Por ejemplo las plantaciones forestales incrementaron el consumo de agua con respecto a los pastos que reemplazaron (Gyenge et al. 2003; Licata et al. 2008) pero no modificaron de manera significativa el pH del suelo (Broquen et al. 2005). Otros estudios mostraron una disminución en la regeneración de pastos nativos bajo el dosel de las plantaciones (Raffaele y Schlichter 2001) y una relación negativa entre la densidad de las plantaciones y el número de especies de plantas del sotobosque por un lado (Candan et al. 2006) y el número de especies y abundancia de hormigas por el otro (Corley et al. 2006). También se ha encontrado una disminución en la abundancia de mamíferos pequeños bajo las plantaciones con respecto a la estepa, debido a una menor cobertura y riqueza de las especies del sotobosque (Lantschner et al. 2011).

Las plantaciones forestales han sido introducidas en un rango amplio de tipos de ecosistemas, lo que podría generar distintas trayectorias de cambio sobre los flujos y balance de C en función del tipo de vegetación que han reemplazado y las condiciones climáticas del sistema. Algunos estudios han mostrado un aumento en el C contenido en la biomasa cuando lo que se ha reemplazado es un pastizal (Nosetto et al. 2006), mientras otros han observado una reducción del C total en las plantaciones con respecto a los bosques de *Austrocedrus chilensis* (Don) Flor. et Boul. reemplazados (Laclau 2003). Mientras la vegetación natural define la línea base o contenido de C inicial sobre el cual habría una ganancia en el contenido de C, un cambio neto en el contenido de C debido a la plantación dependerá de los cambios relativos entre los flujos de entrada y salida de C (McCulley et al. 2005). Entonces, para entender el impacto de las plantaciones sobre el balance de C resulta crítico conocer, además de los reservorios de C, los procesos que controlan las entradas y salidas de C en ambos tipos de ecosistemas (naturales y modificados con pino).

### *Estudios de gradientes*

Una manera de entender el control regional que ejerce un factor de estado sobre la estructura y los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas es comparar ecosistemas que varían en forma sistemática en un sólo factor, por ejemplo en la precipitación, y muy poco en los otros factores (Jenny 1980; Vitousek y Matson 1991; Austin 2002). En la Patagonia, la ventaja de los estudios de gradiente radica en que los cambios en las precipitaciones y en la vegetación dominante ocurren a distancias muy cortas (150 km), mientras otras variables ambientales como la temperatura, la elevación y el tipo de suelo varían muy poco (Austin y Sala 2002). Los cambios abruptos y en sentido Oeste –Este

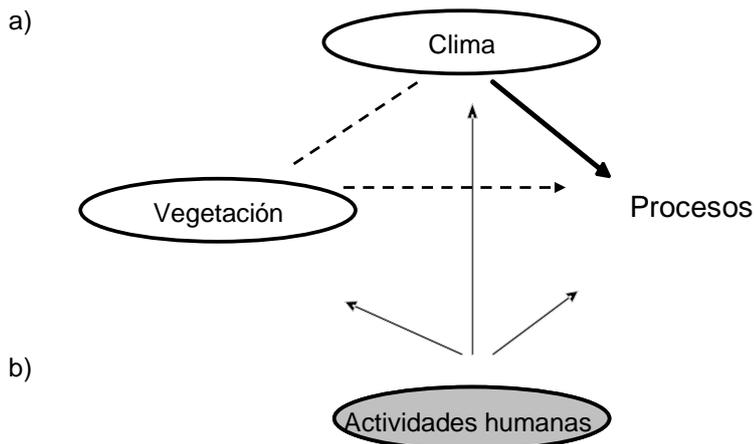
---

\*\* A lo largo de la tesis utilizaremos el término “Secuestro efectivo” como sinónimo de “adicionalidad”. Dicho término representa el incremento de C con respecto a la vegetación que se reemplaza..

de las precipitaciones se deben a los persistentes vientos húmedos que se generan en el océano Pacífico y que son interceptados por la cordillera de los Andes, orientada en sentido Norte-Sur (Paruelo et al. 1998; Austin y Sala 2002). Esta combinación particular de patrones climáticos y topográficos genera un descenso exponencial en las precipitaciones de Oeste a Este, acompañado de grandes cambios en la fisonomía de la vegetación (Jobbágy et al. 1995).

El clima ejerce un control directo sobre los procesos del ecosistema y determina la estructura de la vegetación (representada por la identidad y la abundancia de las especies, la abundancia de formas de vida, la cobertura total, etc) (Lieth 1975; Epstein et al. 1996; Aerts 1997; Austin y Sala 2002). La estructura de la vegetación refleja las condiciones climáticas promedio y a la vez, es un determinante clave de los procesos ecosistémicos (Burke et al. 1997; Verón et al. 2002; Chapin 2003). Por ejemplo el agua es un control primordial de la productividad primaria y un aumento en la biomasa y cobertura vegetal suele estar asociado a un aumento en la disponibilidad de agua (Lieth 1975; Sala et al. 1988). A la vez, debido a los cambios en la disponibilidad de agua, las características de la vegetación se modifican (por ejemplo la biomasa y densidad de plantas) y estas características determinan la productividad del ecosistema (Austin y Sala 2002; Yahdjian y Sala 2006). De esta manera se establece una relación triangular del clima con los patrones y los procesos de los ecosistemas (Fig. 1.2): el clima ejerce un doble control sobre los procesos, uno directo y otro indirecto a través de la vegetación (Aerts 1997). Por otro lado las actividades humanas pueden alterar sustancialmente esta relación triangular cuando por ejemplo, modifican la vegetación (Fig. 2.1). Por ejemplo el reemplazo de especies que implique un cambio en la densidad y cobertura de plantas puede modificar la productividad del ecosistema (Chapin 2003). Un cambio en la descomposición de la materia orgánica (a través de un cambio en la calidad de la broza) puede generar mayores emisiones de CO<sub>2</sub> y esto impactar sobre el clima (Adair et al. 2008).

A lo largo de gradientes de precipitación, las formas de vida dominantes de la vegetación varían en conjunto con la disponibilidad de agua (Schulze et al. 1996; Burke et al. 1997; Mazzarino et al. 1998; Austin y Sala 2002), lo que dificulta separar los efectos directos de la precipitación (factor clima), de los mediados por la estructura de la vegetación (factor biota) sobre los procesos claves del ecosistema. Uno de los desafíos en los estudios a campo es entonces disponer de sitios que difieran en la precipitación media anual, pero no en la estructura de la vegetación. En esta tesis, hemos sacado provecho de plantaciones forestales a lo largo de un gradiente de precipitaciones en el noroeste de la Patagonia, lo que representa un experimento natural en el que se mantiene constante la estructura de la vegetación a pesar de cambios grandes en el clima. Se trata de un conjunto de sitios en el noroeste de la provincia de Neuquén, en la Patagonia, donde paralelo a una transición natural de vegetación (estepa – bosque), existen importantes áreas cubiertas con plantaciones de *P. ponderosa*, de composición y estructura similar.



**Figura 1.2** Relación triangular (a) del clima con los patrones (vegetación) y los procesos de los ecosistemas. Existe un control directo (flecha continua) e indirecto (flecha punteada) sobre los procesos. (b) Las actividades humanas alteran este triángulo de relaciones (flechas grises). Los óvalos blancos hacen referencia a los factores naturales y el gris al factor antrópico

El diseño experimental de sitios pareados (vegetación natural y plantación) a lo largo de un gradiente espacial permite evaluar y entender la interacción entre las precipitaciones y la vegetación (factores de estado) sobre el ciclo de C de estos ecosistemas. A través de este diseño podemos evaluar 1) los efectos combinados de cambios en las precipitaciones y en la vegetación natural, como también desacoplar ambos factores y evaluar 2) los efectos aislados de la precipitación (factor clima) cuando la vegetación se mantiene constante y 3) los efectos de la vegetación (factor biota) bajo el mismo clima. Las respuestas a lo largo del gradiente de vegetación natural permiten entender los efectos de cambios simultáneos en las precipitaciones y en la vegetación (1). Las plantaciones de pino, ecosistemas donde la vegetación no varía a lo largo del gradiente, permiten evaluar los efectos de las precipitaciones desacoplados de la vegetación (2). Finalmente, el hecho de tener ecosistemas que varíen en la vegetación y en paralelo ecosistemas donde la vegetación permanece constante, permite entender el papel que juega el cambio en la estructura de la vegetación, en particular el cambio en las especies dominantes, en la abundancia de formas de vida y en la cobertura total, sobre procesos del ecosistema, a través de la diferencia en las respuestas entre sistemas pareados (3).

Los cambios en el uso de la tierra han mostrado efectos positivos, neutros y negativos sobre la capacidad de la vegetación de remover parte del CO<sub>2</sub> atmosférico (Houghton et al. 1999; Post y Kwon 2000; Guo y Gifford 2002). La comparación directa entre ecosistemas naturales y modificados con plantaciones de pino a lo largo de un gradiente de precipitaciones permite evaluar bajo qué condiciones las plantaciones forestales en esta región podrían tener un impacto positivo sobre el secuestro de C (Koning et al. 2005). Un balance positivo en el ciclo del C se explicaría a partir de una mayor productividad de la forestación si se lo compara con la vegetación original. Al mismo tiempo, una reducción en las salidas de C a partir de menores tasas de descomposición, como consecuencia de una mayor cobertura vegetal y cambios en la calidad de la broza, contribuiría aún más al potencial secuestro de C, aunque poco se sabe sobre la dinámica de descomposición de la broza de pino en estos ecosistemas patagónicos.

## Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis

El objetivo general de la tesis es explorar los efectos de las precipitaciones, la vegetación y su interacción sobre el balance de C de los ecosistemas naturales y modificados con plantaciones de pino a lo largo de un gradiente espacial en la Patagonia, Argentina. Nuestro enfoque está puesto sobre los procesos que regulan el ciclado de C del ecosistema y en cómo cambios en la composición florística de la vegetación (en particular el reemplazo de especies y de formas de vida) pueden repercutir en forma directa e indirecta sobre la productividad, la descomposición y el balance de C. En particular, nos hemos propuesto estimar la interacción entre los factores abióticos como las precipitaciones y la radiación solar, la entrada de sustratos vegetales de calidades distintas y la actividad biótica sobre el ciclado de C en los ecosistemas naturales y modificados. A su vez, la comparación directa entre las plantaciones y los ecosistemas naturales que reemplazaron permite conocer el impacto de la introducción de coníferas sobre el balance y potencial secuestro de C.

*Los objetivos particulares que se desarrollan en cada capítulo son los siguientes:*

En el capítulo 2 se describe en detalle el gradiente de precipitaciones, la estructura de la vegetación de los ecosistemas naturales (la identidad de las especies, las formas de vida y la cobertura de las especies herbáceas u arbustivas), y la de las plantaciones pareadas (la densidad y el diámetro a la altura de pecho de las plantas de pino y la identidad y la cobertura de las especies del sotobosque) que hemos identificado en la Patagonia. Se evalúan además los efectos de las precipitaciones y la vegetación sobre algunas variables del suelo vinculadas a los ciclos biogeoquímicos.

En el capítulo 3 exploramos el efecto individual y combinado de las precipitaciones y la vegetación sobre la productividad primaria neta (PPNA), a través de comparar la relación entre la PPNA y las precipitaciones de los ecosistemas naturales y modificados con pino. La hipótesis y la predicción asociada que se plantean son:

- I. A lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones la estructura de la vegetación modula la respuesta o sensibilidad de la PPNA a los cambios en la disponibilidad de agua.*

La estructura de la vegetación influye directamente sobre la productividad de los ecosistemas y su respuesta a la disponibilidad de agua (Burke et al. 1997; Yahdjian y Sala 2006). Esto sugiere que una mayor similitud en la composición, la densidad y la cobertura entre ecosistemas a lo largo de un gradiente espacial puede generar cambios menos marcados en la productividad ante cambios en la disponibilidad de agua. En este sentido, las plantaciones presentan una estructura similar a lo largo del gradiente. En cambio los ecosistemas naturales presentan grandes diferencias en la composición de especies y de formas de vida y en la cobertura a lo largo del mismo gradiente. Por ende, la predicción asociada a esta hipótesis es que la respuesta de la PPNA de los ecosistemas modificados con pinos a cambios en las precipitaciones será menor a la de los naturales.

En el capítulo 4 exploramos el efecto individual y combinado de las precipitaciones y la vegetación sobre la descomposición de la broza a lo largo del gradiente de precipitaciones. La hipótesis y las predicciones asociadas que se plantean son:

*II. La vegetación determina el impacto relativo de los factores bióticos y abióticos que a lo largo de un gradiente de precipitaciones afectan la descomposición de broza.*

La disponibilidad de agua es un factor que limita la descomposición de broza en ecosistemas áridos y semiáridos (Noy-Meir 1973; Meentemeyer 1978; Yahdjian et al. 2006). La actividad de los organismos descomponedores aumenta con la disponibilidad de agua (Swift et al. 1979; González y Seastedt 2001) y estudios de descomposición en ecosistemas mésicos y húmedos han mostrado una asociación positiva entre la descomposición y las precipitaciones (Austin y Vitousek 2000; Gholz et al. 2000). Por otro lado, en los ecosistemas áridos y semiáridos la degradación fotoquímica de la broza parece jugar un papel clave en la degradación de la materia orgánica (Austin y Vivanco 2006). En el gradiente de precipitaciones identificado, suponemos que la actividad de los organismos descomponedores (factor biótico) y los efectos de la exposición a la radiación solar (factor abiótico) sobre la descomposición de broza operan en sentidos opuestos (Austin 2011) a lo largo de los ecosistemas de vegetación natural. Por ende, nuestra primera predicción es que la descomposición no se asociará de manera lineal con las precipitaciones y las mayores tasas ocurrirán en los extremos del gradiente.

La radiación que llega al suelo en las plantaciones, a diferencia de lo que ocurre en los ecosistemas naturales, es constante a lo largo de todo el gradiente. Esto permite evaluar el efecto de las precipitaciones sobre la descomposición de broza, desacoplado de los efectos variables de la fotodegradación. Nuestra segunda predicción es que la descomposición de broza en las plantaciones se asociará de manera lineal y positiva con las precipitaciones.

En el capítulo 5 evaluamos el impacto de las plantaciones de pino sobre los reservorios de C de la vegetación y del suelo mineral (0-5 cm) de los ecosistemas a lo largo del gradiente de precipitaciones. La hipótesis y las predicciones asociadas que se plantean son:

*III. El incremento o secuestro efectivo de C de las plantaciones forestales varía en función de las precipitaciones y las formas de vida de la vegetación que reemplazan.*

El contenido de C de la vegetación que se reemplaza representa la situación inicial o línea base sobre la cual contabilizar el *secuestro efectivo* de C de los nuevos ecosistemas. A la vez el contenido de C de los ecosistemas varía con las condiciones climáticas y, por lo general, aumenta con las precipitaciones (Schlesinger 1997; Amundson 2001). Por ende, suponemos que un compromiso entre la vegetación que se reemplaza y las condiciones climáticas del sitio determina el impacto neto y relativo de las plantaciones sobre el *secuestro efectivo* de C. La predicción asociada a esta hipótesis es que el incremento neto de C de las plantaciones de pino será máximo en los sitios intermedios de precipitación, mientras que el relativo será máximo en el extremo de menor precipitación.

Finalmente en el capítulo 6 se presenta una síntesis de los resultados de la tesis y se comentan algunas de sus implicancias.

## **Capítulo 2**

### **Efectos de las precipitaciones sobre la vegetación y suelo superficial en ecosistemas naturales y modificados con plantaciones de pino en la Patagonia**



## Introducción

### *Estudio de gradientes*

Uno de los desafíos de la ecología de los ecosistemas es entender la importancia de los factores bióticos y abióticos sobre el flujo de energía y ciclo de los materiales. En este sentido, los estudios de gradientes naturales son una herramienta fundamental para entender el mecanismo de control de un factor sobre los patrones y procesos de los ecosistemas (Jenny 1980; Austin y Sala 2002). El objetivo de los estudios de gradientes consiste en comparar ecosistemas que varían en forma sistemática en un factor, por ejemplo en la temperatura, la precipitación o la edad del sitio, y muy poco en los otros factores (Jenny 1980; Vitousek y Matson 1991; Austin 2002). Estudios de gradientes climáticos han mostrado por ejemplo, que la productividad primaria neta aumenta linealmente con las precipitaciones (Sala et al. 1988; Austin 2002; Austin y Sala 2002) y disminuye con las temperaturas (Lieth 1975). Otros trabajos han mostrado una relación lineal y positiva entre la disponibilidad de agua y la descomposición de broza (Meentemeyer 1978; Berg et al. 1993; Austin y Vitousek 2000; Epstein et al. 2002), y también una relación positiva entre el contenido de carbono orgánico del suelo (COS) y las precipitaciones y/o contenido de arcillas (Oades 1988; Burke et al. 1989; Paruelo et al. 1997; Alvarez y Lavado 1998).

### *Gradiente en Patagonia*

Los patrones climáticos y topográficos que se combinan en la Patagonia, hacen de esta región una zona única y muy propicia para llevar adelante estudios de gradientes naturales. Por un lado, la mayor parte de la Patagonia está dominada por masas de aire que se originan en el océano Pacífico y que atraviesan la región en sentido longitudinal (Paruelo et al. 1998). Se trata de vientos fuertes y muy húmedos que inciden principalmente durante los meses de invierno, como resultado del movimiento y mayor intensidad del cinturón subpolar de baja presión (Prohaska 1976). Por otro lado, la cordillera de los Andes recorre en sentido Norte-Sur la Patagonia y representa una barrera física a las masas de aire originadas en el Pacífico. Esto genera el ascenso orográfico de estas masas de aire y abundantes precipitaciones sobre las laderas de los Andes del lado chileno. Luego, a medida que las masas de aire descienden por la cordillera oriental, las temperaturas aumentan por calentamiento adiabático y los vientos pierden su humedad, lo que genera un descenso exponencial de las precipitaciones hacia el Este, a medida que aumenta la distancia a la cordillera (Jobbágy et al. 1995). Como resultado de los vientos del Oeste que traen humedad del Pacífico y la “sombra de lluvia” que genera la cordillera de los Andes, la Patagonia presenta un gradiente empinado y continuo de precipitaciones de origen orográfico en sentido Oeste-Este (Barros et al. 1983), donde la precipitación media anual puede variar entre los 2000 mm y los 250 mm en menos de 150 km de distancia (Paruelo et al. 1998).

Los cambios naturales en la precipitación media anual vienen acompañados de cambios importantes en la composición florística y de formas de vida y en la cobertura de la vegetación (León et al. 1998; Mazzarino et al. 1998; Austin 2002; Bertiller et al. 2006). En el noroeste de la Patagonia argentina se pueden reconocer a grandes rasgos y en sentido Oeste-Este, tres tipos de regiones en función de la fisonomía de la vegetación. En el extremo Oeste, muy húmedo, dominan los bosques latifoliados del

género *Nothofagus* spp. con un sotobosque dominado por *Chusquea culeou* (Veblen et al. 1996). Un gran porcentaje de estos bosques se encuentran bajo la jurisdicción y protección de Parques Nacionales. En la región central, se observa un ecotono caracterizado por una estepa arbustiva graminosa con parches puros de *A. chilensis* y bosques mixtos de *A. chilensis* y *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. Además, sobre laderas altas, se desarrollan bosques caducifolios de *Nothofagus pumilio* (Poepp. y Endl.) Krasser y, en pendientes y valles, matorrales de *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. (Veblen y Lorenz 1988; Mazzarino et al. 1998). Finalmente, hacia el Este, en la región más seca, se desarrolla una estepa arbustiva graminosa dominada por pastos de género *Pappostipa* spp., *Poa* spp. y *Festuca* spp. y arbustos como *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. La geomorfología de la región ha sido modelada por glaciares y posterior deposición de cenizas volcánicas. Durante el pleistoceno toda el área estuvo cubierta por glaciares, que se retiraron hace 13000-12000 años AC (Mercer 1976). La actividad de volcanes chilenos produjo la posterior deposición de cenizas volcánicas que fueron ampliamente dispersadas por acción de los vientos y que, en combinación con el clima, modelaron el tipo de suelo de la región (Ferrer y Irrisari 1990; Broquen et al. 2005). En las regiones más húmedas (1000-3000 mm), bajo un régimen hídrico de los suelos de tipo údico, las cenizas evolucionaron hacia los Andisoles, en la región intermedia, en el ecotono (500-1000 mm) los suelos evolucionaron bajo un régimen de tipo xérico, y hacia el este (100-500 mm) los suelos son Aridisoles (Mazzarino et al. 1998), según la clasificación de Soil Survey Staff (1997), en: Del Valle (Del Valle 1998).

Adicionalmente algunas áreas dentro de la Patagonia han estado influenciadas por eventos de fuego (Mermoz et al. 2005) y factores antrópicos (Veblen y Lorenz 1988). El uso de la región por las poblaciones aborígenes y por los colonizadores europeos ha tenido un gran impacto sobre la vegetación de la región del ecotono, siendo *A. chilensis* una de las especies más afectadas (Veblen et al. 1999). Si bien el bosque de *A. chilensis* no se ha vuelto a establecer, persisten parches en las laderas de las montañas y zonas rocosas, lo que provee de semillas para una potencial recolonización (Kitzberger y Veblen 1999). Además, períodos de intenso pastoreo generaron el reemplazo de algunos pastos por arbustos (Veblen y Lorenz 1988). Las áreas de bosque en la Argentina también han sufrido el impacto de las actividades humanas y se han reducido de manera drástica en el último siglo (Merenson 1992; SAyDS. 2006). Algunas estimaciones sugieren una reducción entre el 40 y el 75% de la superficie de esta vegetación (Montenegro et al. 2004).

La introducción de plantaciones forestales podría reducir la extracción de madera de los bosques nativos (Sedjo y Botkin 1997; Binkley 1999). En este sentido, el gobierno argentino ha estimulado las forestaciones de especies exóticas, a través de mecanismos de promoción y facilidades para compensar las pérdidas de tierras de bosque (SAGPyA 1999; Laclau 2003). Un ejemplo de esto es la introducción de coníferas de rápido crecimiento a partir de la década del 70 (Schlichter y Laclau 1998).

La principal especie introducida es *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws., originaria del noroeste de los Estados Unidos en su mayoría (Laclau 2003). Las plantaciones de *P. ponderosa* cubren en la actualidad alrededor de 70.000 ha, entre los 39° y 42° de latitud sur y alrededor de 2.200.000 ha de la Patagonia podrían ser convertidas a plantaciones forestales (Laclau y Andenmatten 2005). La mayoría de las plantaciones se localizan en la región del ecotono, entre los 600 y 1000 mm de precipitación, cubriendo desde las estepas semiáridas hasta el bosque nativo de *A. chilensis* y *N. antarctica* (Schlichter y Laclau 1998; Laclau 2003; Broquen et al. 2005). El *P. ponderosa* representa el 90% de la superficie plantada, el restante lo ocupan especies como *Pinus contorta* var *latifoliada* (Dougl. ex. Loud. var. *latifolia* Engelm. ex. S. Watson) y *Psuedotsuga*

*menziesii* (Mirb.) Blanco. El límite oeste de estas plantaciones ha quedado establecido por la restricción de no introducir al pino en áreas protegidas y de mayor precipitación, como son los bosques templados de *Nothofagus* spp. (Gonda 1998; Licata et al. 2008) (restricción impuesta por el gobierno de la provincia de Neuquén y la Administración de Parques Nacionales).

El principal objetivo de la forestación con especies exóticas es generar un fuerte impacto socioeconómico en la región, a través de la producción de materia prima (Gonda 1998; Gyenge et al. 2003). Los impactos ambientales podrían ser positivos si contribuyen a recuperar zonas degradadas y negativos si por ejemplo generan pérdidas locales de diversidad y alteraciones en el balance hídrico (Fernández et al. 2005; Licata et al. 2008; Lantschner et al. 2011).

En esta tesis hemos sacado provecho de la existencia de plantaciones forestales a lo largo de un gradiente Oeste-Este de precipitaciones en el noroeste de la Patagonia. Se trata de un experimento natural no planeado de plantaciones de *P. ponderosa* que permite evaluar y entender los efectos desacoplados y combinados de las precipitaciones y la vegetación sobre el ciclo de carbono (C) de estos ecosistemas (Capítulo 1). Identificamos un conjunto de sitios en el noroeste de la provincia de Neuquén, en la Patagonia, Argentina, donde en paralelo a una transición natural de la vegetación (bosque-estepa), existen importantes áreas cubiertas con plantaciones monoespecíficas de *P. ponderosa* de estructura y edad similares.

## Objetivos

El reemplazo de la vegetación natural por plantaciones forestales pueden generar cambios importantes en la cantidad, calidad y frecuencia con que el C ingresa a los suelos (Paul et al. 2002), lo que podría afectar algunas variables del suelo asociadas a los ciclos biogeoquímicos. Una comparación directa entre sitios a lo largo del gradiente permite entender el impacto relativo de las plantaciones de pinos sobre dichas variables. Los objetivos de este capítulo son entonces describir algunas de las características de la vegetación y del ambiente de los ecosistemas naturales y modificados y evaluar el efecto de las precipitaciones y la vegetación sobre las características de los suelos.

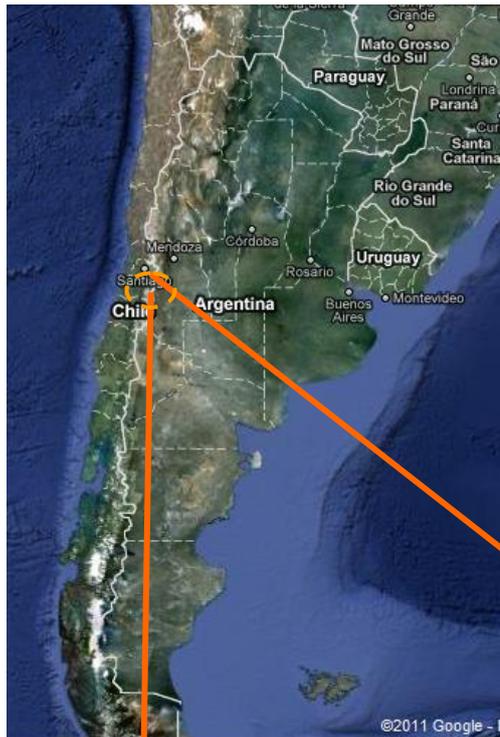
Las características de la vegetación que observamos y/o registramos de los ecosistemas naturales son la identidad y formas de vida de las especies dominantes, la cobertura de las especies herbáceas u arbustivas y la densidad y el diámetro a la altura de pecho (DAP) de los árboles en los sitios de bosque. Las características de las plantaciones que registramos son la densidad y DAP de las plantas de pino y la identidad y la cobertura de las especies del sotobosque. Las características ambientales que registramos son la precipitación actual y radiación solar incidente. Las variables del suelo que registramos son el contenido gravimétrico de agua, temperatura, pH, carbono orgánico (%), biomasa microbiana y respiración potencial (respiración microbiana).

## **Materiales y Métodos**

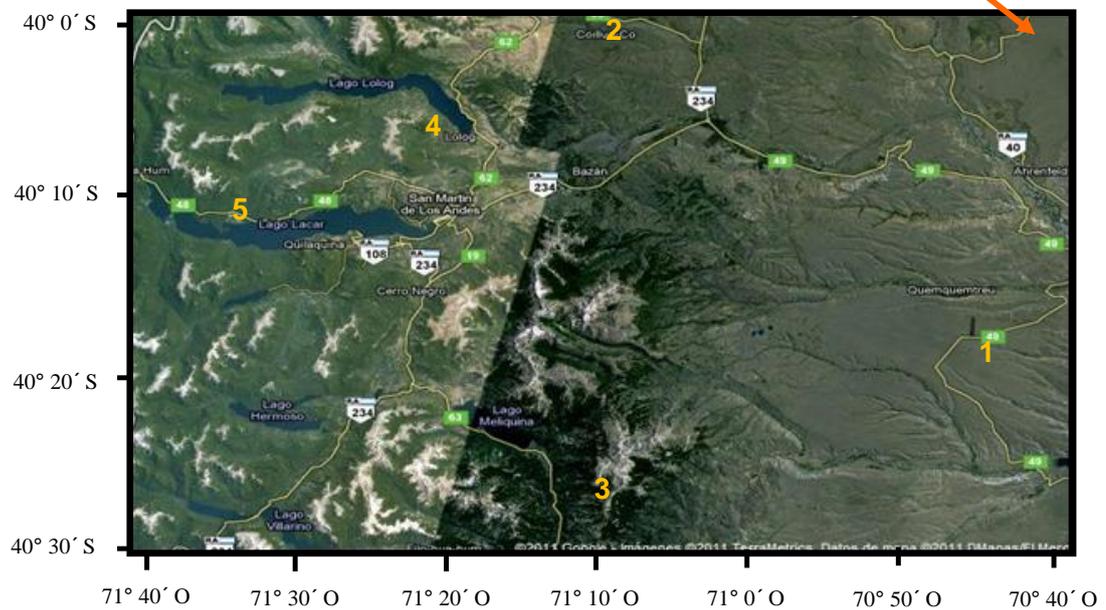
### *Sitio de estudio*

El estudio se realizó a lo largo de un gradiente de precipitaciones natural, empinado y continuo, donde la precipitación media anual varía entre los 250 mm y los 2200 mm (Funes et al. 2006), mientras que la temperatura y altitud varían muy poco. El gradiente se ubica en el noroeste de la provincia de Neuquén y está orientado de Este–Oeste, entre los 39° y 40° de latitud sur. Dicho gradiente abarca un área comprendida entre Junín de los Andes, las cuencas de los ríos Quemquemtrey y Currue, Lago Meliquina, Lago Lolog y Lago Lacar y está enmarcado dentro de la Patagonia andina y Distrito Occidental y Subandino de la Patagonia extra andina (León et al. 1998) (Fig. 2.1 y Tabla 2.1). La distancia longitudinal entre los extremos del gradiente es de 61 km. El clima es del tipo mediterráneo, donde la temperatura media anual varía entre los 6° y 12 °C, con temperaturas mínimas por debajo de 0 °C en los meses de Junio y Julio. Las precipitaciones son de agua nieve y se concentran entre mayo y septiembre (Paruelo et al. 1998). Todos los sitios se sitúan alrededor del paralelo 40 °S, lo que minimiza la variabilidad en temperatura, radiación solar y fotoperíodo.

La caracterización pluviométrica de este gradiente se estableció con la recopilación de datos de diversas fuentes. Se utilizaron datos bibliográficos (Barros et al. 1983), mapas de isohietas (Funes et al. 2006) e información proporcionada por los puesteros y encargados de los campos, que arrojaron los siguientes valores: Pampachi 250 mm, Junín 650 mm, Meliquina 1000 mm, Lolog 1400 mm y Yuco 2300 mm. También se utilizaron los registros de 5 estaciones meteorológicas situadas en los alrededores de los sitios de estudio y que pertenecen a la Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro (AIC), cuyo registro fue: 254 mm, 648 mm, 1301 mm, 1155 mm, 1951 mm, (ver Apéndice). Finalmente, se realizaron registros actuales con el uso de pluviómetros electrónicos (Onset RG2) dispuestos en zonas planas y abiertas. Los pluviómetros registraron la precipitación de los sitios como pulsos de lluvia de 0,25 mm: 314 mm, 611 mm, 1186 mm, 1445 mm, 1716 mm respectivamente. A través de un promedio ponderado del conjunto de datos obtenidos se estableció la precipitación media histórica de cada sitio: 1. Pampachi 250 mm, 2. Junín 650 mm, 3. Meliquina 1100 mm, 4. Lolog 1350 mm y 5. Yuco 2200 mm. (Tabla 2.1, Fig. 2.2).



**Figura 2.1** Mapa de la República Argentina donde se muestra la provincia de Neuquén (a) y ampliado, la región en estudio con los 5 puntos donde realizamos este trabajo. Los puntos 1 a 5 hacen referencia a cada par de sitios pareados a lo largo del gradiente de precipitaciones. **1:**  $40^{\circ} 15' S$ ;  $70^{\circ} 48' O$  ; **2:**  $39^{\circ} 57' S$ ;  $71^{\circ} 06' O$  ; **3:**  $40^{\circ} 26' S$ ;  $71^{\circ} 13' O$  ; **4:**  $40^{\circ} 04' S$ ;  $71^{\circ} 20' O$  ; **5:**  $40^{\circ} 09' S$ ;  $71^{\circ} 34' O$ .



**Tabla 2.1** Descripción de los cinco puntos del gradiente.

Sitio	Latitud <sup>1</sup>	Longitud <sup>1</sup>	PMA (mm) <sup>2</sup>	TMA (°C) <sup>3</sup> (mín -max)	Altitud <sup>1</sup> (msnm)	Distancia al sitio más seco (km)
1: <i>Pampachi</i>	40° 15' S	70° 48' O	250	12 (-0,5 - 29)	851	0
2: <i>Junín</i>	39° 57' S	71° 06' O	650	9,5 (-1,4 - 24,9)	1024	25
3: <i>Meliquina</i>	40° 26' S	71° 13' O	1100	8,9 (-0,9 - 22,6)	906	36
4: <i>Lolog</i>	40° 04' S	71° 20' O	1350	11 (2 - 21,4)	1062	45
5: <i>Yuco</i>	40°09' S	71°31' O	2200	9,7 (-0,1 - 24,4)	804	61

<sup>1</sup>Latitud, longitud y altitud de los sitios se determinaron con un GPS.

<sup>2</sup>Precipitación media anual, estimada a partir de datos históricos y actuales (ver texto para mayor información).

<sup>3</sup>Temperatura media anual y entre paréntesis valor mínimo medio de invierno medio y máximo medio de verano. Fuente AIC

*Descripción de los sitios pareados: gradiente de formas de vida y plantaciones de pino (Tabla 2.2)*

Sitio 1: *Pampachi, 250 mm*. Se localiza en el centro-este de la provincia de Neuquén, en la cuenca del río Quemquemtrey. La fisonomía de la vegetación se caracteriza por una estepa arbustiva graminosa dominada por pastos perennes, como *Pappostipa speciosa* (Trin. et Rupr.) (ex *Stipa speciosa*), *Pappostipa humilis* (Cav.) (ex *Stipa humilis*), *Poa ligularis* (Nees ap.) y arbustos de las especies *M. spinosum* y *Adesmia volckmannii* Philippi (ex *Adesmia campestris*), *Bromus tectorum* y *Hordeum comosumnido*. Los suelos son aridisoles, con un régimen de humedad del suelo que oscila de xérico a arídico (Del Valle 1998). La plantación de pino pareada pertenece a la estancia Quemquemtrey y el área forestada cubre una superficie de 70 ha. Fue plantada en el año 1976, con una densidad inicial de 1100 árboles/ha aproximadamente y no ha tenido ningún tipo de manejo forestal. Presenta un sotobosque sin vegetación.

Sitio 2: *Junín, 650 mm*. Se localiza en las cercanías de la ciudad de Junín de los Andes. La fisonomía de la vegetación característica es una estepa arbustiva graminosa, dominada por *Pappostipa* spp., *Festuca* spp., *Poa lanuginosa* (Poiret ap. Lamarck), *M. spinosum*, *Senecio* spp., *Adesmia* spp. y *Acaena* spp. (Gillies ex Hooker et Arnott). Los suelos son Haploxeroles vitrándicos (Broquen et al. 2002). La plantación de pino pareada pertenece al vivero forestal CORFONE (Corporación Forestal Neuquina). El rodal que representó nuestro sitio de estudio fue plantado en 1979, con una densidad inicial de 1100 árboles/ha, presenta poda a 3,5 m y raleo y tiene un sotobosque sin vegetación, con restos de poda (ramas) sobre la superficie del suelo.

Sitio 3: *Meliquina, 1100 mm*. El valle de Meliquina corresponde al punto medio de la transición entre la estepa y el bosque. El área de estudio se localiza sobre la margen derecha del lago Meliquina, a 40 km de la ciudad de San Martín de los Andes en sentido sur. La fisonomía de la vegetación se caracteriza por un matorral o bosque bajo y abierto de *N. antarctica*, de estructura variable (arbustiva de 0,5 m de altura a arborecente) y en algunos casos asociado a *Schinus patagonicus* en una matriz de

pastos y arbustos dominado por *Acaena* spp., *M. spinosum* y *Festuca* spp. Los suelos son Molisoles, de origen netamente volcánicos pero modificados por el transporte y mezcla con arenas y limos fluviales (Etchevehere y Dimitri 1972) y un régimen xérico de humedad del suelo (Ferrer y Irrisarri 1990). El valle concentra una gran proporción de las plantaciones de pino de toda la región Patagónica (Licata et al 2008). Alrededor de 4800 ha han sido forestadas y tienen un promedio de edad de 30 años (Funes et al. 2006). La plantación de pino pareada pertenece a la “Estancia San Jorge”, el rodal fue plantado en 1980, con una densidad inicial de 1100 árboles/ha, presenta poda a 3,5 m y raleo. Presenta un sotobosque prácticamente ausente de vegetación, con restos de poda (ramas) sobre la superficie del suelo. Dicha plantación reemplazó áreas en las que dominaba *N. antarctica*, a diferencia de muchas otras de la región que reemplazaron bosques abiertos de *A. chilensis*.

Sitio 4: Lolog, 1350 mm. Se encuentra en el margen sur y extremo este del lago Lolog, a 12 km al norte de la ciudad de San Martín de los Andes. La fisonomía de la vegetación es un bosque de altura media, semiabierto de *N. antarctica*. Se presenta en forma aislada *Lomatia hirsuta* (Lam. Diels) y el estrato inferior de la vegetación está cubierto por varias especies de pastos, hierbas y arbustos como *Berberis* spp, *Rosa eglanteria*, *Juniperus* spp., y presenta signos leves de disturbio por pastoreo. Los suelos son inceptisoles, suborden vitrandeptes, derivados de materiales piroclásticos (Ferrer y Irrisarri 1990). Este sitio pertenece a una estancia privada, no comercial. La plantación de pino pareada pertenece a CORFONE. El rodal fue plantado en 1979, con una densidad inicial de 1100 árboles/ha, presenta poda a 3,5 m y raleo. La vegetación del estrato inferior está compuesta principalmente por *R. eglanteria*, *Ribes* spp. y parches de *Ch. culeou* (caña colihue). También hay restos de poda (ramas) sobre la superficie del suelo.

Sitio 5: Yuco 2200 mm. Se localiza en el Parque Nacional Lanín, sobre la margen norte y oeste del lago Lacar (Bahía de Yuco) y a 30 km al oeste de la ciudad de San Martín de los Andes. La vegetación corresponde a un bosque mixto de *Nothofagus* spp., donde las especies dominantes del dosel son *N. dombeyi*, latifoliada perenne; *N. nervosa* (Phil.) Dimitri & Milano y *N. obliqua* (Mirb.) Oerst., ambas latifoliadas caducas (Veblen et al. 1996; Marchelli y Gallo 1999), representadas en igual proporción. El estrato inferior está dominado por *Ch. culeou* (Vivanco y Austin 2008; Marchesini et al. 2009), algunas especies herbáceas (*Osmorrhiza chilensis* y *Alstroemeria aurea*) y arbustos (*Aristotelia chilensis* y *Azara microphylla*) (Dezzoti et al. 2003). Los suelos son inceptisoles, suborden distrandepes, derivados de cenizas volcánicas post-glaciales (Ferrer y Irrisarri 1990). Son suelos ácidos y oscuros, poco desarrollados y con una alta capacidad buffer (pH) y estabilización de la materia orgánica (Ferrer y Irrisarri 1990). La plantación de pino pareada se localiza a 3 km, en la estancia Quechuquina SA. La forestación se realizó previa a la creación del parque nacional Lanín y hoy en día se encuentra dentro de la jurisdicción. La principal actividad es el aprovechamiento de la madera del bosque nativo bajo, según un plan de manejo forestal aprobado por Parques Nacionales, y la forestación con coníferas. Además de *P. ponderosa*, están presentes ejemplares de *P. contora* y *Pseudotsuga mensiezii*. El rodal en estudio se encuentra a 657 m.s.n.m., fue plantado en 1978 con una densidad inicial de 1100 árboles/ha, y presenta poda entre los 4-5 m y raleo. En dicho rodal ha habido una exhaustiva explotación de *Ch. culeou* (Laclau et al. 1999) y la vegetación del estrato inferior lo componen *Alstroemeria patagonica* y *Ribes* spp. El suelo presenta restos dispersos de poda (ramas).

### *Diseño experimental*

En enero de 2008 se delimitó una parcela representativa de 50 m x 50 m en un parche homogéneo de vegetación, una de vegetación natural y una de de pino, en los 5 puntos a lo largo del gradiente descrito más arriba. El criterio de elección de los ecosistemas de vegetación natural fue que representaran la situación natural previa a la plantación. Se eligieron sitios con el menor grado de disturbio posible y que estuvieran contiguos a una plantación de pino (algunos signos de pastoreo y fuego se encontraron en los sitios de precipitación intermedia). Las 5 parcelas de vegetación natural y las 5 parcelas de pino se delimitaron sobre superficies con poca pendiente, y en el caso de las plantaciones, dentro un rodal con una superficie no menor a la hectárea y sin cortafuegos que la atravesaran. Las plantaciones en la región se han realizado íntegramente de manera manual, con herramientas convencionales y con una preparación mínima o nula del terreno y sin aplicación de riego ni fertilizantes (Laclau et al. 1999). Por estas razones consideramos que las diferencias biogeoquímicas actuales entre pares de sitios se atribuyen al efecto de la vegetación actual y no al disturbio producido durante el reemplazo. Desde el inicio de este estudio no se realizaron nuevas podas ni raleos en las plantaciones evaluadas.

La precipitación actual se registró con un pluviómetro electrónico (Onset, Data Logging Rain gGauge, modelo RG-2, EEUU), que se colocó en cada punto del gradiente. Como estimador de la radiación solar incidente, se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA) con un radiómetro sensor quantum Licor (LI-190SZ, Licor, Lincoln, NE, USA). Las mediciones se realizaron al ras del suelo, en 5 puntos al azar en cada tipo de ecosistema en los meses de mayor crecimiento de la vegetación (noviembre de 2008, enero de 2009 y enero de 2010), siempre en días soleados y en una misma franja horaria, entre las 11 y las 14 hs.

### *Caracterización de la vegetación aérea y del suelo*

En enero de 2009 se determinó el diámetro a la altura de pecho (DAP) promedio (cm), densidad arbórea (árboles ha<sup>-1</sup>) y área basal (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) de los bosques de *Nothofagus* spp. (sitios 4 y 5) y plantaciones de pino. El DAP de los individuos (DAP > 7cm) se midió con cinta métrica a una altura de 1,3 m. La cobertura de pastos, arbustos y detritos\* de todos los sitios se determinó a través líneas de Canfield de intercepción–cobertura de 5 m de largo (n=5) (Canfield 1941). Se determinó la cobertura de la vegetación a través de la proyección vertical a 20 cm de altura. Se registró la temperatura de los suelos con un termómetro digital (modelo 9841, Taylor Precision Products, Illinois, EEUU) que integra los primeros 10 cm del perfil. Se realizaron entre 10 y 20 mediciones por parcela en puntos al azar, en tres momentos del año (enero, mayo y noviembre de 2008) y en una misma franja horaria, entre las 11 y las 14 hs.

---

\* Utilizamos el término detritos para referirnos a los restos vegetales en descomposición dispuestos sobre la superficie del suelo. Incluye la broza (hojas), material reproductor y restos leñosos.

**Tabla 2.2** Fisonomía de la vegetación de los sitios pareados y año en que se introdujo la plantación de pino (o rodal) en estudio. Entre paréntesis se indica el nombre del establecimiento. Los pares de sitios estuvieron contiguos (alabrado de por medio) excepto en el punto 5, en donde la distancia entre sitios fue de 3 km.

Sitios pareados			
	Vegetación natural (VN)	Plantaciones de pino (PP) <sup>1</sup>	Año de introducción
1	Estepa arbustiva – graminosa (Ea. Quemquemtreu)	<i>P. ponderosa</i> (Ea. Quemquemtreu)	1976
2	Estepa arbustiva – graminosa (Ea. San Pedro)	<i>P. ponderosa</i> (Corfone)	1979
3	Matorral de <i>N. antarctica</i> <sup>1</sup> (Ea. San Jorge)	<i>P. ponderosa</i> (Ea. San Jorge)	1980
4	Bosque abierto de <i>N. antarctica</i> (Ea. El álamo erecto)	<i>P. ponderosa</i> (Corfone)	1979
5	Bosque mixto de <i>Nothofagus dombeyi</i> , <i>N. nervosa</i> y <i>N. obliqua</i> (PNL)	<i>P. ponderosa</i> (Ea. Quechuquina)	1978-1980

<sup>1</sup> El valle de Meliquina presenta grandes extensiones cubiertas con *A. chilensis*, pero en nuestra área de estudio (escala local) sólo se lo pudo localizar sobre las laderas de las montañas, en pendiente y sobre suelos rocosos a orillas del río. Dado que no cumplía con el requisito de homogeneidad topográfica entre sitios pareados, no se pudo incorporar los bosques de *A. chilensis* como sitio de vegetación natural.

El muestreo de suelo se realizó a través de muestras compuestas. En cada sitio se dispuso de 5 transectas de 50 m y a una distancia de 10 m entre transectas. En cada transecta y sobre puntos al azar, se removió la capa de detritos y se tomaron con cilindros plásticos de 6 cm de diámetro 5 submuestras de suelo de 0 a 5 cm de profundidad de suelo mineral. La mezcla de un peso similar de cada una de las submuestras conformó la muestra compuesta. El muestreo se realizó en tres momentos del año (enero, mayo y noviembre de 2008). Antes de llevarlas al laboratorio en Buenos Aires, las muestras fueron conservadas en bolsas con cierre hermético y en un lugar fresco. En el laboratorio se pasaron las muestras por un tamiz de 2 mm y se determinó el contenido gravimétrico de agua por diferencia entre el peso húmedo y el peso seco luego de 48 hs de secado a estufa a 105°C de una cantidad conocida de suelo. Luego se utilizaron distintas submuestras para las determinaciones químicas y entre mediciones las muestras fueron conservadas en la heladera a 5°C. El pH del suelo se determinó sobre una mezcla 1:1 de suelo y agua destilada con un pHmetro electrónico (Robertson et al. 1999). El contenido de C de la biomasa microbiana se determinó con el método fumigación- extracción con cloroformo (Vance et al. 1987), utilizando un factor de corrección (*Kc*) de 0.45 (Paul et al. 1999) y con una metodología adaptada para las condiciones específicas de zonas áridas con suelos arenosos (Gonzalez-Polo y Austin 2009) y de los bosques andino-patagónicos (Gonzalez-Polo 2010). La respiración potencial del suelo (respiración microbiana en condiciones controladas de laboratorio) se determinó sobre muestras de 30 g de suelo fresco colocadas en frascos de vidrio, herméticamente cerrados y en oscuridad, en una cámara a 23°C. Los suelos se llevaron

a capacidad de campo y se dejaron reposar durante 5 días. Luego se colocó en cada frasco una trampa de NaOH con 3 ml de solución 0,5 M en los suelos provenientes de los 2 sitios más húmedos y 0,3 M en los tres restantes. Cada 4 días de incubación y por un total de 12 días, se reemplazaron las trampas por nuevas y se determinó en cada trampa retirada la cantidad de carbonatos presentes a través del método de doble titulación de Warder con HCL 0,1 M. Este método emplea dos indicadores de pH o puntos de equivalencia. El primero representa el volumen de ácido necesario para neutralizar el excedente de NaOH en solución, mientras que el segundo indica el volumen de ácido necesario para neutralizar el carbonato y el bicarbonato presente en la solución. Se calculó la tasa diaria de respiración potencial, por lo que los resultados quedaron expresados como  $\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ suelo seco}^{-1} \text{ día}^{-1}$ .

En enero de 2010 se realizó un muestreo de suelo con el mismo diseño que los anteriores (transectas y muestras compuestas) para determinar la concentración del carbono orgánico del suelo (COS). Se utilizó barreno de suelo de metal de 2 cm de diámetro para tomar muestras de suelo a 30 cm de profundidad (sitios 1 y 2) y a 90 cm (sitios 3, 4 y 5). Debido a la presencia de rocas, sólo se pudo muestrear hasta 30 cm en los primeros dos pares de sitios. Las muestras de suelo se dividieron por rangos de profundidad: 0-5 cm, 5-15 cm, 15-30 cm, 30-60 cm, 60-90 cm previo a realizar la mezcla compuesta. En el laboratorio se secaron por 48 hs en estufa a 70°C y se determinó la concentración de COS con un espectrómetro de flujo de masa Thermo Finnigan Delta Plus XL de la Universidad de Duke (EEUU). El resto de las variables mencionadas más arriba se realizaron entre los 0-5 cm de profundidad, debido a un compromiso entre capturar la impronta de la vegetación a lo largo de todo el gradiente y la dinámica de C de los sitios más áridos, que se concentra prácticamente en la superficie (Austin et al. 2006; Yahdjian et al. 2006).

### *Análisis de datos*

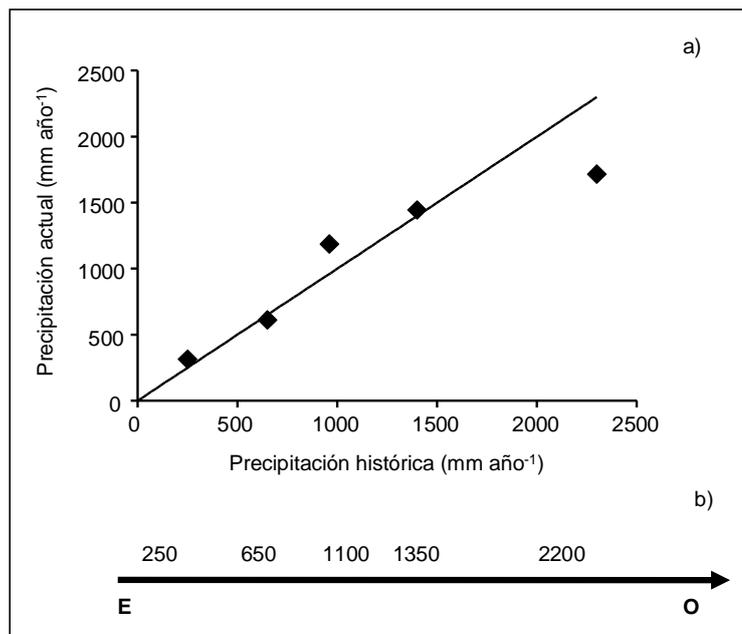
Se evaluó la relación funcional entre las variables de la vegetación y suelo y las precipitaciones de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones, mediante regresiones lineales simples. En cada una de ellas la precipitación media del sitio fue incorporada como la variable fija o predictora y las variables de la vegetación y suelo como variables dependientes. La bondad del ajuste del modelo se estimó mediante el método de cuadrados mínimos. La prueba del modelo en los ecosistemas naturales y plantaciones y la comparación de pendientes entre modelos se realizaron con el programa PRISMA 5.0. El efecto de la vegetación y de la precipitación sobre la respiración potencial se evaluó con un ANOVA de dos factores y las comparaciones *a posteriori* se realizaron con la prueba de Tukey. Otras comparaciones se realizaron mediante una prueba de t pareada y correlaciones de Pearson. Para las pruebas de t se tomaron como datos pareados el valor promedio del ecosistema natural y el de la plantación correspondientes a un mismo punto del gradiente de precipitaciones (n=5). Se utilizó el programa INFOSTAT Profesional (1.1 Versión 1.1 de la Universidad de Córdoba, Estadística y Diseño) y se transformaron los datos en los casos de no cumplir los supuestos. En todos los casos se utilizó un nivel de significancia del 5%.

## Resultados

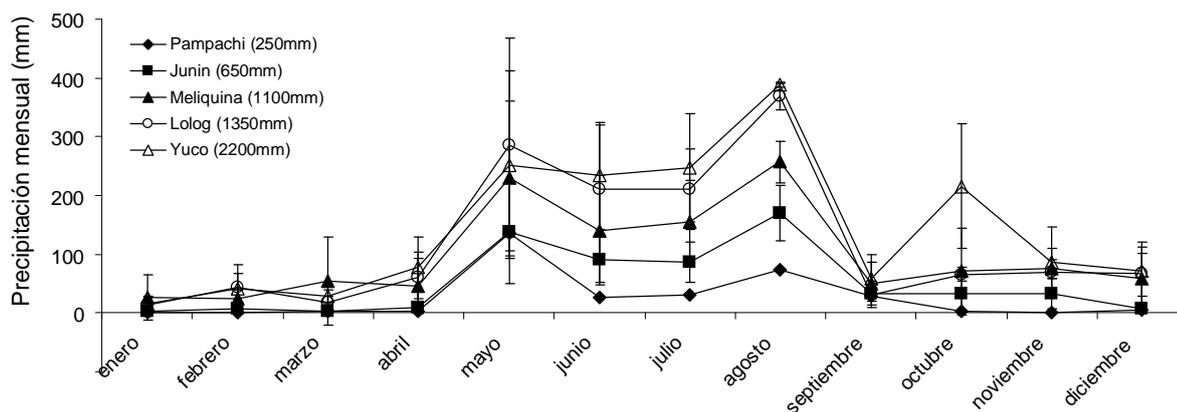
### *Características ambientales*

Se corroboró el gradiente de precipitaciones a lo largo de los sitios de estudio durante los años 2008-2010. Las precipitaciones actuales, anual y por estación, disminuyeron claramente de Oeste a Este (Fig. 2.2 y 2.3) y en promedio, los años de estudio fueron normales en cuanto a la cantidad de lluvia caída comparado al promedio histórico (Tabla 2.1). El valor registrado (actual) no difirió del esperado (histórico) y la mayoría de los puntos se ubicaron alrededor de la recta 1:1 ( $t_{1,8} = 0,13$ ,  $P = 0,89$ ). Las mayores precipitaciones se concentraron en los meses de menor temperatura (mayo – agosto) lo que refleja el régimen mediterráneo típico de la región patagónica (Paruelo et al. 1998).

Las mayores diferencias en la precipitación entre sitios húmedos y secos se observaron entre los meses de mayo y agosto. A lo largo del gradiente, entre un 42% y un 56% de las precipitaciones se concentraron en el invierno, entre un 20% y un 28% en el otoño (excepto en el sitio más seco que fue de 44 %, concentrada en el mes de mayo), entre un 10% y un 20% en la primavera y entre un 2% y un 9 % en el verano (Tabla 2.3).



**Figura 2.2** Precipitación media anual (registrada con los pluviómetros) en función del valor histórico de cada sitio (a) y valor de precipitación media anual histórica utilizada en este estudio (b) En (a) la relación entre el valor esperado y el encontrado se ajusta a una relación 1:1, por lo que los registros actuales reflejan el gradiente histórico de precipitación. Los meses de registro incompleto (debido a dificultades metodológicas) se descartaron del análisis. El período de mediciones para cada localidad fue: tres años Junín y Meliquina; dos años y medio Yuco, un año y medio Lolog y un año Pampachi.



**Figura 2.3** Variación mensual de las precipitaciones registradas con los pluviómetros en cada punto del gradiente de la Patagonia. Cada punto representa el promedio mensual de los años 2008–2010 (excepto en el sitio de 250 mm, donde el registro fue de 15 meses)  $\pm$  1 desvío estándar que indica la variabilidad entre años.

**Tabla 2.3** Porcentaje de lluvia caída por estación del año (verano, otoño, invierno y primavera) en cada punto del gradiente.

	<b>Pampachi</b> (250 mm)	<b>Junín</b> (650 mm)	<b>Meliquina</b> (1100 mm)	<b>Lolog</b> (1350 mm)	<b>Yuco</b> (2200 mm)
verano	2,3%	2,9%	9,2%	8,6%	7,42%
otoño	44,8%	24,5%	27,7%	25,3%	20,8%
invierno	42,2%	56,7%	46,6%	54,6%	50,6%
primavera	10,7%	15,9%	16,5%	11,5%	21,1%

### *Estructura de la vegetación*

#### *Vegetación natural*

La cobertura de la vegetación y detritos de los ecosistemas naturales fue heterogénea a lo largo del gradiente (Fig. 2.4a). La cobertura de pastos y arbustos (ver en *Descripción de los sitios pareados* la identidad de las especies de estos sitios) aumentó con las precipitaciones y varió entre un 23% y un 60%, mientras el suelo desnudo disminuyó marcadamente (70, 40, 28, 0 y 0 % respectivamente). La estructura de los árboles también varió entre ecosistemas. La densidad, DAP medio y área basal del bosque abierto de *N. antarctica* (1350 mm) fue de 284 plantas ha<sup>-1</sup>, 27 cm y 16.2 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>cm respectivamente (Fig. 5a). La densidad del bosque mixto (2200 mm) fue menor, 148 árboles ha<sup>-1</sup>, mientras el DAP y AB marcadamente mayor, 71 cm y 58,9 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. La contribución relativa de *N. dombeyi*, *N. nervosa* y *N. obliqua* al área basal fue 24, 10 y 66% respectivamente.

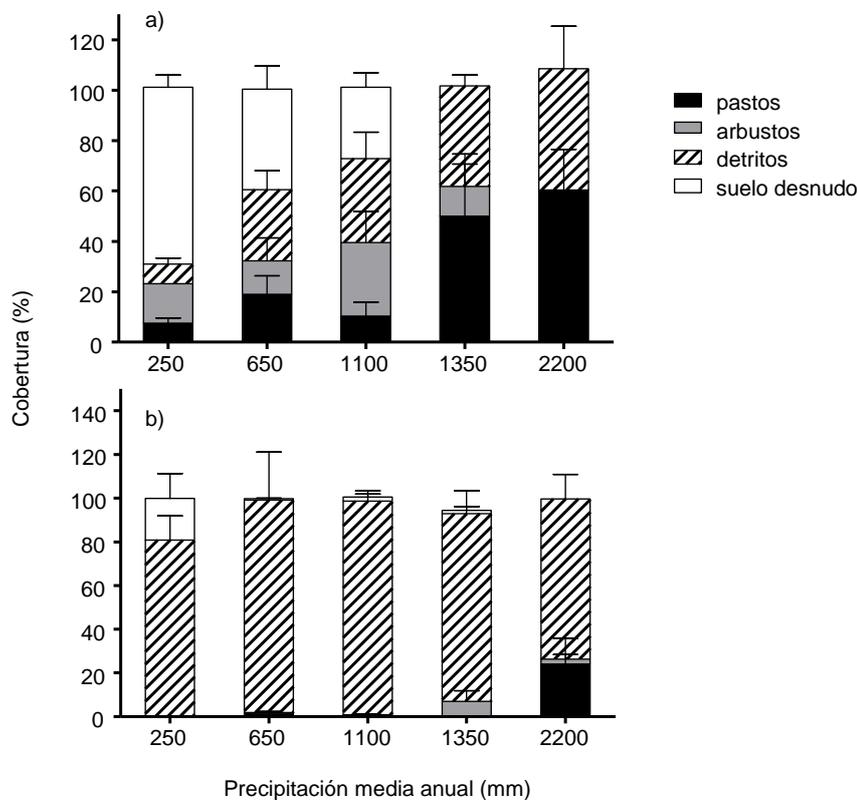
#### *Plantaciones de pino*

La cobertura de la vegetación del sotobosque fue muy baja en las tres plantaciones más secas (Figura 2.4b). Las especies de mayor cobertura del sotobosque en la plantación de Lolog (1350 mm) fueron *R. eglanteria* y *Berberis* spp. y en la plantación de Yuco (2200 mm) *A. patagonica* y *Ribes* spp. Entre un 4% y 5% correspondió a la cobertura de pinos juveniles que no superaban los 50 cm de altura en ambos sitios. Prácticamente el 100% de la superficie estuvo cubierto por acículas de pino (categoría detritos). La densidad de pinos fue de 640 árboles ha<sup>-1</sup> en el sitio más seco, 544 árboles ha<sup>-1</sup> en el sitio de 1350

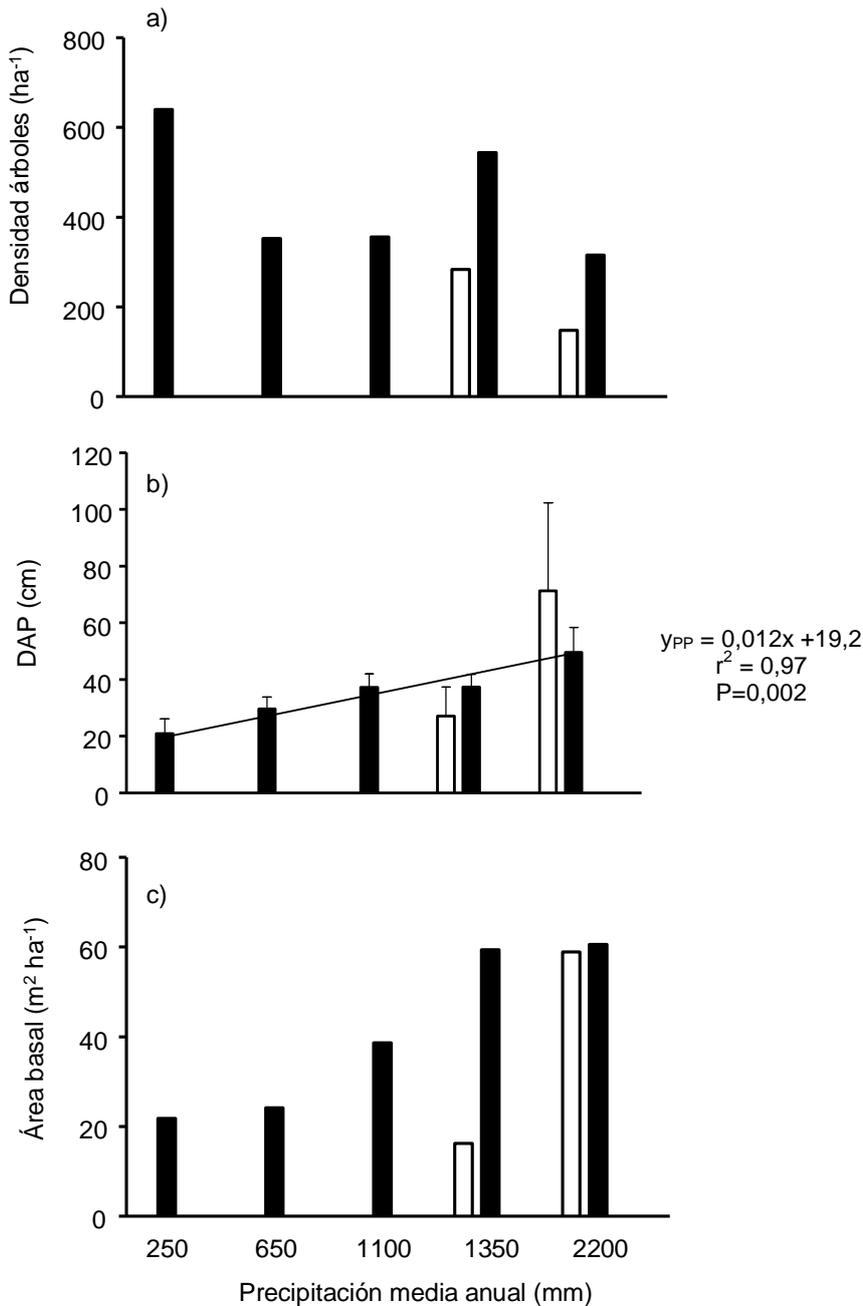
mm y entre los 316 y 352 árboles ha<sup>-1</sup> en los restantes (Fig. 2.5). En las plantaciones hubo una relación lineal y positiva del DAP con las precipitaciones ( $r^2 = 0,97$ ,  $P < 0,05$ ). El DAP medio se incrementó en un 130% con las precipitaciones entre el extremo más seco y más húmedo.

### *Efectos de la cobertura de la vegetación*

La radiación solar incidente sobre la superficie del suelo (estimada a través de la radiación fotosintéticamente activa, RFA) disminuyó con las precipitaciones en los ecosistemas de vegetación natural (Fig. 2.6), mientras que no hubo relación en las plantaciones de pino. La radiación varió entre 189 y 1800  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{seg}^{-1}$  en los ecosistemas naturales y entre 205 y 763  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{seg}^{-1}$  en las plantaciones.



**Figura 2.4** Cobertura relativa de pastos, arbustos y detritos (%) en los ecosistemas de vegetación natural (a) y plantaciones b) a lo largo del gradiente de precipitaciones. La cobertura vegetal se estimó a 20 cm del suelo. Los detritos hacen referencia al material en descomposición sobre la superficie del suelo. Las barras representan la media de 5 transectas y un error estándar.



**Figura 2.5** Densidad de árboles (árboles ha<sup>-1</sup>) (a), diámetro a la altura de pecho (DAP, cm)  $\pm 1$  desvío estándar y área basal (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) de los bosques naturales (barras blancas) y plantaciones de pino (barras negras) a lo largo del gradiente de precipitaciones.

### *Características de los suelos a lo largo del gradiente de precipitaciones*

#### *Vegetación natural*

En los ecosistemas de vegetación natural el contenido gravimétrico de agua aumentó de manera lineal al aumentar las precipitaciones a lo largo del gradiente ( $r^2 = 0,93$ ,  $P=0,002$ ) (Fig. 2.7). En cambio la temperatura media (0-10 cm) del suelo y el pH no se asociaron al gradiente de precipitaciones (Tabla 2.4 y Fig 2.8a). La temperatura media anual varió entre 10 y 16 °C (verano entre 12-23°C, otoño entre 3-9°C y primavera entre 10-18°C). El pH varió entre 6,8 y 6,1, siendo mayor en los ecosistemas de estepa y

tendió a disminuir hacia los sitios de bosque. La concentración de COS, la biomasa microbiana (BM) y la mineralización (o respiración) potencial de C del suelo aumentaron a lo largo del gradiente hacia los sitios más húmedos (Fig. 2.8 b, c y d). El COS (%) fue menor al 2% en los sitios de estepa y varió entre un 5% y un 13% en los tres sitios más húmedos. El bosque abierto (1350 mm) presentó el valor más alto. La BM y la respiración presentaron una estrecha relación con las precipitaciones ( $r^2=0,92$ ;  $P=0,009$  y  $r^2=0,86$ ;  $P<0,0001$  respectivamente), la BM varió entre 223 y 5400  $\mu\text{g C g suelo}^{-1}$  y la respiración entre 0,035 y 0,54  $\text{mgCO}_2 \text{ g suelo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ .

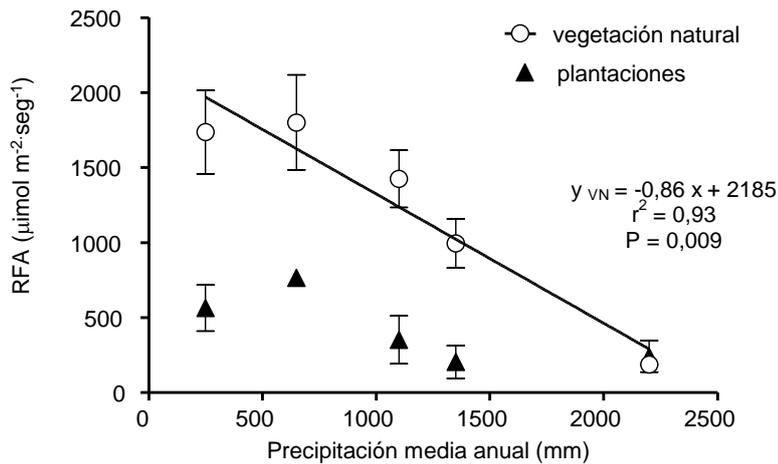
### *Plantaciones*

En las plantaciones de pino el contenido gravimétrico de agua aumentó de manera lineal al aumentar las precipitaciones ( $r^2 = 0,92$ ,  $P=0,001$ ) (Fig. 2.7). La temperatura media (0-10 cm) del suelo y el pH no se asociaron al gradiente de precipitaciones (Tabla 2.4 y Fig. 2.8a). La temperatura media anual varió entre 9 y 15 °C y el pH varió entre 6,6 y 6,2. El COS (%) y la respiración aumentaron de manera lineal con las precipitaciones hacia los sitios más húmedos, aunque el ajuste ( $r^2$ ) fue fajo para la respiración ( $r^2=0,80$ ;  $P=0,04$  y  $r^2=0,35$ ;  $P=0,02$  respectivamente), el COS (%) varió entre 0,32 y 5,7% y la respiración entre 0,037 y 0,20 54  $\text{mgCO}_2 \text{ g suelo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ . La BM no presentó relación con las precipitaciones y varió 191 y 51310  $\mu\text{g C g suelo}^{-1}$  (Fig. 2.8 b, c y d)

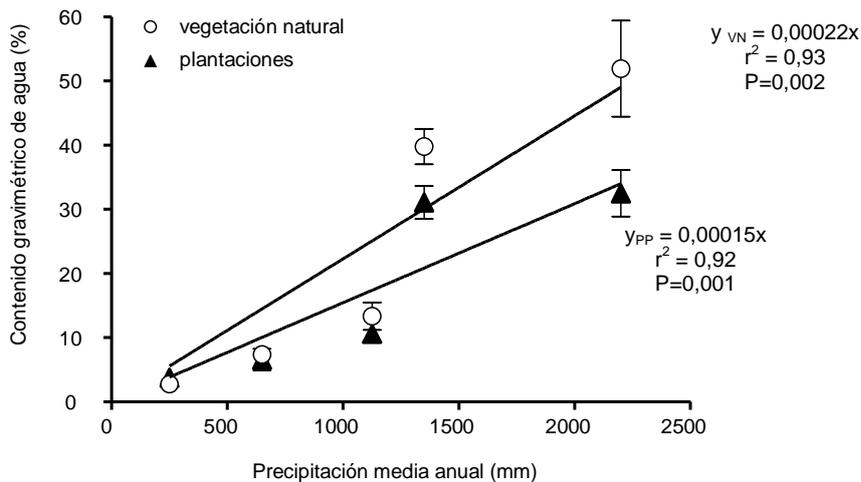
### *Impactos de las plantaciones sobre las características de los suelos*

Las plantaciones no modificaron el contenido de agua de los suelos con respecto a la vegetación natural. Si bien el contenido gravimétrico de agua tendió a disminuir en las plantaciones de mayor precipitación (1350 y 2200 mm) en relación a los bosques naturales pareados, las relaciones encontradas (contenido de agua-precipitaciones) no difirieron significativamente entre ecosistemas. La temperatura y el pH tampoco difirieron entre ecosistemas naturales y plantaciones. La concentración de COS de las plantaciones más secas fue similar a la de las estepas (tendencia), mientras la de las plantaciones más húmedas tendió a disminuir con respecto a la del matorral y los bosques. Los sitios de 1100 y 1350 mm presentaron las mayores diferencias, donde la concentración de COS en las plantaciones se redujo entre un 60% y un 70% con respecto a la vegetación natural. Las diferencias de COS (%) entre sitios pareados se mantuvieron en profundidad, aunque en general en menor magnitud (Tabla 2.5). Las diferencias en la respiración potencial y la BM entre sitios pareados tendieron a aumentar con las precipitaciones, donde los valores de ambas variables fueron más bajos en las plantaciones (Fig. 2.8 c y d) (para la respiración las pendientes de las relaciones encontradas en ambos ecosistemas difirieron significativamente,  $F_{1,46}= 65,6$   $P<0,0001$ ).

Algunas de las variables del suelo estuvieron correlacionadas en ambos tipo de ecosistemas (Tabla 2.6). Por ejemplo en la vegetación natural la respiración potencial se asoció de manea positiva con el contenido hídrico y con la biomasa microbiana. En las plantaciones la respiración potencial se asoció de manera positiva con el contenido hídrico y la BM y a la vez la BM con el COS (%).



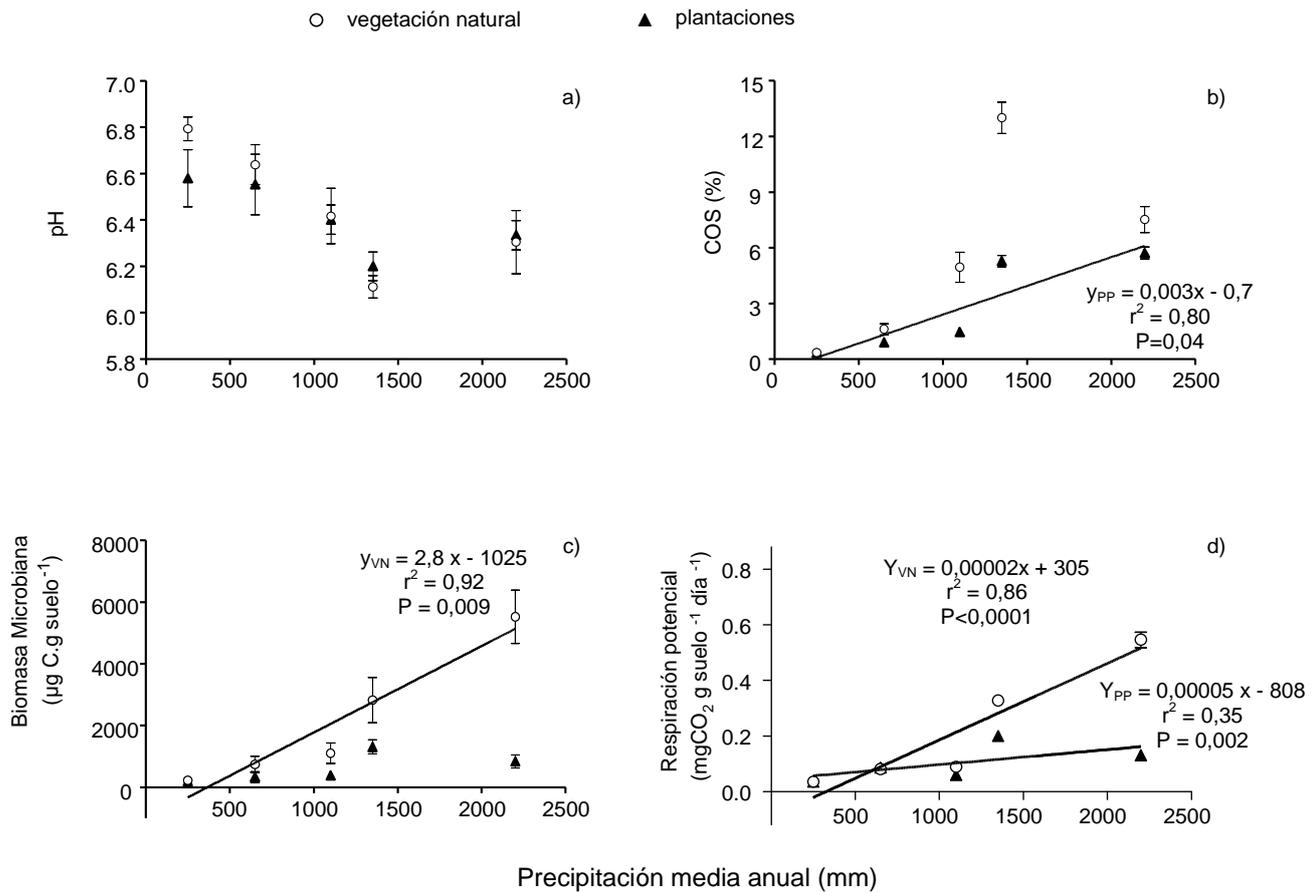
**Figura 2.6** Radiación solar incidente sobre la superficie del suelo a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas. RFA ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ ) disminuyó de manera lineal con las precipitaciones en los ecosistemas vegetación natural. Cada valor representa la media de tres mediciones (noviembre 2008, enero 2009, enero 2010)  $\pm$  un error estándar.



**Figura 2.7** Contenido gravimétrico de agua del suelo (0-5 cm) a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas ( $\circ$  vegetación natural y  $\blacktriangle$  plantaciones de pino). Cada valor representa la media de tres mediciones (enero, mayo y noviembre de 2008)  $\pm$  un desvío estándar.

**Tabla 2.4** Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) del suelo en ambos tipos de ecosistemas. Se indica el valor medio de tres mediciones instantáneas (enero, mayo y noviembre de 2008)  $\pm$  desvío estándar.

Sitio	Vegetación natural	Plantaciones forestales
250	16 (8,3)	15 (8,1)
650	12 (7,9)	13 (7,6)
1100	12 (9,0)	10 (6,6)
1350	10 (4,8)	9 (3,7)
2200	12 (3,1)	12 (5,4)



**Figura 2.8** Características biogeoquímicas de los suelos (0-5cm) a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas (○ vegetación natural y ▲ plantaciones de pino). En el panel (a) se indica el valor medio anual de pH de cada ecosistema y el desvío estándar para representar variabilidad intraanual de los mismos. Cada valor en (b), (c) y (d), COS, BM y Respiración potencial respectivamente, representa el valor medio de 5 transectas  $\pm$  un error estándar. Se grafican las líneas de regresión cuando el ajuste fue significativo

**Tabla 2.5** Efecto de las plantaciones de pino sobre el carbono orgánico del suelo (COS) (%). Se indica el valor medio de COS de la vegetación natural (VN) y plantaciones (PP) a distintas profundidades y las diferencias netas y relativas entre sitios pareados. Cada valor es el promedio de 4 transectas por sitio.

Sitio	profundidad	Concentración de COS (%)		Diferencia	
		VN	PP	Neta	relativa
250	0-5cm	0,35	0,32	0,02	-7%
	5-15cm	0,32	0,24	0,08	-25%
	15-30cm	0,43	0,21	0,22	-50 %
650	0-5cm	1,61	0,90	0,71	-44%
	5-15cm	1,03	0,83	0,19	-19%
	15-30cm	1,07	0,82	0,25	-23%
1100	0-5cm	4,95	1,46	3,49	-70%
	5-15cm	3,02	1,01	2,01	-66%
	15-30cm	1,77	0,91	0,86	-49%
	30-60cm	1,72	0,90	0,82	-47%
	60-90cm	1,43	0,84	0,59	-41%
1350	0-5cm	13,00	5,28	7,71	-59%
	5-15cm	4,01	3,03	0,97	-24%
	15-30cm	3,17	2,56	0,61	-19%
	30-60cm	1,54	1,98	-0,44	28%
	60-90cm	1,45	1,86	-0,40	27%
2200	0-5cm	7,52	5,72	1,80	-24%
	5-15cm	4,13	3,80	0,33	-8%
	15-30cm	2,10	1,89	0,21	-10%
	30-60cm	2,13	1,45	0,68	-31%
	60-90cm	1,67	1,08	0,59	-35%

**Tabla 2.6** Coeficientes de correlación entre las variables biogeoquímicas de los suelos en ambos tipos de ecosistemas. Las correlaciones se realizaron con valores promedio de cada variable.

	Temp	pH	COS	Biomasa microb.	Resp. Pot.
<i>Vegetación natural</i>					
<b>Cont agua</b>	-0,59	-0,84	0,81	0,97*	0,98*
<b>Temp</b>		0,84	-0,75	-0,49	-0,5
<b>pH</b>			-0,98*	-0,69	0,72
<b>COS</b>				0,64	0,69
<b>BM</b>					0,99***
<i>Plantaciones</i>					
<b>Cont agua</b>	-0,65	0,90*	0,99***	0,92*	0,87
<b>Temp</b>		0,89*	-0,63	-0,76	-0,72
<b>pH</b>			-0,88*	-0,94*	-0,88
<b>COS</b>				0,91*	0,87
<b>BM</b>					0,98**

\* $P < 0,05$ ; \*\* $P < 0,005$ ; \*\*\* $P < 0,0005$

## Discusión

El agua es uno de los factores abióticos más importantes del funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Noy-Meir 1973). En el presente estudio y similar a otros estudios realizados en la Patagonia, los cambios en las precipitaciones estuvieron acompañados de cambios en la composición de especies y de formas de vida y la cobertura de la vegetación de los ecosistemas naturales (Veblen y Lorenz 1988; Schulze et al. 1996; Mazzarino et al. 1998; Austin y Sala 2002; Bertiller et al. 2006). La humedad, el COS (%), la biomasa microbiana y la respiración potencial de los suelos se incrementaron al incrementarse las precipitaciones en dichos ecosistemas. Otros estudios a lo largo de gradientes de precipitación muestran patrones similares. Por ejemplo el COS (%) se incrementa con las precipitaciones en ecosistemas patagónicos (Bertiller et al. 2006) y en pastizales en los EEUU (Burke et al. 1991), la BM en pastizales de los EEUU (McCulley et al. 2005) y la respiración a lo largo de un gradiente en Israel (Talmon et al. 2011) (Fig. 2.7, 2.8 y 2.9). En las plantaciones de pino, algunas de estas variables del suelo también se relacionaron de manera positiva con las precipitaciones, aunque con una respuesta atenuada respecto a la de la vegetación natural. En concordancia, las diferencias entre los ecosistemas naturales y modificados se incrementaron al incrementarse las precipitaciones. Estas diferencias sugieren que la vegetación en pie puede influir de manera significativa sobre algunas variables de suelo asociadas al ciclo de C, independiente de las condiciones climáticas.

La precipitación actual estuvo correlacionada con el gradiente de precipitaciones histórico de la región en estudio (Fig. 2.2). Los dos sitios de bosque presentaron un valor menor a la precipitación histórica, posiblemente por una subestimación en la caída de nieve. El contenido de agua del suelo se asoció de manera estrecha con el gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas (Fig. 2.7, el mismo patrón se encontró en los años 2009, no se muestran los datos). La asociación entre la humedad de los suelos y las precipitaciones ha sido encontrada en otros gradientes climáticos (Austin y Sala 2002; McCulley et al. 2005), por lo que los resultados son consistentes con la literatura. Sin embargo, lo llamativo en el gradiente evaluado es que la humedad de los suelos fue similar entre sitios pareados, cuando a priori se esperaría una dependencia entre la humedad de los suelos y tipo de vegetación. Los resultados de este estudio parecen sugerir que hay una fuerte relación entre las precipitaciones y el contenido de humedad del suelo independiente de la vegetación (Fig. 2.7), aunque mediciones continuas de contenido hídrico con relación a la intercepción de las precipitaciones del dosel podrían corroborar el patrón encontrado. Por otro lado, los mecanismos que determinan la relación entre las precipitaciones y la humedad de los suelos podrían diferir entre ecosistemas, y una mayor evapotranspiración de la vegetación natural de los sitios de estepa y matorral podría compensar un mayor uso del agua superficial que los pinos podrían manifestar (Gyenge et al. 2003; Fernández y Gyenge 2009).

La temperatura de los suelos no difirió entre ecosistemas naturales y plantaciones (Tabla 2.4). Sin embargo, algunos estudios muestran que la cobertura de la vegetación juega un papel importante regulando las temperatura media y/o la amplitud térmica de los suelos (Bahamonde et al. 2009; Gonzalez-Polo y Austin 2009), por lo que a priori uno esperaría diferencias en dicha variable entre los sitios pareados con distinto tipo o porcentaje de cobertura (por ejemplo al comparar los sitios de estepa con las plantaciones). En este sentido, es posible que no hayamos detectado estas potenciales diferencias debido a que no tuvimos un registro continuo (diario) de la temperatura del suelo.

La cobertura de herbáceas y el componente leñoso de los ecosistemas naturales aumentaron a lo largo del gradiente y reflejaron la transición natural de formas de vida características de la Patagonia (Schulze et al. 1996; Austin y Sala 2002; Bertiller et al. 2006). Las plantaciones impactaron sobre la estructura de la vegetación en diversos aspectos (Fig. 2.4 y 2.5). Similar a lo descrito en otros trabajos de la región, las plantaciones modificaron la cobertura de pastos y arbustos y la distribución de detritos (Raffaele y Schlichter 2001; Fernández et al. 2005; Lantschner et al. 2011). Por otro lado, la densidad de árboles de pino no se asoció a las precipitaciones (Figura 2.4) y en particular la plantación más seca presentó el valor más alto de densidad como resultado de la ausencia de manejo en ese sitio. En los demás plantaciones, que recibieron podas y raleos, las diferencias en densidad fueron menores. El DAP aumentó hacia los sitios húmedos del gradiente. Esto indicaría, y de manera similar a otros trabajos, que el agua es un control importante del desarrollo y la acumulación de C de *P. ponderosa* en la Patagonia (Laclau 2003).

El pH de los ecosistemas naturales fue moderadamente básico en los sitios secos y tendió a disminuir hacia los sitios húmedos, acorde a una transición natural de ecosistemas secos a húmedos (Broquen et al 2005). La concentración de protones suele aumentar al aumentar la humedad de los suelos, lo que suele generar una disminución en el pH del suelo (acidificación). Lo interesante fue que no se encontró una acidificación bajo plantación de pino (Fig. 2.8a), a pesar de que algunos estudios, que analizan el impacto de la forestaciones a escala global, sugieren que las forestaciones con pino disminuyen el pH de los suelos (Farley et al. 2005; Berthrong et al. 2009). Algunos estudios en la Patagonia encuentran una disminución en el pH, pero que no llegan a ser significativos (Broquen et al. 2003), mientras en otros no hay evidencia de cambio (Broquen et al 1995). Los suelos derivados de ceniza volcánica poseen un alto contenido de compuestos amorfos (alófanos, arcillas no cristalinas etc.) y una alta capacidad de intercambio catiónico. Estas características parecen amortiguar los efectos del cambio de vegetación natural a pino sobre el pH del suelo (Broquen et al. 1995). La materia orgánica aportada por las plantaciones interaccionaría con los compuestos amorfos, lo que evitaría la acidificación.

El COS (%) aumentó a lo largo del gradiente en ambos tipos de ecosistemas, pero sólo de manera lineal en las plantaciones (en la vegetación natural el patrón tendió a ser polinomial) (Fig. 2.8b). Los valores en la transición estepa-bosque (0,3 – 13%) fueron similares a los de otros estudios de la región (Bertiller et al. 2006; Vivanco y Austin 2008; Gonzalez-Polo y Austin 2009; Broquen et al. 1995). El COS (%) refleja el balance de las entradas y salidas de C (Burke et al. 1991; Amundson 2001). En las plantaciones el COS tendió a ser menor que en el sitio pareado (Tabla 2.5) y sugiere entonces que las entradas de C serían menores o las salidas mayores con respecto a los ecosistemas de vegetación natural. Las distintas especies vegetales pueden afectar diferencialmente las propiedades del suelo y el reciclado de C a través del aporte de broza aérea y subterránea con distintas características físico-químicas (Cornelissen 1996; Pérez-Harguindeguy et al. 2000). La velocidad con que los nutrientes se mineralizan y la formación de la materia orgánica esta directamente vinculado a la calidad de la broza (Melillo et al. 1982; Hobbie 1992). La broza de pino es recalcitrante y de lenta descomposición (Gholz et al. 2000; Quideau et al. 2001), por lo que las entradas de C a la matriz del suelo de las plantaciones podrían ser más lentas respecto de las de la vegetación natural. A la vez, diferencias en la cobertura del sotobosque entre sitios pareados (en particular la de los sitios de 1100 y 1350 mm) podrían explicar las diferencias de COS encontradas. Una mayor cobertura de pastos en los sitios de vegetación natural podría aumentar la concentración de COS de los primeros cm de

suelo (Daly et al. 2000; Ross et al. 2002), a través de una mayor producción y descomposición de raíces comparado con la de los árboles (Guo y Gifford 2002; Guo et al. 2005; Dube et al. 2009). A mayor profundidad (60-90 cm) en algunas plantaciones se registraron valores más bajos de COS (%) que en la vegetación natural (Tabla 2.5). Debido al hecho de que las plantaciones son relativamente jóvenes, no podemos descartar la posibilidad de que variaciones espaciales entre los sitios sean responsables de las diferencias en la concentración de COS registradas en profundidad.

La biomasa microbiana presenta una estrecha relación con el contenido de COS de los ecosistemas a escala global (Fierer et al. 2009) y también en este estudio en las plantaciones (Tabla 2.6). Además a lo largo del gradiente encontramos que en las plantaciones ambas variables disminuyen con respecto al matorral y los bosques (Fig. 2.8 b y c). También disminuye la respiración potencial (Fig 2.8 d), que es un estimador de la disponibilidad de C lábil que puede ser metabolizado en el corto plazo por los microorganismos. Esto coincide con otros estudios en bosques de Chile (Dube et al. 2009) y pastizales de Nueva Zelanda (Ross et al. 2002), en donde dichas variables disminuyen al introducir una plantación de pino. A la vez, también en ambos ecosistemas hubo una alta correlación entre la respiración (C lábil) y la BM (Tabla 2.6). Los resultados en este trabajo indican entonces que las plantaciones impactan de manera negativa sobre la fertilidad de los suelos, principalmente hacia los sitios de mayor precipitación. Este impacto podría ser resultados de cambios en la cantidad como en la calidad de C que se deposita sobre la superficie del suelo (Paul et al. 2002) y que a la vez afectan la actividad de los microorganismos del suelo (Wardle 2004; Gonzalez-Polo 2010). En síntesis, el uso de plantaciones de pino en un diseño pareado resultó una herramienta muy buena para explorar y desacoplar los efectos de las precipitaciones de los de la vegetación, sobre algunos aspectos del funcionamiento de los ecosistemas a lo largo de un gradiente espacial. En general, las variables de los suelos se asociaron con las precipitaciones a lo largo del gradiente en ambos tipos de ecosistemas, aunque los cambios fueron menos marcados en las plantaciones. Estos resultados indican por un lado que las precipitaciones (factor clima) son un control importante de la formación de materia orgánica. Pero además, que la composición de especies y de formas de vida de la vegetación (factor biota) puede influir de manera significativa sobre las respuestas de algunas variables del suelo a los cambios en las precipitaciones, ya sea en la tasa de cambio como en el rango de variación. Es posible que una mayor similitud en la cantidad y calidad de la broza de los nuevos ecosistemas a lo largo del gradiente genere una mayor similitud en algunas variables del suelo vinculadas al ciclo de C.



## **Capítulo 3**

### **Productividad primaria de los ecosistemas naturales y modificados con pino a lo largo de un gradiente de precipitaciones**



## Introducción

La productividad primaria neta (PPN) es el balance entre la fotosíntesis y la respiración de las plantas, representa la ganancia neta de C de la vegetación y, a la vez, la energía disponible para los demás niveles tróficos (Odum 1969). La PPN es un atributo integral del funcionamiento de los ecosistemas (McNaughton et al. 1989) y un componente clave del ciclo de C. Por ejemplo la biomasa de herbívoros presentes en un sistema, su consumo y la productividad secundaria (la energía disponible para los carnívoros) están íntimamente relacionados a la PPN (McNaughton et al. 1989). A la vez el balance entre la PPN y la descomposición determina el contenido de C del suelo (Amundson 2001). Entonces, las alteraciones en la PPN debido a cambios en el uso de la tierra podrían impactar sobre los distintos flujos de energía y C de los ecosistemas y alterar el contenido de C de algunos compartimentos (Gill y Burke 1999; Jackson et al. 2002; De Deyn et al. 2008).

### *Controles de la productividad primaria*

La disponibilidad de agua y la temperatura limitan el crecimiento de las plantas en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Lieth 1975; Webb et al. 1978; 1983). Las precipitaciones son un control clave de la disponibilidad de agua del suelo para las plantas en un determinado sitio (Rosenzweig 1968; Noy-Meir 1973). Múltiples estudios enfocados en la relación productividad-precipitaciones han demostrado la importancia de las precipitaciones como regulador de la productividad primaria neta aérea (PPNA) en el espacio y en el tiempo (Le Houerou 1984; Sala et al. 1988; Lauenroth y Sala 1992; Oesterheld et al. 2001; Austin y Sala 2002; Huxman et al. 2004). La disponibilidad de nitrógeno y las características de los suelos también influyen en la PPNA, y por lo general toman relevancia a escala local (Sala et al. 1988; Epstein et al. 1997; LeBauer y Treseder 2008).

Una de las generalizaciones más importantes de la ecología de ecosistemas es la relación lineal y positiva entre la PPNA y la precipitación media anual en gradientes espaciales (Lieth 1975; Sala et al. 1988; Paruelo et al. 1999; Knapp y Smith 2001; Austin y Sala 2002; Muldavin et al. 2008). La PPNA aumenta linealmente a lo largo de gradientes naturales de precipitación en pastizales (Sala et al. 1988; Paruelo et al. 1999; Paruelo et al. 2010), en bosques tropicales (<2000mm) (Austin 2002), en la estepa de Mongolia (Bai et al. 2008) y en la Patagonia Argentina (Austin y Sala 2002). A la vez, los estudios enfocados en series temporales de la PPNA de un ecosistema han demostrado que las variaciones interanuales de la PPNA reflejan, en parte, las variaciones interanuales de la precipitación (Le Houerou 1984; Sala et al. 1988; Lauenroth y Sala 1992; Oesterheld et al. 2001; Austin y Sala 2002; Huxman et al. 2004). En general, en años donde la precipitación es menor a la media, la PPNA del sitio disminuye, y en años de mayor precipitación, aumenta. Sin embargo, existen retrasos en la recuperación de la PPNA luego de un período seco y el aumento de la PPNA puede no ser proporcional al aumento de la precipitación (Lauenroth y Sala 1992; Oesterheld et al. 2001; Yahdjian y Sala 2006).

La estructura y fenología de la vegetación influyen directamente sobre la productividad de los ecosistemas y su respuesta a las precipitaciones. Esto sugiere que los ecosistemas pueden experimentar restricciones estructurales (determinadas por la vegetación) independiente de la disponibilidad de agua (Burke et al. 1997; Paruelo et al. 1999; Yahdjian y Sala 2006) y que repercuten sobre la PPNA. Características que van

desde la composición de especies y de formas de vida (Lauenroth y Sala 1992; Austin y Sala 2002; Del Grosso et al. 2008), a la tasa de crecimiento, la producción de semillas, la cobertura del canopeo y la densidad de individuos (Chapin et al. 1997; Oesterheld et al. 2001) determinan, por ejemplo, la duración y tamaño de las hojas (Chapin 2003), la eficiencia en el uso de agua y nutrientes (Chapin y Eviner 2003; Foley et al. 2005; Noretto et al. 2005) y el número de meristemas a través de los cuales se produce el crecimiento de la vegetación (Yahdjian y Sala 2006). La PPNA puede variar entre formas de vida (pastos vs arbustos por ejemplo) y además las distintas formas de vida pueden responder de manera diferente a variaciones temporales (Jobbágy y Sala 2000; Yahdjian y Sala 2006) y espaciales (Epstein et al. 1996; Del Grosso et al. 2008) de la precipitación. Por ejemplo, en un gradiente espacial a escala global, Del Grosso et al. (2008) encontraron que la productividad de ecosistemas dominados por árboles era siempre mayor a la de los sistemas sin árboles para un mismo valor de precipitaciones. A través de un experimento de manipulación de lluvia en la estepa patagónica, Yahdjian y Sala (2006) identificaron que una menor densidad de plantas imponía retrasos en la recuperación de la PPNA del ecosistema luego de haber experimentado una sequía.

La estructura de la vegetación refleja la disponibilidad de agua promedio o histórica del sistema (Burke et al. 1997; Verón et al. 2002). A la vez, la PPNA de un ecosistema está directamente relacionada a la estructura y atributos de la vegetación (Chapin 2003). A lo largo del gradientes espaciales, las formas de vida de la vegetación y la PPNA varían en conjunto con las precipitaciones (Burke et al. 1997; Austin y Sala 2002), lo que dificulta separar los efectos directos de la precipitación (factor clima), de los indirectos mediados por la estructura de la vegetación (factor biota) sobre la PPNA del ecosistema (Fig. 1.2). Entonces, uno de los desafíos para identificar el efecto aislado del clima en los estudios a campo es disponer de sitios que difieran en la precipitación media anual, pero no en la vegetación. El sistema en estudio (Capítulo 2), en donde las plantaciones son similares en estructura (la composición de especies y de formas de vida y la cobertura) a lo largo del gradiente espacial permite evaluar la respuesta o sensibilidad de la PPNA a la precipitaciones (pendiente de la relación) (Verón et al. 2005) independiente de los cambios naturales que ocurren en la estructura de la vegetación.

La introducción de especies leñosas en sistemas herbáceos o arbustivos suele aumentar la PPNA y la biomasa de los ecosistemas (Grünzweig et al. 2003; 2007; Jackson et al. 2005; Jobbágy et al. 2006). En Patagonia, algunos trabajos han mostrado que la productividad de *P. Ponderosa* es mayor que la de la vegetación natural (Gyenge et al. 2008; Licata et al. 2008). El acceso a aguas profundas y un uso más eficiente del agua favorecerían la ganancia de C de plantaciones con respecto a la vegetación que han reemplazado (Schlichter y Laclau 1998; Gyenge et al. 2003; Farley et al. 2005). Por otro lado, la productividad y el reciclado de C están íntimamente ligados a través de la cantidad y calidad de los detritos que la vegetación produce (Hobbie 1992; Vitousek et al. 1994; Coleman y Crossley 1996; Schlesinger 1997). La introducción de especies leñosas suele aumentar la cantidad de detritos leñosos, que son recalcitrantes, con respecto a lo ecosistemas que reemplazan. Esto podría impactar sobre el ciclo de C de estos nuevos ecosistemas, ya que la descomposición de la materia orgánica y la mineralización de los nutrientes podrían ser más lentos (Chapin 2003, De Deyn et al. 2008).

## Objetivos e hipótesis

El objetivo de este capítulo es explorar la PPNA de los ecosistemas naturales y plantaciones como componente clave del ciclo de C. Evaluamos el efecto individual y combinado de las precipitaciones y la vegetación sobre la PPNA (foliar y del fuste) a través de comparar la relación PPNA-precipitaciones de ecosistemas naturales y en plantaciones de pino a lo largo de un gradiente abrupto en la Patagonia. Esta comparación permite evaluar cuán importantes son los cambios en la vegetación de los cambios en la precipitación, sobre la PPNA. La hipótesis que se plantea es:

*I. A lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones la estructura de la vegetación modula la respuesta o sensibilidad de la PPNA a los cambios en la disponibilidad de agua.*

Esperamos que la productividad de todos los sitios aumente a lo largo del gradiente de precipitaciones hacia los sitios más húmedos, pero que la respuesta de la PPNA de los ecosistemas modificados con pinos sea menor a la de los naturales, debido a una mayor similitud en la composición, densidad y cobertura de dichos ecosistemas. Además, esperamos que las diferencias entre sitios pareados disminuyan a medida que el componente leñoso de los ecosistemas naturales aumenta, es decir, a medida que los ecosistemas naturales y las plantaciones se hacen más similares en densidad y cobertura.

## Materiales y Métodos

### *Evaluación de la PPNA a lo largo del gradiente*

La estimación de la PPNA requiere de la combinación de distintas metodologías en función de las formas de vida de la vegetación y la estacionalidad del sistema en estudio (Sala y Austin 2000). Se estimó por un lado la productividad aérea de los pastos y arbustos (ya sean de la estepa o del sotobosque) a través de cosechas de biomasa en el pico de la estación de crecimiento (Jobbágy y Sala 2000; Flombaum y Sala 2007). Por el otro, se estimó la productividad de hojas de árboles a través de la recolección de las hojas caídas durante todo un año mediante el uso de trampas (Austin 2002; Austin y Sala 2002). Ambas estimaciones representaron la PPNA foliar de los ecosistemas. Además se estimó la PPNA del fuste de los árboles (incremento en madera), a través de la estimación del DAP en años sucesivos y de la aplicación de ecuaciones alométricas (Austin y Sala 2002; Gibbon et al. 2010). Las mediciones se realizaron en cada parcela de 50 x 50 m establecida en enero del 2008 (Capítulo 2). A continuación se detallan las mediciones realizadas:

### *Productividad foliar (Tabla 3.1)*

#### *a) Estrato herbáceo y arbustivo*

Se cosechó una superficie conocida de la vegetación herbácea y arbustiva de los sitios de estepa y matorral en enero de 2009 y en enero de 2010. La productividad primaria aérea de cada año estuvo representada por la fracción verde de las matas de pastos y el brote nuevo de arbustos, ambos cosechados en el pico de la estación de crecimiento

(verano) (Jobbágy y Sala 2000; Austin y Sala 2002). Se utilizaron cuadrantes dispuestos al azar ( $n = 5$ ), de  $1\text{ m}^2$  de área total y de forma rectangular ( $20 \times 50\text{ cm}$ ) (Flombaum y Sala 2007). Los arbustos suelen tener mayor tamaño y menor cobertura que los pastos y la superficie del cuadrante utilizado representa el balance de un compromiso entre capturar la biomasa de una y otra forma de vida (Flombaum y Sala 2007). Las muestras fueron conservadas en el freezer hasta su procesamiento. En el laboratorio se agruparon por formas de vida (pastos y arbustos) y se separó la fracción verde de los pastos y el brote nuevo de los arbustos, descartando la parte amarilla y gris de los pastos. Las muestras se secaron en estufa a  $65^\circ\text{C}$  por 48 hs y la PPNA se expresó en función del peso seco como  $\text{g m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ .

La biomasa herbácea y arbustiva (o sotobosque) de los bosques (sitios 4 y 5, Tabla 2.1) y de la plantación más húmeda (único sitio de pino donde dicho estrato se midió) se cosechó y se separó de manera similar a la de los sitios de estepa y matorral. La única diferencia metodológica fue en el bosque mixto (2200 mm), donde toda la biomasa cosechada de *Ch. culeou* se dividió por los años desde la floración, según lo establecido en estudios previos para estimar lo producido en el último año (Marchesini et al. 2009) (se asumió una tasa constante de crecimiento).

#### *b) Estrato arbóreo*

El total de hojas caídas (broza) durante un año fue utilizado como indicador de la productividad de hojas de los bosques (Sala y Austin 2000). Mediante el uso de recolectores dispuestos en el campo se estimó la productividad de hojas de la vegetación natural arbórea (sitios 3, 4 y 5, Tabla 2.1) y de las 5 plantaciones. En cada parcela experimental de  $50 \times 50\text{ m}$  se colocaron 10 recolectores circulares de 32 cm de diámetro en puntos al azar en enero 2008 y se recolectó el material contenido en cada uno en las diversas visitas al campo durante dos años sucesivos. A principios del 2010 se agregaron 10 recolectores por sitio y se continuó con la recolección ( $n=20$ ). El material recolectado se secó en estufa a  $65^\circ\text{C}$  por 48 hs y se conservó en un lugar seco hasta su procesamiento. En el laboratorio se separaron las hojas del resto del material que pudiera haber caído (por ejemplo, material reproductor y ramitas), se secaron en estufa nuevamente y se pesaron. La suma de lo recolectado durante todo un año representó la producción de hojas del sitio, que se expresó como  $\text{g m}^{-2}\text{ año}^{-1}$ .

#### *Productividad del fuste (Tabla 3.1)*

Se estimó la biomasa del fuste de los árboles durante dos años sucesivos y por diferencia ( $\text{año}_2 - \text{año}_1$ ) se determinó la producción anual de madera. En el bosque mixto (2200 mm) y en las plantaciones se estimó la biomasa de fuste de los árboles a través del registro del diámetro a la altura de pecho DAP (1,3 m de altura) y de la aplicación de una ecuación alométrica que utiliza como variable predictora el valor del DAP. En el bosque abierto (1350 mm) se utilizó una ecuación de doble entrada que requirió la medición del DAP y de la altura de los árboles. La altura de los árboles se midió con un clinómetro electrónico. A cada individuo al que se le midió el DAP, se le colocó una chapita identificatoria y una tanza a la altura medida (1,3 m), de modo de repetir la medición del DAP a la misma altura al año siguiente. Se utilizó una cinta métrica (cm) para la medición.

En el bosque mixto (2200 mm) se utilizaron ecuaciones alométricas de biomasa total desarrolladas para las tres especies presentes (*N. dombeyi*, *obliqua* y *nervosa*) en bosques similares de Chile (Gayoso et al. 2002; Gonzalez et al. 2005). La biomasa total se multiplicó por un factor de partición de biomasa (Gayoso 2001) para obtener la biomasa del fuste y comparar el incremento con las especies arbóreas de los demás sitios (ver apéndice). En las plantaciones se utilizaron ecuaciones alométricas específicas de la biomasa del fuste desarrolladas en plantaciones de *P. ponderosa* de la Patagonia (Laclau 2003). Estas ecuaciones fueron desarrolladas en un amplio rango de sitios, requieren de la medición de una única variable (DAP) (como fue mencionado) y no difiere de la de otros modelos de doble entrada (DAP y altura) (Gyenge et al. 2010). En el bosque abierto (1350 mm) se utilizó una ecuación estándar de volumen de fuste con corteza, utilizada en diversos trabajos para *N. antarctica* (Lencinas et al. 2002; Gonzalez et al. 2005). Se aplicó un valor constante de densidad de madera de  $0,464 \text{ kg dm}^{-3}$  (Pérez 1983) para estimar la biomasa individual. En los casos en que el tronco estuviera torcido, el DAP se midió a 1,3 m desde la base de árbol siguiendo el crecimiento del fuste principal. Se definió como individuo a todo árbol cuyo eje principal no presentara bifurcaciones por debajo de la medición de DAP. En todos los sitios se calculó el incremento promedio ponderado por clases de DAP (en rangos de 5 cm) y se multiplicó por la densidad de individuos presentes. En los casos en que en años sucesivos se registrara una reducción en el DAP de un individuo, se tomó como cero el incremento en biomasa de ese individuo.

En los bosques naturales se estimó la productividad del fuste del año 2010, mientras que en las plantaciones la de los años 2009 y 2010. El diseño de muestreo varió entre sitios y/o años. La productividad del bosque abierto y la de las plantaciones del año 2009 se estimaron a partir del registro del DAP de un subconjunto de individuos de cada parcela, en un diseño de cuatro subparcelas circulares de 7,3 m de radio (Bechtold y Zarnoch 1999). La productividad del bosque mixto y la de las plantaciones del año 2010 incluyó la medición de todos los individuos de las parcelas (excepto la plantación del sitio 1, donde se midió media parcela y la del sitio 4, donde se repitió el muestreo de subparcelas antes descrito). Este cambio en el diseño de muestreo fue para aumentar la precisión y lograr una caracterización más completa de los sitios.

**Tabla 3.1** Detalle de la metodología empleada en los ecosistemas naturales y plantaciones de pino para estimar la PPNA. Se indica si se realizó un censo o un muestreo del sitio y entre paréntesis la densidad, árboles ha<sup>-1</sup>, de las plantaciones.

<b>Precipitación media del sitio (mm)</b>				
<b>250</b>	<b>650</b>	<b>1100</b>	<b>1350</b>	<b>2200</b>
<b>Vegetación natural</b>				
<i>PPNA foliar</i>				
<b>Estrato herbáceo y arbustivo</b>				
<i>Cosecha</i>	<i>Cosecha</i>	<i>Cosecha</i>	<i>Cosecha</i>	<i>Cosecha</i>
<b>Hojas (estrato arbóreo)</b>				
-----	-----	<i>Recolectores</i>	<i>Recolectores</i>	<i>Recolectores</i>
<i>PPNA del fuste (estrato arbóreo)</i>				
-----	-----	-----	<i>DAP muestreo</i>	<i>DAP censo</i>
<b>Plantaciones</b>				
<i>PPNA foliar</i>				
<b>Estrato herbáceo y arbustivo</b>				
-----	-----	-----	-----	<i>Cosecha</i>
<b>Hojas (estrato arbóreo)</b>				
<i>Recolectores</i>	<i>Recolectores</i>	<i>Recolectores</i>	<i>Recolectores</i>	<i>Recolectores</i>
<i>PPNA del fuste (estrato arbóreo)</i>				
<i>DAP (640)</i>	<i>DAP (352)</i>	<i>DAP (356)</i>	<i>DAP (544)</i>	<i>DAP (316)</i>
<i>muestreo</i>	<i>censo</i>	<i>censo</i>	<i>muestreo</i>	<i>censo</i>

#### *Análisis de datos*

Se evaluó la relación funcional entre la PPNA y las precipitaciones de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones mediante regresiones lineales simples. En cada una de ellas, la precipitación media del sitio fue incorporada como la variable fija o predictora y la PPNA como variable dependiente. La bondad del ajuste del modelo se estimó mediante el método de cuadrados mínimos. La prueba del modelo en los ecosistemas naturales y plantaciones y la comparación de pendientes entre modelos se realizaron con el programa PRISMA 5.0. Además se comparó la PPNA de los ecosistemas naturales con el de las plantaciones, con una prueba de t pareada. Para ello se tomaron como datos pareados el valor promedio del ecosistema natural y el de la plantación correspondientes a un mismo punto del gradiente de precipitaciones (n=5). Se utilizó el programa INFOSTAT y se transformaron los datos en los casos de no cumplir los supuestos. En todos los casos se utilizó un nivel de significancia del 5%.

## Resultados

### *PPNA de los ecosistemas naturales*

La PPNA de los ecosistemas naturales se incrementó a lo largo del gradiente espacial hacia los sitios más húmedos ( $r^2 = 0,92$ ,  $P = 0,01$ ) (Fig. 3.1), fue de  $45 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el extremo seco (250 mm) y  $776 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el bosque mixto (2200 mm) (Tabla 3.2). La productividad foliar (estrato herbáceo-arbustivo + hojas de árboles) también se incrementó a lo largo del gradiente y varió entre  $45$  y  $315 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  ( $r^2 = 0,81$ ,  $P = 0,03$ ) (Fig. 3.2b) (no difirió entre años de muestreo, por lo que se presentan los años del 2010). En los sitios de estepa y matorral, la productividad de arbustos representó un 60% del total, mientras que los pastos el restante 40% en los sitios de estepa y un 24% en el matorral. La caída de hojas de *Nothofagus* spp. representó un 16, 26 y 30% en el matorral y bosque abierto y mixto respectivamente. La productividad foliar de los bosques (vegetación del sotobosque y caída de hojas en los bosques de 1100 y 2200 mm) representó un 44% y un 40% del total respectivamente y la productividad del fuste de los árboles explicó la parte restante, fue de  $169$  y  $462 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  respectivamente (Tabla 3.2).

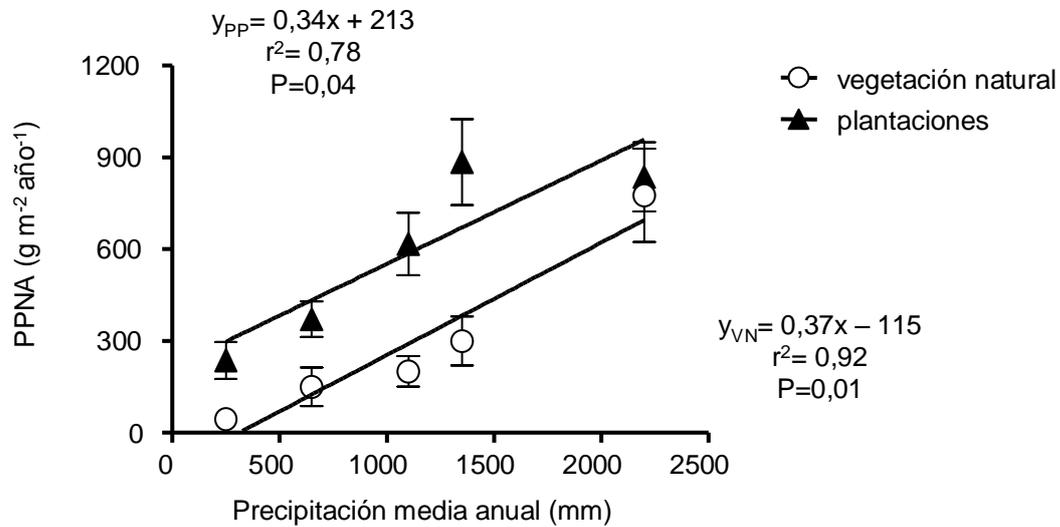
### *PPNA de las plantaciones*

La PPNA de las plantaciones se incrementó a lo largo del gradiente espacial hacia los sitios húmedos ( $r^2 = 0,78$ ,  $P = 0,04$ ) (Fig. 3.1), fue de  $237 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el extremo seco (250 mm) y  $836 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en el húmedo (2200 mm) (Tabla 3.2). Tanto la productividad foliar (caída de hojas + sotobosque) como la del fuste se incrementaron a lo largo del gradiente hacia los sitios húmedos (Fig. 3.2), aunque la relación no fue lineal en el segundo caso. A la vez, la pendiente de la PPNA foliar fue menor a la de la PPNA total, ya que fueron  $0,1$  y  $0,34$  respectivamente (Fig. 3.1 y 3.2). La caída de hojas varió entre los  $108$  y  $240 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y la productividad del fuste entre los  $128$  y  $739 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  entre los  $250$  y  $1350 \text{ mm}$  y fue levemente menor, de  $538 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en la plantación de  $2200 \text{ mm}$  (valores correspondientes al año 2010 y que fueron similares a los años 2008/9, ver apéndice). La productividad del sotobosque de la plantación de  $2200 \text{ mm}$  (única plantación en la que fue medido) fue de  $60 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y representó un 7% del total del sitio. La caída de hojas representó entre un 16% y un 40% de la PPNA total de los sitios a lo largo del gradiente (Tabla 3.2).

### *Impacto de las plantaciones sobre la PPNA a lo largo del gradiente*

La PPNA promedio de las plantaciones fue mayor a la de la vegetación natural ( $t_4 = 3,25$ ,  $P = 0,01$ ). Las diferencias entre sitios pareados variaron entre  $200$  y  $460 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , con excepción de la PPNA de la plantación de  $2200 \text{ mm}$ , la cual fue similar a la del bosque mixto. La respuesta o sensibilidad de la PPNA de ambos tipos de ecosistemas a las precipitaciones fue similar. A lo largo del gradiente las pendientes de las relaciones entre la PPNA y las precipitaciones de los ecosistemas naturales y de las plantaciones no difirieron significativamente ( $F_{1,6} = 0,06$ ,  $P = 0,81$ ). A la vez, la productividad foliar fue similar entre ambos tipos de ecosistemas (Fig. 3.2a) (las pendientes y ordenadas no difirieron significativamente,  $F_{1,6} = 0,35$ ,  $P = 0,57$ ,  $F_{1,7} = 0,005$ ,  $P = 0,94$ ), por lo que el

incremento del fuste de los árboles explicó la mayor productividad de las plantaciones (Tabla 3.2).

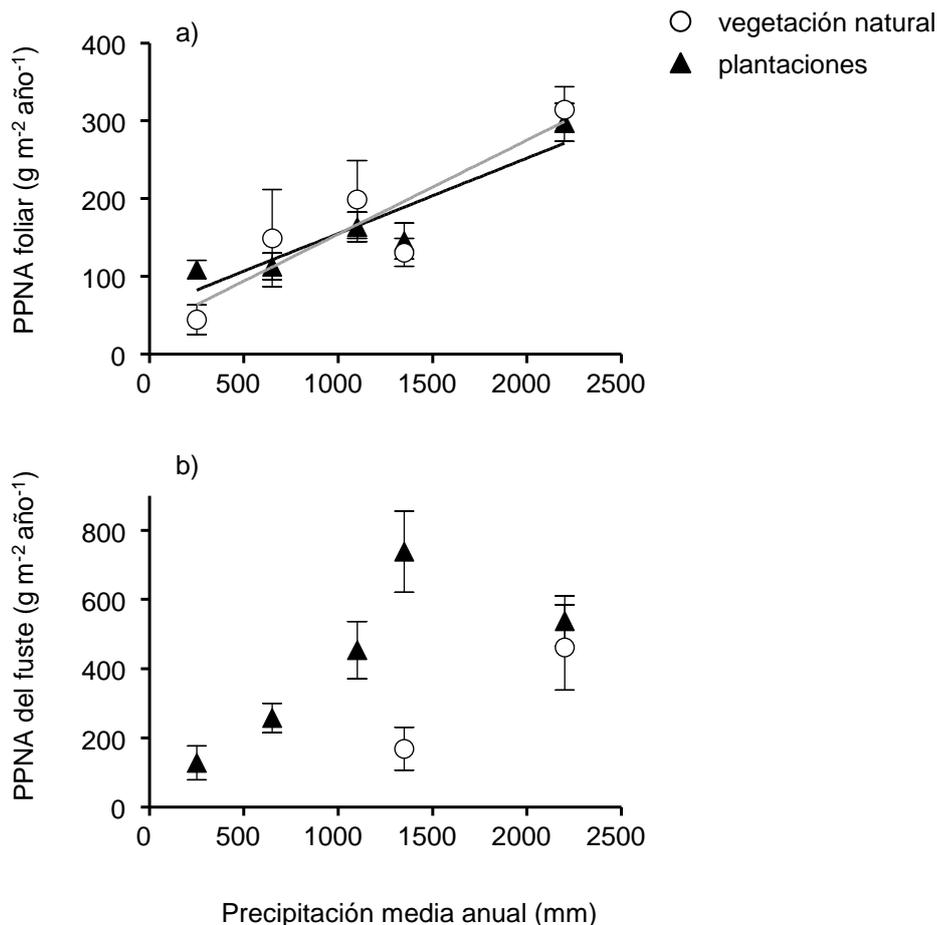


**Figura 3.1** Productividad primaria neta aérea (PPNA) a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas (○ vegetación natural y ▲ plantaciones de pino) del año 2010. Cada valor representa el valor medio de cada sitio ± un error estándar.

**Tabla 3.2** PPNA ( $\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y %) de los ecosistemas naturales y de las plantaciones del año 2010. Se indica el valor medio, un error estándar y el número de subréplicas en cada caso (c: cuadrantes, r: recolectores circulares, a: árboles medidos).

	<b>Precipitación media del sitio</b>				
	250 mm	650 mm	1100 mm	1350 mm	2200 mm
	<b>Vegetación natural</b>				
	Estepa arbustiva – graminosa	Estepa arbustiva – graminosa	Matorral de <i>N. antarctica</i>	Bosque abierto de <i>N.</i> <i>antarctica</i>	Bosque mixto de <i>Nothofagus</i> spp.
<b>Productividad foliar</b>					
estrato	45	150	167	61	83
herbáceo y arbustivo	(19,6) c=5	(62,7) c=5	(41,9) c=5	(8,5) c=5	(18,8) c=5
	100%	100%	84,05%	20,47%	10,69%
Caída de hojas (estrato arbóreo)	---	---	32 (8,1) r=19	69 (9,5) r=19	231 (10,6) r=20
			15,95%	23,19%	29,82%
<b>Productividad del fuste (estrato arbóreo)</b>					
	---	---	---	169 (61,9) a=47	462 (123,1) a=36
				56,33%	59,49%
<b>Total (PPNA veg. natural )</b>	<b>45</b> (19,6)	<b>150</b> (62,7)	<b>199</b> (49,9)	<b>299</b> (79,9)	<b>776</b> (152,6)
<b>Plantaciones de <i>P. ponderosa</i></b>					
<b>Productividad foliar</b>					
estrato	----	---	---	---	60
herbáceo y arbustivo					(16,3) c=5
					7,21%
Caída de hojas (estrato arbóreo)	109 (11,8) r=19	113 (17,2) r=19	164 (18,6) r=19	146 (22,89) *	238 (24,5) r=20
	46,03%	30,46%	26,50%	16,46%	28,48%
<b>Productividad del fuste (estrato arbóreo)</b>					
	128 (48,7) a=108	258 (41,8) a=86	454 (82,9) a=77	739 (117,5) a=62	538 (72,7) a=78
	53,97%	69,54%	73,50%	83,54%	64,30%
<b>Total (PPNA plantaciones )</b>	<b>237</b> (60,6)	<b>371</b> (59,1)	<b>618</b> (101,6)	<b>885</b> 142,2	<b>836</b> 113,5

\*  $91 \text{ g.m}^{-2}$  se recolectaron de enero a mayo. Luego los recolectores fueron substraídos, por lo que el valor de mayo a diciembre es el promedio de lo caído durante el 2008 y 2009 para un mismo período de tiempo en ese sitio.



**Figura 3.2** PPNA foliar (caída de hojas y/o estrato herbáceo y arbustivo) (a) y del fuste (b) a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas (○ vegetación natural y ▲ plantaciones de pino) del año 2010. Cada valor representa el valor medio de cada sitio  $\pm$  un error estándar. La productividad foliar de la vegetación natural y de las plantaciones presentaron una relación positiva con las precipitaciones ( $y_{VN} = 0.12x + 34$   $r^2 = 0.81$ ,  $P = 0.03$ ;  $y_{PP} = 0.1x + 58$ ,  $r^2 = 0.86$ ,  $P = 0.02$ ). El mismo patrón se encontró en el 2009 (no se muestran los datos).

## Discusión

Los patrones espaciales de productividad de los ecosistemas naturales y de las plantaciones reflejaron el gradiente Este - Oeste de precipitaciones (Fig. 3.1). La PPNA fue menor al Este y mayor al Oeste, acorde al aumento de las precipitaciones (Austin y Sala 2002) y refleja la importancia de la disponibilidad de agua sobre la PPNA de los ecosistemas (Lieth 1975; Sala et al. 1988; Paruelo et al. 1999; Austin y Vitousek 2000; Knapp y Smith 2001; Austin y Sala 2002; Muldavin et al. 2008). La pendiente o sensibilidad de la PPNA a cambios en las precipitaciones (Verón et al. 2005) fue similar entre ambos tipos de ecosistemas a lo largo del gradiente, por lo que no pudimos corroborar nuestra hipótesis. Las diferencias estructurales de la vegetación natural por un lado y las similitudes de las plantaciones por el otro (factor biota) parecen tener un papel menor al de las precipitaciones (factor clima) en modular la respuesta de la PPNA a lo largo del gradiente evaluado. Este mismo efecto se evidenció al comparar la productividad foliar (caída de hojas y estrato herbáceo-arbustivo) de ambos tipos de ecosistemas (Fig. 3.2a). La respuesta de la producción de hojas a las precipitaciones fue similar entre los ecosistemas naturales y las plantaciones y además no difirió entre

ecosistemas pareados. La mayor PPNA de las plantaciones, entre los 250 y 1350 mm, estuvo asociado al crecimiento del fuste del estrato arbóreo (Fig. 3.1 y 3.2). En un rango amplio de condiciones precipitaciones, corroboramos la capacidad de las plantaciones de incrementar la fijación de C.

### *Productividad de los ecosistemas de vegetación natural*

La PPNA de los ecosistemas naturales presentó una relación positiva con las precipitaciones (Fig. 3.1) y, en líneas generales, la pendiente de la relación (PPNA-precipitación media anual) estuvo en el rango de la de los modelos generales de productividad que cubren alternativamente estepas arbustivas-graminosas, pastizales y bosques (Sala et al. 1988; Knapp y Smith 2001; Austin y Sala 2002; Bai et al. 2008; Muldavin et al. 2008; Paruelo et al. 2010). La PPNA del bosque más húmedo fue similar a la de otros bosques templados (Lieth 1975; Schlesinger 1997), mientras que la PPNA de los sitios de estepa, matorral y bosque de *N. antarctica* tendieron a estar por debajo de la de otros estudios (Jobbágy y Sala 2000; Austin y Sala 2002). Esto podría deberse a diferencias en la calidad de los sitios, como también al impacto del pastoreo, de la extracción de madera y de eventos de fuego que se han documentado en la región (Kitzberger y Veblen 1999; Veblen et al. 1999). Alternativamente, si bien la metodología de cosechas de biomasa ha sido muy utilizada en las estepas patagónicas (Jobbágy y Sala 2000; Flombaum y Sala 2007), esta metodología podría introducir cierto sesgo en función de la especie que se muestrea. Por ejemplo las hojas de *Festuca* spp. suelen vivir más de un año, mientras los brotes de algunos arbustos pueden continuar su crecimiento hasta el otoño. Estas características fenológicas de algunas especies en particular podrían haber ocasionado una sobrestimación y/o una subestimación en las estimaciones realizadas.

### *Productividad de las plantaciones*

La PPNA de las plantaciones se incrementó a lo largo gradiente de precipitaciones hacia los sitios húmedos (Fig. 3.1). Si bien las densidades de las plantaciones fueron distintas a lo largo del gradiente (Capítulo 2), lo que podría enmascarar los efectos de las precipitaciones sobre la PPNA, el crecimiento de los rodales aumentó hacia los sitios húmedos. Los valores de PPNA encontrados en este estudio son comparables a los encontrados en rodales de individuos jóvenes (56 - 89 años) en plantaciones de la misma especie en los Estados Unidos (en un rango de precipitaciones de 300 a 800 mm y densidades similares a las del presente estudio) (Law et al. 2003). Los valores de productividad del fuste de los sitios de precipitación intermedia (258, 454 y 739 g m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> en los sitios de 650, 1100 y 1350 mm respectivamente) son comparables a los de otros estudios de la región. Por ejemplo, Schlichter y Laclau (1998) informan valores entre 400 y 1000 g m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> en sitios de 600 a 1000 mm de precipitación media anual, mientras que Gyenge et al. (2010) informan valores de 600 y 800 g m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> en rodales de 350 y 500 árboles ha<sup>-1</sup> en sitios de 800-900 mm de precipitación. A nivel individual el incremento de fustes de *P. ponderosa* en Meliquina (1100mm) durante el 2009 y 2010 fue de 13159 g y 20135 g, similar a 1850 g (o 0,044 ± 0,012 m<sup>3</sup>) encontrado por (Gyenge et al. 2010) en la misma zona.

La productividad foliar y la del fuste de *P. ponderosa* se asociaron de manera positiva con las precipitaciones (Tabla 3.2, Fig. 3.2), aunque la productividad del fuste

en la plantación más húmeda disminuyó en el segundo año de medición (apéndice, Fig. 3.4). Los valores de PPNA obtenidos en las demás plantaciones, ya sea a través de un muestreo o un censo, fueron similares entre años. Algunos estudios han documentado una respuesta de la productividad logarítmica (o de saturación hacia los sitios húmedos) en bosques y pastizales a lo largo de gradientes amplios de precipitación (Lieth 1975; Austin 2002; Schuur 2003; Yang et al. 2008), lo que sugiere la presencia de otros factores limitantes cuando el agua deja de serlo. Por ejemplo la competencia por luz suele ser un factor que limita la productividad de bosques latifoliados y de coníferas de los EEUU (Webb et al. 1978; 1983).

### *Impactos de las plantaciones sobre la PPNA y ciclo de carbono*

A diferencia de lo esperado, las pendientes de las relaciones PPNA – precipitaciones a lo largo del gradiente no difirieron entre ecosistemas (Fig. 3.1). Es decir, la sensibilidad de la PPNA de las plantaciones al incremento de las precipitaciones no difirió de la de los ecosistemas naturales, a pesar de que en las plantaciones la composición de especies y de formas de vida y la cobertura se mantuvieron constantes. Verón et al. (2002) encontraron un patrón similar al comparar ecosistemas de pastizal y cultivados con trigo (estos últimos representan ecosistemas con una vegetación de composición y densidad constante) a lo largo de un gradiente espacial. En este sentido varios trabajos han sugerido que mientras las restricciones estructurales (la densidad de plantas, la cobertura, etc.) disminuyen, las biogeoquímicas (por ejemplo la disponibilidad de nutrientes) aumentan a lo largo de gradiente de precipitaciones hacia los sitios húmedos (Burke et al. 1997; Paruelo et al. 1999; Huxman et al. 2004). Esto podría explicar en parte los resultados obtenidos a lo largo del gradiente. Por un lado, la concentración de nitrógeno del suelo puede aumentar con las precipitaciones, como así también la demanda por las plantas de dicho nutriente a medida que aumenta la biomasa (Austin y Sala 2002). Entonces a lo largo de un gradiente de precipitaciones, la limitación por nitrógeno podría incrementarse hacia los sitios húmedos a pesar de que su concentración en el suelo sea mayor a la de los sitios secos. Por otro lado, el género *Pinus* suele establecer asociaciones con hongos micorrícicos (Barroetaveña et al. 2007). Los hongos mejoran la nutrición de las plantas a través de la provisión de nutrientes minerales a cambio de azúcares que les proveen las plantas (Read 1991; Van Der Heijden et al. 2008). De esta manera, las plantas micorrícicas pueden hacer un uso más eficiente del nitrógeno, lo que puede representar una ventaja frente a las especies que no poseen esta asociación. En conjunto, esto podría sugerir que la limitación por nitrógeno pudo haber modelado de manera diferencial la respuesta de los ecosistemas evaluados, con un impacto mayor sobre la vegetación natural hacia los sitios húmedos del gradiente.

También vale la pena destacar que la metodología utilizada para estimar la biomasa y el crecimiento de los árboles podría haber introducido cierto sesgo en los resultados obtenidos. Por un lado se utilizaron ecuaciones basadas en el DAP, lo que no contempla las diferencias en la calidad del sitio y por ende las diferencias en altura y biomasa que los individuos pudieran presentar (Peri et al. 2006). Por el otro, las ecuaciones de *P. ponderosa* se aplicaron en sitios con valores de precipitación por debajo y por encima de los sugeridos por Laclau (2003), lo que pudo haber generado cierta sobre- o subestimación en las estimaciones realizadas. Finalmente las ecuaciones utilizadas para las distintas especies no contemplaron la biomasa de ramas. La contribución relativa de dicho compartimento a la PPNA podría diferir entre individuos jóvenes y adultos *Nothofagus* spp. (Peri et al. 2008), como también entre los *Nothofagus*

spp. y *P. ponderosa*. Estas limitaciones podrían generar diferencias en el ajuste del modelo PPNA - precipitaciones que aquí se presenta. Sin embargo, si bien las pendientes estimadas podrían tener cierto grado de incertidumbre, la magnitud de las diferencias encontradas entre los ecosistemas naturales y las plantaciones sugiere que los resultados son robustos. Es decir, que la PPNA de las plantaciones es mayor a la de los ecosistemas naturales.

La forestación con *P. ponderosa* incrementó la PPNA de los ecosistemas patagónicos, con la sola excepción del extremo más húmedo (con 2200 mm de precipitación anual). La PPNA de las plantaciones aumentó en un 400% en el sitio más seco y entre un 150% y un 210% en los sitios intermedios con respecto a los ecosistemas naturales (Fig. 3.1b). Del Grosso et al. (2008) encuentran que la PPN de sistemas dominados por árboles es siempre mayor a la de los ecosistemas herbáceos y arbustivos a lo largo de un gradiente de precipitaciones global. En este estudio la introducción de pinos en Patagonia aumentó la fijación de C aéreo con respecto a los sistemas herbáceos y arbustivos (estepas y matorral), pero también con respecto a la del bosque de 1350 mm de precipitación. La edad de las plantaciones con respecto a los bosques que reemplazan es un factor que puede contribuir a que las PPNA de estos ecosistemas difieran. La edad de un bosque influye directamente sobre la biomasa y crecimiento y en general la PPNA disminuye con la edad del bosque (Vitousek 1991). En el caso de los bosques evaluados, ambos superan los 100 años de edad (R. Pizales, com pers, Vivanco y Austin 2008) lo que podría explicar por ejemplo las diferencias entre el bosque de 1350 mm y la plantación pareada. Por otro lado, las diferencias en la PPNA entre sitios pareados a lo largo del gradiente podrían variar si se incorporaran los valores de productividad de raíces. La relación raíz:tallo varía entre formas de vida, siendo la de pastos > a la de arbustos > a la de árboles (Jackson et al. 1996). Estas diferencias alométricas afectan la productividad relativa entre la parte aérea y subterránea de las distintas formas de vida. Por ejemplo la productividad de raíces de pastos representa entre un 24% y un 87% de la su PPN (Sims y Singh 1978), mientras la de los árboles entre un 30% y 50% (Vogt 1991). Esto sugiere que en términos relativos, las diferencias subterráneas entre ecosistemas pareados podrían ser menores.

El *P. ponderosa* presenta ciertas características hidráulicas que la definen como una especie de rápido crecimiento. Estudios comparativos en el valle de Meliquina, muestran que *P. ponderosa* alcanza potenciales agua más negativos y un flujo transpiratorio por un mayor período tiempo que *A. chilensis* que le permiten fijar más C (Gyenge et al. 2008; 2010). La actividad continua del follaje (Jobbágy et al. 2006) aumentaría el uso de agua de estos sistemas forestados, manteniendo una mayor tasa de crecimiento (Gyenge et al. 2003) que las especies deciduas (por ej. *N. antarctica*). Estas características podrían explicar en gran medida la mayor PPNA de las plantaciones con respecto a los ecosistemas naturales. También las plantaciones en el gradiente evaluado presentaron en general una mayor cobertura vegetal que los ecosistemas naturales, lo que podría generar cambios en la interceptación e infiltración del agua de lluvia (Nosetto et al. 2005). La evaporación directa del suelo genera grandes pérdidas de agua de los ecosistemas (Pareo y Sala 1995) y una mayor cobertura de broza (acículas) dispuesta en la superficie del suelo (Capítulo 2) podría disminuir las pérdidas de agua por evaporación. Entonces, cambios en la llegada y dinámica del agua en el suelo podrían también explicar las diferencias de PPNA. Sin embargo nuestros resultados de humedad del suelo no apoyan esta suposición. El contenido de humedad de los suelos al realizar mediciones puntuales no difirió entre ecosistemas naturales y de pinos (Capítulo 2). Debido a limitaciones propias del método utilizado es posible que estos cambios en la dinámica del agua entre ecosistema pareados no se hayan podido detectar.

En general, las plantaciones de *P. ponderosa* en el gradiente de precipitaciones estudiado en la Patagonia incrementaron la producción de tejidos aéreos de vida larga (madera) respecto de la de la vegetación natural, lo que a largo plazo podría derivar en una mayor acumulación de C aéreo en estos ecosistemas (Laclau 2003; Jackson et al. 2005; Noretto et al. 2006). Si embargo, si otros atributos y procesos de los ecosistemas se modificaran, la productividad podría variar a largo plazo (Chapin 2003). Por ejemplo, en las plantaciones una mayor proporción de nutrientes suelen quedar retenidos en la biomasa (madera), con el riesgo de ser exportados en la cosecha (Berthrong et al. 2009) y afectar la productividad (Bi et al. 2007). Si en cada plantación el cambio (incremento) en la productividad fuera relativamente mayor al de la descomposición en relación a los ecosistemas que reemplazan, el almacenamiento de C de los nuevos ecosistemas aumentaría (Chapin et al. 2002). La productividad foliar fue similar entre ecosistemas pareados, por lo que podemos suponer que la cantidad de broza que anualmente se deposita sobre la superficie del suelo es similar. Por ende, los cambios sobre el reciclado de C podrían generarse por cambios en la calidad de la broza, ya que la cantidad parecería no ser un factor de cambio entre sitios naturales y plantaciones.

En síntesis, las precipitaciones son un control muy importante de la estructura y los procesos de los ecosistemas. La introducción de especies nuevas representa un subsidio de energía para la región al cambiar la relación entre la PPNA y las precipitaciones de un determinado sitio (Oesterheld et al. 1998). En este estudio el control de las precipitaciones prevalece a lo largo del gradiente espacial de precipitaciones y parece modular la respuesta de la PPNA de los ecosistemas naturales y plantaciones de manera similar. Sin embargo, la relación entre la PPNA y la precipitación del sitio cambió en la mayoría de los sitios evaluados. La novedad de las plantaciones de pino en Patagonia, en promedio tienen 32 años, plantea muchas incertidumbres sobre su funcionamiento a largo plazo (Chapin 2003), a diferencia de los ecosistemas naturales, donde la vegetación posee una larga historia evolutiva con las condiciones climáticas y edáficas (Burke et al. 1997).

## **Capítulo 4**

### **Controles de la descomposición de broza a lo largo de un gradiente de precipitaciones: agua y vegetación**



## Introducción

La descomposición de los residuos vegetales o broza\* es un proceso clave del funcionamiento de los ecosistemas: el carbono orgánico del suelo (COS) y la disponibilidad de nutrientes derivan directamente de dicho proceso (Schlesinger 1997). A través de la descomposición se emiten grandes cantidades de CO<sub>2</sub> a la atmósfera (Raich y Schlesinger 1992; Adair et al. 2008), y el balance entre la productividad y la descomposición determina el contenido de carbono (C) de los ecosistemas (Amundson 2001; Chapin et al. 2002). La concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico ha aumentado de manera precipitosa desde la revolución industrial (Vitousek et al. 1997; Prentice et al. 2001), lo que ha despertado un gran interés en comprender los controles sobre la circulación y balance de C (Grace 2004). Un balance positivo de C de los ecosistemas, es decir una ganancia de C en la vegetación y los suelos, podría amortiguar en parte las emisiones de CO<sub>2</sub> generadas por la quema de combustible fósil y la deforestación (Houghton 2007; IPCC 2007). Por ende, resulta importante entender los controles de la descomposición de broza y reciclado de C (Meentemeyer 1978; Coûteaux et al. 1995; Aerts 1997; Chapin 2003; Díaz et al. 2004; Adair et al. 2008) de modo de evaluar el potencial real de los ecosistemas de tener un balance positivo de C (Schulze et al. 2002; Grace 2004; Meier y Leuschner 2010).

### *Controles de la descomposición*

La descomposición es el resultado de la actividad metabólica de los organismos del suelo y de procesos abióticos (Meentemeyer 1978; Swift et al. 1979; Berg et al. 1993; Vitousek et al. 1994; Austin y Vitousek 2000). El clima, las características físicas y químicas de la broza y los organismos del suelo son los principales controles de la descomposición de broza (Swift et al. 1979; Aerts 1997). La importancia relativa de dichos factores varía con la escala espacial y temporal analizada y en general el clima (temperaturas y precipitaciones) influye a nivel global y regional, mientras la calidad de la broza (Meentemeyer 1978; Vitousek et al. 1994; Coûteaux et al. 1995; Aerts 1997) y los microorganismos y la fauna del suelo a escala local (Swift et al. 1979; Coleman y Crossley 1996).

Las precipitaciones afectan la descomposición de la materia orgánica de manera directa e indirecta (Aerts 1997). Los efectos directos se vinculan al lavado y fraccionamiento de la broza y a la actividad de los organismos descomponedores (Swift et al. 1979; Orchard y Cook 1983; Vitousek et al. 1994), que aumentan al aumentar las precipitaciones. Los efectos indirectos se expresan a través de la calidad de la broza (Aerts 1997), que varía en general en función de las especies y/o formas de vida de la vegetación.

Las características funcionales de la vegetación y su eficiencia en la reabsorción de nutrientes influyen sobre la calidad de la broza y su descomposición (Vitousek et al. 1994; Coleman y Crossley 1996; Cornwell et al. 2008). La calidad de la broza depende de la dureza, del área foliar específica (AFE), de la concentración de nitrógeno (N), de la concentración de compuestos de C lábil y recalcitrante, como también de la relación

---

\*El término broza hace referencia a las hojas senescentes dispuestas sobre la superficie del suelo y raíces senescentes. De aquí en adelante en este trabajo, utilizamos dicho término cuando nos referimos a las hojas.

entre estos elementos (C:N, lignina:N, etc.) (Aber y Melillo 1991; Pérez-Harguindeguy et al. 2000). En general, las brozas con un bajo contenido de N y un alto contenido de C recalcitrante (lignina y fenoles) suelen tener tasas bajas de descomposición (Meentemeyer 1978; Berg et al. 1993; Gholz et al. 2000; Hättenschwiler y Jørgensen 2010). Algunos estudios muestran también que la dureza de las brozas puede asociarse de manera negativa (Pérez-Harguindeguy et al. 2000), mientras el área foliar específica de manera positiva con la tasa de descomposición (Cornelissen et al. 1999). La calidad de la broza es entonces una de las principales características a través del cual la vegetación regula el reciclado de C y disponibilidad de los nutrientes de los ecosistemas (Melillo et al. 1982; Hobbie 1992). Por ende, los cambios en la cobertura vegetal debido a las actividades humanas pueden tener un gran impacto sobre el ciclo de C si estos cambios traen aparejados cambios en la calidad de la broza (Murphy et al. 1998; Quested et al. 2007).

### *Estudios de descomposición a lo largo de gradientes de precipitación*

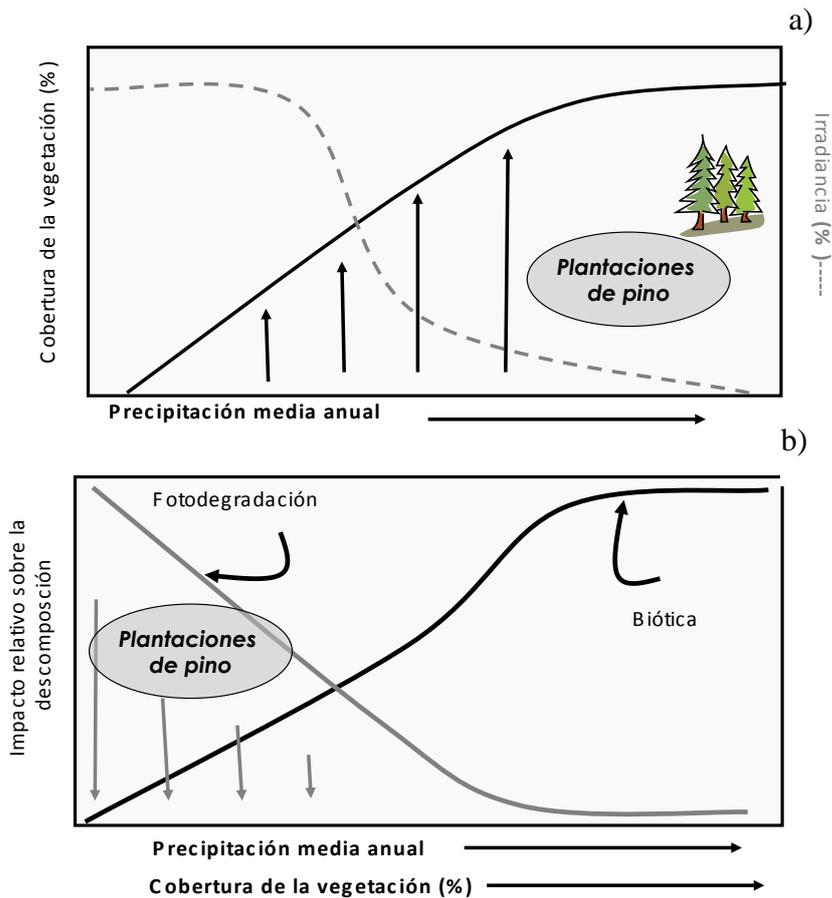
Mientras existe una evidencia fuerte de la relación positiva entre las precipitaciones y la productividad primaria (Webb et al. 1978; Sala et al. 1988; Austin 2002; Austin y Sala 2002), la relación entre las precipitaciones y la descomposición es bastante más compleja (Murphy et al. 1998; Austin 2011). A lo largo de gradientes naturales, algunos trabajos han mostrado un efecto positivo de las precipitaciones o la evapotranspiración sobre la pérdida de masa (Meentemeyer 1978; Strojan et al. 1987; Berg et al. 1993; Austin y Vitousek 1998; Murphy et al. 1998; Austin y Vitousek 2000; Gholz et al. 2000; Epstein et al. 2002; Powers et al. 2009), mientras en otros, no hubo una asociación entre la disponibilidad de agua y la descomposición (Whitford et al. 1981; 1986; deCatanzaro y Kimmins 1985; Steinberger et al. 1990; Vanderbilt et al. 2008; Austin et al. 2009). En particular, los modelos globales de descomposición basados en el clima y calidad de la broza (Meentemeyer 1978) no pueden explicar las tasas de descomposición de los ecosistemas áridos y semiáridos (Schlesinger et al. 1990; Adair et al. 2008). En estos ecosistemas, la descomposición de broza en superficie suele ser mayor a la predicha por dichos modelos (Schaefer et al. 1985; Moorhead y Reynolds 1989; Hamadi et al. 2000; Vanderbilt et al. 2008; Brandt et al. 2009; Austin 2011).

Estudios recientes ha identificado a la fotodegradación, es decir, la mineralización fotoquímica de la materia orgánica por efecto de la radiación solar (UV y visible), como un mecanismo importante de pérdida de C en sistemas áridos y semiáridos (Moorhead y Reynolds 1989; Austin y Vivanco 2006; Brandt et al. 2009; Rutledge et al. 2010). La fotodegradación degrada moléculas complejas de C y libera CO<sub>2</sub> y CO, alterando la composición química de la broza remanente (Brandt et al. 2009). Dado que la fotodegradación actúa de manera independiente de la precipitación, este factor abiótico podría explicar las mayores tasas de descomposición de los sistemas áridos y semiáridos, que por lo general tienen un mayor porcentaje de días soleados al año que los ecosistemas mésicos y húmedos (Austin y Vivanco 2006; Austin y Ballaré 2010).

La composición de especies y de formas de vida y la cobertura de la vegetación varían a lo a lo largo de gradientes espaciales de precipitación (Schulze et al. 1996; Burke et al. 1997; Bertiller et al. 2006), lo que dificulta discernir los efectos directos de la precipitación, de los mediados por la calidad de la broza, sobre la descomposición (McCulley et al. 2005; Yahdjian et al. 2006). Por un lado, con el aumento de las precipitaciones pueden aumentar los compuestos recalcitrantes de la broza (Mazzarino

et al. 1998; Austin y Vitousek 2000) y entonces los sitios con mejores condiciones climáticas para la descomposición podrían tener una calidad más baja que los sitios con peores condiciones climáticas. En consecuencia, los efectos indirectos de la precipitación operarían en sentido distinto a los directos a lo largo de un gradiente (McCulley et al. 2005; Yahdjian et al. 2006; Pérez-Harguindeguy et al. 2007). Por otro lado, a medida que aumentan las precipitaciones, la productividad y la biomasa de los ecosistemas aumenta (Austin y Sala 2002), y una mayor cobertura vegetal opacaría los efectos de la radiación solar sobre la descomposición de broza (Austin 2011). Por ende, una combinación de factores como las precipitaciones, la cobertura de la vegetación y la calidad de la broza, que varían en conjunto a lo largo de gradientes naturales podrían explicar la falta de correlación entre las precipitaciones y la pérdida de masa de los modelos tradicionales de descomposición (Fig. 4.1).

Las plantaciones forestales de *P. ponderosa* de la Patagonia han reemplazado un amplio rango de ecosistemas y explorar su impacto sobre la descomposición de la broza es clave para entender su impacto sobre el balance de C. Las plantaciones podrían generar cambios en el reciclado de C a través de cambios abióticos o biofísicos (Jackson et al. 2008; Anderson et al. 2011) y a través de la calidad de su broza (Vitousek et al. 1987; Binkley y Giardina 1998; Eviner y Chapin 2003). Por un lado, en la estepa patagónica la degradación fotoquímica juega un papel central sobre la descomposición de broza (Austin y Vivanco 2006) y una mayor cobertura vegetal podría interferir en la degradación fotoquímica de la broza (Austin 2011). En este sentido, la introducción de plantaciones forestales, a través de modificar la cobertura de la vegetación, alteraría la importancia relativa entre la descomposición biótica y la fotodegradación a largo de un gradiente de precipitaciones (sombra de pinos) (Fig. 4.1). Por otro lado, la broza de pino posee un alto contenido compuestos recalcitrantes como lignina y polifenoles, y su descomposición es más lenta que la de muchas especies latifoliadas (Hobbie 1992; Gholz et al. 2000; Silver y Miya 2001).



**Figura 4.1** Interacción clima –vegetación y su impacto sobre la descomposición: En el panel (a) se grafica la cobertura de la vegetación (%) (línea negra) y la irradiancia (%) sobre la superficie del suelo (línea gris punteada) en función de las precipitaciones. Las flechas verticales en el interior del gráfico indican el efecto de la introducción de las plantaciones de pino sobre la cobertura. En el panel (b) se grafica la descomposición biótica y la fotodegradación en función de las precipitaciones y la cobertura de la vegetación (%). Las flechas verticales en el interior del gráfico indican el efecto de la introducción de las plantaciones sobre la fotodegradación (Adaptado de Austin 2011)

## Objetivos e hipótesis

El objetivo de este capítulo es explorar el efecto individual y combinado de las precipitaciones y la vegetación sobre la descomposición de la materia orgánica de la broza a lo largo de un gradiente de precipitaciones. Un gradiente empinado de precipitaciones, sumado a un conjunto de sitios pareados de vegetación natural y plantaciones (Capítulo 2) nos permite poner a prueba la siguiente hipótesis:

*II. La vegetación determina el impacto relativo de los factores bióticos y abióticos que a lo largo de un gradiente de precipitaciones afectan la descomposición de broza.*

En los ecosistemas de vegetación natural suponemos que los efectos de la exposición a la radiación solar (factor abiótico) y la actividad de los organismos descomponedores (factor biótico) sobre la descomposición de broza operan en sentidos opuestos a lo largo del gradiente de precipitaciones (Fig. 4.1b). Por esta razón, las tasas de descomposición no tendrían una relación lineal con las precipitaciones y las mayores tasas podrían

evidenciarse en ambos extremos del gradiente. En cambio, en las plantaciones esperamos que la descomposición aumente de manera lineal con las precipitaciones, ya que la cobertura (y por lo tanto la insolación y fotodegradación), se mantendrían constantes. Es decir, un aumento de los efectos directos de las precipitaciones sobre la descomposición biótica explicaría la relación positiva esperada, ya que los efectos de la fotodegradación serían prácticamente nulos a lo largo de todo el gradiente (sombra de pinos) (Fig. 4.1). Por otro lado, ya sea como consecuencia de una menor exposición a la radiación solar como por una menor calidad de su broza, esperamos que la descomposición en las plantaciones de pino sea menor que en la vegetación natural.

## Materiales y Métodos

El experimento de descomposición de broza se realizó en ecosistemas naturales y plantaciones de pino a lo largo de un gradiente de precipitaciones (Tabla 2.1, Capítulo 2).

### *Descomposición de broza*

El estudio de la descomposición de broza se realizó a través de evaluar la dinámica de pérdida de materia orgánica durante dos años con el método de las bolsas de descomposición (Singh y Gupta 1977; Vivanco y Austin 2008). Este método consiste en colocar una cantidad conocida de material senescente foliar (broza) a descomponer en bolsas de fibra de vidrio sobre la superficie del suelo, realizar colectas de un subconjunto de muestras durante ciertos intervalos de tiempo y determinar la pérdida de masa.

Se realizaron dos experimentos de descomposición de broza. En un primer experimento se evaluó la descomposición de sustratos comunes (un mismo sustrato puesto a descomponer en los distintos sitios a lo largo del gradiente). Se utilizaron 3 sustratos comunes con características químicas y físicas contrastantes: broza de una especie arbórea exógena a los sitios de estudio, *Populus nigra* (recolectada en un campo cercano al sitio más seco, un día siguiente de su caída, com. pers. M. Zimmerman) y brozas de *Pappostipa* spp. y *P. ponderosa* (recolectadas en la estepa y plantación de 250 mm, Tabla 4.1). En particular se utilizó *P. nigra* ya que es una especie arbórea que está presente en la región y sus hojas latifoliadas son similares a algunas especies del género *Nothofagus*. *Pappostipa* spp. es una mezcla de gramíneas y *P. ponderosa* es una conífera de hoja acicular y están presentes en varios de los sitios en estudio. Los sustratos comunes se incubaron en todos los ecosistemas de vegetación natural y en todas las plantaciones.

En el segundo experimento se evaluó la descomposición de broza *in situ* (broza que se recolecta y se incuba en su sitio de origen) y de transplantes recíprocos (cruce de brozas entre ecosistemas pareados) (ver sección *Análisis de datos* para mayor detalle). El armado de las bolsas con broza *in situ* se realizó con broza foliar de las especies dominantes de cada uno de los sitios de vegetación natural y plantación recolectada en sus sitios de origen. Para los sitios de estepa (250 y 650 mm) se armaron bolsas con mezcla de broza de *Pappostipa* spp. y bolsas con broza de *M. spinosum*. Para el matorral (1100 mm), bolsas con mezcla de brozas de *Pappostipa* spp. y bolsas con broza de *N. antarctica*. Para el bosque abierto (1350 mm), bolsas con broza de *N. antarctica*. Para el bosque húmedo (2200 mm), bolsas con mezcla de brozas de *N.*

*dombeyi*, *N. nervosa* y *N. oblicua* (de aquí en adelante *Nothofagus* spp.) El criterio para utilizar una mezcla de brozas en este sitio fue que las tres especies de *Nothofagus* están representadas en igual proporción en el bosque (Vivanco y Austin 2008). Por la misma razón, se realizó una mezcla de *Pappostipa* spp. en las estepas (observación personal). El uso de uno o dos tipos de sustratos por sitio intentó cubrir las distintas características o formas de vida de los ecosistemas (por ejemplo en las estepas y matorral dominan los pastos y arbustos, mientras en los bosques los árboles). Finalmente, para evaluar la descomposición *in situ* de las plantaciones se armaron bolsas con broza *P. ponderosa* recolectada en de cada una de las plantaciones. Luego cada broza se incubó en la plantación donde había sido recolectada (Tabla 4.1).

Un subconjunto de bolsas de cada tipo de broza *in situ* de los ecosistemas naturales y de las plantaciones se incubo también en el sitio pareado (transplantes recíprocos, Tabla 4.1).

#### Experimento 1:

3 sustratos comunes x 5 puntos del gradiente x 2 tipos de vegetación x 4 fechas x 5 subréplicas = 600 bolsitas

#### Experimento 2:

13 sustratos<sup>1</sup> x 2 tipos de vegetación x 4 fechas x 5 subréplicas = 520 bolsitas

La recolección de la broza de todos los sitios se realizó durante el otoño (mayo) de 2007 y la metodología varió en función del sitio y/o forma de vida. En el bosque de 2200 mm, en enero de 2007 se colocaron trampas de broza debajo de las copas de árboles de *Nothofagus* spp. y al cabo de 4 meses se recolectó el material caído. La broza de los árboles de *N. antarctica* de los sitios de 1100 y 1350 mm se obtuvo sacudiendo las copas y recolectando lo que caía. La broza de *P. ponderosa* y *P. nigra* se recolectó directamente del piso, de la primera capa superficial. En los sitios de estepa (250 y 650 mm) se recolectaron matas de *Pappostipa* spp. y *M. spinosum* y en el laboratorio se separó lo amarillo (senescente) y lo verde y gris se descartó. Todo el material recolectado se secó a temperatura ambiente y en el laboratorio se seleccionaron las hojas enteras y sin daño, de modo de homogeneizar las condiciones iniciales de la broza en estudio. En su conjunto, la broza fresca utilizada representa la cohorte de broza más joven que cae al suelo, lo que permite evaluar el control del clima y de la calidad de la broza sobre los primeros estadios de degradación de la materia orgánica.

---

<sup>1</sup> El valor hace referencia a los distintos tipos de sustratos por bolsa que se utilizaron al evaluar la descomposición *in situ*. Resulta del uso de 1 o 2 tipos de sustratos por sitio, siendo 10 sitios en total (o 5 sitios pareados). Algunos sustratos se armaron con broza de una mezcla de especies (*Pappostipa* spp. y *Nothofagus* spp.), mientras otros contuvieron broza de una única especie (*M. spinosum*, *N. antarctica* y *P. ponderosa*)

**Tabla 4.1** Lista de las especies de brozas utilizadas en los experimentos de descomposición y lugar donde se las incubó. Se indica la especie y su sitio de origen entre paréntesis (excepto para *P. nigra* que es un sustrato exógeno). El símbolo asterisco (\*) hace referencia a los sustratos comunes. El símbolo numeral (#) hace referencia a los sustratos *in situ* (broza que se colecta y se incuba en el mismo sitio). El símbolo numeral subrayado (#) a los trasplantes recíprocos. La combinación de dos símbolos hace referencia a una doble función: por ejemplo *Pappostipa* spp. en el sitio de vegetación natural de 250 mm es utilizada a la vez como sustrato común e *in situ*.

Precipitación del sitio de recolección (mm)	Sitio de incubación									
	Vegetación natural					Plantaciones				
	250	650	1100	1350	2200	250	650	1100	1350	2200
<i>Especies</i>										
<i>Pappostipa</i> spp. (250)	#*	*	*	*	*	*#	*	*	*	*
<i>Pappostipa</i> spp. (650)		#					#			
<i>Pappostipa</i> spp. (1100)			#					#		
<i>M. spinosum</i> (250)	#					#				
<i>M. spinosum</i> (650)		#					#			
<i>N. antarctica</i> (1100)			#					#		
<i>N. antarctica</i> (1350)				#					#	
<i>Nothofagus</i> spp. (2200)					#					#
<i>P. ponderosa</i> (250)	*#	*	*	*	*	#*	*	*	*	*
<i>P. ponderosa</i> (650)		#					#			
<i>P. ponderosa</i> (1100)			#					#		
<i>P. ponderosa</i> (1350)				#					#	
<i>P. ponderosa</i> (2200)					#					#
<i>P. nigra</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Se utilizaron dos tamaños de apertura de malla en la confección de las bolsas de descomposición. Una malla de 2 mm en la cara inferior y una de 4 mm en la cara superior. La ventaja de utilizar una malla de tamaño mayor es que, sin perder material vegetal, se reduce el bloqueo de la radiación solar de la propia malla sobre la broza es menor y se permite el acceso de organismos descomponedores de mayor tamaño. Además se diseñaron distintos tamaños de bolsas en función de la forma y tamaño de la broza, de modo de no cortar la broza. El peso inicial de la broza fue de 2,000 g para la broza de pino y 1,500 g para las restantes (Tabla 4.2). Para los análisis posteriores de pérdida de masa, se corrigió el peso inicial de cada broza por el contenido de humedad, de modo de expresar la materia orgánica remanente como g de peso seco. Todas las bolsas se colocaron en el campo enero de 2008. Se establecieron 5 subparcelas con bolsas de descomposición en puntos al azar en cada parcela de 50 x 50 m, de modo de capturar la heterogeneidad de cada uno de los sitios. Se trasladaron las bolsas de descomposición en sobres de papel desde el laboratorio en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires al campo en la provincia de Neuquén, para minimizar la pérdida de material durante el viaje. Luego de la instalación en el campo, se revisó en el laboratorio el contenido de cada sobre y en caso de encontrar restos de broza, se le descontó al peso inicial de la muestra correspondiente. Un subconjunto de bolsas de cada subparcela se colectó a los 4, 9, 12 y 24 meses. La broza de las bolsas recolectadas se secó en estufa a 60°C durante 48 hs, se removió el suelo y otras partículas adheridas a cada muestra y se volvió a secar en estufa para la determinación del peso seco. La pérdida de masa registrada se corrigió por el contenido de cenizas de la broza de modo de determinar la descomposición como la pérdida de materia orgánica. Para ello, las

muestras de broza se molieron hasta ser convertidas en polvo y una submuestra (200 mg) se quemó en la mufla a 500°C durante 4 horas (Harmon et al. 1999).

#### Constante de descomposición ( $k$ )

Se calculó la tasa de descomposición ( $k$ ) para cada tipo de broza luego dos años de incubación en el campo, según la fórmula de Olson (1963):

$$\ln\left(\frac{M_t}{M_0}\right) = -kt$$

Esta fórmula es la expresión linealizada del modelo exponencial negativo (Swift et al, 1979),  $M_t / M_0 = e^{-k t}$ , donde  $M_0$  es el contenido de materia orgánica inicial y  $M_t$  es el contenido de materia orgánica remanente en un tiempo  $t$ . Esta expresión caracteriza la dinámica de la descomposición de los residuos vegetales a lo largo del tiempo, donde la tasa de descomposición ( $k$ ) se expresa como año<sup>-1</sup> y representa la velocidad de pérdida de la materia orgánica, asumiendo que una proporción constante de broza se descompone cada año. La tasa de descomposición ( $k$ ) es una tasa potencial y valores altos de  $k$  indican una rápida descomposición y valores bajos, lo opuesto. El  $k$  de descomposición es una variable sencilla y muy utilizada en la bibliografía. Su utilización facilita la comparación entre conjuntos de datos (Wider y Lang 1982), ya sea entre distintas brozas como entre distintos ambientes, siempre que el tiempo de incubación sea el mismo (Hobbie 1996). Los valores de  $k$  utilizados son pendientes de regresiones lineales significativas (Vivanco y Austin 2008) ( $P < 0.05$ ).

**Tabla 4.2** Diseño de la bolsa y peso original en función del tipo de broza utilizada. Los tamaños de las bolsas y el peso inicial de la broza difieren en función de la forma y peso de la broza a utilizar, para evitar la superposición de hojas en una misma bolsa y homogeneizar la superficie foliar expuesta.

Tipo de broza	Tamaño de la bolsa (cm)	Peso inicial (g)
<i>P. ponderosa</i>	10x25	2,000
<i>Pappostipa</i> spp.	10x25	1,500
<i>M. spinosum</i> , <i>P. nigra</i> y <i>Nothofagus</i> spp.	15x15	1,500
<i>N. antarctica</i>	12x12	1,500

#### Características químicas de la broza

Se estimó la concentración inicial de nitrógeno, carbono y de compuestos carbonados (hemicelulosa, celulosa y lignina) de todos los tipos de brozas utilizadas. Las muestras se molieron previamente hasta pasar por un tamiz de 20 micrones de diámetro y se secaron en estufa (60 °C) por 48 hs. El contenido de carbono y nitrógeno se determinó por el método de combustión seca con el analizador elemental LECO (Sollins 1999) y la concentración de lignina mediante el procesamiento secuencial de la muestra con el método de detergente ácido (Van Soest 1963), con un analizador de fibras Alpkom. Una primera fracción de muestra que se disuelve en ebullición con detergente ácido y posterior lavado con acetona representa la proporción de carbohidratos solubles y hemicelulosa. La fracción de la muestra remanente soluble en ácido sulfúrico

concentrado caliente es la proporción de celulosa. Finalmente, el porcentaje de lignina corresponde a la fracción de la muestra remanente que se pierde luego de su calcinación a 500°C durante 3 horas.

### *Análisis de datos*

El uso de sustratos comunes permite evaluar la descomposición de broza ante cambios biofísicos y/o en la actividad de los organismos del suelo independiente de la calidad de la broza a lo largo del gradiente de precipitaciones. A la vez, el uso de 3 especies que difieren en sus características químicas y su forma (una latifoliada, una gramínea local y una conífera) permite evaluar la sensibilidad de distintos tipos de broza ante dichos cambios. La comparación de un sustrato común entre sitios pareados permite cuantificar el efecto de las plantaciones de pino independiente de la precipitación (cambio relativo). La descomposición *in situ* (descomposición de cada broza en su sitio) permite explorar los efectos combinados de la precipitaciones y tipos de broza sobre la descomposición a lo largo del gradiente de precipitaciones, caracterizando la tasa de descomposición de los ecosistema patagónicos en estudio (interacción clima – vegetación). Los trasplantes recíprocos permiten evaluar el efecto de la calidad de la broza en condiciones diferentes a aquellas en donde fue producida.

Las relaciones funcionales entre la constante de descomposición ( $k$ ) y la precipitación media anual de los sitios de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones se evaluaron mediante regresiones lineales simples (utilizando los cuadrados mínimos para probar la bondad del ajuste de los modelos). En cada modelo, la precipitación media del sitio fue incorporada como la variable fija o predictora y el valor de  $k$  como la variable dependiente. En los casos en que en los ecosistemas de vegetación natural se utilizaran dos brozas *in situ* distintas, se realizó un promedio de los valores de  $k$  ponderado por la productividad de cada especie o forma de vida evaluada (Capítulo 3), de manera de tener un único valor de  $k$  representativo de cada sitio relativizado a la abundancia de las especies dominantes analizadas. Dichos valores de  $k$  se utilizaron en los modelos de regresión.

Se comparó la descomposición *in situ* entre ecosistemas naturales y plantaciones mediante una prueba de t pareada, donde se tomaron como datos pareados cada valor de  $k$  del ecosistema natural y de la plantación correspondientes a un mismo punto del gradiente de precipitaciones ( $n=5$ ) (en esta comparación las diferencias entre ecosistemas naturales y plantaciones podrían ser resultado de diferencias en la calidad de la broza como en las condiciones de incubación). Los trasplantes recíprocos también se analizaron mediante una prueba de t pareada y se tomaron como datos pareados los valores de  $k$  de la brozas de la vegetación natural y la de pino correspondientes a un mismo punto del gradiente ( $n=5$ ). En los casos en que se incubara más de un tipo de broza originaria de la vegetación natural (por ejemplo un pasto y un arbusto), se realizó un promedio simple de los valores de  $k$  para cada sitio (ya que es una comparación de calidades de broza sin importar su abundancia en el ecosistema). La prueba de bondad de ajuste, las comparaciones entre pendientes y las pruebas de t se realizaron con el programa PRISMA 5.0.

La comparación entre las características de la broza se realizó mediante un ANOVA de un factor y las comparaciones *a posteriori* se realizaron con la prueba de Tukey. Además de la características químicas que se midieron en este trabajo, se informa el índice de área foliar (AFE) de los sustratos comunes (Austin et al. datos sin publicar). Los datos fueron transformados en el caso que no se cumplieran los supuestos

de homogeneidad de varianza y normalidad y se utilizó un nivel de significancia del 5%. Para dichos análisis se utilizó el programa Infostat//Profesional (Version 1.1; Universidad Nacional de Córdoba, Estadística y Diseño, Argentina).

El impacto relativo de las plantaciones (efectos biofísicos) sobre la descomposición se expresó como la diferencia entre sitios pareados relativo al sitio de vegetación natural. Se trata de un cociente sencillo y que representa el cambio relativo (o porcentaje de cambio) al pasar de los ecosistemas de vegetación natural a plantaciones de pino sobre una determinada variable (Jackson et al. 2002). La variable de respuesta utilizada para calcular dicho impacto fue la tasa de descomposición. Se evaluó el impacto en función de las precipitación media de los sitios y de la radiación solar incidente (radiación fotosintéticamente activa, RFA) medida en cada sitio (ver Capítulo 2). El impacto relativo de la broza de pino (efectos de la broza o biogeoquímicos) sobre la descomposición se expresó como la diferencia entre la tasa de descomposición de *P. ponderosa* y la tasa de descomposición de las brozas de los ecosistemas naturales, relativo a la descomposición de las brozas de los ecosistemas naturales para cada punto del gradiente cuando todas las brozas fueron incubadas en los ecosistemas naturales (de modo de que sea independiente de los efectos biofísicos de las plantaciones).

## Resultados

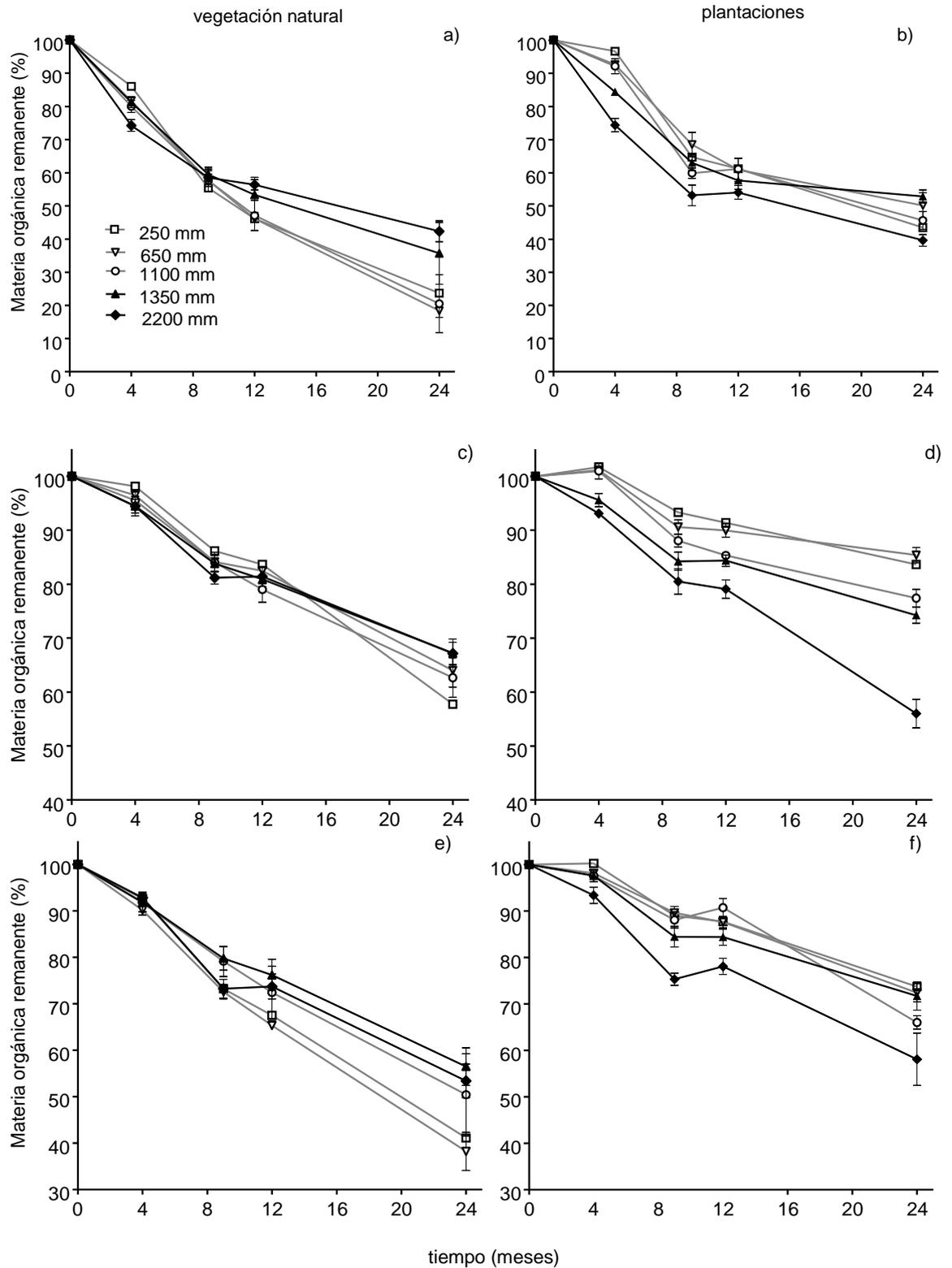
### Experimento 1:

#### *Dinámica de pérdida de masa de los sustratos comunes en ambos tipos de ecosistemas*

En los ecosistemas naturales la dinámica de materia orgánica remanente fue similar entre los distintos sustratos comunes evaluados (Fig. 4.2a, c, e). En general a partir del año de incubación, la materia orgánica remanente tendió a ser mayor en los sitios húmedos (bosques) y menor en los sitios de estepa y matorral para los tres sustratos. Luego de dos años de incubación, la materia orgánica remanente de *P. nigra* en los bosques varió entre un 35% y un 43%, mientras que en los sitios de estepa y matorral entre un 18% y un 23% (Fig. 4.2a). La materia orgánica remanente de *P. ponderosa* en los bosques fue de 67% y en los sitios de estepas y matorral varió entre un 57% y un 64% (Fig. 4.2c). La materia orgánica remanente de *Pappostipa* spp. en los bosques varió entre un 53% y un 56%, en el matorral fue de un 50% y en los sitios de estepa varió entre un 38% y un 41% (Fig. 4.2e).

En las plantaciones, a diferencia de lo observado en los ecosistemas naturales, la materia orgánica remanente de los tres sustratos tendió a ser menor en las dos plantaciones más húmedas. Este patrón se observó en general durante el primer año de incubación y luego, sólo la materia orgánica remanente en la plantación más húmeda tendió a ser menor que en el resto (Fig. 4.2b, d, e). Luego de 2 años, la materia orgánica remanente de *P. nigra* varió entre un 40% y un 53% entre las plantaciones del gradiente (Fig. 4.2b), la de *P. ponderosa* varió entre un 56% y un 85% (Fig. 4.2d) y la de *Pappostipa* spp. entre un 58% y un 75% (Fig. 4.2e).

En ambos tipos de ecosistemas (naturales y plantaciones) los patrones de pérdida de masa se ajustaron mejor a un modelo exponencial negativo.



**Figura 4.2** Dinámica de la materia orgánica remanente de los sustratos comunes (*Populus nigra* a y b; *P. ponderosa* c y d; *Pappostipa* spp. e y f) en los ecosistemas de vegetación natural (paneles de la izquierda) y en las plantaciones de pino (paneles de la derecha). Los símbolos hacen referencia a la precipitación del sitio donde se incubó la broza. Cada valor representa la materia orgánica remanente (%) por fecha de muestreo y es el promedio de 5 mediciones por sitio  $\pm$  un error estándar.

### Tasas de descomposición de los sustratos comunes

#### Vegetación natural

En los ecosistemas de vegetación natural las tasas de descomposición ( $k$ ) de las brozas de *P. nigra*, de *P. ponderosa* y de *Pappostipa* spp. tuvieron un patrón similar a lo largo del gradiente, pero no asociado a las precipitaciones (Fig. 4.3a). Las tasas de descomposición de *P. nigra* variaron entre 0,58 y 0,92 año<sup>-1</sup>, las de *P. ponderosa* entre 0,22 y 0,26 año<sup>-1</sup> y las *Pappostipa* spp. entre de 0,35 y 0,56 año<sup>-1</sup> a lo largo del gradiente de precipitaciones.

#### Plantaciones de pino

En las plantaciones las tasas de descomposición de los tres sustratos comunes se asociaron de manera positiva con las precipitaciones (Fig. 4.3b; *P. nigra* de manera marginal  $P=0,05$ , para los otros 2 sustratos  $P<0,05$ ). Los tres sustratos aumentaron con las precipitaciones de manera similar (las pendientes no difirieron) y *P. nigra* fue la broza que más se descompuso y *P. ponderosa* la que menos. La tasas de descomposición *P. nigra* variaron entre 0,52 y 0,73 año<sup>-1</sup>, las de *P. ponderosa* entre 0,09 y 0,26 año<sup>-1</sup> y las *Pappostipa* spp. entre de 0,13 y 0,30 año<sup>-1</sup>.

### Características químicas de los sustratos comunes

Los sustratos comunes difirieron en la mayoría de las características químicas evaluadas y en el AFE (Tabla 4.3). Por ejemplo *P. nigra*, que fue la broza que más se descompuso en ambos tipos de ecosistemas a lo largo del gradiente de precipitaciones, se diferenció de los otros sustratos en su mayor contenido de N, menor relación C:N y menor AFE.

**Tabla 4.3** Características químicas y físicas de la broza de los sustratos comunes. Se indica el porcentaje inicial de C, N y fracciones de C, la relación C:N, y el AFE (g m<sup>-2</sup>) (valor medio y entre paréntesis un error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas ( $P<0,05$ ).

Broza	C (%)	Hemicelulosa (%)	Celulosa (%)	Lignina (%)	N (%)	C:N	AFE* (g m <sup>-2</sup> )
<i>Populus nigra</i>	38,1 <sup>b</sup> (0,7)	57,3 <sup>b</sup> (0,9)	23,5 <sup>a</sup> (1,0)	18,7 <sup>b</sup> (0,4)	0,6 <sup>b</sup> (0,02)	63,5 <sup>a</sup> (4,6)	70,16 <sup>a</sup> (3,3)
<i>P. ponderosa</i>	44,8 <sup>a</sup> (1,1)	41,0 <sup>a</sup> (0,6)	26,0 <sup>a</sup> (0,01)	33,0 <sup>c</sup> (0,6)	0,5 <sup>a</sup> (0,01)	91,9 <sup>b</sup> (2,3)	281,5 <sup>b</sup> (9,0)
<i>Pappostipa</i> spp.	38,2 <sup>a</sup> (0,5)	56,3 <sup>b</sup> (0,9)	35,3 <sup>b</sup> (0,7)	8,3 <sup>a</sup> (0,3)	0,4 <sup>a</sup> (0,02)	92,6 <sup>b</sup> (6,5)	347,1 <sup>c</sup> (14,7)

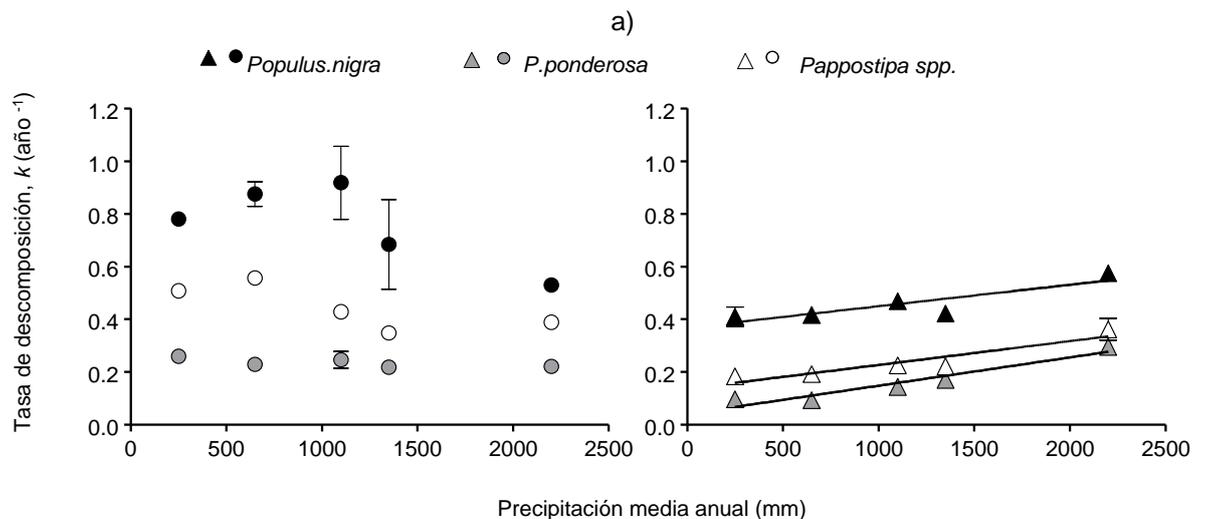
\* Austin et al. (datos sin publicar)

s.d. *sin dato*

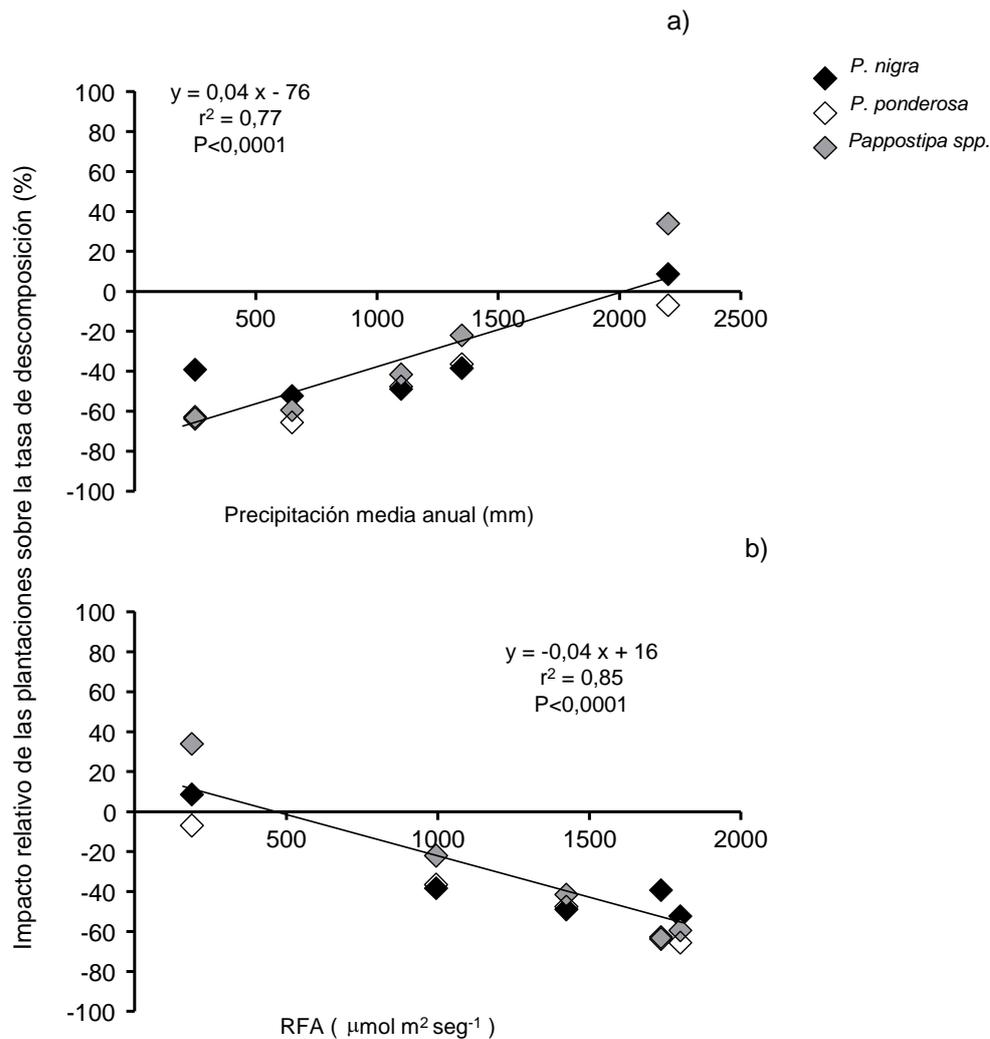
### Impactos de las plantaciones sobre la descomposición de sustratos comunes (Efectos biofísicos)

Las diferencias relativas en las tasas de descomposición ( $k$ ) de los ecosistemas pareados (diferencia entre la plantación y la vegetación natural relativo a la vegetación natural) de

los sustratos comunes se asociaron de manera lineal y negativa con las precipitaciones ( $P < 0,0001$ , Fig. 4.4a). El mayor impacto de las plantaciones sobre la descomposición fue en los sitios secos y disminuyó al aumentar las precipitaciones. Por ejemplo en las plantaciones de menor precipitación, la tasa de descomposición de los sustratos comunes se redujo en promedio en un 55-60 % con respecto a los sitios de estepa. Las diferencias relativas en las tasas de descomposición entre ecosistemas pareados también se asociaron a la radiación solar incidente (RFA) (Fig. 4.4b), pero el patrón de impacto fue el opuesto. A mayor radiación solar incidente sobre la superficie del suelo en los ecosistemas de vegetación natural (en los sitios con menor precipitación), el impacto de reemplazar la vegetación natural por plantaciones sobre la descomposición de broza fue mayor, y se tradujo en una pérdida de materia orgánica de la broza menor.



**Figura 4.3** Tasa de descomposición  $k$  (año<sup>-1</sup>) de sustratos comunes a lo largo del gradiente de precipitaciones en los ecosistemas de vegetación natural (a) y plantaciones (b). En las plantaciones, la descomposición de los tres sustratos comunes presentó una relación positiva con las precipitaciones y la respuesta (pendiente) a los cambios en la precipitación no difirió entre sustratos ( $F_{2,9} = 0,36$   $P = 0,70$ ). La relación de cada broza con la precipitaciones en las plantaciones fue:  $y_{Populus\ nigra} = 0,00008x + 0,36$   $r^2 = 0,76$ ,  $P=0,05$ ;  $y_{P.ponderosa} = 0,0001x + 0,13$ ;  $r^2 = 0,92$ ,  $P=0,008$ ;  $y_{Pappostipa\ spp} = 0,00009x + 0,13$ ;  $r^2 = 0,86$ ;  $P=0,02$ . Cada valor representa el promedio de 5 mediciones por sitio  $\pm$  un error estándar la variabilidad del sitio.



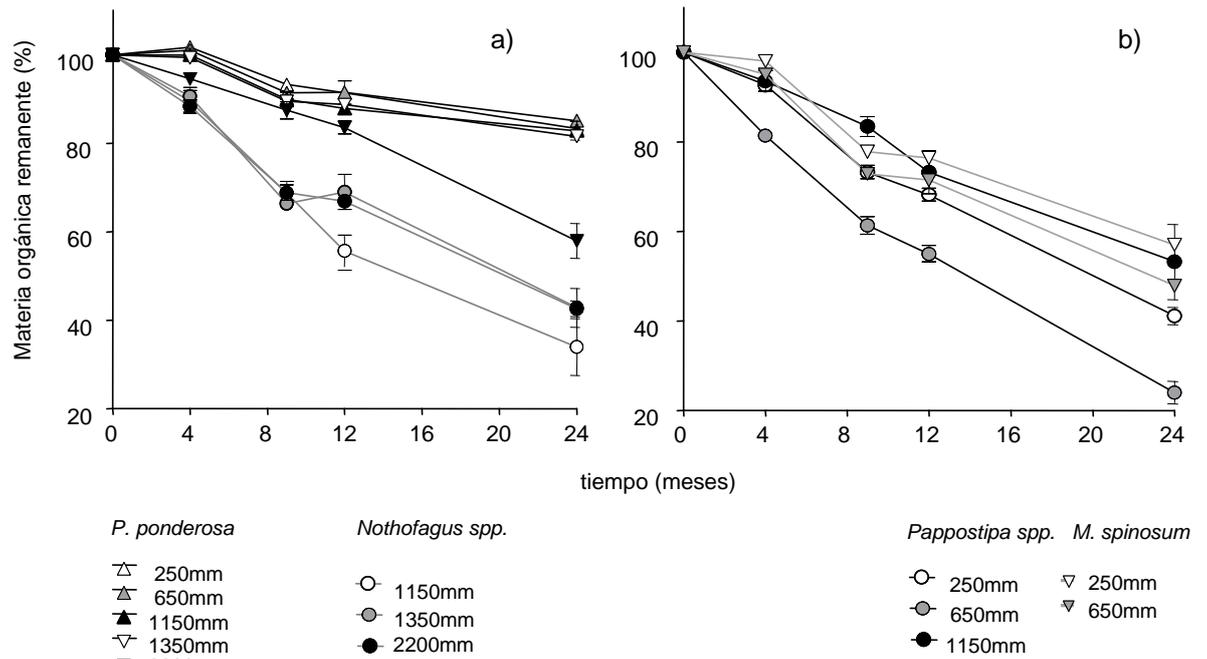
**Figura 4.4** Impacto de las plantaciones sobre la descomposición de broza en función de (a) las precipitaciones y (b) radiación solar incidente en los ecosistemas naturales. Cada valor representa la diferencia relativa (%) entre sitios pareados en la tasa de descomposición ( $k$ ) de un tipo de sustrato común. Los valores negativos reflejan una menor descomposición en la plantación. El cociente fue calculado como:  $(k_{\text{plantación}} - k_{\text{vegetación natural}}) / k_{\text{vegetación natural}}$ .

## Experimento 2:

### *Dinámica de pérdida de masa de la broza in situ de los ecosistemas evaluados*

La materia orgánica remanente de las brozas *in situ* (descomposición de cada broza en su sitio de origen) fue variable en función del tipo de broza analizada (Fig. 4.5). En los ecosistemas naturales luego de 2 años, la materia orgánica remanente de las brozas de las especies de *Nothofagus* varió entre un 34% y un 42%, las de *Pappostipa spp.* entre un 23% y un 50% y las de *M. spinosum* entre un 48% y un 58%.

La materia orgánica remanente de *P. ponderosa* fue similar entre sitios, excepto en la plantación más húmeda, donde en el segundo año de incubación fue menor a la del resto. Luego de un año, la materia orgánica remanente en la plantación de 2200 mm fue del 83% y en las restantes 4 fue en promedio de un 89%, mientras que a los 2 años fue de un 58% y un 82% respectivamente (Fig. 4.5a).



**Figura 4.5** Dinámica de la materia orgánica remanente de brozas *in situ* (a) de los árboles y (b) pastos y arbustos. Los símbolos hacen referencia a un tipo de vegetación en su ecosistema de origen. Cada valor representa la materia orgánica remanente (%) por fecha de muestreo y es el promedio de 5 mediciones por sitio  $\pm$  un error estándar.

#### Tasa de descomposición y características químicas de la broza *in situ*

##### Vegetación natural

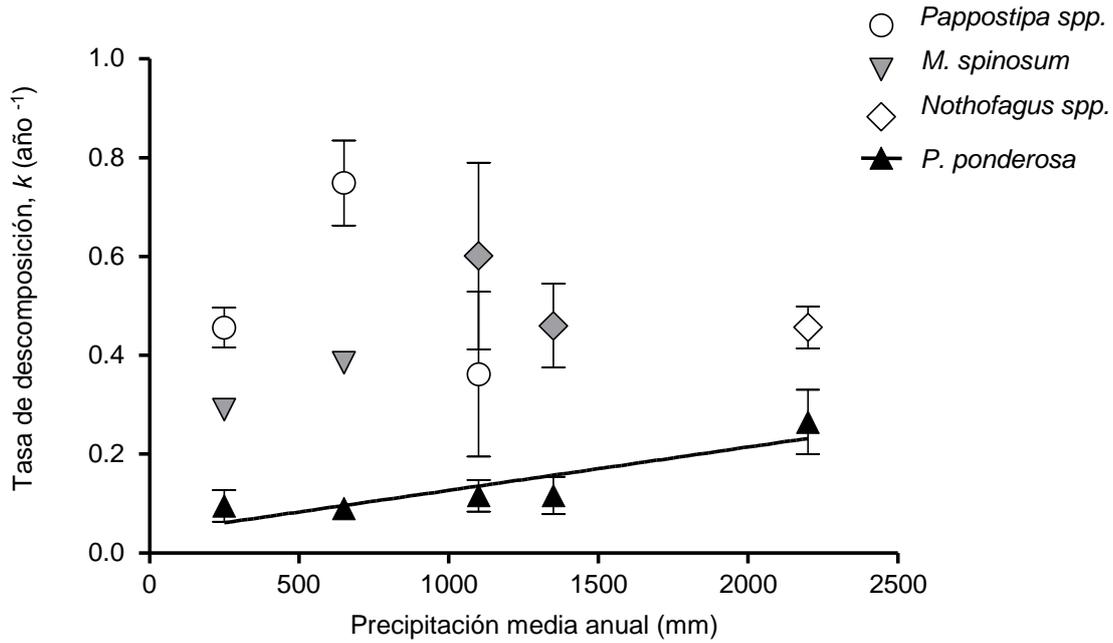
A lo largo del gradiente las tasas de descomposición ( $k$ ) de la broza *in situ* de los ecosistemas de vegetación natural no tuvieron relación con las precipitaciones y además fueron variable entre tipos de brozas en cada sitio (Fig. 4.6). Las tasas de descomposición de las brozas variaron entre 0,29 y 0,75 año<sup>-1</sup>.

El conjunto de brozas *in situ* de los ecosistemas de vegetación natural presentaron un rango amplio de concentración de lignina, siendo la de pastos < arbustos < árboles (Tabla 4.4). Las especies arbóreas presentaron también una mayor concentración de N que los pastos y en particular, la mezcla de *Nothofagus spp.* del bosque de 2200 mm de precipitación.

##### Plantaciones de pino

La descomposición *in situ* de *P. ponderosa* se asoció de manera positiva con las precipitaciones ( $r^2=0,79$ ,  $P=0,04$ ) (Fig. 4.6). En el extremo más seco la tasa de descomposición ( $k$ ) fue de 0,09 año<sup>-1</sup>, en el sitio intermedio de 0,12 año<sup>-1</sup> y en el extremo más húmedo fue de 0,26 año<sup>-1</sup> y fue poco variable dentro de cada sitio. A lo largo de un gradiente regional de precipitaciones, la descomposición de pino aumentó en un 180% entre el extremo más seco y el más húmedo, pero en promedio fue significativamente menor a la de los ecosistemas de vegetación natural ( $t_4 = -6,25$ ;  $P=0,003$ ) (ver Apéndice, tiempo de residencia de cada tipo de broza, Tabla 4.6).

Entre las brozas de pino de las plantaciones, las de las plantaciones más húmedas presentaron la mayor concentración de lignina (Tabla 4.5).



**Figura 4.6.** Tasa de descomposición ( $k$ , año<sup>-1</sup>) de la broza *in situ* a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas (símbolos blancos y grises, vegetación natural triángulos negros, plantaciones) luego de 2 años de incubación. La descomposición de *P. ponderosa* se asoció de manera positiva con las precipitaciones  $y = 0,00008x + 0,04$  ( $r^2 = 0.79$ ;  $P = 0.04$ ) Los símbolos son promedios de la broza en su sitio de origen ( $n=5$ )  $\pm$  un error estándar.

**Tabla 4.4** Características químicas y físicas de la broza *in situ* de la vegetación natural. Se indica el porcentaje inicial de C, N y fracciones de C y la relación C:N (valor medio y entre paréntesis un error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Sitio de origen (mm)	Broza	C (%)	Hemicelulosa (%)	Celulosa (%)	Lignina (%)	N (%)	C:N	AFE* (g m <sup>-2</sup> )
250	<i>Pappostipa</i> spp.	38,2 <sup>a</sup> (0,5)	56,3 <sup>b</sup> (0,9)	35,3 <sup>b</sup> (0,7)	8,3 <sup>b</sup> (0,3)	0,41 <sup>a</sup> (0,02)	92,6 <sup>b</sup> (6,5)	70,5 (3,3)
650	<i>Pappostipa</i> spp.	43,1 <sup>b</sup> (1,2)	56,6 <sup>b</sup> (s.d.)	36,0 <sup>b</sup> (s.d.)	7,0 <sup>a</sup> (s.d.)	0,46 <sup>a</sup> (0,01)	93,7 <sup>b</sup> (2,3)	s.d
1100	<i>Pappostipa</i> spp.	41,6 <sup>ab</sup> (0,6)	55,3 <sup>b</sup> (0,3)	35,0 <sup>ab</sup> (0,01)	9,3 <sup>b</sup> (0,3)	0,45 <sup>a</sup> (0,01)	91,3 <sup>b</sup>	s.d
250	<i>M. spinosum</i>	41,1 <sup>ab</sup> (0,9)	52,3 <sup>ab</sup> (1,3)	33,0 <sup>ab</sup> (0,01)	15,0 <sup>c</sup> (0,6)	0,75 <sup>c</sup> (0,04)	55,1 <sup>a</sup> (3,3)	558,2 (31,7)
650	<i>M. spinosum</i>	s.d	s.d	s.d	s.d	s.d	s.d	s.d
1100	<i>N. antarctica</i>	47,3 <sup>c</sup> (0,3)	56,0 <sup>a</sup> (0,6)	12,0 <sup>ab</sup> (0,6)	32,0 <sup>d</sup> (0,6)	0,65 <sup>bc</sup> (0,01)	72,9 <sup>ab</sup> (0,3)	61,1 (31,7)
1350	<i>N. antarctica</i>	41,8 <sup>b</sup> (0,3)	52,7 <sup>a</sup> (1,7)	13,3 <sup>ab</sup> (1,5)	33,9 <sup>d</sup> (1,1)	0,58 <sup>b</sup> (0,2)	72,6 <sup>ab</sup> (1,9)	s.d
2200	<i>Nothofagus</i> spp.	45,1 <sup>bc</sup> (0,8)	50,7 <sup>ab</sup> (0,3)	19,3 <sup>a</sup> (0,3)	30,0 <sup>d</sup> (0,6)	0,93 <sup>d</sup> (0,07)	48,9 <sup>a</sup> (3,6)	85,7 (10,4)

\* Austin et al. (datos sin publicar)

s.d. *sin dato*

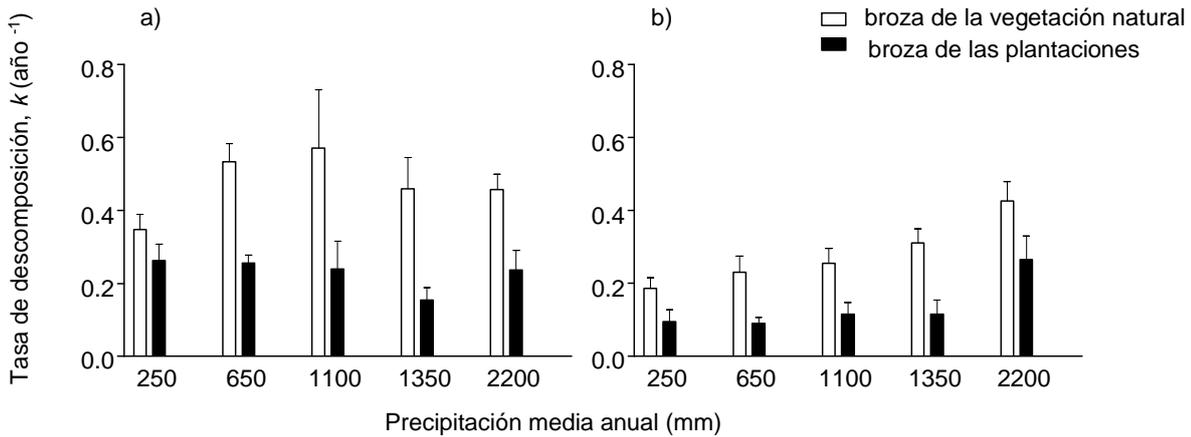
**Tabla 4.5** Características químicas de la broza *in situ* de las plantaciones de pino. Se indica el porcentaje inicial de C, N y fracciones de C y la relación C:N (valor medio y entre paréntesis un error estándar). Letras distintas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Sitio de origen (mm)	Especie	C (%)	Hemicelulosa (%)	Celulosa (%)	Lignina (%)	N (%)	C:N	AFE* (g m <sup>-2</sup> )
250	<i>P. ponderosa</i>	44,9 <sup>ab</sup> (1,1)	41,0 <sup>bc</sup> (0,6)	26,0 <sup>bc</sup> (0,01)	33,0 <sup>a</sup> (0,6)	0,49 <sup>a</sup> (0,01)	91,9 <sup>ab</sup> (2,3)	281,5 (9,0)
650	<i>P. ponderosa</i>	41,5 <sup>a</sup> (0,7)	43, <sup>c</sup> (0,3)	23,3 <sup>a</sup> (0,3)	33,3 <sup>a</sup> (0,3)	0,51 <sup>ab</sup> (0,01)	82,3 <sup>ab</sup> (3,3)	s.d
1100	<i>P. ponderosa</i>	47,9 <sup>bc</sup>	42,7 <sup>c</sup> (1,3)	24,3 <sup>ab</sup> (0,2)	33,0 <sup>a</sup> (0,6)	0,55 <sup>ab</sup> (0,04)	88,8 <sup>ab</sup> (7,1)	s.d
1350	<i>P. ponderosa</i>	48,4 <sup>bc</sup> (1,4)	37,6 <sup>ab</sup> (0,4)	24,6 <sup>abc</sup> (0,8)	37,8 <sup>b</sup> (0,9)	0,50 <sup>ab</sup> (0,01)	97,8 <sup>b</sup> (4,0)	s.d
2200	<i>P. ponderosa</i>	49,7 <sup>c</sup> (1,2)	35,7 <sup>a</sup> (1,2)	26,8 <sup>c</sup> (0,3)	37,6 <sup>b</sup> (1,4)	0,68 <sup>b</sup> (0,01)	73,3 <sup>a</sup> (3,2)	s.d

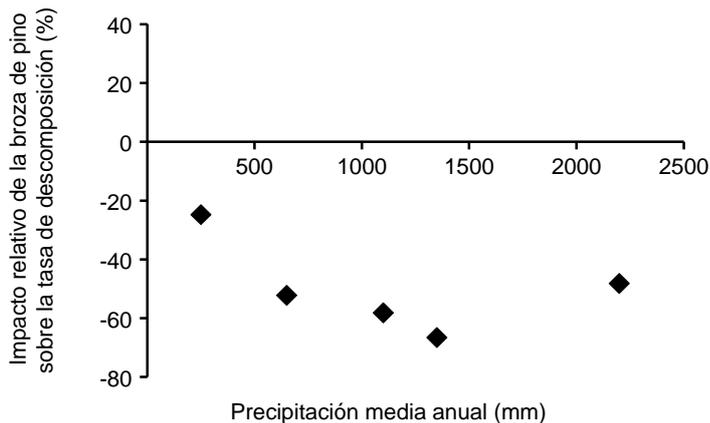
s.d. *sin dato*

*Transplantes recíprocos (cruce de brozas entre ecosistemas pareados). Efectos de la broza*

La tasa de descomposición ( $k$ ) la broza de pino fue siempre menor a la broza de los ecosistemas de vegetación natural, ya sea cuando todas las brozas se incubaron en los ecosistemas de vegetación natural (Fig. 4.7a) o en las plantaciones (Fig. 4.7b). El impacto de la broza de pino sobre la descomposición se evidenció a lo largo de todo el gradiente. La descomposición de *P. ponderosa* fue entre un 25% y un 60% más lenta que la de las brozas *in situ* de los ecosistemas naturales (Fig. 4.8).



**Figura 4.7** Tasa de descomposición ( $k$ ,  $\text{año}^{-1}$ ) de las brozas de la vegetación natural (barras blancas) y de pino (barras negras) incubadas en los ecosistemas naturales (a) y en las plantaciones (b). La descomposición de *P. ponderosa* fue menor a la de la brozas de la vegetación natural cuando fue incubada en la vegetación natural ( $t_4= 5,92$   $P=0,005$ ) y también en las plantaciones ( $t_4= 8,58$ ;  $P=0,001$ ). Se indica el promedio de 5 o 10 mediciones (en los casos en que se utilizaron 2 tipos de brozas) por sitio y un error estándar.



**Figura 4.8** Impacto de la broza de pino sobre la descomposición a lo largo del gradiente de precipitaciones. Cada valor representa la diferencia relativa (%) en la tasa de descomposición ( $k$ ) de la broza de pino y la de la vegetación natural para cada nivel de precipitación. Los valores negativos reflejan una descomposición más lenta de la broza de pino. El cociente fue calculado como:  $(k_{\text{broza pino}} - k_{\text{broza vegetación natural}}) / k_{\text{broza vegetación natural}}$  (obtenidos en los ecosistemas de vegetación natural)

## Discusión

En este capítulo exploramos los efectos combinados y desacoplados de las precipitaciones y la vegetación sobre la descomposición de broza, como también el impacto de la introducción de plantaciones de pino sobre el reciclado de C a lo largo de un gradiente de precipitaciones. Las tasas de descomposición ( $k$ ) (descomposición de aquí en adelante) de sustratos comunes y de la broza *in situ* se asociaron de manera lineal y positiva con las precipitaciones en las plantaciones. En cambio, en la vegetación natural la descomposición de los sustratos comunes no se asoció a las precipitaciones (Fig. 4.3). La descomposición de la broza *in situ* tampoco se asoció a las precipitaciones en dichos ecosistemas (Fig. 4.6). Los patrones encontrados sugieren entonces que además de la actividad biótica, otros factores que varían a lo largo de un gradiente de precipitaciones, como la fotodegradación y las características de las brozas, afectan la descomposición de broza de los ecosistemas de vegetación natural evaluados. Por otro lado, las plantaciones tuvieron un gran impacto sobre el reciclado de C, ya que redujeron significativamente la descomposición de broza (Fig. 4.6). Cambios biofísicos asociados a los cambios de cobertura (Fig. 4.4) y biogeoquímicos asociados a la calidad de la broza de pino (Fig. 4.8) serían los principales mecanismos implicados en dicho impacto.

### *Descomposición de sustratos comunes a lo largo del gradiente de precipitaciones*

La tasa de descomposición de los sustratos comunes presentó una relación lineal y positiva con las precipitaciones en las plantaciones (Fig. 4.3b). De manera similar a la de otros estudios a lo largo de gradientes de precipitación (Austin y Vitousek 2000; McCulley et al. 2005; Powers et al. 2009), estos resultados corroboran el modelo clásico de descomposición de broza propuesto por Meentemeyer (1978), que indica que el agua es un control primordial de la descomposición. Sin embargo, dicho patrón no se observó en los ecosistemas de vegetación natural, en donde la descomposición en los sitios secos tendió a ser igual o mayor a la de los húmedos (Fig. 4.3a). Por ende, otros factores alternativos a las precipitaciones podrían estar estimulando la descomposición en los sitios más secos o retrasándola en los húmedos. La actividad biótica de los ecosistemas semiáridos suele estar restringida por la disponibilidad de agua y nutrientes (Noy-Meir 1973; Austin et al. 2004), la distribución del carbono orgánico del suelo (Fierer et al. 2009; Gonzalez-Polo y Austin 2009) y las temperaturas (Fierer et al. 2003). En particular en la estepa patagónica, la actividad de los organismos descomponedores suele ser baja debido a que la disponibilidad de agua y las temperaturas favorables para dicha actividad ocurren en distintos momentos del año (Heneghan et al. 1999; Schwinning y Sala 2004). Además, la fauna del suelo parece jugar un papel menor en la descomposición de broza en dichos ecosistemas (Araujo et al. 2012). Por otro lado, varios estudios han demostrado la importancia de la fotodegradación en ecosistemas áridos y semiáridos (Brandt et al. 2007; Henry et al. 2008) y en particular en la estepa patagónica (Austin y Vivanco 2006). En el contexto de lo anterior es posible que una mayor exposición a la radiación solar como consecuencia de una menor cobertura de la vegetación pudiera haber estimulado la descomposición de los sustratos comunes en los ecosistemas naturales de menor precipitación. Dicho control abiótico jugaría un papel menor en las plantaciones debido a que la cobertura de la vegetación atenúa la radiación incidente de manera similar entre todas las plantaciones a lo largo del gradiente (Capítulo 2). Por otro lado, algunos indicadores de la actividad microbiana evaluados,

como la respiración potencial y la biomasa microbiana, se asociaron a las precipitaciones (Capítulo 2), lo que indicaría que la descomposición biótica aumenta a lo largo del gradiente. Por ende, nuestros resultados sugieren por un lado que la descomposición biótica se incrementa con las precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas (naturales y plantaciones). Por el otro, que la fotodegradación, que disminuye a medida que aumenta la cobertura de la vegetación a lo largo del gradiente (Austin 2011), es el principal control de la descomposición de los ecosistemas naturales de menor precipitación.

### *Efectos biofísicos*

El impacto de las plantaciones sobre la descomposición de los sustratos comunes fue mayor en los sitios de menor precipitación (Fig. 4.4a). Condiciones microclimáticas y/o biogeoquímicas del suelo diferentes entre sitios pareados (estepa y matorral vs plantaciones) podrían explicar las diferencias observadas en la descomposición de broza (Fierer et al. 2009; Gonzalez-Polo y Austin 2009). Sin embargo, la humedad del suelo, el pH, temperatura y la biomasa microbiana de estos sitios fueron similares (Capítulo 2). El impacto de las plantaciones también fue mayor a mayor apertura del canopy de los sistemas naturales (sitios secos), estimada a partir de la radiación solar incidente (Fig. 4.4b). En el extremo más húmedo del gradiente, donde la cobertura de la vegetación es similar entre bosques naturales y plantaciones, la descomposición de los ecosistemas pareados fue similar. Por ende, estos resultados nos permiten inferir nuevamente sobre la importancia de la fotodegradación (Austin y Vivanco 2006), ya que cuando la exposición de las brozas a la radiación se redujo, la descomposición disminuyó ante condiciones climáticas similares. En línea con nuestra hipótesis, la importancia relativa de los factores bióticos y abióticos varía en respuesta a cambios combinados de la estructura de la vegetación y las precipitaciones.

### *Descomposición in situ*

La descomposición de la broza *in situ* de los ecosistemas de vegetación natural no se asoció a las precipitaciones y a diferencia de lo esperado, los sitios intermedios (650 y 1100 mm) presentaron los valores más altos de descomposición (Fig. 4.6). Los valores encontrados para la broza de *Pappostipa* spp. y *Nothofagus* spp. son comparables a la de otros estudios en la región (Yahdjian et al. 2006; Vivanco y Austin 2008). La variación de la descomposición de las brozas *in situ* a lo largo del gradiente fue mayor que la de cada sustrato común (Fig. 4.3a y 4.6), lo que sugiere que además de la actividad biótica y la fotodegradación, distintas calidades de broza controlan la descomposición (Hobbie 1992; Pérez-Harguindeguy et al. 2000). Algunas de las brozas de la vegetación del gradiente presentaron diferencias significativas en la concentración de lignina, concentración de N y la relación C:N. Por ejemplo, la lignina (%) de la broza de pastos de los sitios más secos fue menor a la de los árboles (sitios húmedos) pero a la vez, la relación C:N también fue mayor (Tabla 4.4). Estos resultados sugieren que si bien la calidad entre brozas es distinta, no se evidencia un vínculo directo entre la calidad de la broza y las precipitaciones en el gradiente evaluado. Es decir, de manera similar a lo propuesto por Pérez-Harguindeguy et al. (2007), los efectos indirectos de las precipitaciones sobre la descomposición (que se reflejan en la calidad de la broza) no operarían en la misma dirección que los efectos directos a lo largo del gradiente

evaluado. Sin embargo, vale la pena destacar que nuestro estudio no es lo suficientemente robusto para formular una generalización acerca de este patrón, ya que el número de tipos brozas analizadas en este estudio fue chico relativo a la cantidad de sitios evaluados.

Si bien la exposición a la radiación es un factor que ha sido menos explorado que los efectos de la calidad de la broza, algunos trabajos sugieren que la radiación solar ejercería un doble control sobre la descomposición de la broza (Gallo et al. 2006; Brandt et al. 2010). Por un lado, la radiación solar degrada los compuestos carbonados de la broza, lo que genera emisiones directas de CO<sub>2</sub> y pérdida de masa (Austin y Vivanco 2006; Brandt et al. 2009; Austin y Ballaré 2010; Lee et al. 2011). Por el otro, la degradación de compuestos recalcitrantes a estructuras más sencillas (Moorhead y Callaghan 1994; Throop y Archer 2009) facilitaría la descomposición biótica de la broza (Henry et al. 2008; Brandt et al. 2009; Austin y Ballaré 2010). Las tasas de descomposición relativamente mayores que se evidenciaron en los sitios intermedios podrían sugerir una interacción positiva entre los efectos de la radiación solar y la actividad microbiana (Gallo et al. 2009).

La descomposición de la broza *in situ* de *P. ponderosa* aumentó con el aumento de las precipitaciones, pero fue entre un 40% y un 80% menor a la de los ecosistemas naturales (Fig. 4.6). La pérdida de materia orgánica de *P. ponderosa* luego de un año fue entre un 9% y un 17% a lo largo de todo el gradiente. Estos valores son comparables a la de bosques de *P. ponderosa* y de otros pinos del hemisferio (Klemmedson et al. 1985; Berg et al. 1993) en ecosistemas de 400 a 900 mm de precipitación.

### *Efectos de la broza*

La broza de pino se descompuso menos que la broza de la vegetación natural, ya sea en su sitio (plantación) como en la vegetación natural (transplantes) (Fig. 4.7). Si bien ciertas relaciones de afinidad entre la broza y la comunidad de organismos descomponedores de donde proviene la broza (Wardle 2004) pueden estimular la descomposición *in situ* (Vivanco y Austin 2008), dicho patrón no se evidencia para la broza de pino. En concordancia con otros trabajos, la broza de pino resultó de lenta descomposición (Gholz et al. 2000; Grünzweig et al. 2007), independientemente de las condiciones climáticas del sitio (Fig. 4.8). Por ende, además de los cambios en las condiciones biofísicas anteriormente mencionadas, las plantaciones parecen impactar de manera notable sobre la descomposición a través de la calidad de su broza.

En síntesis, nuestros resultados concuerdan con el modelo clásico de descomposición de broza propuesto por Mentemeyer (1978), cuando la estructura de la vegetación y la calidad de la broza son constantes a lo largo de un gradiente de precipitaciones (plantaciones). A la vez, el patrón de descomposición de broza de los ecosistemas de vegetación natural concuerda con el modelo de descomposición propuesto por Austin (2011). Los efectos directos de las precipitaciones y la fotodegradación y su interacción con distintas calidades de broza jugarían un papel central en la descomposición de dichos ecosistemas. La vegetación, a través de la calidad de la broza (Cornelissen 1996; Cornwell et al. 2008) determina las diferentes tasas de descomposición dentro de un mismo sitio. También las distintas calidades de broza parecen interactuar de manera diferencial con la descomposición biótica y abiótica (aunque los resultados de esta tesis no nos permiten inferir sobre los mecanismos específicos de dichas interacciones). Este conjunto de factores operarían de manera simultánea sobre la descomposición de broza en todo punto del gradiente. Sin

embargo, dichos factores alternan su importancia relativa a lo largo del gradiente de precipitaciones evaluado como resultado de cambios simultáneos en las precipitaciones y en las formas de vida y en la cobertura de la vegetación.

El impacto de las plantaciones sobre la descomposición se evidenció a lo largo de todo el gradiente. La descomposición de la broza de los ecosistemas implantados disminuyó de manera notable con respecto a los ecosistemas naturales, debido a cambios en la radiación solar incidente (atenuación) y/o la calidad de la broza. La atenuación de la radiación solar impactó principalmente en los sitios más secos del gradiente (en los que la fotodegradación sería más importante), mientras los efectos de calidad se evidenciaron en todos los sitios. Nuestros resultados sugieren entonces que los cambios en el uso de la tierra que impliquen cambios en la cobertura y en la calidad de la broza pueden impactar de manera sustancial sobre el balance de C de los ecosistemas en un rango amplio de condiciones climáticas. En los casos en que hubiera un aumento en la cobertura vegetal y una disminución en la calidad de la broza, el contenido de C en los detritos podría aumentar (Chapin 2003; Grace 2004). Si además se incrementara el contenido de C de los suelos, entonces la permanencia y estabilidad del C en los nuevos ecosistemas podría ser mayor a la de los ecosistemas que reemplazaron.

## **Capítulo 5**

### **Efectos del reemplazo de la vegetación natural por plantaciones de pino sobre los reservorios y secuestro de carbono**



## Introducción

El contenido de carbono (C) de la biósfera no ha cambiado y la conservación de la materia y primera ley de la termodinámica mantienen su vigencia (Houghton 2007). Sin embargo, el tamaño de los reservorios de C (atmósfera, vegetación, suelo, océanos) se encuentran en un continuo cambio, lo que repercute sobre el funcionamiento de los ecosistemas y el clima del planeta (Vitousek 1994). El desafío radica entonces en entender los mecanismos responsables de que la atmósfera, los ecosistemas terrestres y/o los marinos actúen como sumideros o fuentes\* netas de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) (Houghton 2007). El balance de C de los ecosistemas terrestres está determinado por los flujos de entrada (productividad primaria) y salida (descomposición y alternativamente lavado y volatilización) de C y determina la cantidad de C que a largo plazo se acumula y permanece en el suelo y en la biomasa viva y muerta en condiciones de equilibrio (Coûteaux et al. 1995; Amundson 2001; Chapin et al. 2002). La vegetación juega un papel muy importante sobre el balance de C de los ecosistemas y la atmósfera. Variaciones estacionales del clima (verano – invierno) generan que la vegetación y suelo actúen alternativamente como sumidero o fuente de C (notar las crestas y valles del Keeling Plot, <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/index.html>, lo que genera oscilaciones en la concentración de CO<sub>2</sub> de la atmósfera. Se suma a este fenómeno natural el hecho de que las actividades antrópicas afectan los flujos de C entre los ecosistemas terrestres y su atmósfera. Por ejemplo, existe una evidencia fuerte de que la quema de combustible fósil es el principal factor del aumento en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico (Vitousek 1994; Houghton 2007), mientras la deforestación y los cambios en el uso de la tierra son responsables de la tercera parte de las emisiones de CO<sub>2</sub> de los últimos 50 años (Houghton et al. 2001). Por otro lado, el abandono de tierras agrícolas, el crecimiento de bosques secundarios, las plantaciones forestales y el control de los fuegos favorecen la fijación de CO<sub>2</sub> y alternativamente la acumulación de C en el suelo (Dixon et al. 1994; Houghton et al. 1999; Schimel et al. 2000; 2001; Pan et al. 2011).

El CO<sub>2</sub> es un gas de efecto invernadero, cuya principal función es mantener la temperatura de la tierra en un delicado equilibrio. Previo a la Revolución Industrial, la concentración de CO<sub>2</sub> de la atmósfera era menor a 280 partes por millón y el valor actual es de 388 partes por millón (IPCC 2007). Como se mencionó, los ecosistemas terrestres juegan un papel central como sumideros del CO<sub>2</sub> atmosférico (Chapin et al. 2002; Dirks et al. 2010). En este sentido, la capacidad de los ecosistemas de almacenar C en la biomasa y en el suelo por un tiempo prolongado es lo que se conoce como “Secuestro de C” (Dixon et al. 1994; Schulze 2005).

El C ingresa a los suelos a través de la descomposición de los residuos vegetales (Schlesinger 1977) y a escala global, alrededor del 60% del C orgánico de los ecosistemas terrestres se acumula en los suelos (Trumbore et al. 1996). El tiempo del C en dicho compartimentos depende de las características físicas y químicas de los suelos y su interacción con el clima y la vegetación (Post et al. 1982; Burke et al. 1989; Schlesinger 1997; De Deyn et al. 2008). La vegetación acumula C principalmente en la fracción leñosa y en raíces gruesas y profundas (Jackson et al. 1996). Es de esperar entonces que los cambios en la vegetación dominante impacten de manera directa sobre

---

\**Sumidero* de carbono hace referencia a un sistema biológico donde la absorción de CO<sub>2</sub> es mayor a la emisión y por ende el balance de C del ecosistema es positivo. En cambio, si un ecosistema es fuente de C, significa que el CO<sub>2</sub> que emite a la atmósfera es mayor al que asimila

la capacidad de los ecosistemas de almacenar C, ya sea a través de cambios en la biomasa (impacto inmediato), como en la dinámica y tiempo de residencia del C del suelo (impactos a mediano y largo plazo).

### *Plantaciones forestales y secuestro de carbono*

En los últimos años se han propuesto distintas estrategias de captura de CO<sub>2</sub> atmosférico, de manera de compensar las emisiones antropogénicas de dicha gas (IPCC 2007). Los países firmantes del protocolo de Kyoto de 1997 (sólo Anexo 1) se comprometieron a reducir o compensar sus propias emisiones de C, ya sea a través de limitar el consumo de combustible fósil en el primer caso o incrementar el secuestro de C a través de planes de forestación, en el segundo (IGBP Terrestrial Carbon Working Group 1998; Koning et al. 2005). La generación de cambios en las formas de vida dominantes de la vegetación, en particular a través de la introducción de plantaciones forestales en regiones dominadas por vegetación herbácea, podría aumentar el potencial de los ecosistemas de secuestrar C (Vitousek 1991; Fang et al. 2001; Jackson y Schlesinger 2004; Koning et al. 2005).

Uno de los principales objetivos de las plantaciones forestales es incrementar el contenido de C del ecosistema con respecto al del sistema que reemplaza, fenómeno conocido como *'Adicionalidad'* de C o, como lo hemos de llamar en esta tesis, *Secuestro efectivo* de C (*secuestro<sub>e</sub>*). Además el CO<sub>2</sub> capturado debe permanecer en el nuevo ecosistema, de modo tal que esta estrategia de remoción de CO<sub>2</sub> y *secuestro<sub>e</sub>* de C resulte efectiva a largo plazo (Farley et al. 2004; Kowalski et al. 2004; Laclau 2006). Entonces, el potencial real de un ecosistema de actuar como sumidero de CO<sub>2</sub> radicarán principalmente en su capacidad de acumular C en los reservorios pasivos o de dinámica lenta de C, como el suelo y las estructuras leñosas (Grace 2004; Lal 2004).

El contenido de C por unidad de área de los árboles supera ampliamente al de otros tipos de formas de vida (Houghton 2007), por lo que el reemplazo de especies herbáceas y arbustivas debería tener un impacto positivo sobre el *secuestro<sub>e</sub>* de C de la biomasa aérea. En cambio, el reemplazo de bosques naturales generaría pérdidas de C, ya que el contenido de C de la plantación no necesariamente equipararía al del bosque removido (Harmon et al. 1990; Cannell 1999; Schulze et al. 2002). Las forestaciones en pastizales y/o arbustales en regiones semiáridas de Israel (Grünzweig et al. 2003, 2007), en regiones semiáridas de la Argentina (Laclau 2003; Nosetto et al. 2006) y en regiones templadas de Argentina y Uruguay (Jobbágy et al. 2006) han incrementado el contenido de C del ecosistema a través de un incremento de la biomasa. Sin embargo, el tiempo de residencia y la importancia relativa de los mecanismos que estimulan la acumulación de ese C en las plantaciones forestales son aún inciertos (Schulze et al. 2002, 2005; Farley et al. 2005).

### *Incertidumbres acerca del destino final del carbono capturado en los nuevos ecosistemas*

Las especies introducidas para forestación, por lo general *Pinus* y *Eucalyptus*, fijan rápidamente C en la biomasa, aunque la tasa de esa acumulación disminuye con el tiempo y la remoción de CO<sub>2</sub> es menos efectiva a largo plazo (Schimel et al. 2001; Binkley et al. 2002). Los tratamientos silvícolas tendrían implicancias directas sobre los reservorios y flujos de C de las plantaciones forestales. Una cosecha masiva podría

generar que las plantaciones pasaran de sumideros a fuentes neta de CO<sub>2</sub> (Kowalski et al. 2004). En cambio la poda y remoción de los residuos podría disminuir las pérdidas de C producidas por un eventual fuego (Hurteau et al. 2008), mientras los restos de poda podrían utilizarse como fuente de energía alternativa y eventualmente reducir el uso de combustible fósil (que posee un potencial de emisión mayor) (Canadell y Raupach 2008). Por otro lado, la remoción de biomasa representaría una gran exportación de C y nutrientes, mientras que dejar los restos de poda sobre la superficie podría contribuir a la fertilidad de los suelos y sustentabilidad de las plantaciones a largo plazo (Berthrong et al. 2009).

La cantidad y la estequiometría de la broza de los nuevos ecosistemas tendrían implicancias directas sobre el reciclado y destino del C (Sturner y Elser 2002). Las plantaciones de pino suelen acumular una gran cantidad acículas (broza) sobre la superficie (Scott et al. 1999). Sin embargo la tasa de acumulación y tiempo de residencia de la broza, como también de los restos de poda, sobre la superficie del suelo han sido poco explorados en el contexto del secuestro de C y la falta de datos ha impedido analizar su impacto sobre el contenido de C de las plantaciones forestales (Post y Kwon 2000; Jackson et al. 2002; Berthrong et al. 2009).

Los estudios que analizan directamente el contenido de C de los suelos luego de la introducción de especies leñosas han arrojado resultados diversos (Post y Kwon 2000; Guo y Gifford 2002). Jackson et al (2002), en pastizales de los Estados Unidos, encontraron un aumento en el carbono orgánico del suelo (COS) en forestaciones reemplazando pastizales con precipitación menor a 400 mm, mientras que en los sistemas con mayor precipitación, el COS fue menor en las forestaciones que en los sistemas naturales reemplazados. En regiones semiáridas de Israel, las plantaciones de pino aumentaron el contenido de COS al reemplazar arbustales (Grünzweig et al. 2003, 2007), mientras que en Patagonia, hubo un aumento en el C subterráneo asociado a la biomasa de raíces, pero no a la materia orgánica del suelo (Laclau 2003; Noretto et al. 2006). Además del tipo de vegetación que se reemplaza, el clima, el tipo de suelo, la edad del rodal y la especie implantada, pueden ejercer un efecto sobre la capacidad de los ecosistemas de incrementar los reservorios de C (Guo y Gifford 2002; Paul et al. 2002; Berthrong et al. 2009; Anderson et al. 2011).

Las plantaciones de *P. ponderosa* del área de estudio de esta tesis han reemplazado un rango amplio de ecoregiones, desde estepas arbustivas gramíneas a bosques latifoliados de la Patagonia, a lo largo de un gradiente de precipitaciones empinado (250 – 2200 mm) (Capítulo 2). Dichas plantaciones podrían generar distintas trayectorias de cambio en el contenido de C en función del tipo de vegetación que han reemplazado y las precipitaciones. Por un lado, la vegetación natural define la línea base o contenido de C inicial sobre el cual habría o no una ganancia en el contenido de C. Por el otro, las precipitaciones puede tener efectos diferenciales sobre la productividad primaria y la descomposición de la materia orgánica (Austin 2002) y un cambio neto en el contenido de C dependerá de los cambios relativos entre los flujos de entrada y salida de C (McCulley et al. 2005). Como consecuencia de esto, el *secuestro<sub>e</sub>* de C podría diferir entre plantaciones a lo largo un gradiente de precipitaciones. Por ejemplo un mayor incremento en la productividad que en la descomposición a lo largo del gradiente favorecería la acumulación de C hacia los sitios húmedos. Conocer entonces el contenido actual de C de los nuevos ecosistemas y a la vez el de los ecosistemas que han reemplazado, nos permite poner a prueba el *secuestro<sub>e</sub>* de las plantaciones de *P. ponderosa* y evaluar la eficiencia de las forestaciones como estrategia de mitigación de las emisiones de CO<sub>2</sub> bajo distintas condiciones climáticas.

## Objetivos e hipótesis

El objetivo de este capítulo es evaluar el impacto de las plantaciones de pino sobre los reservorios de C (biomasa y detritos\*) y del suelo mineral (0-5 cm) de los ecosistemas a lo largo del gradiente de precipitaciones (Capítulo 2). La hipótesis que se plantea es:

*III. El incremento o secuestro efectivo de C de las plantaciones forestales varía en función de las precipitaciones y las formas de vida de la vegetación que reemplazan.*

El impacto neto y relativo de las plantaciones sobre el *secuestro<sub>e</sub>* de C depende de la vegetación que se reemplaza y la precipitación del sitio. Nuestra predicción es que el el impacto neto de las plantaciones sobre el contenido de C será mayor en los sitios intermedios, donde por la disponibilidad de agua las plantaciones presentan una gran capacidad de acumular C (Schlichter y Laclau 1998) y aún no predomina el componente leñoso en la vegetación natural que se reemplaza (no es un bosque). En cambio, el impacto relativo, es decir el cambio proporcional en el contenido de C será mayor en el sitio más seco, al reemplazar un ecosistema de muy baja cobertura y biomasa.

## Materiales y Métodos

Se estimó el contenido de C de la vegetación (biomasa aérea, raíces y detritos) y del suelo mineral superficial (0-5 cm de profundidad) de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones forestales pareadas a lo largo de un gradiente de precipitaciones (Tabla 2.1). Se utilizaron distintas metodologías para estimar la biomasa de árboles, pastos y arbustos y contenido de los detritos (Sala y Austin 2000) y se aplicó un coeficiente estándar de 0,49 para transformar la biomasa (g) de cada compartimento a (g) de C (Jackson et al. 1997; Grünzweig et al. 2003; Fierer et al. 2009). Este es un coeficiente muy utilizado en la literatura, que si bien no discrimina la concentración real de C entre las distintas especies o entre los distintos compartimentos de C (ver por ejemplo Peri et al. 2010), resulta útil para hacer comparaciones a nivel ecosistémico. El contenido o *stock* de C en estos compartimentos se expresó en Mg por hectárea ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ). El contenido de COS ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) se obtuvo a partir de estimar la concentración (%) de C y multiplicarla por la densidad aparente de los suelos de cada ecosistema.

### *Inventario de carbono de la vegetación (Tabla 5.1)*

#### *Biomasa aérea*

##### *a. Árboles*

Se midió el diámetro a la altura de pecho (DAP, 1,3 m) de todos o un subconjunto de individuos de la parcela experimental de 50 x 50 m, ya sea de las plantaciones, como del

---

\* Utilizamos el término detritos para referirnos a los restos vegetales en descomposición dispuestos sobre la superficie del suelo. Incluye la broza (hojas), material reproductor y restos leñosos. Ver metodología para más detalle.

matorral y bosques de *Nothofagus* spp. (Capítulo 3). Se aplicaron ecuaciones alométricas para determinar la biomasa total (madera + ramas + hojas, excepto *N. antarctica*, que la ecuación no incluyó las hojas y se utilizó el total de hojas caídas durante un año como estimador de las hojas, Capítulo 3). La estimación de la biomasa de *N. antarctica* requirió también de la medición de la altura de los individuos. A la vez, la biomasa de los individuos de *N. antarctica* de fisonomía arbustiva y cuyo DAP caía por debajo del rango de aplicación de las ecuaciones alométricas ( $< 7$  cm), se estimó con la ecuación de volumen de un paraboloides y un valor constante de densidad de madera de  $0,464 \text{ kg dm}^{-3}$  (Pérez 1983). Se registró el DAP y altura de una rama representativa de toda la mata, se estimó su biomasa y se lo multiplicó por el número de ramas presentes en la mata.

#### *b. Pastos y arbustos*

En cada parcela experimental de  $50 \times 50$  m delimitada por sitio, se cosechó toda la biomasa aérea contenida en cuadrantes rectangulares de  $1 \text{ m}^2$  ( $20 \text{ cm} \times 5 \text{ m}$ ) dispuestos al azar ( $n=5$ ) (Flombaum y Sala 2007, ver detalle de la metodología en el Capítulo 3). Las muestras se conservaron en el freezer hasta su procesamiento. En el laboratorio se clasificaron por formas de vida (pastos y arbustos) y el contenido de C se estimó a partir del peso seco de dicho material ( $65^\circ\text{C}$  por 48 hs). Las estimaciones de biomasa ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) se realizaron en enero de 2009 y enero de 2010, y dado que la estimación no difirió entre años, se informan los valores obtenidos en el 2do año de muestreo.

#### *Biomasa de raíces*

A partir de los valores de la biomasa aérea estimados y el uso de coeficientes de partición (Tabla 5.2), se estimó la biomasa de raíces de las especies o formas de vida dominantes de cada ecosistema. En los sitios de estepa y matorral se calculó la biomasa de raíces a partir de la biomasa total de pastos y arbustos. En el sitio de matorral ( $1100$  mm) también se incluyó la biomasa de raíces de *N. antarctica* ( $\text{DAP} > 7 \text{ cm}$ ) que se calculó a partir de la biomasa aérea de dicha especie. En los bosques naturales ( $1350$  y  $2200$  mm) y plantaciones se calculó la biomasa de raíces de los árboles utilizando coeficientes específicos de las especies presentes (Tabla 5.2).

#### *Detritos*

El muestreo se realizó en enero de 2010. Se distinguieron dos categorías de detritos: finos (broza, material reproductor, ramitas) y gruesos (ramas de diámetro  $> 2 \text{ cm}$ , que en el caso de las plantaciones derivan de la poda).

##### *a) Detritos finos (DF)*

En cada sitio se dispusieron 4 transectas de  $50 \text{ m}$ , a una distancia de  $10 \text{ m}$  entre ellas. En 4 puntos al azar por transecta se colocaron cuadrantes de superficie rectangular de  $0,02 \text{ m}^2$  ( $10 \times 20 \text{ cm}$ ) y se recolectó todo el colchón de detritos (hasta alcanzar el suelo mineral) contenida en dicho cuadrante ( $n=16$ ). En el laboratorio se clasificó el material recolectado en broza entera, restos de broza, material reproductor y ramitas. El contenido de C se estimó a partir del peso seco ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) de todo el material recolectado ( $65^\circ\text{C}$  por 48 hs), multiplicado por  $0,49$ .

*b) Detritos leñosos gruesos (DLG)*

Los detritos gruesos se midieron en el matorral, en los bosques y en las plantaciones. De manera similar a los detritos finos, sobre 5 puntos al azar por transecta y con el uso de marcos circulares de  $0,785 \text{ m}^2$ , se recolectaron todas las ramas dispuestas sobre el suelo (para ramas con un largo mayor al diámetro del marco, sólo se consideró la parte de la rama incluida en el marco). Las muestras se pesaron en el campo con una balanza manual de 200 g de precisión. Una submuestra por transecta se llevó al laboratorio y se secó en estufa ( $65^\circ\text{C}$  por 48 hs). De esta manera, se transformó el peso fresco a peso seco ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) y sobre este valor se estimó el contenido de C, multiplicado por 0,49.

*Carbono orgánico del suelo (COS)*

Se estimó la concentración de COS (%) de cada sitio a través de muestras compuestas de suelo mineral de 0-5 cm de profundidad (Capítulo 2). El COS (%) se determinó con un espectrómetro de flujo de masa Thermo Finnigan Delta Plus XL de la Universidad de Duke (EEUU) (sin corrección por carbonatos dada que su concentración es baja en esta región). Aparte, se tomaron muestras de suelo (0- 5cm) con cilindros de metal de volumen conocido para estimar la densidad aparente de los suelos de cada sitio ( $n=5$ ). En el laboratorio se secaron las muestras en estufa a  $105^\circ\text{C}$  por 48 hs y se estimó el peso seco sin piedras. Con ambas variables, concentración de COS (%) y densidad aparente ( $\text{g cm}^{-3}$ ), se calculó el contenido de COS ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ). Dado que los valores no provenían de la misma muestra de suelo, se calculó un valor promedio de cada variable por sitio y se multiplicaron ambos promedios. El error asociado se calculó con propagación de errores según Malhi et al. (2009). Se estableció una profundidad de 5 cm para la estimación del contenido de COS y demás variables del suelo evaluadas (Capítulo 2), debido a un compromiso entre capturar la impronta de la vegetación que varía en profundidad a lo largo de todo el gradiente y la dinámica de C de los sitios más áridos que se concentra prácticamente en la superficie (Austin et al. 2006; Yahdjian et al. 2006).

**Tabla 5.1** Compartimentos de C medidos en los ecosistemas naturales y plantaciones. Se midió el DAP de los árboles y se utilizaron ecuaciones alométricas específicas de la especie para estimar su biomasa aérea. Se indica además si se realizó un censo o un muestreo del sitio. Para los demás compartimentos se realizaron cosechas con el uso de cuadrantes.

	Precipitación media del sitio (mm)				
	250	650	1100	1350	2200
<b>Vegetación natural</b>					
<b>Biomasa</b>					
Árboles	NC*	NC	censo	muestreo	censo
Pastos y arbustos	√	√	√	√	√
<b>Detritos finos (DF)</b>					
Broza (hojas enteras), restos de broza, material reproductor y ramitas					
<b>Detritos leñosos gruesos (DLG)</b>					
	NC	NC	ramas	ramas	ramas y caña muerta
<b>Plantaciones</b>					
<b>Biomasa</b>					
Árboles	muestreo	censo	censo	muestreo	censo
Pastos y arbustos	√	√	√	√	√
<b>Detritos finos (DF)</b>					
Broza (acículas enteras), acículas degradadas, material reproductor (piñas y conos), ramitas					
<b>Detritos leñosos gruesos (DLG)</b>					
	NC	ramas	ramas	ramas	ramas

\*NC: No Corresponde

**Tabla 5.2** Coeficientes de partición utilizados para estimar la biomasa radical en función de la biomasa aérea.

	Precipitación media del sitio (mm)				
	250	650	1100	1350	2200
<b>Vegetación natural</b>					
raíz:tallo	1,08*	1,08*	1,08*	0,854 <sup>&amp;</sup>	0,275 <sup>\$</sup>
			pastos y arbustos	<i>N. antarctica</i>	<i>Nothofagus</i> spp.
			1,26*		
			<i>N. antarctica</i>		
<b>Plantaciones</b> ( <i>P. ponderosa</i> )					
raíz:tallo	0,195	0,195	0,195	0,195	0,195 <sup>#</sup>

\*Schulze et al 1996

&(Gargaglione et al. 2010)

\$ Gayoso et al 2001.

# Laclau 2003

### *Análisis de datos*

Se evaluó mediante regresiones lineales la asociación entre el contenido de C de los distintos compartimentos y las precipitaciones de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones. La bondad del ajuste del modelo se estimó mediante el método de cuadrados mínimos. La prueba del modelo en los ecosistemas naturales y plantaciones y la comparación de pendientes entre modelos se realizaron con el programa PRISMA 5.0. Se comparó el contenido de C de distintos compartimentos de los ecosistemas naturales y plantaciones con una prueba de t pareada, utilizando los valores promedios de cada tipo de ecosistema (natural vs plantaciones). Se utilizó el programa INFOSTAT y en todos los casos se utilizó un nivel de significancia del 5%. El impacto relativo de las plantaciones sobre el contenido de C se expresó como la diferencia entre sitios pareados relativo al sitio de vegetación natural. Se trata de un conciente sencillo y que representa el cambio relativo (o porcentaje de cambio) al pasar de los ecosistemas de vegetación natural a plantaciones de pino sobre una determinada variable (Jackson et al. 2002).

## **Resultados**

### *Inventario de carbono de los ecosistemas naturales y modificados*

#### *Biomasa y detritos*

Los compartimentos de C de la vegetación de los ecosistemas de vegetación natural aumentaron a lo largo del gradiente de precipitaciones y por ende, el contenido C asociado a dichos compartimentos (Tabla 5.3). El contenido de C de la biomasa aérea aumentó de manera lineal entre los 250 y 1350 mm de precipitación y varió entre 1,57 y 26,3 Mg ha<sup>-1</sup>, mientras el del bosque más húmedo (2200 mm) fue de 324 Mg ha<sup>-1</sup> (Tabla 5.3, Fig. 5.1a). El C asociado a la biomasa aérea de pastos y arbustos disminuyó con el aumento de las precipitaciones mientras el de los árboles aumentó. El C asociado a la biomasa de raíces aumentó de manera lineal a lo largo del gradiente hacia los sitios húmedos ( $r^2 = 0,79$ ;  $P = 0,04$ ) (Tabla 5.3, Fig 5.1b) y varió entre 1,7 y 88,4 Mg ha<sup>-1</sup>. El contenido de C de los DF y DLG aumentó a lo largo del gradiente y en el primer caso presentó un relación lineal con la precipitaciones ( $r^2 = 0,96$ ;  $P = 0,003$ ) (Tabla 5.3, Fig. 5.1c y d). El contenido de C de los DF y DFG fue 35 veces mayor en los ecosistemas de bosque que de estepa y matorral pero la contribución relativa al C aéreo total del sitio fue menor.

En las plantaciones de pino, la biomasa aumentó con el aumento de las precipitaciones ( $P < 0,05$ ), mientras los DF y DLG (y el C asociado) fueron variables a lo largo del gradiente (Tabla 5.3, Fig. 5.1). Los árboles representaron el principal compartimento de C aéreo de las plantaciones, mientras los pastos, arbustos y renovales de pino aportaron menos del 1% al contenido de C aéreo de los sistemas (Tabla 5.3) y los DF y DLG entre un 10% y un 30% y entre un <1 y 17% respectivamente.

#### *Impacto de las plantaciones de pino sobre el carbono de la biomasa y detritos*

Las plantaciones forestales incrementaron el contenido de C de la biomasa aérea respecto del de la vegetación natural entre los 250 y los 1350 mm de precipitación (Fig. 5.1a). El patrón se invirtió en el sitio más húmedo, donde la forestación disminuyó el

contenido de C arbóreo respecto del bosque de *Nothofagus* spp. Las plantaciones también incrementaron el contenido de C de la biomasa de raíces, pero sólo entre los 250 y 1100 mm. En los dos sitios más húmedos, la biomasa de raíces de las plantaciones fue menor a la de los bosques (Fig. 5.1b). El C de los DF difirió entre ecosistemas naturales y plantaciones (Fig. 5.1c) y en promedio las plantaciones presentaron un 90% más de C que la vegetación natural ( $t_4=4,64$ ;  $P=0,01$ ). El contenido de C de DLG fue mayor en las plantaciones que en la vegetación natural en los sitios de precipitación intermedia (Fig. 5.1d).

#### *Concentración y contenido de COS*

La concentración de COS (%) disminuyó hacia los sitios secos y se asoció de manera negativa con la densidad aparente del suelo, tanto en los ecosistemas de vegetación natural como en las plantaciones. (Tabla 5.4, Fig. 5.2a). El rango de ambas variables del suelo fue mayor en los ecosistemas naturales que en las plantaciones. La concentración de COS varió entre un 0,3% y un 13% y la densidad entre un  $1,07 \text{ g cm}^{-3}$  y un  $0,40 \text{ g cm}^{-3}$  en los ecosistemas de vegetación natural y en las plantaciones entre un 0,3% y un 5,7% y entre un  $1,12 \text{ g cm}^{-3}$  y un  $0,70 \text{ g cm}^{-3}$ , respectivamente lo largo del gradiente de precipitaciones. El contenido de COS ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) aumentó entre los 250 y 1350 mm de precipitación en los ecosistemas de vegetación natural y varió entre los 1,86 y los 25,8  $\text{Mg ha}^{-1}$ , luego disminuyó a  $16,8 \text{ Mg ha}^{-1}$  en el bosque húmedo (2200 mm). En las plantaciones, el contenido de COS presentó una relación lineal positiva con las precipitaciones ( $y_{PP} = 0,01x - 1,6$ ;  $r^2 = 0,87$ ,  $P=0,02$ ) y varió entre 18,1 y 21,6  $\text{Mg ha}^{-1}$  a lo largo del gradiente (Tabla 5.4, Fig. 5.2b).

#### *Impacto de las plantaciones sobre el contenido de COS*

En promedio, las plantaciones no modificaron el contenido de COS de los primeros 5 cm del suelo ( $t_4=1,3$ ;  $P=0,27$ ). Las plantaciones de los sitios intermedios presentaron un menor contenido de COS, mientras en los extremos no hubo diferencias entre ecosistemas pareados.

**Tabla 5.3** Inventario de C de la vegetación ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones a lo largo del gradiente de precipitaciones. Se indica el valor medio de cada compartimento y entre paréntesis un error estándar (que señala la variabilidad del sitio)

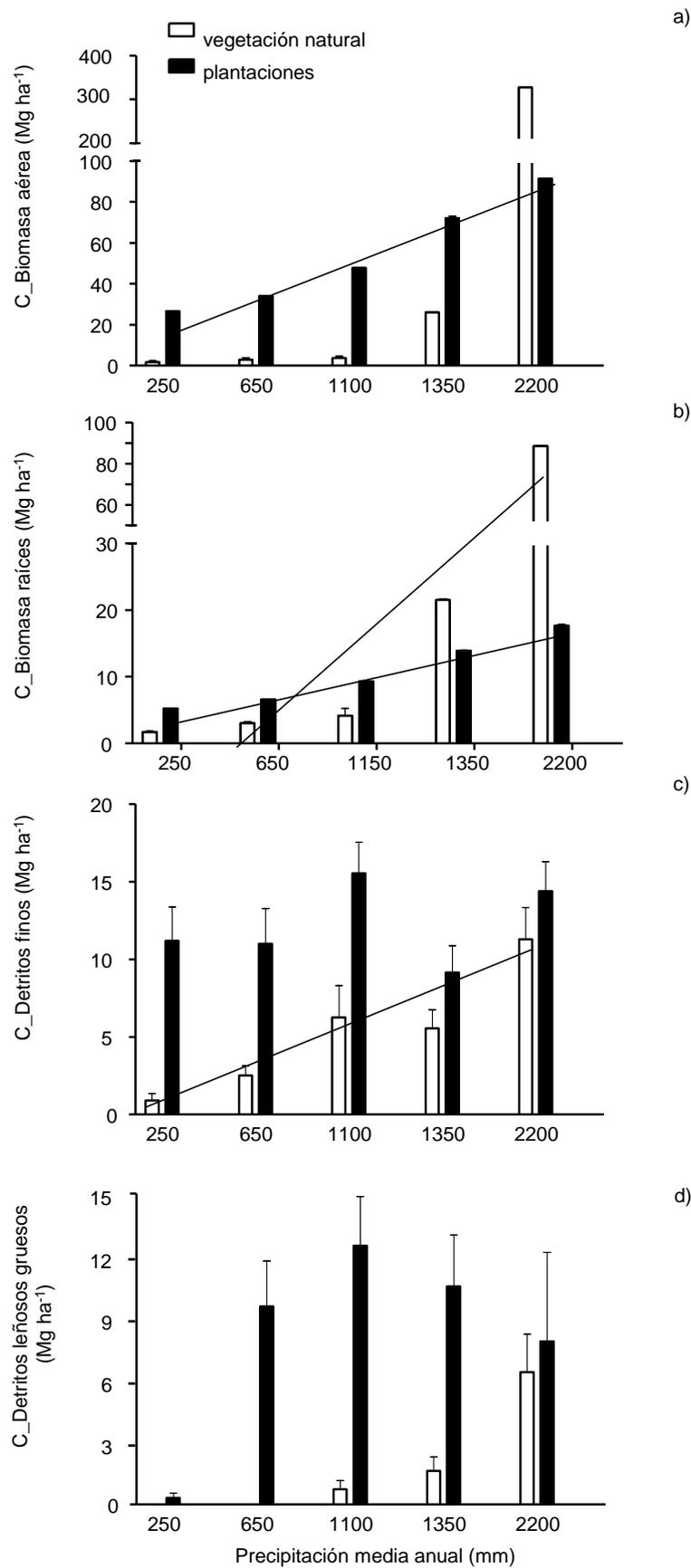
	<b>Precipitación media del sitio (mm)</b>				
	250	650	1100	1350	2200
<b>Vegetación natural</b>					
<b>Biomasa aérea</b>					
Árboles	---	---	0,90* 0,37 <sup>#</sup>	25,5* 7 <sup>#</sup>	321,6
Arbustos	1,03 (0,6)	1,4 (0,5)	1,6 (0,4)	0,45 (0,2)	0,02 (0,02)
Pastos	0,5 (0,1)	1,4 (0,4)	0,9 (0,4)	0,3 (0,03)	2,4 (0,5)
<b>Biomasa de raíces</b>					
	1,7 (0,1)	3 (0,2)	4,1 (1,1)	21,5 (0,2)	88,4 (0,1)
<b>Destritos finos</b>					
Broza	0,4 (0,3)	0,8 (0,4)	2,9 (1,5)	1,05 (0,3)	3,8 (0,8)
Restos de broza	0,4 (0,2)	1,2 (0,3)	2,03 (0,6)	1,4 (0,5)	2,9 (0,6)
Material reproductor	0,02	s.d	0,03	0,01	s.d
Ramitas	0,07 (0,04)	0,5 (0,2)	1,2 (0,6)	3,07 (1,03)	4,5 (1,2)
<b>Detritos leñosos gruesos</b>					
Ramas	---	---	0,7 (0,4)	1,6 (0,7)	6,4 (1,8)
			6,85%	4,90%	1,87%
<b>C total</b>					
	4,2 (1,4)	8,3 (1,9)	14,7 (4,03)	55,1 (2,7)	429,7 (4,5)
<b>Plantaciones de <i>P. ponderosa</i></b>					
<b>Biomasa aérea</b>					
Árboles	26,6	34	47,7	71,3 (0,4)	90,7
Arbustos y renovales de pino			0,004 (0,002)	0,08 (0,06)	0,07 (0,05)

Pastos	----	0,03 (0,03)	0,04 (0,03)	0,8 (0,5)	0,5 (0,2)
<b>Biomasa de raíces (arbórea)</b>					
	5,2	6,6	9,3	13,9	17,71
<b>Detritos finos (DF)</b>					
Broza (acículas)	5,5 (1,2)	4,4 (1,1)	6,5 (1,4)	3,6 (0,6)	4,1 (0,8)
Restos de broza	4,6 (1,3)	5,4 (1,5)	6,8 (1,6)	3,6 (1,2)	7,1 (1,4)
Material reproductor	0,8 (0,5)	0,3 (0,07)	0,4 (0,09)	0,8 (0,6)	1,3 (0,6)
Ramitas	0,27 (0,1)	1 (0,4)	1,8 (0,4)	1,2 (0,4)	1,9 (1,3)
<b>Detritos leñosos gruesos (DLG)</b>					
Ramas	0,3 (0,2)	9,6 (2,2)	12,5 (2,4)	10,5 (2,5)	7,9 (4,3)
<b>C aéreo total</b>					
	43,3 (3,4)	61,2 (5,3)	85,1 (5,9)	105,7 (6,1)	131,2 (8,7)

\* DAP > 7cm; # DA P < 7cm

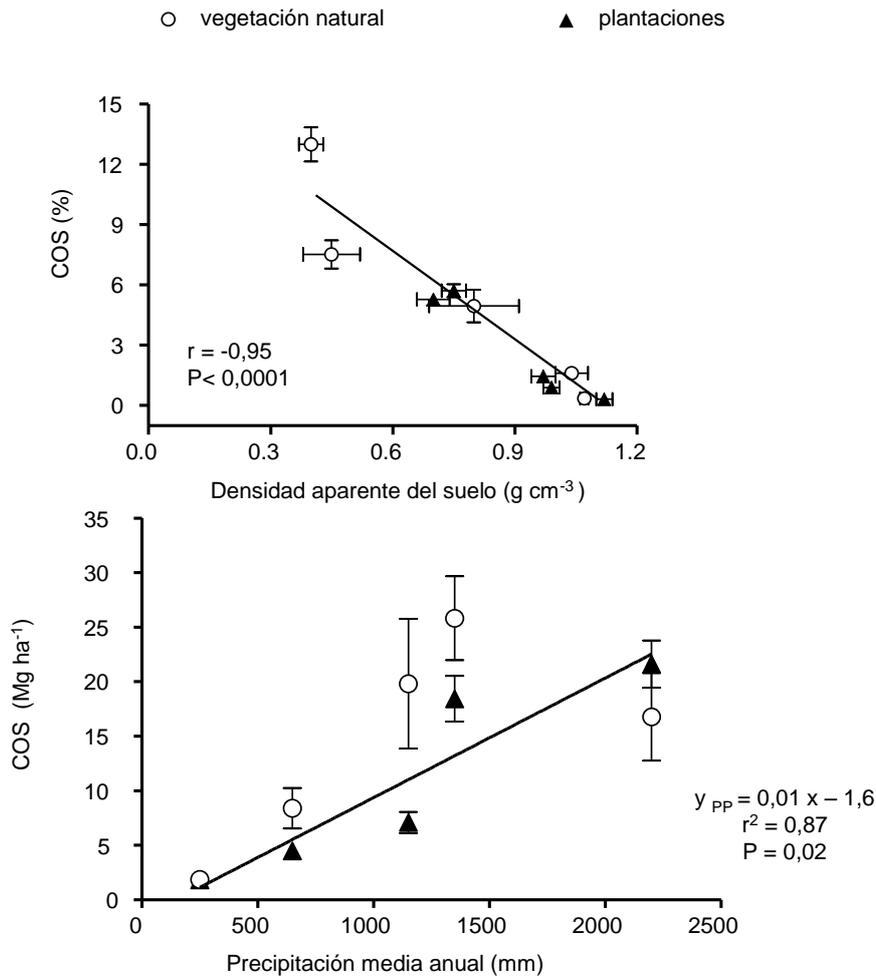
**Tabla 5.4** Concentración de carbono orgánico del suelo (COS, %), densidad aparente del suelo ( $\text{g m}^{-3}$ ) y contenido de COS ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) de los primeros 5 cm de suelo de los ecosistemas de vegetación natural y plantaciones a lo largo del gradiente de precipitaciones. Se indica el valor medio de la concentración de COS ( $n=4$ ), de la densidad ( $n=5$ ) y contenido de COS y entre paréntesis un error estándar (que indica la variabilidad del sitio).

	<b>Precipitación media del sitio</b>				
	250 mm	650 mm	1100 mm	1350 mm	2200 mm
<b>Vegetación natural</b>					
COS (%)	0,3 (0,01)	1,6 (0,3)	4,9 (0,81)	13 (0,84)	7,5 (0,7)
Densidad aparente ( $\text{g cm}^{-3}$ )	1,1 (0,01)	1,04 (0,04)	0,8 (0,11)	0,40 (0,03)	0,45 (0,07)
COS ( $\text{Mg ha}^{-1}$ )	1,9 (0,09)	8,4 (1,9)	19,8 (5,9)	25,8 (3,8)	16,8 (4,02)
<b>Plantaciones de <i>P. ponderosa</i></b>					
COS (%)	0,3 (0,05)	0,9 (0,10)	1,4 (0,15)	5,2 (0,31)	5,7 (0,32)
Densidad aparente ( $\text{g cm}^{-3}$ )	1,1 (0,02)	0,9 (0,02)	0,9 (0,03)	0,7 (0,04)	0,7 (0,03)
COS ( $\text{Mg ha}^{-1}$ )	1,8 (0,3)	4,5 (0,6)	7,1 (1)	18,4 (2,1)	21,6 (2,2)



**Figura 5.1** Compartimentos de C en los ecosistemas de vegetación natural (barras blancas) y plantaciones de pino (barras negras) a lo largo del gradiente de precipitaciones en la biomasa aérea (a), biomasa radical (b), detritos finos (DF, c) y leñosos gruesos (DLG, d). Cada barra

representa el valor medio del sitio y un error estándar. En las plantaciones, la relación entre el contenido de C de la biomasa aérea y las precipitaciones fue  $y_{pp} = 0,03 x + 15$ ;  $r^2 = 0,95$ ;  $P = 0,005$ ). La relación entre el contenido de C de la biomasa de raíces y las precipitaciones fue  $y_{VN} = 0,04 x - 26$ ;  $r^2 = 0,79$ ;  $P = 0,04$  en los ecosistemas naturales. El ajuste en la biomasa de raíces fue similar a la aérea dado que se calculó a partir de un mismo coeficiente de partición en todos los sitios (b). La relación entre el contenido de C de los DF y las precipitaciones en los ecosistemas de vegetación natural fue  $y_{vn} = 0,005 x - 0,6$ ;  $r^2 = 0,96$ ;  $P = 0,003$ (c). En los sitios de estepa no se registraron DLG (d).



**Figura 5.2** Relación entre la concentración de carbono orgánico del suelo (COS, %) y la densidad de suelo ( $\text{g m}^{-3}$ ) de los primeros 5 cm (a) y contenido de COS ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas (b) (○ vegetación natural y ▲ plantaciones de pino). Cada valor representa el promedio de 5 mediciones de densidad y 4 de COS (%) por sitio  $\pm$  un error estándar.

### *Secuestro efectivo de carbono*

El impacto relativo (o cambio relativo) de las plantaciones de pino sobre los compartimentos de C evaluados presentó una relación negativa con las precipitaciones ( $y = -0,34x + 598$ ;  $r^2 = 0,85$ ;  $P = 0,02$ ) (Fig. 5.3a). Las plantaciones incrementaron entre un 650% y un 50% el contenido de C, entre los 250 y los 1350 mm de precipitación, respecto de la vegetación natural. En el extremo húmedo, sin embargo, no hubo una ganancia de C, sino una pérdida relativa del 65%. El *secuestro<sub>e</sub>* de C (incremento con respecto a la vegetación que se reemplaza) de las plantaciones luego de 32 años varió entre 39 y 43 Mg ha<sup>-1</sup>, a una tasa promedio de incremento anual de 1,2 a 1,8 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, donde el máximo incremento se observó en el sitio de 1100 mm (Tabla 5.5). El incremento de la biomasa explicó entre un 64% y un 90% de la ganancia total de C de estas plantaciones (Fig. 5.3b). A la vez el contenido de COS disminuyó, pero estas pérdidas de C (entre 0,05 y 12,7 Mg ha<sup>-1</sup>) fueron menores a las ganancias aéreas de C. En cambio, en el extremo húmedo el contenido de COS aumentó en un 29%, pero esta ganancia (4,8 Mg ha<sup>-1</sup>) no compensó las pérdidas de C asociadas a la biomasa (Tabla 5.5, Fig. 5.3b). En conjunto, la pérdida de C en el extremo húmedo fue de 294 Mg ha<sup>-1</sup> y esta pérdida fue 6 veces mayor a las ganancias de las demás plantaciones en los otros puntos del gradiente.

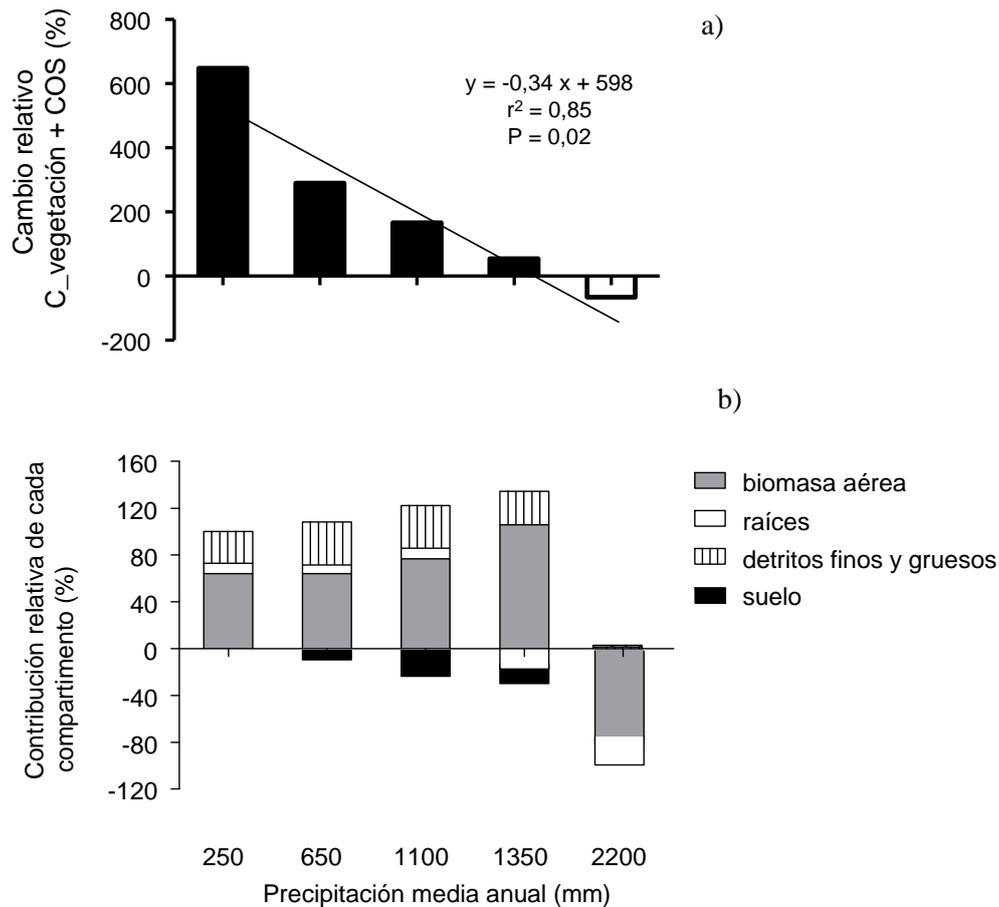
**Tabla 5.5** Impacto de las plantaciones de pino sobre los reservorios de C de los ecosistemas. Se indica el cambio neto entre ecosistema pareados (C plantación – C vegetación natural), el relativo (C plantación – C vegetación natural / C vegetación natural) y el incremento anual de C de las plantaciones (al asumir una tasa constante desde la introducción de las plantaciones, hace 32 años).

Sitio	Cambio de C		Incremento anual (Mg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup> )
	Neto (Mg ha <sup>-1</sup> )	relativo (%)	
<b>Biomasa aérea</b>			
250	25	1597%	0,78
650	31,2	1112%	0,97
1100	44,0	11558%	1,37
1350	45,8	174%	1,44
2200	-232,8	-72%	---#
<b>Biomasa de raíces</b>			
250	3,5	206%	0,11
650	3,6	119%	0,11
1100	5,2	124%	0,16
1350	-7,6	-35%	---#
2200	-70,7	-80%	---#
<b>Detritos finos (DF)</b>			
250	10,3	1130%	---##
650	8,2	328%	---##
1100	9,3	148%	---##
1350	3,6	65%	---##
2200	3,1	27%	---##
250	0,3	---*	---##
650	9,6	---*	---##
1100	11,7	1612%	---##
1350	8,9	549%	---##
2200	1,5	24%	---##
<b>Suelo</b>			
250	-0,05	-3%	---#
650	-3,9	-47%	---#
1100	-12,7	-64%	---#
1350	-7,4	-29%	---#
2200	4,8	29%	0,15
<b>Total</b>			
250	39,1	648%	1,22
650	48,7	291%	1,52
1100	57,4	165%	1,80
1350	43,3	54%	1,36
2200	-294,1	-66%	---#

\* no se registraron DLG en la vegetación natural pareada

# el contenido de C de la plantación fue menor a la de la vegetación que reemplazó, por lo que no hubo acumulación en los nuevos ecosistemas

## no se calculó el incremento anual dado que el tiempo de residencia no es de 32 y no se tiene el dato preciso



**Figura 5.3** Impacto de las plantaciones de pino sobre el contenido de C a lo largo del gradiente de precipitaciones. En el panel (a) los valores positivos (barras negras) indican un incremento y los negativos (barra blanca) una reducción de C en las plantaciones respecto a la vegetación natural. El cambio relativo se calculó como:  $[(C \text{ total plantación} - C \text{ total vegetación natural}) / C \text{ total vegetación natural}]$ . El C total es la suma del C de la biomasa, detritos y suelo superficial. En el panel (b) se indica la contribución relativa de los compartimentos evaluados al incremento o reducción de C.

## Discusión

A lo largo del gradiente evaluado el contenido de C de las plantaciones de pino aumentó al aumentar las precipitaciones (Tabla 5.3, Fig. 5.1a y 5.2b), pero el tipo de ecosistema que las plantaciones de *P. ponderosa* reemplazó definió el impacto absoluto y relativo sobre el *secuestro*<sub>e</sub> de C (Fig. 5.3). Las plantaciones incrementaron el C de la biomasa y detritos entre los 250 y 1350 mm, y lo redujeron respecto al del bosque nativo de 2200 mm. En paralelo, a lo largo de todo el gradiente no se incrementó el contenido de COS (0-5 cm) de las plantaciones con respecto a de la vegetación natural. Estos resultados sugieren que además de las condiciones climáticas y el tipo de vegetación que se reemplaza, las características fisiológicas y biogeoquímicas de la especie introducida definen el potencial de los ecosistemas implantados de incrementar el *secuestro* de C (Díaz et al. 2009).

### *Impacto de las plantaciones sobre el contenido de carbono*

El reemplazo de la vegetación natural por plantaciones de pino modificó el contenido de C de los ecosistemas, y en línea con nuestra hipótesis, el impacto relativo sobre la ganancia de C fue máximo en el extremo seco y disminuyó al incrementarse las precipitaciones (Fig. 5.3). En particular, el impacto relativo de la plantación del sitio más seco sobre el incremento de C fue entre 3 y 5 veces mayor a la de las demás plantaciones. Esto podría deberse en parte a que reemplazó un sitio de muy baja cobertura (estepa), y además, a que posee una densidad de árboles mayor a la del resto de las plantaciones (debido a que no tuvo tratamiento silvícola) (Capítulo 2). El impacto absoluto fue similar entre los 250 y 1350 mm, el incremento de C de las plantaciones varió entre los 39 y 57 Mg ha<sup>-1</sup>. En el extremo húmedo (2200 mm) las plantaciones redujeron a la tercera parte el contenido de C con respecto a la del bosque nativo. Esta diferencia en la dirección del efecto refleja la importancia de la relación entre el clima y la vegetación, como también del control de ambos factores sobre el ciclo de C. A lo largo del gradiente se evidencia un umbral a partir del cual el reemplazo de los ecosistemas naturales por plantaciones reduce el contenido de C de los ecosistemas.

El incremento de C (39 y 48 Mg ha<sup>-1</sup>), y la tasa anual de acumulación (1,2 y 1,5 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, asumiendo flujos constantes durante todo el período) de los sitios de 250 y 650 mm de precipitación (Tabla 5.3) fueron similares a la de otras plantaciones de pino de sistemas semiáridos de Israel y Patagonia (Grünzweig et al. 2003; Laclau 2003; Nosoetto et al. 2006). Parte del incremento en Israel se asoció principalmente a cambios en el contenido de COS a 50 cm de profundidad, mientras en este estudio a nivel superficial, y en otros de la Patagonia en perfiles de 50 cm (Laclau 2003) y 200 cm (Nosoetto et al. 2006) de profundidad no se evidencian cambios en el contenido de COS debido a la plantación. Las ganancias de C de las plantaciones evaluadas se asociaron a una mayor biomasa y detritos, pero estos cambios en los compartimentos de C de la vegetación no se reflejaron en el contenido de COS superficial.

El contenido de C en la biomasa de raíces de las plantaciones fue mayor a la de los ecosistemas de estepa y matorral (Fig. 5.1b, Tabla 5.2). En el sitio de 1350 mm, mientras el contenido de C de la biomasa aérea de pino fue mayor, el de las raíces fue menor con respecto al bosque de *N. antarctica*. Este patrón observado sugiere que además del tipo de forma de vida que se reemplaza, las características particulares de una especie (por ejemplo la relación tallo:raíz) pueden determinar que los impactos de una plantación sobre los distintos compartimentos de C sean distintos. En líneas generales, los cambios observados en los sitios más secos del gradiente coinciden con los de otros trabajos en ecosistemas semiáridos, en donde el reemplazo de la vegetación herbácea y arbustiva por arbórea incrementa el *secuestro*<sub>e</sub> C de las raíces (Grünzweig et al. 2003; Laclau 2003; Nosoetto et al. 2006). Sin embargo, el incremento observado en dicho compartimento fue un orden de magnitud menor al incremento de C de la biomasa aérea, por lo que el *secuestro*<sub>e</sub> de C de las plantaciones a lo largo del gradiente evaluado se explica en gran medida por el incremento de la biomasa aérea (madera principalmente) (Fig. 5.3b).

### *Moduladores de los cambios en el contenido de C*

El agua actúa como un control regional del balance entre la PPNA y la descomposición de broza (Burke et al. 1989; Burke et al. 1991; Austin 2002), que a su vez se refleja en el contenido de detritos presente en el ecosistema (Schlesinger 1977).

La PPNA foliar de la vegetación natural y las plantaciones se incrementaron de manera similar a lo largo del gradiente (Capítulo 3), mientras la tasa de descomposición de broza de las plantaciones fue menor a la de la vegetación natural (Capítulo 4). Por ende, una lenta descomposición de la broza de pino (Gholz et al. 2000; Grünzweig et al. 2007) podría explicar la mayor acumulación de detritos de las plantaciones respecto a la de la vegetación natural. A la vez, una mayor producción de tejidos de C de dinámica lenta (madera) (Capítulo 3) generó el incremento aéreo de C de las plantaciones con respecto a los ecosistemas naturales (a excepción de lo observado en el sitio de 2200 mm de precipitación). Asociado a estos tejidos de dinámica lenta, hubo en las plantaciones un incremento de los detritos leñosos gruesos, que se asociaría al tratamiento silvícola (frecuencia e intensidad de las podas) que dichos ecosistemas pudieron haber tenido previo a la realización de este estudio (a excepción de la plantación de 250 mm que no tuvo tratamiento silvícola y presenta una baja cantidad de detritos).

La descomposición de broza representa una de las principales entradas de C a la matriz del suelo (Schlesinger 1977), y cambios en la calidad de la broza pueden afectar la tasa de descomposición, mientras cambios en la cantidad pueden afectar la acumulación de COS (Halliday et al. 2003). Nuestros resultados sugieren que en las plantaciones, y en el corto plazo, habría una gran acumulación de detritos en la superficie del suelo debido a una descomposición más lenta de la broza de pino respecto a la de los ecosistemas naturales que reemplazaron. Al quedar el C retenido en los detritos por un tiempo mayor, se retrasaría su incorporación a la matriz del suelo (Quideau et al. 2001). Por otro lado, a largo plazo y en un estado de equilibrio con respecto al COS, una mayor proporción de los detritos de las plantaciones estarían incorporados en la matriz del suelo. En esta situación, el contenido de COS de las plantaciones podría ser mayor al de los ecosistemas naturales. Sin embargo, debido a que las plantaciones forestales son sistemas que suelen recibir tratamiento silvícola, es posible que estos nuevos ecosistemas (y los distintos compartimentos que lo integran, como la biomasa, los detritos y el suelo) no alcancen el equilibrio en el mismo sentido que los ecosistemas naturales (Berthrong et al. 2009).

### *Impactos de las plantaciones sobre el COS*

En este estudio las plantaciones en general presentaron una menor concentración de COS, pero a la vez, una mayor compactación de los suelos con respecto a los ecosistemas naturales. Como resultado de esto, el contenido de COS (0-5 cm suelo mineral) fue similar entre ambos tipos de ecosistemas (Fig. 5.2b). Sin embargo, vale la pena considerar que debido a la compactación observada en las plantaciones, podría haber una sobrestimación en algunos de los valores de COS registrados (Piñeiro et al. 2009; Wen-Jie et al. 2011). Por otro lado, la concentración de COS hasta 30 y 90 cm de profundidad sugiere que no habría aumentos en el contenido de COS bajo plantaciones si se considerara todo el perfil evaluado (Capítulo 2). Estimar la densidad aparente de dichos estratos permitiría probar esta suposición.

Varios estudios han mostrado resultados contradictorios sobre la capacidad de las plantaciones forestales de incrementar el contenido de COS. En particular las plantaciones de pino no siguen un único patrón. Mientras el reemplazo de pastizales semiáridos a subhúmedos no modifica el contenido de COS (Guo y Gifford 2002; Davis et al. 2007), lo disminuye a mayores niveles de precipitación (>1100 mm) (Scott et al. 1999; Guo y Gifford 2002; Farley et al. 2004). Y en particular, en regiones semiáridas de Israel plantaciones de edad similar a las de este estudio aumentaron el contenido de

COS (Grünzweig et al. 2003; 2007), pero la misma especie introducida en España no tuvo un impacto (Goberna et al. 2007). En China, plantaciones de pino redujeron el contenido de COS (Zhao et al. 2007), mientras plantaciones de *P. ponderosa* en Patagonia, como ya fue mencionado, no lo modificaron (Laclau 2003; Noretto et al. 2006). Por ende, si bien el protocolo de Kyoto promueve las forestaciones en tierras que no han contenido bosques por al menos un período de 50 años (Watson et al. 2000; IPCC 2007), siendo las regiones semiáridas potenciales ecosistemas a forestar (Grünzweig et al. 2003; Lal 2004), dicha restricción pareciera no ser condición suficiente para lograr un *secuestro<sub>e</sub>* de C.

Los cambios en el contenido de COS entre ecosistemas pareados presentaron una relación idiosincrática con las precipitaciones (Fig. 5.3b), y si bien no evidenciamos un cambio neto debido a la introducción de plantaciones de pino a lo largo del gradiente, las mayores diferencias se manifestaron en los sitios intermedios. En las plantaciones se redujo el contenido de COS, respecto del sitio pareado de vegetación natural, aunque no lo suficiente como para eclipsar o invalidar el *secuestro<sub>e</sub>* de C de la biomasa y detritos (Tabla 5.5). Las diferencias en el sotobosque entre plantaciones, en particular la falta del estrato herbáceo en las plantaciones de los sitios intermedios podría explicar en parte el menor contenido de COS de las plantaciones. Los pastos presentan una mayor proporción de sus raíces en superficie respecto de la de los árboles y arbustos (Jackson et al. 1996) y la simulación de ecosistemas con distinta configuración de árboles y pastos en el paisaje sugiere que la distribución de raíces de los pastos afectan el contenido de COS (Daly et al. 2000). En este sentido, la pérdida de este estrato al introducir una plantación podría reducir el contenido de COS de los nuevos ecosistemas (Guo y Gifford 2002; Guo et al. 2005). Como rasgo único dentro de las plantaciones evaluadas a lo largo del gradiente, la plantación del extremo húmedo tiene un sotobosque compuesto principalmente por especies herbáceas (Tabla 5.3). Si bien no podemos probar la causalidad, encontramos que el contenido de COS fue similar a la del bosque natural (Fig. 5.2b), lo que podría sugerir un mayor aporte de C al suelo a través de la descomposición de las raíces herbáceas.

### *Vulnerabilidad y tiempo de residencia del carbono en los ecosistemas*

El *secuestro<sub>e</sub>* de C implica un balance positivo de C con respecto a una situación original, como por ejemplo un contenido de C mayor en una plantación forestal que en el ecosistema que reemplaza (IPCC 2007). Pero también es necesario que el C se deposite en un compartimento de dinámica lenta y seguro (Grace 2004; Díaz et al. 2009), que aseguraría un tiempo de residencia del C mayor y un menor riesgo de pérdida ante un eventual disturbio. El compartimento de C que cumple con ambas condiciones es el suelo (Amundson 2001; De Deyn et al. 2008; Chapin et al. 2009) por lo que el éxito de las estrategias de mitigación de las emisiones de CO<sub>2</sub> radicaría principalmente en incrementar dicho compartimento (Schulze et al. 2002; Grace 2004). En este capítulo demostramos que el *secuestro<sub>e</sub>* de las plantaciones de pino varía a lo largo de un gradiente de precipitaciones en función de las precipitaciones y la vegetación que reemplaza. Un rasgo común de todas las plantaciones fue que el *secuestro<sub>e</sub>* de C estuvo asociado a un incremento del C de la biomasa, mientras no evidenciamos cambios significativos en el contenido de COS. Varios factores influyen sobre la capacidad de *secuestro<sub>e</sub>* de C de los suelos (Paul et al. 2002; Anderson et al. 2011) y nuestros resultados a lo largo de un gradiente amplio de precipitaciones sugieren que en 32 años, la capacidad de las plantaciones de pino de incorporar C al

suelo es limitado, independiente del clima, tipo de suelo y vegetación que reemplazan. Compromisos fisiológicos y biogeoquímicos de la vegetación introducida parecen determinar en gran medida la capacidad de los ecosistemas de incrementar el secuestro de C (Díaz et al. 2009).

En síntesis, las plantaciones de *P. ponderosa* mostraron tener una gran capacidad de fijar CO<sub>2</sub> e inmovilizarlo en la madera y detritos, pero ambos son reservorios transitorios de C (Grünzweig et al. 2007), con un grado de vulnerabilidad mayor al del suelo y que pueden perderse ante disturbios naturales (fuegos y tormenta) y antrópicos (cosechas) (Jackson et al. 2002; Noretto et al. 2006; Canadell y Raupach 2008). Las plantaciones forestales se proponen en general como una manera de “ganar” tiempo mientras se desarrollan y se aplican nuevas tecnologías que reemplacen el uso de combustible fósil (Vitousek 1991, Houghton 2007). En línea con esto, sin bien las plantaciones de pino evaluadas tendrían un papel menor como estrategia de mitigación de la emisiones de CO<sub>2</sub>, tienen un gran impacto sobre el balance de C de los ecosistemas que reemplazan y que varía en sentido y magnitud a lo largo del gradiente evaluado.



**Capítulo 6**  
**Síntesis y Discusión general**



En esta tesis evaluamos la importancia de las precipitaciones y la vegetación sobre el ciclo de carbono (C) a lo largo de un gradiente espacial en el NO de la Patagonia. Para realizar esta evaluación, nos basamos en la teoría de los factores de estado propuesto por Jenny (1941; 1980). De los cinco factores que determinan el funcionamiento de los ecosistemas (biota, tiempo, roca madre, clima y relieve), exploramos los efectos de cambios simultáneos en el clima y la vegetación, a lo largo de un gradiente natural de precipitaciones y de composición florística y formas de vida en la Patagonia argentina. Gracias a la presencia de plantaciones de pino a lo largo del gradiente, las cuales representan una comunidad con estructura, cobertura y composición vegetal constante, pudimos evaluar también el efecto de las precipitaciones independiente de los cambios naturales de la vegetación (efectos desacoplados). El diseño experimental permitió no sólo evaluar los efectos de la homogenización de la biota sobre patrones y procesos de los ecosistemas, sino a la vez, evaluar la eficiencia de las plantaciones forestales como estrategia de mitigación de las emisiones de CO<sub>2</sub>, a través de incrementar el contenido de C de los ecosistemas.

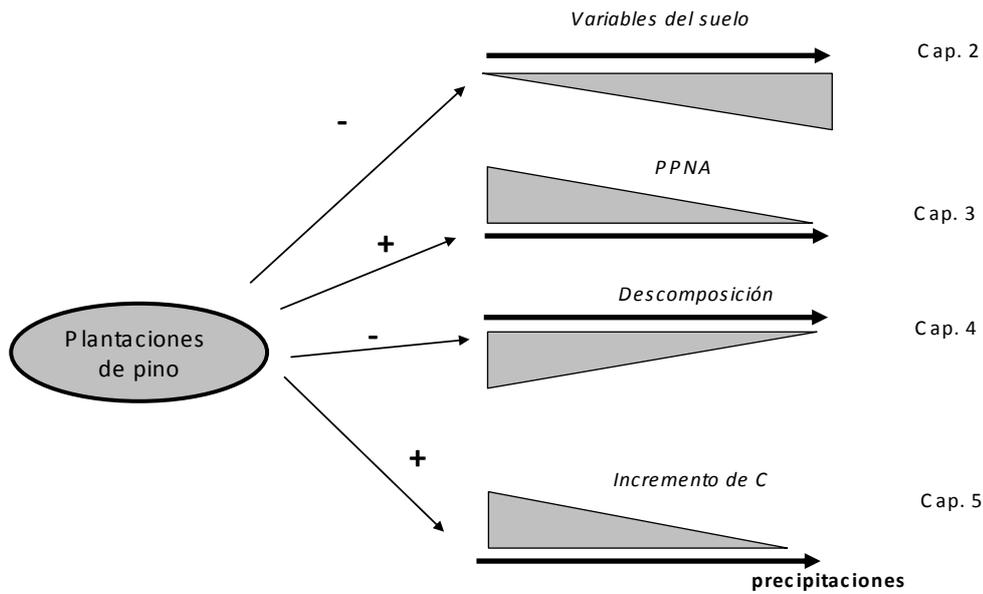
A continuación se presentan los principales resultados de cada capítulo de manera esquemática y se realiza una integración de los mismos agrupados en tres ejes temáticos: a) controles sobre los patrones y los procesos vinculados al ciclo de C, b) impactos de las plantaciones sobre el balance de C “foliar”<sup>\*</sup> e c) incremento de C de las plantaciones forestales. Finalmente se detallan algunas contribuciones originales de la tesis e implicancias de sus resultados, perspectivas futuras y palabras finales.

## Principales resultados de la tesis

Los principales cambios observados como consecuencia de la introducción de plantaciones forestales a lo largo de un gradiente de precipitaciones en la Patagonia se sintetizan en la Figura 6.1. Los ecosistemas naturales y las plantaciones presentaron diferencias en algunas de las variables del suelo analizadas. En general las diferencias entre ecosistemas pareados se incrementaron con las precipitaciones y los valores de estas variables fueron más bajos en las plantaciones que en la vegetación natural pareada (lo que en la Figura 6.1. se expresa como un signo -) (Capítulo 2). Los ecosistemas naturales y las plantaciones también presentaron diferencias en los flujos de entrada y salida de C analizados. A lo largo del gradiente los mayores impactos de las plantaciones sobre la productividad (Capítulo 3) y sobre la descomposición (Capítulo 4) se evidenciaron en los sitios de menor precipitación. En el primer caso aumentó (+) y en el segundo disminuyó (-) con las plantaciones. Finalmente, el incremento relativo de C que produjeron las plantaciones al reemplazar los ecosistemas naturales fue mayor hacia los sitios de menor precipitación (Capítulo 5), mientras el incremento absoluto en los intermedios (no se muestra en la figura). Estos resultados indican que el impacto de las plantaciones sobre algunos aspectos del ciclo de C depende del clima y la vegetación que se reemplaza. Los sitios más secos del gradiente fueron en términos relativos los más impactados.

---

<sup>\*</sup>El término balance de C “foliar” hace referencia a la comparación entre la productividad foliar (o de hojas, capítulo 3) y la descomposición de broza (sólo broza foliar, capítulo 4). De esta manera se diferencia del balance total de C, que incluiría la comparación de todos los flujos de entrada y salida de C del ecosistema.



**Figura 6.1** Principales impactos (relativos) de las plantaciones a lo largo del gradiente de precipitaciones. El símbolo (+) indica que la variable medida aumentó y el (-) que disminuyó en la plantaciones con respecto a los ecosistemas reemplazados. La dirección del cambio a lo largo del gradiente lo indica el grosor del triángulo. Notar que los cambios no están graficados en escala.

### *Controles sobre los patrones y los procesos vinculados al ciclo de carbono*

A lo largo del gradiente natural de precipitaciones evaluado, observamos cambios importantes en la cobertura y en la composición florística y las formas de vida de la vegetación. Estos cambios concuerdan con los patrones descritos en otros gradientes patagónicos, que abarcan un rango de precipitaciones entre 125-750 mm (Austin y Sala 2002) y entre 137- 372mm y 800-2500 mm (Bertiller et al. 2006). A lo largo del gradiente también encontramos cambios importantes en variables vinculadas a los ciclos biogeoquímicos de los suelos (% de carbono orgánico, biomasa microbiana y respiración potencial de los suelos), que se asociaron de manera positiva con las precipitaciones. Estos cambios concuerdan también con lo descrito para distintas regiones a lo largo de gradientes de precipitación. Por ejemplo el incremento en la concentración de COS con las precipitaciones es descrito por Bertiller et al. (2006) en estepas y bosques de la Patagonia y por Burke et al. (1991) y Amundson (2001) en pastizales de los EEUU. McCulley et al. (2005) describe un patrón de biomasa microbiana similar al encontrado en esta tesis en pastizales entre 345 y 835 mm, mientras Talmon et al. (2011) describe una relación positiva entre la respiración potencial y las precipitaciones en pastizales de Israel entre 90-780 mm de precipitación.

En las plantaciones de pino también encontramos una relación positiva entre algunas variables del suelo y las precipitaciones, pero con una respuesta más atenuada respecto del patrón descrito para la vegetación natural. Las variables biogeoquímicas del suelo asociadas a las plantaciones presentaron un rango menor de variación respecto de las de la vegetación natural a lo largo del gradiente y las diferencias entre sitios pareados aumentaron al incrementarse las precipitaciones. Estos resultados indican que los cambios en las variables medidas son más marcados en la vegetación natural que en las plantaciones, en las que sabemos que la cobertura, la composición florística y de formas de vida, como también la cantidad y calidad de la broza, se mantienen

constantes. Las precipitaciones (factor clima) efectivamente ejercen un doble control sobre los procesos (Aerts 1997), a través de la regulación de las tasas metabólicas de los procesos pero también, a través de la regulación de todas las variables de la vegetación. La homogenización de la biota (plantaciones de pino) parece alterar de manera notable la regulación de dichas variables y en consecuencia, la relación triangular clima-vegetación-procesos (Fig. 1.2). En este sentido, varios trabajos han sugerido que una simplificación en la cobertura y en la composición de las formas de vida de los ecosistemas puede afectar la funcionalidad y sustentabilidad de los ecosistemas en el corto y largo plazo (Schulze et al. 2002; Díaz et al. 2009). Algunos procesos de los ecosistemas, como la mineralización de nitrógeno y reciclado de C, están fuertemente asociados a la heterogeneidad espacial de la vegetación (Gonzalez-Polo y Austin 2009; Austin 2011) y a la calidad de los tejidos vegetales (Chapin y Eviner 2003; Díaz et al. 2004). En las plantaciones de pino estudiadas los cambios menos marcados en las variables del suelo analizadas responderían a una mayor similitud en la cantidad y calidad de la broza de pino.

La PPNA de los ecosistemas naturales aumentó a lo largo del gradiente espacial, como fue descrito previamente en otras regiones (por ej. Lieth 1975; Sala et al. 1988) como también en la región patagónica (Austin y Sala 2002, Jobbágy et al. 2002). La PPNA de las plantaciones también se asoció de manera positiva con las precipitaciones y fue mayor a la de la vegetación natural. Sin embargo, y a diferencia de lo encontrado para las variables del suelo, la sensibilidad (o pendiente) de la relación PPNA-precipitaciones fue similar entre los ecosistemas naturales y las plantaciones. Por ende, no encontramos evidencia suficiente que apoye la hipótesis que:

*I. A lo largo de un gradiente espacial de precipitaciones la estructura de la vegetación modula la respuesta o sensibilidad de la PPNA a los cambios en la disponibilidad de agua (Capítulo 3).*

Es decir, las diferencias estructurales de la vegetación natural por un lado y las similitudes de las plantaciones por el otro (factor biota) parecen tener un papel menor al de las precipitaciones (factor clima) en modular la respuesta de la PPNA a lo largo del gradiente espacial evaluado.

Diferencias en el uso de los nutrientes, de la precipitación o la radiación por las distintas especies del gradiente podrían haber modulado la respuesta de ambos tipos de ecosistemas a los cambios en las precipitaciones y haber enmascarado posibles respuestas diferenciales asociadas a la estructura (Burke et al. 1997). Por ejemplo, la mayoría de las especies arbóreas forman asociaciones con hongos ectomicorrízicos (Hobbie et al. 2006), lo que podría resultar en un uso más eficiente del nitrógeno (Read 1991; Van Der Heijden et al. 2008) y una ventaja frente a los sistemas no leñosos (en particular respecto a los pastos y arbustos que no establecen este tipo de asociaciones). Este mecanismo es propuesto por Grünzweig et al. (2007) para explicar la mayor productividad de las plantaciones forestales introducidas en Israel. Por otro lado, un uso más eficiente de la precipitación propone Noretto et al (2006) para explicar la mayor PPNA de las plantaciones introducidas en la estepa patagónica.

Vale la pena destacar algunas limitaciones metodológicas asociadas al uso de modelos alométricos para la estimación de la PPNA. La calidad de sitio puede afectar el crecimiento de las especies arbóreas (Peri et al. 2006). Las ecuaciones alométricas basadas únicamente en el DAP no contemplan la calidad de sitio, por lo que las

estimaciones de la PPNA de algunas de las especies arbóreas evaluadas podrían tener cierto grado de incertidumbre. Por otro lado, la utilización de los modelos por fuera del rango de aplicación sugerido (rango de la variable independiente, en este caso el DAP), también podría afectar las estimaciones realizadas (Laclau 2006).

Las diferencias entre la descomposición de broza de los ecosistemas naturales y las plantaciones indican por un lado que las precipitaciones son un control importante de la descomposición, en concordancia con los modelos tradicionales de descomposición (Meentemeyer 1978). Pero también estas diferencias indican que la actividad biótica, y otros factores que cambian en simultáneo con las precipitaciones (Burke et al. 1997), determinan la descomposición de broza de los ecosistemas naturales evaluados. Es decir, las precipitaciones efectivamente ejercen un doble control sobre el proceso de descomposición acorde al modelo de Aerts (1997). La combinación de distintas calidades de broza, la actividad biótica (que aumenta hacia los sitios húmedos) y los efectos abióticos como la fotodegradación (que disminuye hacia los sitios húmedos al aumentar la cobertura de la vegetación) generan tasas de descomposición variables a lo largo del gradiente de vegetación natural. Estos factores eclipsan en parte los efectos directos de las precipitaciones (McCulley et al. 2005), que se evidencian en las plantaciones cuando todas las demás variables se mantienen constantes. Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis que sugería que:

*II. La vegetación determina el impacto relativo de los factores bióticos y abióticos que a lo largo de un gradiente de precipitaciones afectan la descomposición de broza (Capítulo 4).*

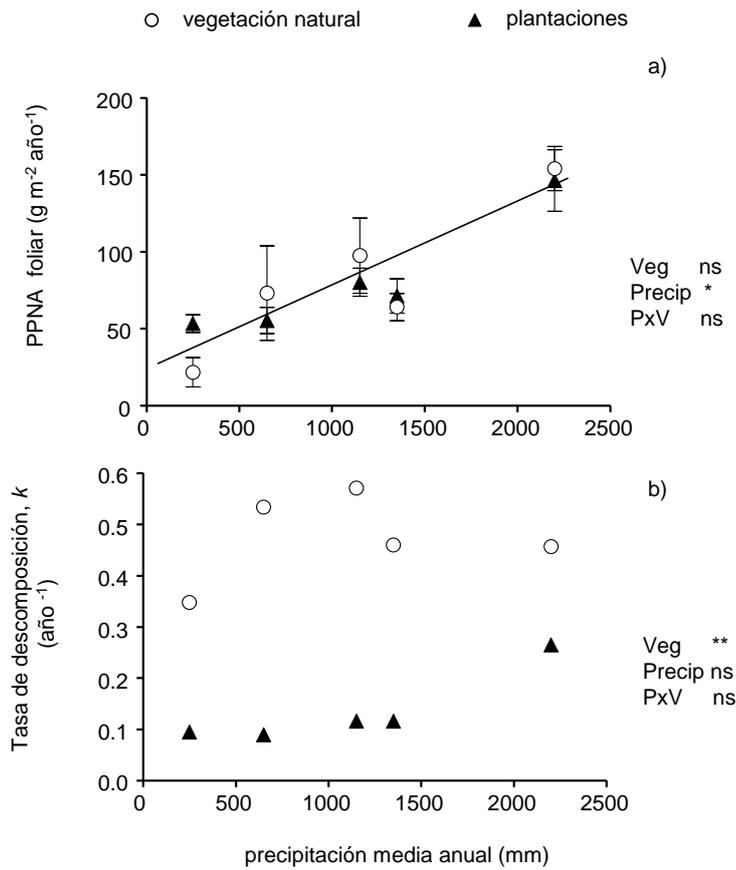
Las plantaciones redujeron la descomposición a través de cambios biofísicos, y a la vez, a través de la calidad de su broza. Esto concuerda con otros estudios, ya sea a lo largo de un gradiente climático amplio (desde la tundra a bosques tropicales) (Gholz et al. 2000) como en ecosistemas semiáridos (Grünzweig et al. 2007), en donde se evidencia que la broza de pino es de lenta descomposición.

En general los cambios en el uso de la tierra tienen un impacto inmediato sobre la riqueza y composición de las especies vegetales (Hooper et al. 2005). En este sentido, la introducción de pinos en la Patagonia tiene un impacto inmediato sobre los ecosistemas a través de alterar la vegetación original. Pero además, los resultados obtenidos sugieren que se alteran otros controles (además de la vegetación) que determinan el funcionamiento de los ecosistemas. A lo largo de un gradiente de precipitaciones las plantaciones de pino generaron cambios sobre algunas variables asociadas al ciclo de C en distintos sentido, dirección e intensidad (Fig. 6.1). El clima, la vegetación que se reemplaza, la identidad de la especie introducida y su interacción determinan el impacto de los cambios en el uso de la tierra sobre los reservorios de C de los ecosistemas. Todos estos factores se deberían evaluar si queremos intentar predecir los impactos futuros de este tipo de cambio sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

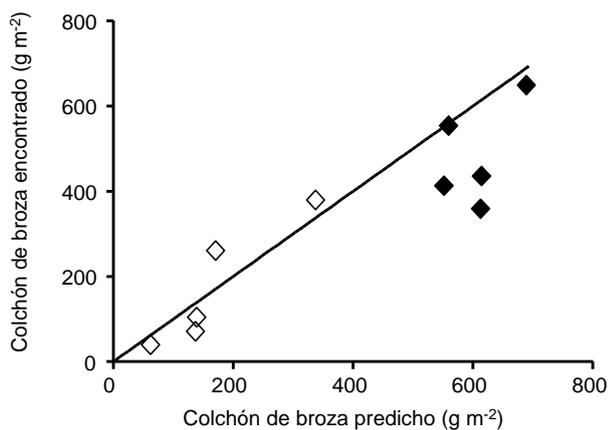
### *Impactos de las plantaciones de pino sobre el balance de carbono*

En condiciones de equilibrio, el balance entre la PPN y la descomposición de la materia orgánica determina el contenido de C de los ecosistemas a largo plazo (Chapin et al. 2002). De manera similar, el contenido de detritos finos de los ecosistemas refleja el balance de la PPNA foliar y la descomposición de la broza (Schlesinger 1997). Los cambios en el uso de la tierra alteran el estado de equilibrio de los ecosistemas y el balance de C, como resultado de cambios en la productividad, en la descomposición o en ambos. En esta tesis, demostramos que las plantaciones aumentaron el contenido de detritos de los ecosistemas a lo largo del gradiente (Capítulo 5). A la vez, a través de las estimaciones simultáneas de la PPNA foliar y la descomposición de broza en ambos tipos de ecosistemas (Capítulos 3 y 4) identificamos que el aumento de los detritos finos (hojas) estuvo asociado principalmente a una menor descomposición de la broza. A lo largo de un gradiente natural de precipitaciones, las plantaciones no impactaron sobre la PPNA foliar de los ecosistemas, pero si redujeron significativamente la descomposición (Fig. 6.2).

El contenido de detritos de los ecosistemas se puede estimar de dos maneras distintas. Una manera es a través de cuantificaciones directas en el campo (ver Capítulo 5). La otra, a través de plantear un balance de masas entre la PPNA y la tasa de descomposición (Schlesinger 1997):  $\text{Detritos} = \text{PPNA} / k$ . Dicho cociente asume que en condiciones de equilibrio, la descomposición anual es igual a la entrada de material vegetal fresco, por lo que los detritos permanecen constantes en el tiempo. En nuestro caso el valor de  $k$  representó la tasa a la que se descompone la broza fresca durante dos años. Dado que a medida que avanza la descomposición la calidad de la broza cambia, las tasas de descomposición suelen disminuir (Swift et al. 1979). Por ende, los valores de  $k$  obtenidos permiten modelar la primera capa o primer colchón de detritos del suelo, a la que hemos denominado broza (Capítulo 5). La cuantificación directa del colchón de broza en el campo no difirió del estimado a partir de plantear un balance de masas, aunque vale la pena destacar que para la mayoría de las plantaciones, la cantidad de detritos encontrado fue menor a lo predicho por el modelo (Fig. 6.3). Esta comparación sugiere que el mayor contenido de detritos de las plantaciones con respecto a los ecosistemas que remplazaron se explicaría en gran medida por los retrasos en la descomposición de la broza.



**Figura 6.2** Efectos diferenciales de las precipitaciones y la vegetación sobre la productividad y la descomposición de broza. La PPNA foliar de ambos ecosistemas se asoció de manera positiva con las precipitaciones y el tipo de vegetación (natural y plantaciones) no modificó la respuesta. En cambio la descomposición difirió entre tipos de vegetación. Las comparaciones se realizaron con los valores promedio de cada sitio y mediante un análisis de covarianza, ANCOVA (se evaluó el efecto de la vegetación, considerando a las precipitaciones como covariable).



**Figura 6.3** Comparación entre el colchón de broza medida a campo y el predicho o modelado a partir de los flujos de entrada y salida de C. La línea representa la relación 1:1 entre la broza medida en el campo y la modelada. Los símbolos blancos hacen referencia a los detritos de los ecosistemas naturales y los negros al de las plantaciones. Las estimación directa y la modelada no difirieron entre sí ( $T_{1,10} = 2,02$ ,  $P = 0,07$ ).

### *Incremento de carbono de las plantaciones forestales*

Las plantaciones de pino en Patagonia han sido introducidas con objetivos distintos al del secuestro de C (Licata et al. 2008), sin embargo resultan una situación ideal para evaluar la capacidad de las plantaciones forestales de incrementar el secuestro de C en un amplio rango de condiciones climáticas. Las plantaciones que reemplazaron ecosistemas naturales en un gradiente de precipitaciones anuales de 250 a 1350 mm, incrementaron el contenido de C aéreo de los ecosistemas, a través de una mayor producción de tejidos leñosos y una mayor acumulación de detritos. Las plantaciones también habrían aumentado el C de la biomasa radical entre los 250 y 1100 mm. Sin embargo estos cambios en la biomasa de las plantaciones no se reflejaron en aumentos en el contenido de COS de los primeros centímetros de suelo (0-5 cm). Incluso las estimaciones realizadas a mayor profundidad (30 y 90 cm, Capítulo 2 y 5) sugieren que no habría incrementos en el contenido de C edáfico en las plantaciones. Por otro lado, cuando el sistema natural reemplazado fue el bosque mixto de *Nothofagus* spp. el cambio representó para el ecosistema una pérdida de C de 294 Mg ha<sup>-1</sup>, es decir una pérdida superior a las ganancias alcanzadas por el reemplazo de los sitios de estepa, matorral y bosque abierto por las otras cuatro plantaciones en conjunto. La biomasa de la plantación contigua al bosque maduro de *Nothofagus* fue un tercio de la de dicho bosque. Estos resultados muestran que los bosques primarios representan un gran reservorio de C y la explotación de los mismos generaría pérdidas sustanciales de C, que difícilmente puedan ser sustituidas con una plantación forestal (Harmon et al. 1990; Vitousek 1991; Schulze et al. 2002). Si bien las plantaciones pueden tener una mayor tasa de acumulación de C que los bosques, su tiempo de permanencia en el sistema suele no ser lo suficientemente prolongado (debido a que se lo cosecha) para lograr que su biomasa equipare a la del bosque primario.

La comparación directa de las plantaciones con la vegetación que se reemplaza permite conocer el incremento o secuestro efectivo de C, ya que la plantación más productiva no necesariamente almacenará más C que la vegetación que reemplaza. En esta tesis demostramos, por un lado, que en términos relativos, el impacto de las plantaciones sobre el contenido de C fue máximo al reemplazar la vegetación de los sitios más áridos. Pero también, en términos absolutos, el mayor impacto se manifestó en los sitios intermedios. Los resultados apoyan la hipótesis que postulaba que:

*III. El incremento o secuestro efectivo de C de las plantaciones forestales varía en función de las precipitaciones y la forma de vida de la vegetación que reemplazan (Capítulo 5).*

Como ya se mencionó, a lo largo del gradiente de precipitaciones evaluado mientras la PPNA aumentó de manera lineal, la descomposición no tuvo una relación con las precipitaciones. En línea a lo sugerido por Austin (2002), la disponibilidad de agua y la vegetación natural parecen tener efectos diferenciales sobre la productividad y la descomposición a lo largo de un gradiente de precipitaciones. Dichos patrones explicarían entonces que los impactos relativos y absolutos de las plantaciones difieran a lo largo del gradiente. Estos resultados sugieren que la eficiencia de las plantaciones forestales de incrementar el contenido de C depende en gran medida del contexto climático y la vegetación natural que se reemplaza. A lo largo del gradiente, los ecosistemas más secos fueron los más impactados en relación a las entradas, las salidas y el balance de C, pero en términos de compensación de las emisiones de CO<sub>2</sub>

atmosférico, la plantación en un sitio de precipitación intermedia ejercería una mayor remoción, ya que el incremento absoluto de C tendió a ser mayor.

Las plantaciones incrementaron el contenido de C de la biomasa (aérea y subterránea) con respecto a los ecosistemas de estepa y matorral. Sin embargo, el hecho de no encontrar aumentos en el contenido de COS en las plantaciones forestales le adjudica a este tipo de estrategias de secuestro de C un grado alto de vulnerabilidad. La biomasa y los detritos son una medida de la cantidad de C almacenado en un determinado momento, pero no son buenos indicadores de tiempo de residencia del C en el ecosistema (Catovsky et al. 2002). En particular, la biomasa aérea y los detritos se consideran reservorios transitorios de C porque son vulnerables a perderse ante disturbios naturales (fuegos y brotes de plagas) y antrópicos (cosechas) (Cannell 1999; Jackson et al. 2002; Berthrong et al. 2009). Por ende, muchos autores sostienen que el potencial real de secuestrar C de los ecosistemas radica en incrementar el contenido de C en compartimentos estables y de larga duración como el suelo (Grace 2004). Los resultados obtenidos sugieren que la introducción de plantaciones forestales de *P. ponderosa* en la región patagónica como estrategia de secuestro de C a largo plazo, presentaría bastante incertidumbre.

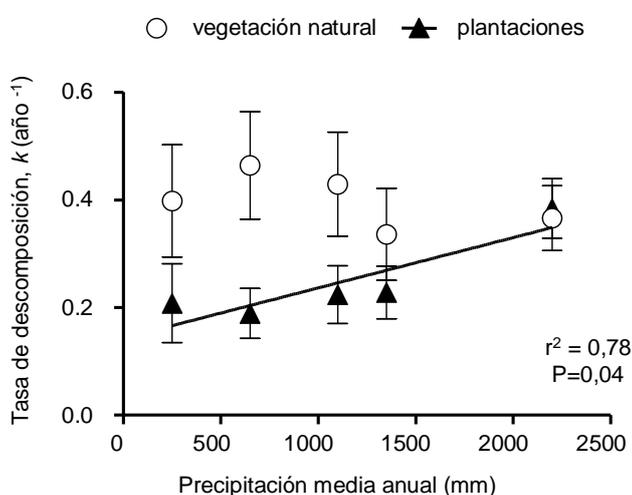
## **Contribuciones originales de la tesis**

### *Diseño experimental*

La utilización de gradientes naturales es una herramienta valiosa para identificar los patrones y mecanismos que determinan el funcionamiento de los ecosistemas (Jenny 1980; Vitousek y Matson 1991). Algunos estudios en Patagonia han evaluado los efectos de las precipitación sobre los ciclos biogeoquímicos (Buamscha et al. 1998; Mazzarino et al. 1998; Austin y Sala 2002; Bertiller et al. 2006). En esta tesis hemos explorado de manera simultánea los controles de las precipitaciones y la vegetación sobre la PPNA y la descomposición de broza a lo largo de un gradiente amplio de precipitaciones. De esta manera evidenciamos respuestas distintas de ambos flujos a los aumentos en la disponibilidad de agua (Austin 2002). Un experimento natural de plantaciones de pino nos permitió identificar algunos mecanismos a través de los cuales la respuesta de ambos flujos era distinta. La elección de los sitios de estudio fue rigurosa, ya que para evaluar y entender el control de las precipitaciones y la vegetación era necesario mantener constantes otras variables que podrían diferir a lo largo del gradiente y entre sitios pareados. A lo largo del gradiente espacial, el principal factor de cambio fueron las precipitaciones, mientras que la temperatura y la altitud fueron similares entre los sitios. A la vez las plantaciones fueron similares en la composición de especies y de formas de vida, de modo que el diseño permitió desacoplar los efectos de los cambios en la estructura de la vegetación de los cambios en las precipitaciones. Las parcelas experimentales instaladas en este experimento y su mantenimiento en el tiempo podrían resultar sitios óptimos para futuras investigaciones vinculadas a los controles bióticos y abióticos sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

### Contribuciones al conocimiento de los controles bióticos y abióticos de la descomposición de broza

Varios estudios han identificado que la descomposición de broza en regiones semiáridas es mayor a la predicha por los modelos globales de descomposición de broza (Steinberger et al. 1990; Adair et al. 2008; Vanderbilt et al. 2008; Brandt et al. 2009; Austin 2011), que se basan en la disponibilidad de agua y la calidad de la broza (Meentemeyer 1978; Gholz et al. 2000). Mientras en las plantaciones de pino las tasas de descomposición de todas las brozas aumentaron con las precipitaciones a lo largo del gradiente (control biótico), en los ecosistemas naturales no hubo relación (Fig. 6.4). En los ecosistemas naturales con menor cobertura la descomposición de la broza fue mayor a la predicha por la disponibilidad de agua. Si bien no podemos probar la causalidad, estos resultados aportan evidencia suficiente sobre la importancia de la radiación solar (control abiótico) sobre la degradación de la materia orgánica en ecosistemas de baja cobertura (Vivanco y Austin 2006, Austin 2011).



**Figura 6.4** Tasas de descomposición ( $k$ ,  $\text{año}^{-1}$ ) de brozas a lo largo del gradiente de precipitaciones en ambos tipos de ecosistemas. Los símbolos son promedios de los distintos tipos de broza puestas a descomponer en cada sitio ( $n = 5-7$ )  $\pm$  un error estándar.

### Evaluación del secuestro de carbono en distintos tipos de ecosistemas

Varios trabajos han explorado el potencial de secuestro de C de las plantaciones forestales y en particular en ecosistemas semiáridos las plantaciones incrementan el contenido de C en la madera y suelos (Grünzweig et al. 2003; 2007) o sólo en la madera (Laclau 2003; Noretto et al. 2006). El contenido de C de los suelos en general disminuye si se reemplazan pastizales y bosques (ecosistemas de mayor precipitación). En esta tesis pudimos evaluar el impacto de una misma especie, *P. ponderosa*, en un rango amplio de ecosistemas y de manera simultánea evaluamos algunos reservorios de C y los flujos que los determinaban. Para un rango amplio de ecosistemas, podemos concluir que por un lado, la vegetación original y la disponibilidad de agua determinan las ganancias de C de los ecosistemas implantados y por el otro, que la propia identidad y atributos de la especie introducida imponen restricciones acerca del potencial secuestro de C en los suelos (Díaz et al. 2009).

## Significado e implicancias de los resultados

### *Implicancias en la remoción de CO<sub>2</sub> de los ecosistemas terrestres*

Dentro del marco regulatorio del protocolo de Kyoto y en una situación hipotética, entre las plantaciones evaluadas en esta tesis, las 2 plantaciones de los sitios secos podrían ser utilizadas como créditos de C, dado que han sido introducidas en áreas que no contenían árboles (IPCC 2007). Según nuestras estimaciones estas plantaciones secuestraron entre 39 y 49 Mg ha<sup>-1</sup> en la biomasa aérea, raíces y detritos en 32 años. A modo de ejercicio, los valores encontrados permiten hacer una estimación de la remoción de C atmosférico que realizarían las plantaciones forestales de Patagonia anualmente, y compararlo con las emisiones netas de C generadas por otras actividades. Si bien estas plantaciones no han sido introducidas con el objetivo de secuestrar C, podemos utilizarlas como modelo para tratar de comprender en qué medida los sistemas biológicos implantados pueden contribuir a la reducción del CO<sub>2</sub> atmosférico. Por ejemplo, la remoción anual de unas 70.000 ha forestadas de la Patagonia, que es lo actualmente implantado según Schlichter y Laclau (1998) sería de 0,0001 Pg de C (Pg = 1 x 10<sup>15</sup> g) (asumiendo similares tasas y edad de las plantaciones y que todas han reemplazado sistemas herbáceos y arbustivos, de modo que puedan ser contabilizadas como créditos de C). Comparativamente, durante estos mismos 30 años (1978 – 2008), la deforestación del Amazonas ha emitido anualmente entre 0,1 y 0,3 Pg de C (Houghton et al. 2000) (Tabla 6.1). La conversión de praderas a cultivo de los EEUU (DeLuca y Zabinski 2011) presenta una tasa de emisión de C similar a la de la deforestación del Amazonas, mientras la quema de combustible fósil mundial emite anualmente 7,2 Pg de C (Canadell et al. 2007) (Tabla 6.1). Las emisiones nacionales de C varían entre 0,003 y 0,036 Pg según el sector y en total se emiten 0,065 Pg de C (Tabla 6.2). Las emisiones de CO<sub>2</sub> y la mayor concentración de dicho gas en la atmósfera representan un problema global, y este tipo de comparaciones realizadas indican que los sistemas biológicos tendrían un rol menor en amortiguar dichas emisiones y mitigar el cambio climático (DeLuca y Zabinski 2011). Posiblemente por esta razón, el Protocolo de Kyoto admite sólo un 5% de mitigación de los compromisos de reducción de emisiones a partir de lo que se conoce como Mecanismos de Desarrollo Limpio (en donde se incluye a la forestación). En este sentido, las plantaciones forestales se proponen como una estrategia a corto plazo, en donde de alguna manera se intenta comprar tiempo mientras se desarrollan nuevas tecnologías menos emisoras (Vitousek 1991).

**Tabla 6.1** Emisiones anuales de C por diversas actividades (Pg de C, donde Pg = 1 x 10<sup>15</sup> g). Se indica el período en que se realizó la estimación.

Deforestación del Amazonas (1978-2008)	0,1 - 0,3 <sup>1</sup>
Conversión de praderas a cultivo en los EEUU (1870-1900)	0,02 - 0,2 <sup>2</sup>
Quema de combustible fósil (emisiones globales) (2000-2005)	7,2 <sup>3</sup>

<sup>1</sup> Houghton et al 2000

<sup>2</sup> DeLuca y Zabinski 2011

<sup>3</sup> Canadell et al 2007

**Tabla 6.2** Inventario de emisiones anuales de C (Pg) de la Argentina durante el año 2000.

Energía	0,036
Procesos Industriales	0,003
Agricultura	0,034
Desechos	0,004
Cambios en el uso de la tierra*	-0,012

\*el valor negativo denota que dicha actividad absorbió más C del que emitió (sumidero de C)

*Fuente:* Inventario de Gases de Efecto Invernadero de la República Argentina (Fundación-Bariloche 2005)

### *Incertidumbres sobre el destino final de carbono*

Se ha sugerido que las plantaciones forestales tienen una gran capacidad de incrementar los reservorios de C de la biomasa, principalmente cuando reemplazan ecosistemas no leñosos (Grünzweig et al. 2003; Laclau 2003; Noretto et al. 2006). Sin embargo esta tesis, en conjunto con otros trabajos (Guo y Gifford 2002; Jackson et al. 2002; Paul et al. 2002; Laclau 2003; Noretto et al. 2006), demuestran que dichos incrementos no se reflejan en el contenido de COS debido a múltiples factores. Uno de los principales mecanismos que modulan la acumulación de C en los suelos con las forestaciones es la descomposición de la broza (Quideau et al. 2001; Farley et al. 2005). En esta tesis demostramos que la descomposición de la broza de las plantaciones es menor a la de los ecosistemas naturales, lo que parece generar, en el corto plazo (al menos 30 años), un mayor tiempo de residencia del C en los detritos y retrasos en la incorporación de dicho C en la matriz del suelo. Alternativamente, cambios en la cantidad y actividad de las raíces de pino podrían compensar las menores entradas aéreas de C. Las raíces de pino suelen tener una vida media mayor a la de la vegetación que reemplaza (Post y Kwon 2000; Guo y Gifford 2002), lo que pudo haber estabilizado en parte, el contenido de COS de las plantaciones.

### **Perspectivas futuras**

Los resultados encontrados en esta tesis nos ayudan a comprender un poco mejor los posibles impactos de los cambios en el uso de la tierra sobre el balance de C aéreo. Sin embargo, aún tenemos muchas incertidumbres sobre el impacto de estos cambios sobre los procesos subterráneos. Por ejemplo, los retrasos en la descomposición de la broza de pino no parecen repercutir sobre el contenido de COS de los primeros cm del suelo (Quideau et al. 2001). Es decir que en el corto plazo (30 años), hubiéramos esperado un menor contenido de COS en las plantaciones debido a que el aporte de C proveniente de los detritos parece ser menor. Por ende, explorar la dinámica de raíces (productividad y descomposición) y su biomasa, tanto la de los ecosistemas naturales como la de plantaciones, permitiría comprender los impactos de las plantaciones sobre el balance de C subterráneo y entender los vínculos entre los procesos de degradación de materia orgánica que ocurren sobre el suelo con los que ocurren bajo el suelo (Wardle 2004; Bardgett et al. 2005). Una hipótesis a poner a prueba sería:

*Las plantaciones forestales modifican el contenido de COS a través de cambios en la cantidad y calidad de sus raíces.*

Una mayor biomasa radical de las plantaciones con respecto a los sistemas herbáceos y arbustivos que reemplazan (Laclau 2003; Nosetto et al. 2006), pero de dinámica más lenta (menor descomposición), con respecto a las raíces de pastos y especies arbóreas latifoliadas (Silver y Miya 2001), podrían compensar en parte las menores entradas de C aéreo. Por otro lado un muestreo a mayor profundidad (mayor a 1 m), tanto de raíces como de suelo, ayudaría a comprender el impacto de las plantaciones sobre los procesos subterráneos, que parecen estar desacoplados de los aéreos (Pollierer et al. 2007).

Entre los cinco pares de sitios evaluados, Meliquina, que es el sitio de 1100 mm de precipitación, presentó varios rasgos particulares a destacar. Por un lado, la mayor descomposición de los sitios de vegetación natural fue en dicho punto. Suponemos que allí convergen dos factores importantes que controlan la descomposición de broza: el canopeo de la vegetación es abierto, lo que favorece la llegada de la radiación solar sobre la superficie del suelo, y a la vez, las condiciones de humedad de este sitio no serían una restricción para la actividad biótica (Austin 2011). Estos dos factores podrían estar actuando en forma sinérgica. Una hipótesis a poner a prueba sería:

*La degradación fotoquímica de la broza favorece la colonización microbiana y descomposición biótica.*

Esperaríamos entonces que la mayor descomposición de la broza evaluada en este sitio fuera producto de los efectos combinados de la fotodegradación y la actividad biótica. Algunos trabajos han comenzado a explorar la relación entre la fotodegradación y la descomposición biótica y los resultados hasta el momento han sido diversos y parecen depender de la calidad de la broza y de las condiciones climáticas (Gallo et al. 2006; Brandt et al. 2010; Smith et al. 2010).

Por otro lado, en este punto del gradiente, las plantaciones presentaron el mayor secuestro de C y a la vez, las mayores diferencias en el COS. El hecho de carecer de réplicas de los sitios en cada uno de los puntos del gradiente no nos ha permitido hacer inferencias estadísticas sobre las diferencias observadas entre cada par de sitios. Por ende, establecer nuevos sitios de matorral y plantaciones en dicho punto de gradiente nos permitiría evaluar el impacto de las plantaciones sobre el COS. La región del ecotono, ente los 600 y 1000 mm de precipitación media anual, y que incluye el valle de Meliquina, presenta la mayor superficie cubierta con plantaciones de pino de la Patagonia (Schlichter y Laclau 1998). Nuestros resultados sugieren que allí el COS disminuiría debido a la plantación, por lo que incorporar áreas de muestreo y explorar los cambios en el COS ayudaría a la toma de decisiones sobre la capacidad de secuestro de C en dicha región.

Algunos trabajos han sugerido que el impacto sobre el COS varía con la edad de la plantación (Guo y Gifford 2002; Paul et al. 2002), por lo que incorporar un gradiente de edades permitiría evaluar si el contenido de COS de las plantaciones evaluadas refleja la impronta de la vegetación original o si hubo cambios sobre el COS (en ambos sentidos, aumentos y reducciones) y que en 30 años parecen compensarse.

Los tratamientos silviculturales pueden conservar e incrementar el contenido de C de los bosques (Dixon et al. 1994; McKinley et al. 2011). En este sentido, se podría evaluar de que manera distintos tratamientos de poda y raleo afectan la incorporación del C de la broza y los detritos leñosos al suelo mineral. Por otro lado, los bosques y la

plantaciones proveen de otros servicios ecosistémicos además de los del secuestro de C (Díaz et al 2009). El desarrollo de sistemas silvopastoriles en base a *P. ponderosa* y pastizales naturales (Caballé et al. 2007) podría resultar de un beneficio económico y social para la región patagónica.

Finalmente, otras tesis actualmente en desarrollo en el grupo de investigación en el que se realizó esta tesis evalúan el impacto de las plantaciones de pino sobre la biota de y sobre el suelo. En particular se están evaluando los cambios en la relación hongo: bacterias, la actividad enzimática y fauna del suelo asociados a la introducción de pinos. El objetivo radica en entender de qué manera las plantaciones impactan sobre los grupos funcionales de las comunidades del suelo, lo que podría repercutir sobre el reciclado de C y materia orgánica del suelo. En simultáneo otra tesis compara el ciclado de nitrógeno de los ecosistemas naturales y plantaciones, como también los vínculos con hongos micorrícicos. Diferencias en el uso y ciclado de N podrían explicar en parte el patrón de PPNA de los ecosistemas naturales y plantaciones anteriormente descripto.

## Palabras finales

El aumento en la concentración de CO<sub>2</sub> como resultado de la quema de combustible fósil y la deforestación es una de las principales causas del cambio climático (Vitousek 1994). Las distintas estrategias asociadas a la forestación, manejo y conservación de los bosques se debaten en la actualidad con el objetivo de mitigar temporalmente dicho cambio global (Canadell y Raupach 2008). La introducción de plantaciones es una de ellas, pero la misma ha generado muchas voces a favor y contra (Schulze et al. 2002). Mientras varios trabajos encuentran efectos positivos de la forestación sobre el secuestro de C (Grünzweig et al. 2003; Lal 2004), trabajos recientes han identificado potenciales impactos negativos sobre el clima (Bonan 2008; Jackson et al. 2008; Anderson et al. 2011). Los árboles disminuyen el albedo y absorben más energía que la vegetación que reemplaza, lo que podría aumentar la temperatura del aire a escala local y regional. Alternativamente, independiente del secuestro, las plantaciones forestales pueden proveer de beneficios económicos para la región (Grünzweig et al. 2007) y la utilización de la madera de dichos sistemas contribuiría a reducir la deforestación de los bosques naturales (Smith 2002). Sin embargo los impactos negativos sobre los servicios de los ecosistemas y la diversidad son notables en algunos casos (Farley et al. 2005; Jackson et al. 2005; Díaz et al. 2009). Por otro lado, otras estrategias como reducir las emisiones de CO<sub>2</sub> producto de la deforestación y degradación de los bosques (REDD: Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation) podrían contribuir a la mitigación del cambio climático (Bonan 2008). Si bien esta estrategia tendría un potencial de compensación de emisiones chico, los beneficios para la biodiversidad podrían ser muchos (SCBD 2009). En síntesis, las evidencias a favor y en contra generan un gran debate sobre la introducción de plantaciones forestales y esta tesis muestra que en un amplio rango de ecosistemas, la remoción de C atmosférico de las plantaciones forestales y su acumulación en los suelos en la región patagónica es limitada. En 30 años, compromisos fisiológicos y biogeoquímicos de la especie introducida parecen dirigir el C removido hacia reservorios transitorios de C (Díaz et al. 2009), que si bien representan una ganancia para el ecosistema, son reservorios vulnerables y su permanencia a largo plazo en el ecosistema resulta incierta.



## Bibliografía

- Aber JD, Melillo JM (1991) *Terrestrial Ecosystems*. Saunders College Publishing, Philadelphia
- Adair EC et al. (2008) Simple three pool model accurately describes patterns of long term litter decomposition in diverse climates. *Global Change Biology* 14:2636-2660
- Aerts R (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79:439-449
- Alvarez R, Lavado RS (1998) Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina. *Geoderma* 83:127-141
- Amundson R (2001) The carbon budget in soils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 29:535-562
- Amundson R, Jenny H (1997) On a state factor model of ecosystems. *BioScience* 47:536-543
- Anderson RG et al. (2011) Biophysical considerations in forestry for climate protection. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:174-182
- Araujo PI, Yadhjian L, Austin AT (2012) Do soil organisms affect aboveground litter decomposition in the semiarid Patagonian steppe, Argentina? *Oecologia* 168:221-230
- Austin AT (2002) Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. *Ecology* 83:328-338
- Austin AT (2011) Has water limited our imagination for aridland biogeochemistry? *Trends in Ecology & Evolution* 26:229-235
- Austin AT, Araujo PI, Leva PE (2009) Interaction of position, litter type, and water pulses on decomposition of grasses from the semiarid Patagonian steppe. *Ecology* 90:2642-2647
- Austin AT, Ballaré CL (2010) Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *PNAS* 107:4618-4622
- Austin AT, Sala OE (2002) Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13:351-360
- Austin AT, Sala OE, Jackson RB (2006) Inhibition of nitrification alters carbon turnover in the Patagonian steppe. *Ecosystems* 9:1257-1265
- Austin AT, Vitousek PM (1998) Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawaii. *Oecologia* 113:519-529
- Austin AT, Vitousek PM (2000) Precipitation, decomposition, and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* on Hawaii. *Journal of Ecology* 88:129-138
- Austin AT, Vivanco L (2006) Plant litter decomposition in semi-arid ecosystems controlled by photodegradation. *Nature* 442:555-558
- Austin AT et al. (2004) Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141:221-235
- Bahamonde H, Peri P, Martínez Pastur G, Lencinas M (2009) Variaciones microclimáticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en dos Clases de Sitio en Patagonia Sur. In: *Actas Primer Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*. Ediciones INTA., Posadas, Misiones, 14 al 16 de Mayo 2009, pp 289-296
- Bai Y et al. (2008) Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology* 89:2140-2153

- Bardgett RD, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK (2005) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 20:634-641
- Barroetaveña C, Cázares E, Rajchenberg M (2007) Ectomycorrhizal fungi associated with ponderosa pine and Douglas-fir: a comparison of species richness in native western North American forests and Patagonian plantations from Argentina. *Mycorrhiza* 17:355-373
- Barros V, V. H. Cordon, C. L. Moyano, R. J. Mendez, J. C. Forquera, Pizzio. O (1983) Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. Primera Contribución. Centro Nacional Patagónico (CONICET) - Universidad Nacional del Comahue Dirección de Bosques y Praderas (Río Negro) - Secretaría de Estado del Copade (Neuquén) - Departamento Provincial de Aguas (Río Negro).
- Bazzaz FA (1990) The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:167-196
- Bechtold WA, Zarnoch SJ (1999) Field methods and data processing techniques associated with mapped inventory plots. *USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-12:421-424*
- Berg B et al. (1993) Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry* 20:127-159
- 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
- Berthrong ST, Piñeiro G, Jobbágy EG, Jackson RB (2012) Soil C and N changes with afforestation of grasslands across gradients of precipitation and plantation age. *Ecological Applications* 22:76-86
- Bertiller MB et al. (2006) Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecologia* 148:612-624
- Binkley CS (1999) Ecosystem management and plantation forestry: new directions in British Columbia. *New Forests* 18:75-88
- Binkley D, Giardina C (1998) Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42:89-106
- Binkley D, Stape JL, Ryan MG, Barnard HR, Fownes J (2002) Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems* 5:58-67
- Bonan GB (2008) Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 320:1444-1449
- Brandt L, JY K, Michunas D (2007) Effects of ultraviolet radiation on litter decomposition depend on precipitation and litter chemistry in a shortgrass steppe ecosystem. *Global Change Biology* 13:2193-2205
- Brandt L, King J, Hobbie S, Milchunas D, Sinsabaugh R (2010) The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient. *Ecosystems*:1-17
- Brandt LA, Bohnet C, King JY (2009) Photochemically induced carbon dioxide production as a mechanism for carbon loss from plant litter in arid ecosystems. *J Geophys Res* 114:G02004
- Broquen P, Candal F, Falbo G, Girardin JL, Pellegrini V (2005) Impacto del *Pinus ponderosa* sobre la acidificación de los suelos de la transición bosque- estepa, SO del Neuquen, Argentina. *Bosque (Valdivia)* 26:63-74

- Broquen P, Candan F, Falbo G, Apcarian A (2002) Efecto del *Pinus ponderosa* Dougl. sobre la reacción del suelo en el Sudoeste del Neuquén, Argentina. *Bosque* 23:47-60
- Broquen P, Falbo G, Apcarián A, Candan F, Girardin J, Pellegrini V (2003) Relaciones entre las forestaciones, la erosión del suelo y la potencialidad productiva en la transición bosque-estepa (Andinopatagonia, Argentina). *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* 12:99-110
- Buamscha G, Gobbi M, Mazzarino M, Laos F (1998) Indicators of nitrogen conservation in *Austrocedrus chilensis* forests along a moisture gradient in Argentina. *Forest ecology and management* 112:253-261
- 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, T. G. F. Kittel, W. K. Lauenroth, P. Snook, C. M. Yonker, Parton WJ (1991) Regional analysis of the central Great Plains. *BioScience* 41:685-692
- Burke IC, Yonker CM, Parton WJ, Cole CV, Flach K, Schimel DS 1989 Texture, climate, and cultivation effects on soil organic matter content in US grassland soils. *Soil Sci Soc Am J* 53:800-805
- Caballé G, Fernández ME, Gyenge J, T S (2007) Factibilidad biológica de desarrollo de sistemas silvopastoriles en base a pino ponderosa y pastizales naturales. In: *EcoForestar 2007. Primera Reunión sobre Forestación en la Patagonia.*, p 321
- Canadell JG, Raupach MR (2008) Managing forests for climate change mitigation. *Science* 320:1456
- Candan F, Broquen P, Pellegrini V (2006) Cambios en el sotobosque asociados al reemplazo de la vegetación natural por *Pinus ponderosa* Dougl. con diferentes manejos (SO de Neuquén, Argentina). *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales* 15:50-65
- Canfield R (1941) Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39:388-394
- Cannell MGR (1999) Environmental impacts of forest monocultures: water use, acidification, wildlife conservation, and carbon storage. *New Forests* 17:239-262
- Catovsky S, Bradford MA, Hector A (2002) Biodiversity and ecosystem productivity: implications for carbon storage. *Oikos* 97:443-448
- Coleman DC, Crossley DA (1996) *Fundamentals of soil ecology*. Academic Press, New York, USA
- Collins SL et al. (2008) Pulse dynamics and microbial processes in aridland ecosystems. *Journal of Ecology* 96:413-420
- Corley J, Sackmann P, Rusch V, Bettinelli J, Paritsis J (2006) Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *Forest ecology and management* 222:162-166
- Cornelissen JHC et al. (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191-200
- Cornwell WK et al. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide *Ecology Letters* 11:1065-1071
- Coûteaux MM, Bottner P, Berg B (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10:63-66
- Chapin F, Eviner V (2003) Biogeochemistry of terrestrial net primary production. *Treatise on Geochemistry* 8:215-247

- Chapin FS (2003) Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany* 91:455-463
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (2002) Terrestrial decomposition. In: Springer-Verlag (ed) *Principles of terrestrial Ecosystem Ecology*, vol Cap. 6 New York, USA
- Chapin FS, McFarland J, McGuire AD, Euskirchen ES, Ruess RW, Kielland K (2009) The changing global carbon cycle: linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. *Journal of Ecology* 97:840-850
- Chapin FS et al. (1997) Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science* 177:500-504
- Daly C, D. Bachelet, J.M. Lenihan, R. P. Neilson, W. Parton, Ojima D (2000) Dynamic simulation of tree–grass interactions for global change studies. *Ecological Applications* 10:449–469
- Davis M, Nordmeyer A, Henley D, Watt M (2007) Ecosystem carbon accretion 10 years after afforestation of depleted subhumid grassland planted with three densities of *Pinus Nigra*. *Global Change Biology* 13:1414-1422
- De Deyn GB, Cornelissen JHC, D. Bardgett R (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11:516–531
- deCatanzaro J, Kimmins J (1985) Changes in the weight and nutrient composition of litter fall in three forest ecosystem types on coastal British Columbia. *Canadian journal of botany* 63:1046-1056
- Del Grosso S et al. (2008) Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature. *Ecology* 89:2117-2126
- Del Valle H (1998) Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral* 8:103-123
- DeLuca TH, Zabinski CA (2011) Prairie ecosystems and the carbon problem. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:407-413
- Dezzoti A, Sbrancia R, Rodriguez-Arias M, Roat D, Parisi A (2003) Regeneración de un bosque mixto de *Nothofagus* (*Nothofagaceae*) después de una corta selectiva. *Revista chilena de historia natural* 76:591-602
- Díaz S, Hector A, Wardle DA (2009) Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1:55-60
- Díaz S et al. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304
- Dirks I, Navon Y, Kanas D, Dumbur R, Grünzweig JM (2010) Atmospheric water vapor as driver of litter decomposition in Mediterranean shrubland and grassland during rainless seasons. *Global Change Biology* 16:2799–2812
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, Solomon AM, Trexler MC, Wisniewski J (1994) Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science* 263:185-190
- Dube F, Zagal E, Stolpe N, Espinosa M (2009) The influence of land-use change on the organic carbon distribution and microbial respiration in a volcanic soil of the Chilean Patagonia. *Forest ecology and management* 257:1695-1704
- Epstein H, Lauenroth W, Burke I, Coffin D (1996) Ecological responses of dominant grasses along two climatic gradients in the Great Plains of the United States. *Journal of Vegetation Science* 7:777-788
- Epstein H, Lauenroth W, Burke I, Coffin D (1997) Productivity patterns of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> functional types in the US Great Plains. *Ecology* 78:722-731
- Epstein HE, I.C. Burke, Lauenroth WK (2002) Regional patterns of decomposition and primary production rates in the U.S. Great Plains. *Ecology Letters* 83:320-327

- Etchevehere P, Dimitri M (1972) Los suelos de la región andinopatagónica. Dimitri, M. La región de los bosques andino-patagónicos, Sinopsis general. Buenos Aires: Colección Científica del INTA:83-95
- Eviner VT, Chapin FS (2003) Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:455-485
- Fang J, Chen A, Changhui P, Shuqing Z, Longjun C (2001) Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science* 292:2320-2322
- Farley KA, Jobbágy EG, Jackson RB (2005) Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology* 11:1565 - 1576
- Farley KA, Kelly EF, Hofstede RGM (2004) Soil Organic Carbon and Water Retention after Conversion of Grasslands to Pine Plantations in the Ecuadorian Andes. *Ecosystems* 7:729-739
- Fernández ME, Gyenge J (2009) Testing Binkley's hypothesis about the interaction of individual tree water use efficiency and growth efficiency with dominance patterns in open and close canopy stands. *Forest ecology and management* 257:1859-1865
- Fernández ME, Rusch VE, Gyenge JE, Schlichter TM (2005) La heterogeneidad de la vegetación en plantaciones forestales del NO de la Patagonia. In: Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM, Paruelo JM (eds) La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. un homenaje a Rolando JC León. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. Argentina
- Ferrer JA, Irrisarri JA (1990) Atlas de suelos de la República Argentina. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD 85/019. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Centro de Investigaciones de Recursos Naturales
- Fierer N, Allen AS, Schimel JP, Holden PA (2003) Controls on microbial CO<sub>2</sub> production: a comparison of surface and subsurface soil horizons. *Global Change Biology* 9:1322-1332
- Fierer N, Strickland MS, Liptzin D, Bradford MA, Cleveland CC (2009) Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters* 12:1238-1249
- Flombaum P, Sala OE (2007) A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *Journal of Arid Environments* 69:352 -358
- Foley JA et al. (2005) Global consequences of land use. *Science* 309:570-574
- Funes MC et al. (2006) Diagnóstico del estado de conservación de la biodiversidad en el Parque Nacional Lanín: su viabilidad de protección en el largo plazo. Informe final. . Parque Nacional Lanín, San Martín de los Andes, Neuquén.282 pp.
- Gallo ME, Porrás-Alfaro A, Odenbach KJ, Sinsabaugh RL (2009) Photoacceleration of plant litter decomposition in an arid environment. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1433-1441
- Gallo ME, Sinsabaugh RL, Cabaniss SE (2006) The role of ultraviolet radiation in litter decomposition in arid ecosystems. *Applied Soil Ecology* 34:82-91
- Gayoso A (2001) Medición de la capacidad de captura de carbono en bosques nativos y plantaciones de Chile. In: Taller Secuestro de Carbono. Mérida, Venezuela. Universidad Austral de Chile, p 22
- Gayoso J, Guerra J, Alarcón D (2002) Contenido de carbono y funciones de biomasa en especies nativas y exóticas. Valdivia (Chile): Universidad Austral de Chile, Proyecto medición de la capacidad de captura de carbono en bosques de Chile y promoción en el mercado mundial. Informe Final, Documento:53

- Gholz HL, Wedin D, Smitherman SM, Harmon ME, Parton WJ (2000) Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* 6:751-765
- Gibbon A et al. (2010) Ecosystem carbon storage across the grassland–forest transition in the high Andes of Manu National Park, Peru. *Ecosystems* 13:1097-1111
- Gill RA, Burke IC (1999) Ecosystem consequences of plant life form changes at three sites in the semiarid United States. *Oecologia* 121:551-563
- Goberna M, Sánchez J, Pascual JA, García C (2007) *Pinus halepensis* Mill. plantations did not restore organic carbon, microbial biomass and activity levels in a semi-arid Mediterranean soil. *Applied Soil Ecology* 36:107-115
- Gonda HE (1998) Height-Diameter and Volume Equations, Growth Intercept and Needle Length, Site Quality Indicators and Yield Equations for Young Ponderosa Pine Plantations in Neuquén, Patagonia, Argentina. . Tesis de Postgrado. Oregon State University, 198 pgs.
- Gonzalez-Polo M (2010) Efectos de la heterogeneidad espacial sobre las comunidades microbianas del suelo de ecosistemas naturales de Patagonia. Tesis de Doctorado. Facultad de Agronomía, UBA
- Gonzalez-Polo M, Austin AT (2009) Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biology & Biochemistry* 41:1348–1351
- González G, Seastedt TR (2001) Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology* 82:955-964
- Gonzalez P, Lara A, Gayoso J, Neira E, Romero P, Sotomayor L (2005) Comparison of Three Methods to Project Future Baseline Carbon Emissions in Temperate Rainforest, Curiñanco, Chile. In. *Nature Conservancy*, p 32
- Grace J (2004) Understanding and managing the global carbon cycle. *Journal of Ecology* 92:189-202
- Grünzweig J, Gelfand I, Yakir D (2007) Biogeochemical factors contributing to enhanced carbon storage following afforestation of a semi-arid shrubland. *Biogeosciences Discussions* 4:2111-2145
- Grünzweig JM, Lin T, Rotenberg E, Schwartz A, Yakir D (2003) Carbon sequestration in arid-land forest. *Global Change Biology* 9:791-799
- Guo L, Gifford R (2002) Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology* 8:345-360
- Guo LB, Halliday MJ, Siakimotu S.J.M., Gifford. RM 2005 Fine root production and litter inputs:its effects on soil carbon. *Plant and Soil* 272:1-10
- Gyenge J, Fernández M, Schlichter T (2010) Effect of stand density and pruning on growth of ponderosa pines in NW Patagonia, Argentina. *Agroforestry systems* 78:233-241
- Gyenge JE, Fernandez ME, Schlichter TM (2003) Water relations of ponderosa pines in Patagonia Argentina: implications for local water resources and individual growth. *Trees* 17:417 -423
- Gyenge JE, Fernández ME, Schlichter TM (2008) Are differences in productivity between native and exotic trees in NW Patagonia related to differences in hydraulic conductance? *Trees* 22:483-490
- Halliday JC, Tate KR, McMurtrie RE, Scott NA (2003) Mechanisms for changes in soil carbon storage with pasture to *Pinus radiata* land use change. *Global Change Biology* 9:1294-1308
- Hamadi Z, Stenberger Y, Kutiel P, Lavee H, Barness G (2000) Decomposition of *Avena sterilis* litter under arid conditions. *Journal of Arid Environments* 46:281-293

- Harmon ME (2001) Carbon sequestration in forests: addressing the scale question. *Journal of Forestry* 99:24-29
- Harmon ME, Ferrell WK, Franklin JF (1990) Effects on Carbon Storage of Conversion of Old-Growth Forests to Young Forests *Science* 247:699 - 702
- Harmon ME, Nadelhoffer KJ, Blair JM (1999) Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. In: Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P (eds) *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Oxford University Press, Oxford, pp 202-240
- Hättenschwiler S, Jørgensen HB (2010) Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98:754-763
- Heneghan L, Coleman DC, Zou X, Crossley DA, Haines BL (1999) Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: tropical-temperate comparisons of a single substrate. *Ecology* 80:1873-1882
- Henry HAL, Brizgys K, Field CB (2008) Litter decomposition in a California annual grassland: Interactions between photodegradation and litter layer thickness. *Ecosystems* 11:545-554
- Hobbie SE (1992) Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 7:336-339
- Hobbie SE (1996) Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66:503-522
- Hobbie SE et al. (2006) Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology* 87:2288-2297
- Hooper D et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35
- Houghton RA (2007) Balancing the global carbon budget. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 35:313-347
- Houghton RA, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van derLinden PJ, et al. (2001) *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In: Cambridge, UK/New York. Cambridge Univ. Press
- Houghton RA, J.L.Hackel, Lawrence KT (1999) The U.S. Carbon Budget: Contribution from Land-Use Change. *Science* 285:574-577
- Hurteau MD, Koch GW, Hungate BA (2008) Carbon protection and fire risk reduction: toward a full accounting of forest carbon offsets. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:493-498
- Huxman TE et al. (2004) Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature* 429:651-654
- IGBP Terrestrial Carbon Working Group (1998) *The Terrestrial Carbon Cycle: Implications for the Kyoto Protocol*. *Science* 280:1393 - 1394
- IPCC 2007 *Climate Change (2007) Synthesis Report*, Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jackson R, Canadell J, Ehleringer J, Mooney HA, Sala O, Schulze E (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389-411
- Jackson RB, Banner JL, Jobbágy EG, Pockman WT, Wall DH 2002 Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature* 418:623-626
- Jackson RB et al. (2005) Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science* 310:1944-1947

- Jackson RB et al. (2008) Protecting climate with forests. *Environmental Research Letters* 3:044006
- Jackson RB, Schlesinger WH (2004) Curbing the U.S. carbon deficit. *PNAS* 101:15827–15829
- Jenny H (1941) *Factors of Soil Formation.*, McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Jenny H (1980) *The Soil Resource: Origin and Behavior.* Springer-Verlag, New York, New York, USA
- Jobbágy EG, Noretto MD, Paruelo JM, Piñeiro G (2006) Las forestaciones rioplatenses y el agua. *Ciencia Hoy* 16:12-21
- Jobbágy EG, Paruelo JM, León RJC (1995) Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 5:47-53
- Jobbágy EG, Sala OE (2000) Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications* 10:541-549
- Jobbágy EG, Sala OE, Paruelo JM (2002) Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach. *Ecology* 83:307-319
- Kitzberger T, Veblen TT 1999 Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14:1-15
- Klemmedson J, Meier C, Campbell R (1985) Needle decomposition and nutrient release in ponderosa pine ecosystems. *Forest Science* 31:647-660
- Knapp AK, Smith MD (2001) Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science* 291:481
- Koning F et al. (2005) The ecological and economic potential of carbon sequestration in forests: examples from South America. *Ambio* 34:224-229
- Kowalski A et al. (2004) Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Global Change Biology* 10:1707–1723
- Laclau P (2003) Biomass and carbon sequestration of ponderosa pine plantations and native cypress forests in northwest Patagonia. *Forest ecology and management* 180:317-333
- Laclau P (2006) Fijación de carbono en ecosistemas boscosos y herbáceos del norte de la Patagonia. Tesis Doctoral. Universidad del Comahue, Bariloche. 371 págs
- Laclau P, Andenmatten E (2005) La calidad de sitio y el negocio forestal. *Idia XXI. Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario.* 5:230-232
- Laclau P et al. (1999) Rentabilidad de la Forestación con Coníferas en Patagonia. In: Informe Final Proyecto de Investigación (PIA) N°25, p 96
- Lal R 2004 Carbon sequestration in dryland ecosystems. *Environmental Management* 33:528-544
- Lantschner MV, Rusch V, Hayes JP (2011) Influences of pine plantations on small mammal assemblages of the Patagonian forest-steppe ecotone. *Mammalia* 75:249-255
- Lauenroth W, Sala OE (1992) Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications* 2:397-403
- Law B, Sun O, Campbell J, Van Tuyl S, Thornton P 2003 Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Global Change Biology* 9:510-524
- Le Houerou HN (1984) Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments* 7:213-247

- LeBauer DS, Treseder KK (2008) Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89:371-379
- Lee H, Rahn T, Throop H (2011) An accounting of C-based trace gas release during abiotic plant litter degradation. *Global Change Biology* DOI:10.1111/j.1365-2486.2011.02579.x
- Lencinas MV, Pastor GM, Cellini JM, Vukasovic R, Peri P, Fernandez MC (2002) Incorporación de la altura dominante y la clase de sitio a ecuaciones estándar de volumen para *Nothofagus antártica* (Forster f.) Oersted. *Bosque* 23:5-17
- León RJC, D. Bran, M. Collantes, Paruelo JM, A.Soriano (1998) Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144
- Licata JA, J.E.Gyenge, M.E.Fernandez, T.A.Schlichter, Bond BJ (2008) Increased water use by ponderosa pine plantations in northwestern Patagonia, Argentina compared with native forest vegetation. *Forest ecology and management* 255:753-764
- Lieth H (1975) Modeling the primary productivity of the world. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Marchelli P, Gallo L (1999) Annual and geographic variation in seed traits of Argentinean populations of southern beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. *Forest ecology and management* 121:239-250
- Marchesini VA, Sala OE, Austin AT (2009) Ecological consequences of a massive flowering event of bamboo (*Chusquea culeou*) in a temperate forest of Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 20:424-432
- Mazzarino M, Bertiller M, Schlichter T, Gobbi M (1998) Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecología Austral* 8:167-181
- McCulley RL, Ingrid C. Burke, Jim A. Nelson, William K. Lauenroth, Alan K. Knapp, Kelly EF 2005 Regional patterns in carbon cycling across the Great Plains of North America. *Ecosystems* 8:106–121
- McKinley DC et al. (2011) A synthesis of current knowledge on forests and carbon storage in the United States. *Ecological Applications* 21:1902–1924
- McNaughton SJ, Oesterheld M, Frank DA, Williams KJ (1989) Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341:142-144
- Meentemeyer V (1978) Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59:465-472
- Meier IC, Leuschner C (2010) Variation of soil and biomass carbon pools in beech forests across a precipitation gradient. *Global Change Biology* 16:1035-1045
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621-626
- Mercer J (1976) Glacial history of southernmost South America\* 1. *Quaternary Research* 6:125-166
- Merenson C (1992) Desarrollo Sustentable o Deforestación. Plan Forestal Argentino. Dirección de Recursos Forestales Nativos. Buenos Aires. In, p 55
- Mermoz M, Kitzberger T, Veblen TT (2005) Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forests and shrublands. *Ecology* 86:2705-2715
- Montenegro C, Gasparri I, Manghi E, Strada. M, Bono J, Parmuchi MG (2004) Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal. 2004. Informe sobre deforestación Argentina. Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable. Dirección de Bosques. Buenos Aires.8
- Moorhead D, Callaghan T (1994) Potential effects of increasing UV-B radiation on litter decay and site fertility. *Biology and Fertility of Soils* 18:19-26

- Moorhead DL, Reynolds JF (1989) Mechanisms of surface litter mass loss in the northern Chihuahuan desert: a reinterpretation. *Journal of Arid Environments* 16:157-163
- Muldavin EH, Moore DI, Collins SL, Wetherill KR, Lightfoot DC (2008) Aboveground net primary production dynamics in a northern Chihuahuan Desert ecosystem. *Oecologia* 155:123-132
- Murphy KL, Klopatek JM, Klopatek CC (1998) The Effects of Litter Quality and Climate on Decomposition along an Elevational Gradient. *Ecological Applications*:1061-1071
- Nosetto MD, Jobbagy 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
- Noy-Meir I (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-52
- Oades J 1988 The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry* 5:35-70
- Odum EP 1969 The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270
- Oesterheld M, Aguiar MR, Paruelo JM 1998 Ecosistemas patagónicos. *Ecología Austral* 8:75-84
- Oesterheld M, Loreti J, Semmartin M, Sala OE (2001) Inter-annual variation in primary production of a semi arid grassland related to previous year production. *Journal of Vegetation Science* 12:137-142
- Olson JS (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:332-331
- Orchard VA, Cook F (1983) Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 15:447-453
- Pan Y et al. (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333:988-993
- Paruelo JM, Beltrán A, Jobbágy EG, Sala OE, Golluscio RA (1998) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic process. *Ecología Austral* 8:85-101
- Paruelo JM, Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC (1997) ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology* 78:953-958
- Paruelo JM, Lauenroth WK, Burke IC, Sala OE (1999) Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems* 2:64-68
- Paruelo JM et al. (2010) Carbon stocks and fluxes in rangelands of the Rio de la Plata basin. *Rangeland Ecology & Management* 63:94-108
- Paruelo JM, Sala OE (1995) Water losses in the Patagonian steppe: A modeling approach. *Ecology* 76:510-520
- Paul K, Polglase P, Nyakuengama J, Khanna P (2002) Change in soil carbon following afforestation. *Forest ecology and management* 168:241-257
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21-30
- Pérez-Harguindeguy N et al. (2007) Direct and indirect effects of climate on decomposition in native ecosystems from central Argentina. *Austral Ecology* 32:749-757

- Pérez V (1983) Manual de propiedades físicas y mecánicas de las maderas chilenas. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile.
- Peri P, Gargaglione V, Martínez Pastur G (2006) Dynamics of above- and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia. *Forest ecology and management* 233:85–99
- Peri PL, Gargaglione V, Pastur GM (2008) Above-and belowground nutrients storage and biomass accumulation in marginal *Nothofagus antarctica* forests in Southern Patagonia. *Forest ecology and management* 255:2502-2511
- Peri PL, Gargaglione V, Pastur GM, Lencinas MV (2010) Carbon accumulation along a stand development sequence of *Nothofagus antarctica* forests across a gradient in site quality in Southern Patagonia. *Forest ecology and management* 260:229-237
- Piñeiro G, Paruelo JM, Jobbágy 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 Biogeochemical Cycles* 23:GB2003
- Post WM, Emanuel WR, Zinke PJ, Stangenberger AG (1982) Soil carbon pools and world life zones. *Nature* 298:156-159
- Post WM, Kwon KC (2000) Soil carbon sequestration and land use change: processes and potential. *Global Change Biology* 6:317-327
- Pollierer MM, Langel R, Körner C, Maraun M, Scheu S (2007) The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecology Letters* 10:729-736
- Powers JS et al. (2009) Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology* 97:801-811
- Prentice IC, Farquhar GD, Fasham M, et al. (2001) The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: *Climate Change 2001: the Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ et al.), pp. 183–237. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Prohaska F (1976) The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. *Climates of Central and South America* 12:13-112
- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E 2007 Plant traits relate to whole community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21:1016-1026
- Quideau SA, Chadwick OA, Trumbore SE, Johnson-Maynard JL, Graham RC, Anderson MA 2001 Vegetation control on soil organic matter dynamics. *Organic Geochemistry* 32:247-252
- Raffaele E, Schlichter TM (2001) Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositios en estepas del Noroeste patagónico. *Ecología austral* 10:151-158
- Raich JW, Schlesinger WH (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B:81-99
- Read DJ 1991 Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47:376-391
- Robertson GP, Coleman DC, C. S. Bledsoe, Sollins P (1999) *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Oxford University Press, Oxford
- Rosenzweig ML (1968) Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist* 102:67-74

- Ross D, Tate K, Scott N, Wilde R, Rodda N, Townsend J (2002) Afforestation of pastures with *Pinus radiata* influences soil carbon and nitrogen pools and mineralisation and microbial properties. *Australian journal of soil research* 40:1303-1318
- Rutledge S, Campbell DI, Baldocchi D, Schipper LA (2010) Photodegradation leads to increased CO<sub>2</sub> losses from terrestrial organic matter. *Global Change Biology* 16:3065-3074
- SAGPyA (1999) Secretaria de Agricultura Pesca y Alimentacion. Argentina investment opportunities in plantation forests. Buenos Aires. 208 pp
- Sala OE, W. J. Parton, L. A. Joyce, Lauenroth. WK (1988) Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69:40-45.
- SAyDS. (2006) Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Tercer informe nacional para la implementación de la convención de las Naciones Unidas de lucha contra la desertificación. Buenos Aires. 77
- SCBD (2009) Second Ad Hoc Technical Expert Group on Biodiversity and Climate Change. Connecting Biodiversity and Climate Change Mitigation and Adaptation: Report of the Second Ad Hoc Technical Expert Group on Biodiversity and Climate Change. Convention on Biological Diversity Technical Series No. 41. Montreal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity
- Scott NA, K.R. T, Ford-Roberson J, Giltrap DJ, Tattersall Smith C (1999) Soil carbon storage in plantation forests and pastures: land-use change implications. *Tellus* 51B:326-335
- Schaefer D, Steinberger Y, Whitford WG (1985) The failure of nitrogen and lignin control of decomposition in a North American desert. *Oecologia* 65:382-386
- Schimel DS et al. (2001) Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414:169-172
- Schimel DS et al. 2000 Contribution of Increasing CO<sub>2</sub> and Climate to Carbon Storage by Ecosystems in the United States. *Science* 287:2004-2006
- Schlesinger WH (1997) Biogeochemistry: an analysis of global change. Academic Press, San Diego
- Schlesinger WH et al. (1990) Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247:1043-1047
- Schlichter T, Laclau P (1998) Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral* 8:285-296
- Schulze ED (2005) Biological control of the terrestrial carbon sink. *Biogeosciences Discussions* 2:1283-1329
- Schulze ED et al. (1996) Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108:503-511
- Schulze ED, Valentini R, Sanz MJ 2002 The long way from Kyoto to Marrakesh: Implications of the Kyoto Protocol negotiations for global ecology. *Global Change Biology* 8:505-518
- Schuur EAG (2003) Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84:1165-1170
- Schwinning S, Sala OE (2004) Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141:211-220
- Sedjo RA, Botkin D (1997) Using forest plantations to spare natural forests. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development* 39:14-30
- Silver WL, Miya RK (2001) Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia* 129:407-419

- Sims P, Singh J (1978) The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology* 66:573-597
- Singh J, Gupta S (1977) Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot Rev* 43:449-528
- Smith J (2002) Afforestation and reforestation in the clean development mechanism of the Kyoto Protocol: implications for forests and forest people. *Int. J. Global Environmental Issues* 2:322-343
- Smith WK, Gao W, Steltzer H, Wallenstein MD, Tree R (2010) Moisture availability influences the effect of ultraviolet B radiation on leaf litter decomposition. *Global Change Biology* 16:484-495
- Sollins P, C. Glassman, E. A. Paul, C. Swanston, K. Lajtha, J. W. Heil and E.T. Elliott. (1999) Standard soil methods for long-term ecological research. Soil carbon and nitrogen pools and fractions. Pages 89-105 in P.G. Robertson, D.C. Coleman, C.S. Bledsoe and P. Sollins, editors. Oxford University Press, New York.
- Steinberger Y, Shmida A, Whitford WG (1990) Decomposition along a rainfall gradient in the Judean desert, Israel. *Oecologia* 82:322-324
- Sterner RW, Elser JJ (2002) Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton Univ Pr
- Strojan CL, Randall DC, Turner FB (1987) Relationship of leaf litter decomposition rates to rainfall in the Mojave Desert. *Ecology* 68:741-744
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press, Berkeley
- Talmon Y, Stenberg M, Grünzweig JM (2011) Impact of rainfall manipulations and biotic controls on soil respiration in Mediterranean and desert ecosystems along an aridity gradient. *Global Change Biology* 17:1108-1118
- Throop HL, Archer SR (2009) Resolving the dryland decomposition conundrum: some new perspectives on potential drivers. *Progress in Botany* 70:171-194
- Trumbore SE, Chadwick OA, Amundson R (1996) Rapid Exchange Between Soil Carbon and Atmospheric Carbon Dioxide Driven by Temperature Change. *Science* 272:393-396
- Van Der Heijden MGA, Bardgett RD, Van Straalen NM (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:296-310
- Van Soest PJ (1963) Use of detergents in analysis of fibrous feeds II: A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Agricultural Chemists* 46:829-835
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19:703-707
- Vanderbilt KL, White CS, Hopkins O, Craig JA (2008) Aboveground decomposition in arid environments: Results of a long-term study in central New Mexico. *Journal of Arid Environments* 72:696-709
- Veblen TT, Donoso C, Kitzberger T, Rebertus AJ (1996) Ecology of southern Chilean and Argentinean Nothofagus forests. In: Veblen T, Hill, R.S. & Read, J.M. Lenihan (ed) *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven, NJ, US., pp 293-353
- Veblen TT, Kitzberger T, Villalba R, Donnegan J (1999) Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69:47-67

- Veblen TT, Lorenz DC (1988) Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers* 78:93-111
- Verón SR, Paruelo JM, Sala OE, Lauenroth WK (2002) Environmental controls of primary production in agricultural systems of the Argentine Pampas. *Ecosystems* 5:625-635
- Vitousek PM (1991) Can planted forests counteract increasing atmospheric carbon dioxide? *Journal of Environmental Quality* 20:348-354
- Vitousek PM (1994) Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology* 75:1861-1876
- Vitousek PM, Matson PA (1991) Gradient analysis of ecosystems. In: Cole JJ, G. Lovett and S. Findlay (ed) *Comparative Analysis of Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Theories*. Springer-Verlag, pp 287-298
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277:494-499
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, Sanford RL (1994) Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 75:418-429
- Vitousek PM, Walker LR, Whiteaker LD, Mueller-Dombois D, Matson PA (1987) Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802-807
- Vivanco L, Austin AT (2008) Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96:727-736
- Vogt K (1991) Carbon budgets of temperate forest ecosystems. *Tree Physiology* 9:69-86
- Wardle DAB, Richard Klironomos, John; Setälä, Heikki; van der Putten, Wim; Wall, Diana (2004) Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304:1629-1633
- Watson RT, Noble IR, Verardo DJ, Bolin B, Dokken DJ (2000) *Land Use, Land-use Change, and Forestry*, Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge edn. Cambridge University Press
- Webb W, Szarek S, Lauenroth W, Kinerson R, Milton S (1978) Primary Productivity and Water Use in Native Forest, Grassland, and Desert Ecosystems. *Ecology* 59:1239-1247
- Webb WL, Lauenroth WK, Szarek SR, Kinerson RS (1983) Primary production and abiotic controls in forests, grasslands, and desert ecosystems in the United States. *Ecology* 64:134-151
- Wen-Jie W et al. (2011) Changes in soil organic carbon, nitrogen, pH and bulk density with the development of larch (*Larix gmelinii*) plantations in China. *Global Change Biology*
- Whitford WG et al. (1981) Exceptions to the AET Model: Deserts and Clear-Cut Forest. *Ecology* 62:275-277
- Whitford WG et al. (1986) Rainfall and decomposition in the Chihuahuan desert. *Oecologia* 68:512-515
- Wider RK, Lang GE (1982) A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63:1636-1642
- Yahdjian L, Sala OE (2006) Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology* 87:952-962

- Yahdjian L, Sala OE, Austin AT (2006) Differential controls of water input on litter decomposition and nitrogen dynamics in the Patagonian steppe. *Ecosystems* 9:128-141
- Yang Y, Fang J, Ma W, Wang W (2008) Relationship between variability in aboveground net primary production and precipitation in global grasslands. *Geophys Res Lett* 35:L23710
- Zhao Q, D. H. Zeng, D. K. Lee, X. Y. He, Z. P. Fan, Jin YH (2007) Effects of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* afforestation on soil phosphorus status of the Keerqin Sandy Lands in China. *Journal of Arid Environments* 69:569–582



## Apéndice

### Capítulo 2

**Tabla 2.8** Registro de precipitaciones mensuales (mm). Cada valor indica la media mensual entre 1-3 años de mediciones.

Mes	Pampachi (250mm)	Junín (650mm)	Meliquina (1100mm)	Lolog (1350mm)	Yuco (2000mm)
enero	0,3	3,8	26,2	13,6	14,7
febrero	1,7	7,4	23,6	42,5	41,9
marzo	2,4	3,4	53,8	18,7	28
abril	1,9	8,6	45,5	60,4	76,9
mayo	136,3	137,4	228,9	286,3	252,3
junio	26,9	90	140,8	209,7	233,5
julio	31,4	86,6	154,7	210,5	247,2
agosto	74,1	169,8	256,9	368,5	388,1
septiembre	29,2	32	49,9	31,4	59,5
octubre	3,8	32	70,5	65,7	215,9
noviembre	0,7	33	75,6	69	86,8
diciembre	5	6,4	59,5	68	70,6

**Tabla 2.9** Estaciones meteorológicas (AIC)

ESTANCIA ALICURA	40° 25' S; 70° 44' O
JUNIN DE LOS ANDES	39° 57' S; 71° 04' O
SAL. L, MELIQUINA	40° 23' S; 71° 15' O
LAGO LOLOG	40° 04' S; 71° 19' O
QUECHUQUINA	40° 09' S; 71° 35' O

### Capítulo 3

**Tabla 3.4** Ecuaciones alométricas para las especies arbóreas estudiadas.

	ecuación	x	a	b	Z	fuentes
<b><i>P. ponderosa</i></b>						
Biomasa de fuste (g)	$y = ax^b$	DAP (cm)	93,648	2,189		Laclau 2003
<b><i>N. antarctica</i></b>						
Volumen de fuste (m <sup>3</sup> )	$y = a \cdot x^b \cdot Z^c$	DAP (cm)	5,9331E-05	2,163269	altura (m)	Lencinas et al 2002 Gonzalez et al 2005 Pérez. 1983.
densidad madera		0,464	kg.m <sup>-3</sup>			
<b><i>N. dombeyi</i></b>						
Biomasa total (kg)	$y = a \cdot x^b$	DAP (cm)	0,150381	2,32103		Gayoso et al 2002 Gonzalez et al 2005
<b><i>N. obliqua</i></b>						
Biomasa total (kg)	$y = a \cdot x^b$	DAP (cm)	0,142233	2,37985		

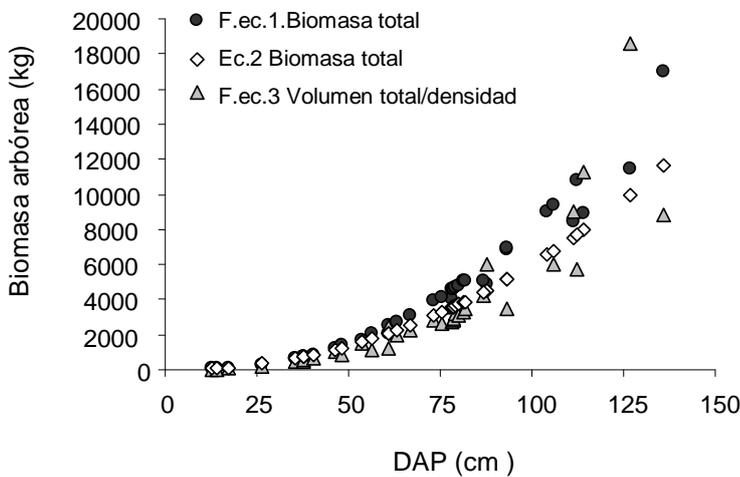
*N. nervosa*

Biomasa total (kg)       $y = a \cdot x^b$       DAP (cm)      0,175074      2,30232

Partición de biomasa aérea

Gayoso 2001

	fuste	ramas	hojas
<i>N. dombeyi</i>	80,04%	16,71%	3,25%
<i>N. obliqua</i>	85,63%	12,77%	1,60%
<i>N. nervosa</i>	88,43%	10,67%	0,90%



**Figura 3.3** Familia de funciones para la estimación de la biomasa de *N. dombeyi*, *obliqua* y *nervosa* disponibles en la literatura.

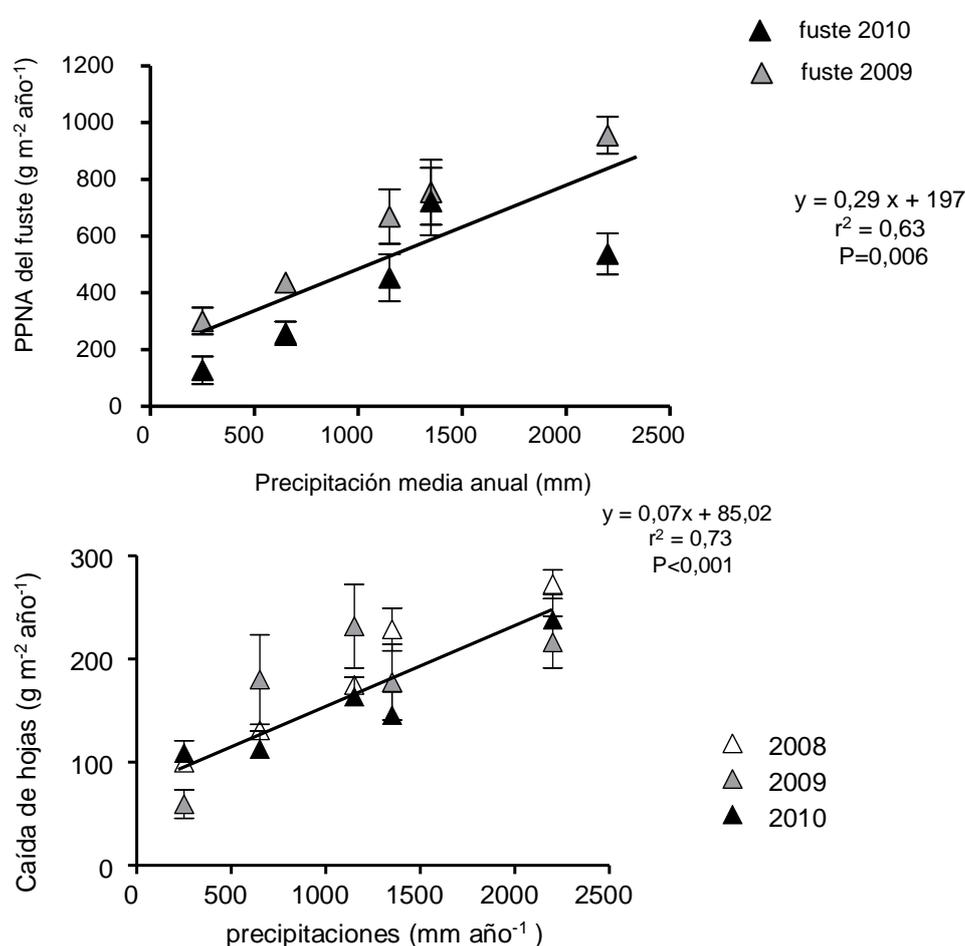
Círculo negro: biomasa de las 3 especies de *Nothofagus* utilizando una ecuación distinta para cada especie ( Gayoso et al 2002 presentadas en la tabla 3.4); diamante transparente: biomasa de las 3 especies con el uso de una única ecuación (Gayoso et al 2002, tabla 3.5) Triángulo gris: biomasa de las 3 especies con el uso de una ecuación de volumen de parques (tabla 3.5)

Entre las familias de funciones, las opciones 1 y 2 estiman directamente la biomasa total de *N. dombeyi*, *obliqua* y *nervosa* (fuste, corteza ramas y hojas) a partir del DAP (cm). La opción 1 es la que se utiliza en esta tesis (tabla 3.4). Ambas familias de ecuaciones están disponibles en Gayoso et al (2002 ) y Gonzalez, et al (2005) y la diferencia entre ellas es que en la primera opción, existe una ecuación para cada especie mientras que en la segunda se utiliza una sola ecuación para estimar la biomasa de las tres especies . La 3er opción son ecuaciones de volumen para las mismas especies. Estas ecuaciones requieren el dato de altura además del DAP y el valor de densidad de madera par obtener la biomasa. Los valores son similares entre las familias de ecuaciones a DAP menores a 100 cm. A DAP mayores a 100 cm, la ecuación de volumen presenta mayor variabilidad, posiblemente debido a mayores errores en la estimación de altura en árboles de gran tamaño. Se eligió la familia de ecuaciones 1, ya que son ecuaciones sencillas y con una única variable predictor, y a la vez que se diferencian por especie.

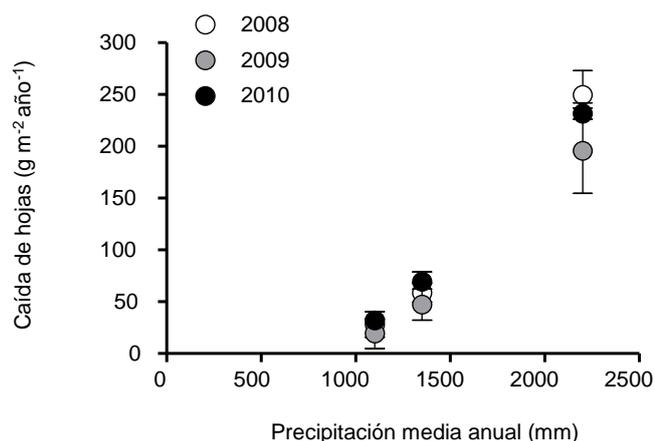
**Tabla 3.5** Ecuaciones alométricas alternativas.

Ecuación de volumen de parques ( ec 3)

<i>N. dombeyi</i>	<i>a</i>	<i>x (cm)</i>	<i>b</i>	<i>Z (m)</i>	<i>c</i>
$V_t = a.X^b.Z^c$	5,1756E-05	DAP	2,02412	altura	0,899318
<i>N. Obliqua y nervosa</i>	<i>a</i>	<i>x (cm)</i>	<i>b</i>	<i>Z (m)</i>	<i>c</i>
$V_t = a.X^b.Z^c$	5,1756E-05	DAP	1,991924	altura	0,876019
Ecuación 2 de Gayoso et al 2002					
<i>Nothofagus spp.</i>					
BA (kg) = a					
* Xb	0,2977	DAP	2,1521		



**Figura 3.4** Productividad de fuste ( $\text{g m}^{-2}$ ) durante el 2009 y 2010 (a) y de hojas (acículas,  $\text{g m}^{-2}$ ) durante los años 2008, 2009 y 2010 (b) de *P. ponderosa* a lo largo del gradiente de precipitaciones. La productividad de ambos compartimentos, foliar y leñoso, aumentó de manera significativa con las precipitaciones. La relación se calculó con los promedios de los años de muestreo de cada compartimento.



**Figura 3.5** Productividad de de hojas de *Nothofagus* ( $\text{g m}^{-2}$ ) durante los años 2008, 2009 y 2010 en el matorral y bosques naturales.

## Capítulo 4

**Tabla 4.6** Tasas de descomposición ( $k$ ) y tiempo de residencia ( $1/k$ ) de la materia orgánica de las brozas *in situ*

Sitio de origen (mm)	Broza	$k$ (año <sup>-1</sup> )	Tiempo de residencia (años)
<i>Ecosistemas naturales</i>			
250	<i>Pappostipa</i> spp.	0,456	2,2
250	<i>M. spinosum</i>	0,290	3,4
650	<i>Pappostipa</i> spp.	0,734	1,4
650	<i>M. spinosum</i>	0,385	2,6
1100	<i>Pappostipa</i> spp.	0,362	2,8
1100	<i>N. antarctica</i>	0,601	1,7
1350	<i>N. antarctica</i>	0,460	2,2
2200	<i>Nothofagus</i> spp.	0,456	2,2
<i>Plantaciones</i>			
250	<i>P. ponderosa</i>	0,095	10,5
650	<i>P. ponderosa</i>	0,090	11,1
1100	<i>P. ponderosa</i>	0,116	8,6
1350	<i>P. ponderosa</i>	0,116	8,6
2200	<i>P. ponderosa</i>	0,265	3,8