

*Efecto de variables ambientales sobre la Productividad
Primaria Neta Aérea y la concentración de proteína bruta
de gramíneas en Sistemas Silvopastoriles de ñire
(*Nothofagus antarctica*): creación de un modelo de
simulación.*

*Tesis presentada para optar al título de Magíster de la Universidad de Buenos
Aires, Área Recursos Naturales
2011*

Héctor Bahamonde.

Ingeniero en Recursos Naturales Renovables, UNPA, 2005.

Lugar de trabajo: INTA- EEA Santa Cruz.



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis

Pablo Luis Peri

Ingeniero Forestal (Universidad Nacional de La Plata)

Título de posgrado (PhD en Plant Science Agroforestry, Lincoln University)

Consejero de Estudios

Roberto Alvarez

Ingeniero Agrónomo (UBA)

Consejero de Estudios

Atilio Barneix

Licenciado en Ciencias Biológicas (UBA)

PhD en Ciencias Biológicas (UBA)

JURADO DE TESIS

Director de Tesis

Pablo Luis Peri

Ingeniero Forestal (Universidad Nacional de La Plata)

Título de posgrado (PhD en Plant Science Agroforestry, Lincoln University)

JURADO

María Elena Fernández

Lic. en Cs. Biológicas (Univ. Nac. de Mar del Plata)

Dra. en Biología (Univ. Nac. del Comahue)

JURADO

María Laura Yahdjian

Lic. en Biología (UBA)

Dra. en Ciencias Agropecuarias (UBA)

Fecha de defensa de la tesis: 14 de Octubre de 2011.

Le dedico esta tesis a mi vieja por ser responsable en primer grado de que escriba estas líneas, a mi hermana y a mi viejo porque a través de una emoción infantil y un regreso contribuyeron también al inicio de este viaje, a toda mi familia y amigos que desde distintas posiciones me ayudaron a llegar ...

Quiero dedicar también esta tesis a Salvador Allende porque a través de su ejemplo de lucha inculdicable por la justicia social me ha permitido soñar y creer que un mundo más justo es posible...

Agradecimientos:

Agradezco en primer lugar al pueblo argentino que trabajando honestamente genera los recursos para que muchos accedamos a estas instancias de aprendizaje sin que muchos de ellos ni siquiera se enteren.

Gracias a Pablo L. Peri por dirigirme en esta tesis, confundirme y deformarme en el camino de la investigación y compartir otros aspectos más humanos de la vida. También agradezco a mis consejeros Atilio Barneix y Roberto Alvarez por su dedicación y colaboración cada vez que fueron requeridas.

A mis compañeros de grupo por generar un ambiente de trabajo motivante y por la ayuda de distintas maneras en esta aventura: Verónica Gargaglione, Sebastián Ormaechea y Leonardo Huertas.

A quienes me ofrecieron su valioso tiempo cuando necesité ayuda en temas específicos: Alicia Moretto, Federico Letorneau y Javier Gyenge.

A todas las personas que contribuyeron con el trabajo de campo que generó esta tesis: Lucas Monelos, Juan Pablo Mayo, Rodolfo Christiansen, Juan Ruiz, Cristian Alvarado, Virginia Sturzenbaum, Emilio Rivera, Mario Allogia y Enrique Livraghi; a Vanesa Torres por la ayuda cartográfica.

A Santiago Fernández y a todo el personal de Estancia “Cancha Carrera” por permitirme realizar algunos ensayos en su campo.

A mis compañeros de cursada y docentes de la EPG que hicieron agradables y motivantes los cursos, a Mary y Marta por recibirme en sus casas.

A las personas de la EEA INTA Santa Cruz que de manera sentida me ayudaron en este largo camino.

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

INDICE GENERAL

Capítulo 1. Introducción	1
1.1 Introducción general	2
1.2 Antecedentes	3
1.2.1 Cambios microclimáticos en los sistemas Silvopastoriles	3
1.2.2 Dinámica de nutrientes.....	5
1.2.3 Variación en la productividad primaria en los Sistemas Silvopastoriles	6
1.2.4 Variación de la proteína bruta en el pastizal	7
1.2.5 Modelos de Materia Seca (MS) y proteína bruta	9
1.3 Objetivos e Hipótesis de trabajo	10
1.3.1 Objetivo General	10
1.3.2 Objetivos específicos	10
1.3.3 Hipótesis.....	11
1.4 Organización de la Tesis	11
Capítulo 2. Productividad del pastizal y concentración de Proteína Bruta de Gramíneas creciendo en un gradiente de Sitios y coberturas en Bosques de <i>Nothofagus antarctica</i> en Patagonia.	12
2.1 Introducción	13
2.2 Materiales y Métodos.....	14
2.2.1 Sitios de estudio	14
2.2.2 Caracterización del Suelo.....	16
2.2.3 Estructura forestal y especies del sotobosque	17
2.2.4 Caracterización de variables ambientales	20
2.2.5 Diseño experimental y mediciones biológicas.....	21
2.2.6 Análisis estadísticos	21
2.3 Resultados	22
2.3.1 Estructura Forestal	22
2.3.2 Variaciones ambientales	22
2.3.3 Productividad del Pastizal.....	32
2.3.4 Crecimiento relativo del pastizal.....	32
2.3.5 Incidencia de variables ambientales sobre la productividad del pastizal.....	35
2.3.6 Concentración de Proteína bruta (% PB)	38
2.3.7 Incidencia de variables ambientales sobre el % PB.....	40
2.4 Discusión.....	42
2.4.1 Variaciones ambientales	42
2.4.2 Productividad y crecimiento relativo del Pastizal.....	42
2.4.3 Incidencia de variables ambientales en producción de MS	43
2.4.4 Concentración de Proteína bruta (% PB)	43
2.4.5 Incidencia de variables ambientales sobre el % PB.....	44
2.5 Conclusiones	45
Capítulo 3. Descomposición y dinámica de liberación de nutrientes de gramíneas y hojas del componente arbóreo en bosques de <i>Nothofagus antártica</i> con distintas coberturas de copa y desarrollándose en dos calidades de sitio.	46
3.1 Introducción	47
3.2 Materiales y Métodos.....	48
3.2.1 Sitios de estudio	48

3.2.2	Diseño experimental y mediciones biológicas	48
3.2.3	Análisis estadísticos.....	49
3.3	Resultados.....	50
3.3.1	Variaciones ambientales	50
3.3.2	Concentración de elementos en el material en descomposición.....	51
3.3.3	Descomposición de materia orgánica	52
3.3.4	Constantes de Descomposición (k) de hojas de ñire y gramíneas para diferentes Clases de Sitio (CS) y niveles de radiación	54
3.3.5	Dinámica de nutrientes en hojas de ñire	55
3.3.6	Dinámica de nutrientes en gramíneas	58
3.4	Discusión	60
3.4.1	Variaciones ambientales	60
3.4.2	Concentración de elementos en el material en descomposición.....	60
3.4.3	Descomposición de materia orgánica	60
3.4.4	Constantes de Descomposición (k) de hojas de ñire y gramíneas para diferentes Clases de Sitio (CS) y niveles de radiación	62
3.4.5	Dinámica de nutrientes en hojas de ñire	62
3.4.6	Dinámica de nutrientes en gramíneas	64
3.5	Conclusiones.....	65
Capítulo 4. Mineralización de nitrógeno del suelo en bosques de <i>Nothofagus antártica</i> con distintas coberturas de copa y desarrollándose en dos calidades de sitio.		67
4.1	Introducción.....	68
4.2	Materiales y Métodos	68
4.2.1	Sitios de estudio.....	68
4.2.2	Diseño experimental	69
4.2.3	Análisis estadísticos.....	70
4.3	Resultados.....	70
4.3.1	Concentración de N mineral extractable.....	70
4.3.2	Mineralización de N <i>in situ</i>	72
4.3.3	Nitrificación neta <i>in situ</i>	74
4.3.4	Mineralización y nitrificación potencial neta de N.....	75
4.4	Discusión	77
4.4.1	Concentración de N mineral extractable.....	77
4.4.2	Mineralización de N <i>in situ</i>	78
4.4.3	Nitrificación neta <i>in situ</i>	79
4.4.4	Mineralización y nitrificación potencial neta de N.....	79
4.5	Conclusiones.....	80
Capítulo 5. Modelo de simulación de producción de materia seca y concentración de proteína bruta de gramíneas creciendo en bosques de <i>Nothofagus antarctica</i> bajo uso silvopastoril.		82
5.1	Introducción.....	83
5.2	Materiales y Métodos	84
5.2.1	Conceptualización.....	84
5.2.2	Formulación	84
5.2.3	Prueba del modelo	85
5.2.4	Implementación	85
5.3	Resultados y Discusión.....	86

5.3.1	Conceptualización del modelo	86
5.3.2	Formulación del modelo	88
5.3.3	Prueba del modelo.....	113
5.3.4	Implementación del modelo.....	121
5.4	Conclusiones	123
Capítulo 6.	Productividad Primaria Neta Aérea y el contenido	125
	de proteína bruta de gramíneas en Sistemas Silvopastoriles de.....	125
	ñire (<i>Nothofagus antarctica</i>): Discusión final	125
6.1	Discusión general	126
6.2	Posibles líneas de investigación futuras.....	129
6.3	Conclusiones	130
	Bibliografía	131

INDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Características físico – químicas de los suelos en los Sitios estudiados.	17
Tabla 2.2. Listado de especies gramíneas y gramínoideas presentes en los sitios de estudio	19
Tabla 2.3. Parámetros estructurales de los rodales de bosque de ñire (<i>Nothofagus antarctica</i>) bajo uso silvopastoril de los sitios estudiados.....	22
Tabla 2.4. Valores porcentuales de transmisividad de luz en relación a lugares sin árboles en dos niveles de coberturas de copa en los 5 Sitios estudiados.	25
Tabla 2.5. Productividad de materia seca aérea máxima (pico de biomasa) anual de gramíneas creciendo bajo distintos niveles de radiación en los 5 bosques de ñire estudiados.	36
Tabla 2.6 Coeficientes de determinación (R^2) de regresiones lineales entre variables ambientales y la materia seca aérea acumulada mensualmente, de gramíneas creciendo en los 5 bosques de ñire estudiados.	37
Tabla 2.7. Coeficientes de determinación (R^2) de regresiones lineales entre variables ambientales y la concentración de proteína bruta mensual de gramíneas creciendo en los 5 bosques de ñire estudiados.	41
Tabla 3.1 Valores iniciales de lignina y macronutrientes en hojas senescentes de ñire y gramíneas de bosque de <i>N. antarctica</i> en dos clases de sitio (CS) y sus zonas aledañas sin árboles.	51
Tabla 3.2 Valores finales de carbono y macronutrientes de hojas de ñire, al final del periodo de descomposición evaluado, en dos clases de sitio (CS) de bosque de <i>N. antarctica</i>	52
Tabla 3.3 Valores finales de carbono y macronutrientes de gramíneas, al final del periodo de descomposición evaluado, en dos clases de sitio (CS) de bosque de <i>N. antarctica</i> y sus zonas aledañas sin árboles.	52
Tabla 3.4 Constantes de descomposición de hojas de ñire en dos niveles de radiación en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio.	54
Tabla 3.5 Constantes de descomposición de gramíneas en tres niveles de radiación en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio.	55
Tabla 3.6 Coeficientes de determinación (R^2) de regresión lineal simple entre las constantes de descomposición y variables ambientales., en gramíneas y hojas de ñire.	55
Tabla 4.1 Valores de mineralización neta anual de N medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V.	73
Tabla 4.2 Regresión lineal simple entre mineralización neta de N y variables ambientales en tres niveles de radiación y 2 clases de sitio de bosques de ñire.	74
Tabla 4.3 Valores de nitrificación neta medidos en suelos ubicados en 3 niveles de radiación en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V.	75
Tabla 4.4. Regresión lineal simple entre nitrificación neta y variables ambientales en tres niveles de radiación y 2 clases de sitio de bosques de ñire.	75
Tabla 5.1 Descripción de los distintos componentes del modelo expresado en la Figura 5.2.	91

Tabla 5.2 Clases de Sitio de bosques de <i>Nothofagus antarctica</i> de acuerdo a la clasificación de Lencinas et al. (2002).....	93
Tabla 5.3 Valores mensuales de variables ambientales de entrada y valores simulados por el modelo de producción de materia seca y % PB en un sector aledaño a un bosque de ñire creciendo en una clase de sitio IV.	113
Tabla 5.4 Sensibilidad del modelo al modificar en $\pm 10\%$ los parámetros de las principales relaciones entre variables ambientales y de producción de materia seca y % PB.....	114
Tabla 5.5 Descripción de las principales características ambientales de los sitios usados para la validación del modelo	118
Tabla 5.6 Condiciones ambientales mensuales de 1 bosque de ñire ubicado en Santa Cruz usado para la validación del modelo de simulación.....	120
Tabla 5.7 Condiciones ambientales mensuales de dos rodales de bosque de ñire ubicados en Tierra del Fuego y Santa Cruz usados para la implementación del modelo.....	122

INDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Mapa de los Sitios de estudio.....	15
Figura 2.2. Fotos de bosques de ñire bajo uso silvopastoril desarrollándose en dos Clases de Sitio en la Provincia de Santa Cruz: Nibepo Aike (CS I) y Tres Marías (CS V).....	23
Figura 2.3. Valores mensuales de radiación directa, difusa y total (columnas A, B y C, respectivamente) fotosintéticamente activa, estimados a partir de fotografías hemiesféricas, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire (bajo copa y entre copas) y un sector aledaño sin árboles.....	24
Figura 2.4. Valores promedios mensuales de temperatura de aire (A) y suelo (B) dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.	26
Figura 2.5. Valores mínimos mensuales de temperatura de aire (A) y suelo (B) dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.	27
Figura 2.6. Valores máximos mensuales de temperatura de aire (A) y suelo (B) dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.	28
Figura 2.7. Valores promedios mensuales de humedad relativa del aire dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.	30
Figura 2.8. Valores medios de humedad gravimétrica de suelo (30 cm de profundidad) medidos a principio de cada mes para 3 niveles de radiación (bajo copa, entre copas, sin árboles) en los 5 sitios evaluados de bosque de ñire.	31
Figura 2.9 Producción acumulada de Materia seca aérea (A) y tasas de crecimiento relativo (RGR) (B) de gramíneas creciendo en tres niveles de radiación (bajo copas, entre copas y sin árboles) en los 5 bosques de ñire estudiados.	34
Figura 2.10. Relación entre la Clase de Sitio de bosques de ñire y la productividad de materia seca del componente graminoso en el mes de máxima producción, creciendo en distintos niveles de coberturas de copa.	38
Figura 3.1 Valores medios de temperaturas de suelo (3 cm de profundidad) y aire, humedad volumétrica de suelo (30 cm de profundidad) y humedad relativa del aire para cada periodo evaluado en 3 niveles de radiación: bajo copas, entre copas, sin árboles, en un bosque de ñire desarrollándose en CS IV.....	50
Figura 3.2 Valores medios de temperaturas de suelo (3 cm de profundidad) y aire, humedad volumétrica de suelo (30 cm de profundidad) y humedad relativa del aire para cada periodo evaluado en 3 niveles de radiación: bajo copas, entre copas, sin árboles, en un bosque de ñire desarrollándose en CS V.	51
Figura 3.3 Materia orgánica remanente (como porcentaje de la cantidad inicial) a través del tiempo (inicio octubre de 2005) para hojas de ñire en dos niveles de radiación (coberturas de copa): bajo copas y entre copas, en dos rodales de bosque de ñire desarrollándose en distintas clases de sitio (CS).....	53
Figura 3.4 Materia orgánica remanente (como porcentaje de la cantidad inicial) a través del tiempo (inicio octubre de 2005) para gramíneas en tres niveles de radiación (coberturas de copa): bajo copa, entre copas y sin árboles, en dos rodales de bosque de ñire desarrollándose en distintas clases de sitio (CS).	54

Figura 3.5 Variación a través del tiempo (inicio octubre de 2005) del contenido de nitrógeno, fósforo, calcio y potasio (como porcentaje del contenido inicial) en hojas de ñire incubadas en dos niveles de radiación: bajo copa y entre copas, en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio (CS).....	57
Figura 3.6 Variación a través del tiempo (inicio Octubre de 2005) del contenido de nitrógeno, fósforo, calcio y potasio (como porcentaje del contenido inicial) en gramíneas incubadas en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, sin árboles, en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio (CS).....	59
Letras distintas para una misma fecha indican diferencias significativas ($p < 0,01$) entre niveles de radiación, ns: no hay diferencias significativas. La línea segmentada corresponde al valor de referencia (100%).	59
Figura 4.1 Valores de concentración de N mineral extractable (NH_4^+ ; NO_3^- y $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V durante distintas fechas.	72
Figura 4.2 Valores de mineralización neta de N cada 30 días (en forma de $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) (en kg ha^{-1}) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copas, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V desde octubre de 2005 a febrero de 2007.....	73
Figura 4.3 Valores de nitrificación neta cada 30 días (kg ha^{-1}) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio (CS) IV y V desde octubre de 2005 a febrero de 2007.....	74
Figura 4.4 Valores de mineralización de N (en forma de $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) y nitrificación potencial cada 30 días (en kg ha^{-1}) de suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio (CS) IV y V desde octubre de 2005 a febrero de 2007.....	76
Figura 4.5. Relaciones entre valores de mineralización de N y nitrificación medidos en condiciones de laboratorio y a campo en bosques de ñire y sectores aledaños sin árboles, desarrollándose en clases de sitio (CS) IV y V.....	77
Figura 5.1. Diagrama de causas circulares que describe las relaciones entre los elementos del modelo de simulación de crecimiento de materia seca y concentración de proteína bruta de gramíneas en sistemas silvopastoriles de <i>Nothofagus antarctica</i>	87
Figura 5.2. Diagrama de los componentes del modelo y sus relaciones, expresados como acumulaciones, flujos asociados y conversores a través del uso del software Stella.....	89
Figura 5.3 Relación entre valores de humedad volumétrica de suelo (HVS) a 30 cm de profundidad observados en bosques de ñire de Santa Cruz y Tierra del Fuego y los valores estimados por el modelo explicitado en la ecuación 4.....	97
Figura 5.4 Relación entre la inversa de la biomasa inicial y el crecimiento relativo (Crec. Rel. Bio ini) de gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>Nothofagus antarctica</i> de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 8.	99
Figura 5.5 Función de relación entre la humedad volumétrica del suelo (HVS) y el índice del efecto de la humedad del suelo sobre la producción de materia seca de	

gramíneas (IHS-MS) en bosques de ñire de Santa Cruz y Tierra del Fuego (Capítulo 2 de esta tesis). Ecuación 10.....	100
Figura 5.6 Relación entre la humedad volumétrica del suelo (% HVS) y el crecimiento relativo (Crec. Rel. Bio ini) de gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>Nothofagus antarctica</i> de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 11.	101
Figura 5.7 Función de relación entre la temperatura media del aire mensual y el índice del efecto de la temperatura del aire sobre la producción de materia seca de gramíneas (ITA-MS) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i> . Ecuación 12.	101
Figura 5.8 Índice de transmisividad lumínica para materia seca (ITR-MS) en relación a la apertura del dosel arbóreo (Ap dosel), representando el valor 1 un lugar sin cobertura arbórea.	102
Figura 5.9 Índice del efecto de la radiación fotosintéticamente activa total mensual (directa más difusa) sobre la producción de materia seca (IRm-MS) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i>	103
Figura 5.10 Relación entre la humedad volumétrica del suelo (HVS %) y el índice de humedad volumétrica del suelo sobre senescencia (IHS-Se) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i>	104
Figura 5.11 Relación entre la temperatura media del aire mensual y el índice de la temperatura del aire sobre la concentración de proteína bruta (ITA - PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i> . Ecuación 17.....	106
Figura 5.12 Relación entre la temperatura media mensual del aire (°C) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 18.	107
Figura 5.13 Relación entre la temperatura media del suelo mensual y el índice de la temperatura del suelo sobre la concentración de proteína bruta (ITS-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i> . Ecuación 19.....	107
Figura 5.14 Relación entre la temperatura media mensual del suelo (°C) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 20.	108
Figura 5.15 Relación entre la humedad volumétrica del suelo mensual y el índice de la humedad del suelo sobre la concentración de proteína bruta (IHS-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i> . Ecuación 21.....	109
Figura 5.16 Relación entre la humedad volumétrica mensual del suelo (%) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 22.	109
Figura 5.17 Relación entre la apertura del dosel arbóreo y el índice de apertura del dosel sobre la concentración de proteína bruta (IAD-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i> . Ecuación 23.	110

Figura 5.18 Relación entre la apertura del dosel arbóreo (en relación a un lugar sin cobertura, apertura=1) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 24.....	111
Figura 5.19 Relación entre el número de días transcurridos desde el inicio de la temporada de crecimiento de gramíneas y el efecto del tiempo sobre la concentración de proteína bruta (EfT-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de <i>N. antarctica</i> . Ecuación 26.....	112
Figura 5.20 Relación entre el número de días desde el inicio de la temporada de crecimiento (Septiembre) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 27.....	112
Figura 5.21 Variación en la producción de materia seca (Kg MS ha ⁻¹) durante una temporada de crecimiento obtenidos a través del modelo de simulación modificando en ± un 10 % los distintos parámetros (Par.) de las principales ecuaciones (Ec.) del modelo.	116
Figura 5.22 Variación en la concentración de proteína bruta (% PB) durante una temporada de crecimiento obtenidos a través del modelo de simulación modificando en ± un 10 % los distintos parámetros (Par.) de las principales ecuaciones (Ec.) del modelo.	117
Figura 5.23 (i) Valores observados versus predichos por el modelo, de producción de materia seca de gramíneas creciendo en distintos bosques de <i>N. antarctica</i> de Patagonia. La línea representa la relación 1:1. Las letras indican el origen de cada dato y se detallan en la Tabla 4. Ecuación 28. (ii) Residuales (observados menos predichos) versus valores observados.	119
Figura 5.24 (i) Valores observados versus predichos, por el modelo, de concentración de proteína bruta de gramíneas creciendo en un bosque de <i>N. antarctica</i> en Santa Cruz. La línea representa la relación 1:1. Los datos son de gramíneas creciendo en dos niveles de apertura de dosel dentro del bosque (Apertura 0,4 y 0,6) y un lugar abierto aledaño al bosque (Apertura 1). Ecuación 29. (ii) Residuales (observados menos predichos) versus valores observados.	120
Figura 5.25 Variación en la producción de materia seca de gramíneas (Kg MS ha ⁻¹) durante una temporada de crecimiento, obtenidos a través del modelo de simulación, modificando la apertura del canopeo en bosques de ñire ubicados en Tierra del fuego y Santa Cruz. Datos ambientales de cada sitio son dados en Tabla 5.6.....	123
Figura 5.26 Variación en la concentración de proteína bruta de gramíneas (% PB) durante una temporada de crecimiento, obtenidos a través del modelo de simulación, modificando la apertura del canopeo en bosques de ñire ubicados en Tierra del fuego y Santa Cruz. Datos ambientales de cada sitio son dados en Tabla 5.4.....	123

ABREVIATURAS

ANOVA: Análisis de Varianza
 Ap dosel: apertura del dosel
 Biom acum: biomasa acumulada
 C: Carbono
 °C: grados Celsius
 Ca: Calcio
 Crec pot: crecimiento potencial
 CS: Clase de Sitio
 DAP: diámetro a la altura del pecho
 Dism PB en biom: Disminución de Proteína Bruta en biomasa
 Ea.: Estancia
 EfT-PB: Efecto del tiempo sobre Proteína Bruta
 g: gramo
 ha: hectárea
 HVS ad: humedad volumétrica del suelo adentro del bosque
 HVS af: humedad volumétrica del suelo afuera del bosque
 IAD-PB: Índice de apertura del dosel para Proteína Bruta
 ICS-MS: Índice de Clase de Sitio para Materia Seca
 IHS-MS: Índice de Humedad del suelo para Materia Seca
 IHS-PB: Índice de humedad de suelo para Proteína Bruta
 IHS-Se: Índice de efecto de humedad del suelo sobre senescencia
 Inc PB en biom: Incremento mensual de Proteína Bruta en biomasa
 Ind ap Taire: influencia de la apertura del dosel en la temperatura del aire
 Ind ap Tsuelo: influencia de la apertura del dosel en la temperatura del suelo
 IRm-MS: Índice de radiación mensual sobre Materia Seca
 ISe: Índice de senectud
 ISe biom: Índice de senectud por biomasa
 ITA-MS: Índice de la temperatura del aire para Materia Seca
 ITA-PB: Índice de temperatura de aire para Proteína Bruta
 ITR-MS: Índice de transmisividad lumínica para Materia Seca
 ITS-PB: Índice de temperatura de suelo para Proteína Bruta
 k: constante de descomposición
 K: Potasio
 m: metros
 MS: Materia seca
 m.s.n.m.: metros sobre el nivel del mar
 N: nitrógeno
 NH₄⁺: amonio
 NO₃⁻: nitrato
 P: fósforo
 PB: Proteína bruta
 PB en biom: Proteína Bruta en biomasa
 PB Potencial: Proteína Bruta Potencial
 ppm: partes por millón
 RFA: radiación fotosintéticamente activa

RGR: tasa de crecimiento relativo (sigla en inglés)
Taire adentro: temperatura del aire dentro del bosque
Taire afuera: temperatura del aire afuera del bosque
Trec biom: tasa de crecimiento de biomasa mensual
Tsen biom: tasa de senescencia de biomasa mensual
Tsuelo adentro: temperatura del suelo adentro del bosque
Tsuelo afuera: temperatura del suelo afuera del bosque

Resumen

Título: Efecto de variables ambientales sobre la Productividad Primaria Neta Aérea y la concentración de proteína bruta de gramíneas en sistemas silvopastoriles de ñire (*Nothofagus antarctica*): creación de un modelo de simulación.

Nothofagus antarctica (ñire) ocupa una importante superficie de los bosques de Patagonia Sur, siendo ampliamente usado como sistemas silvopastoriles con ganadería ovina y bovina. Sin embargo, en la mayoría de los casos el uso de estos bosques se realiza sin un manejo que permita optimizar la sustentabilidad del sistema. En esta tesis se estudió el efecto de distintas variables ambientales (temperatura, humedad del suelo, radiación) sobre la productividad y concentración de Proteína bruta (PB) de gramíneas en distintas situaciones de calidad forestal y coberturas de copas de bosques de ñire, así como también procesos asociados: descomposición y dinámica de nutrientes (mineralización-inmovilización) de residuos del estrato arbóreo y gramíneo y mineralización de nitrógeno del suelo. La productividad de materia seca (MS) aérea de gramíneas (rango entre 135 a 1863 kg MS ha⁻¹) estuvo positivamente asociada a la calidad forestal de los sitios, mientras que el efecto de las coberturas de copa dependió de la interacción con otras variables ambientales. Los valores de PB variaron principalmente según la cobertura de copa encontrándose los mayores valores en lugares más sombreados (transmisividades < 70 %). La descomposición, tanto en hojas de ñire como en gramíneas, varió según el nivel de radiación, siendo mayores en los lugares con menor cobertura. Por otro lado, la dinámica de nutrientes no fue afectada por la CS o alguna variable estudiada. La mineralización de nitrógeno del suelo fue mayormente afectada por la humedad del suelo y el efecto de la cobertura de copa según la calidad del sitio forestal. Finalmente con los datos obtenidos e información de bibliografía se generó un modelo de simulación de productividad de MS y concentración de PB de gramíneas creciendo en bosques de ñire. El modelo generado después de ser sometido a diferentes pruebas se considera aceptable para ser usado como una herramienta de manejo sustentable en estos sistemas, aportando además nuevos conocimientos sobre las causales en la variación productiva y de calidad de los pastizales en bosques de ñire.

Palabras Claves: *Nothofagus antarctica*, productividad de gramíneas, descomposición, mineralización de N, modelo de simulación.

Abstract

Title: Effect of environmental variables on dry matter production and crude protein concentration of grasses grown at ñire (*Nothofagus antarctica*) forests under silvopastoral use: generation of a simulation model.

Nothofagus antarctica (ñire) cover an important area of Southern Patagonia forests, being widely used under silvopastoral systems and grazed by sheep and cattle. However, in most cases there is not a management practice that optimizes the sustainable use of the system. In this thesis, we studied the effect of environmental variables (temperature, soil moisture, radiation) on dry matter production (DM) and crude protein content (CP) of grasses grown along a site quality and crown cover gradients in ñire silvopastoral systems, as well as associated processes: decomposition and nutrients dynamic (mineralization-immobilization) of ñire leaves and grasses litter and soil nitrogen mineralization. The DM production (ranged between 135 and 1863 kg DM ha⁻¹) was positively associated with forest site quality, while the crown cover effect depended on the interaction with others environmental variables. The CP varied mainly with crown cover being the highest values at light transmissivities less than 70 %. Decomposition, both in ñire and grasses leaves, varied with the radiation level, being higher in the lower crown cover. On the other hand, nutrients dynamic was not affected by both site quality and other environmental variables. Soil nitrogen mineralization was mostly influenced by soil moisture, and the crown cover effect depended on forest site quality. Finally, a simulation model was generated using the data set and information from literature, which estimates DM production and CP concentration of grasses grown in ñire forests under silvopastoral use. The tested model is a suitable tool for sustainable management of these systems, and also provides new insights of main causes for variation in production and quality of grasslands.

Keywords: *Nothofagus antarctica*, grasses production, decomposition, N mineralization, simulation model.

Capítulo 1. Introducción

1.1 Introducción general

Los bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) (G. Forster) Oerst. se desarrollan en una franja que va desde aproximadamente los 36° 30' hasta los 56° 00' Latitud Sur. Altitudinalmente se distribuye desde el nivel del mar hasta los 2.000 m.s.n.m (Veblen et al., 1996). El ñire es una especie con una gran capacidad de adaptación a condiciones ambientales extremas (Donoso et al., 2006). Teniendo en cuenta esto la importancia de los bosques nativos de ñire como sistemas silvopastoriles radica en la capacidad de la especie a sitios como mallines (elevado contenido de humedad) y áreas limitantes con la estepa (elevado estrés hídrico) presentando diferentes portes y formas de acuerdo a la calidad del sitio. En este sentido, Lencinas et al. (2002) establecieron diferentes Clases de Sitio basados en la altura de los árboles dominantes que van desde CS I donde los árboles dominantes alcanzan una altura media final mayor a 12 m hasta CS V con árboles de altura inferior a los 6 m. En Patagonia Sur existen aproximadamente 99.000 ha de bosque nativo de ñire en la Provincia de Santa Cruz (Peri, 2004), y 181.370 ha de bosque puro en Tierra del Fuego (Collado, 2001), de las cuales aproximadamente el 70 % tienen un uso silvopastoril. Su aprovechamiento se realiza por medio de raleos o floreos (cortas selectivas) que disminuyen la cobertura, y de esta forma aumenta la producción de forraje el cual es aprovechado para el pastoreo de los animales. La madera del ñire se utiliza principalmente para postes, varas y leña.

Considerando que los sistemas silvopastoriles combinan pasturas, árboles y animales en una misma unidad de superficie estos sistemas deben ser diseñados de manera tal que se potencien las interacciones ecológicas beneficiosas. El balance entre las interacciones de los componentes del sistema silvopastoril podrían generar efectos positivos (*procesos de facilitación*), negativos (*procesos de competencia*) o neutros que determinarían la productividad y calidad del componente forrajero y consecuentemente la producción ganadera.

El balance neto de las interacciones entre árboles y pastos dependerá de las características de las plantas, cuáles son los recursos (luz, agua y/o nutrientes) más limitantes en el sistema y las condiciones ambientales generales de cada ecosistema. Existen trabajos que plantean que los procesos de competencia son más importantes en ambientes más productivos y que la facilitación es predominante en situaciones donde las plantas están en condiciones de estrés (Bertness y Callaway, 1994). Holmgren et al. (1997) señalan que ambas interacciones entre plantas (facilitación y competencia) pueden modificarse según cambien las condiciones, siendo estos balances netos dinámicos en el tiempo.

En este mismo sentido Maestre y Cortina (2004) proponen que se puede producir un cambio de facilitación a competencia en situaciones de estrés cuando el factor limitante alcanza un nivel tan bajo que no alcanza para cubrir los requerimientos de la planta potencialmente facilitadora. Kho (2000) desarrolló una ecuación para predecir el efecto neto de los árboles sobre cultivos en sistemas agroforestales, de lo cual deduce que los árboles ejercen un efecto beneficioso para el cultivo en la absorción de nitrógeno, no así para la absorción de fósforo, y que respecto al agua predomina la competencia.

En sistemas silvopastoriles la fracción de luz que incide sobre el sotobosque depende de la radiación reflejada y transmitida por el canopy de los árboles

(Monteith y Unsworth, 1990), generando un efecto neto de competencia entre estratos. De esta manera, cuanto mayor sea la masa forestal mayor es el impacto negativo (competencia) del estrato arbóreo sobre el pastizal.

La disponibilidad de nutrientes y agua del suelo para los componentes arbóreos y no arbóreos del sistema dependerá de la profundidad de exploración de las raíces. En ciertos sistemas silvopastoriles existe competencia por agua del suelo entre árboles y pastos debido a una superposición de las raíces en los primeros centímetros del suelo (Dulormne et al., 2004). Contrariamente, existen casos en los que los árboles poseen su sistema radical en niveles más profundos del suelo, minimizando la competencia e incrementando el uso total de los recursos del suelo (Schroth, 1999). En Patagonia norte Fernández et al. (2007) informaron que en un sistema agroforestal el estrato arbóreo produjo un efecto neto positivo (facilitación) sobre el estatus hídrico del estrato gramíneo en periodos con alta disponibilidad de agua y negativo (competencia) en meses más secos, sin embargo, desde el punto de vista del crecimiento del pastizal los árboles ejercieron un efecto positivo o neutral tanto en condiciones de mayor humedad como en meses más secos.

Asimismo, el sentido y magnitud estas interacciones estarán determinados por otros procesos subyacentes que pueden verse modificados por la intensidad del raleo en el componente arbóreo tales como: variaciones microclimáticas, cantidad y régimen de luz, dinámicas de nutrientes.

Para comprender los efectos de las distintas variables sobre la productividad del sistema (como cantidad y calidad de forraje) es necesario generar herramientas que permitan dicha integración y entendimiento de las causas, para así facilitar la toma de decisiones en el manejo hacia un uso ecológica y económicamente sustentable de los bosques de ñire como sistemas silvopastoriles en la Patagonia. En este sentido, el uso de modelos matemáticos es una alternativa que puede permitir la comprensión integral de patrones y relaciones entre los componentes de un sistema natural (como un sistema silvopastoril) (Haraldsson, 2000).

1.2 Antecedentes

1.2.1 Cambios microclimáticos en los sistemas Silvopastoriles

Existe amplia evidencia que indica que la presencia de la canopia de los árboles del bosque tiene un impacto sobre el microclima que lo hace distinto a áreas circundantes desprovistas de cobertura arbórea (Liechty et al., 1992; Carlson y Groot, 1997; Morecroft et al., 1998; Potter et al., 2001). La magnitud de las variaciones microclimáticas bajo cubiertas boscosas está determinada por distintos factores, tales como densidad, cobertura, calidad de sitio, ubicación geográfica, composición específica y arquitectura del bosque, condiciones climáticas locales y variación estacional (Gómez Sanz, 2004). En este sentido los datos de variación microclimática entre bosques primarios y manejados en Patagonia Sur son escasos. Caldentey et al. (1999) y Martínez Pastur et al. (2007) evaluaron la variación microclimática en bosques de *Nothofagus pumilio* con tratamiento silvícolas y bosques primarios; Peri et al. (2005) midieron distintas variables ambientales en bosques de *N. antarctica* bajo distintos usos en Santa Cruz y

Tierra del fuego. Más allá de algunas diferencias en magnitud, los trabajos citados han encontrado similares tendencias en cuanto al efecto de la cobertura arbórea sobre las variables microambientales. Por ejemplo, se encontró que las amplitudes térmicas (diferencias entre máximas y mínimas) tanto de aire como de suelo eran menores en los sitios con mayores coberturas arbóreas. Asimismo, se indican valores de humedad relativa del aire más altos e importantes reducciones en la velocidad del viento dentro del bosque que en sitios aledaños sin árboles.

Tener en cuenta esto es importante al momento de tomar decisiones respecto a la remoción de árboles para el uso silvopastoril de los bosques de *N. antarctica*, ya que las modificaciones de los factores microclimáticos pueden afectar otros procesos de estos ecosistemas como su descomposición, mineralización y productividad (Chen et al., 1999).

Una de las variables microclimáticas más relevantes en los sistemas silvopastoriles es la cantidad de luz disponible para las plantas del sotobosque, la cual estará relacionada inversamente con la cobertura de copas del estrato arbóreo y dependerá de la estructura y tipo de bosque, ángulo solar y tipo de radiación (Morecroft et al., 1998; Carlson y Groot, 1997). Los niveles de radiación bajo la canopia de un bosque decíduo (como el ñire) presentan un patrón con un pico marcado en la primavera cuando comienza a aumentar la radiación solar y antes del rebrote de las hojas, y en otoño debido a la caída de las mismas (Morecroft et al., 1998). Por ejemplo, en un bosque de roble de 25-30 m de alto e índice de área foliar (IAF) promedio de 4,8, la luz fotosintéticamente activa (LFA) que ingresa al bosque cuando los árboles poseen hojas fue el 10 % de la LFA que ingresa en el invierno (Clinton, 2003). En condiciones de campo las plantas experimentan fluctuaciones de irradiancia directa (pleno sol) y difusa (cielo con nubes) (Carlson y Groot, 1997) lo cual influye en la interceptación de la radiación por medio de la canopia de los árboles. Por ejemplo, Peri et al. (2006a), encontraron que en una misma plantación de pino la transmisividad disminuyó de 62 % en días de sol pleno a 58% en días nublados, ya que las partículas de las nubes dispersan los rayos solares en diferentes direcciones y por lo tanto la interceptación de radiación de las copas es menor.

Cabe destacar además que los sistemas silvopastoriles se caracterizan por tener regímenes fluctuantes con intervalos de plena luz y sombra a lo largo del día. Por ejemplo, en un sistema silvopastoril de pino de 10 años de edad, 13,3 m de altura total y 200 árboles ha⁻¹ podados hasta una altura de 6 m. el régimen fluctuante consistió en periodos de pleno sol (1700-1900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y sombra severa (129-130 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 45-60 minutos entre las 8:00 y 11:00 hs., y de 17:00 a 20:00 hs., aumentando a 90-120 minutos cerca del mediodía (Peri et al., 2002). El régimen de luz puede tener influencia en la respuesta de las pasturas. Peri et al. (2002) determinaron que la tasa fotosintética de pasturas templadas fue sobre estimada en regímenes continuos de sombra (estructuras de malla mediasombra) respecto a pasturas creciendo bajo regimenes fluctuantes de luz. En este sentido no existen datos que cuantifiquen las variaciones de los regímenes de luz en bosques de *N. antarctica* bajo uso silvopastoril en Patagonia Sur Argentina.

1.2.2 Dinámica de nutrientes

Los ecosistemas forestales basan su sustentabilidad a largo plazo en el mantenimiento natural de los ciclos de nutrientes, pudiendo su aprovechamiento alterar los flujos de nutrientes y por ende su productividad (Imbert et al., 2004). Peri et al. (2006b) reportaron que el cambio en la estructura de los bosques de ñire a causa de la remoción de árboles afectaría la partición de nutrientes entre su parte aérea y radical. También existe evidencia que muestra que la remoción de árboles en bosques primarios de *Nothofagus* puede reducir el retorno potencial de nutrientes anual que se produce por la caída de hojarasca (Caldentey et al., 2001; Moretto et al., 2004). Sin embargo, Peri et al. (2008b) encontraron que la magnitud de las diferencias en la producción de hojarasca y retorno potencial de nutrientes entre bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *N. antarctica* en Santa Cruz varió con la CS y la estructura del bosque. Por otro lado, los árboles del sistema silvopastoril pueden incrementar la cantidad total de materia orgánica y nutrientes disponibles para el pastizal por el acceso a ciertos pools de nutrientes en horizontes profundos y de la transferencia y/o transformación de nutrientes a través de la caída de las hojas y ramas finas (Schroth y Sinclair, 2003).

Otro aspecto relacionado con la dinámica de nutrientes que puede verse afectado por la extracción de árboles y el aumento de especies forrajeras en el sotobosque es la descomposición de residuos, tanto del componente arbóreo (hojarasca) como del pastizal y su liberación o inmovilización de nutrientes en forma simultánea. En este sentido se han encontrado respuestas distintas al efecto de la extracción de árboles en el proceso de descomposición de residuos en distintos bosques. Caldentey et al. (2001) y Moretto et al. (2004) reportaron mayores valores de descomposición de hojarasca en bosques de *Nothofagus pumilio* sometidos a raleos comparados con bosques sin intervención en Magallanes (Chile) y Tierra del Fuego (Argentina), respectivamente. En forma similar, que en sistemas silvopastoriles con *N. antarctica* Moretto et al. (2006) indicaron mayores tasas de descomposición de hojarasca en los sectores sometidos a menor sombreado, sin embargo, no se conocen antecedentes de la descomposición del estrato forrajero de estos sistemas en Patagonia Sur. En contraste, Prescott et al. (2000) determinaron que la descomposición de acículas de *Pinus contorta* fue mayor en un bosque sin intervención comparado con uno sometido a raleos, mientras que al comparar la descomposición de hojas de *Populus tremuloides* entre bosques sin intervención y raleados no encontraron diferencias. En cuanto a la liberación o inmovilización de nutrientes durante el proceso de descomposición de los residuos, las respuestas son variables dependiendo de cada nutriente, su concentración inicial en los residuos y tiempo de descomposición. Aber y Melillo (1980) encontraron una correlación positiva entre concentración inicial de N y su liberación rápida; mientras que para el P Moretto et al. (2006) reportaron mineralización durante 6 meses en bosques de ñire sometidos a distintas intensidades de raleo. Decker y Boerner (2006) informaron inmovilización de P en hojarasca de 3 especies de *Nothofagus* durante un año en bosques de Chile. Conocer el proceso de descomposición y mineralización de los residuos debido a la modificación del bosque para su uso silvopastoril es muy importante, ya que esto tendrá incidencia directa en la incorporación de compuestos orgánicos más sencillos al suelo para su posterior mineralización. Además la materia orgánica

favorece el proceso de mineralización del nitrógeno por su capacidad de retención de agua y el aporte de carbono a la actividad microbiana, evitando pérdidas por lixiviación (Langer, 1990). Más del 95 % del nitrógeno en la capa superficial del suelo se encuentra en forma orgánica (Schroth y Sinclair, 2003), el cual por medio de la mineralización es transformado en nitratos, nitritos y amonio quedando disponible para ser absorbido por las plantas. Sin embargo, no está claro el efecto que podría tener la extracción de árboles sobre la mineralización del N orgánico del suelo y su disponibilidad para las plantas. Si bien el aporte de hojarasca, su consecuente retorno de nutrientes y demanda de N inorgánico se vería disminuido, por la menor densidad arbórea, la demanda de N del estrato herbáceo aumentaría por la mayor entrada de luz al sotobosque. Por otro lado, la apertura del dosel podría generar mayor entrada de precipitaciones al suelo del bosque, lo cual aumentaría las pérdidas de nitratos por lixiviación. Prescott et al. (2003) encontraron que el N disponible era mayor en bosques clareados de *Picea* después de tres años de realizada la corta principalmente por el aumento en la concentración de nitratos, mientras que Jussy et al. (2004) reportaron una disminución de la mineralización de N en bosques de *Pseudotsuga menziesii* dos años después de realizada una extracción de árboles.

Teniendo en cuenta los antecedentes existentes se considera muy importante contar con información acerca de lo que ocurre con el N disponible para las plantas en bosques de *N. antarctica* que vayan a ser usados como sistemas silvopastoriles. Asimismo, se estima necesario conocer estos procesos en pastizales (sin cobertura arbórea) aledaños a los bosques de ñire que son usados comúnmente con pastoreo para integrar la información y evaluar el efecto de los sistemas silvopastoriles.

1.2.3 Variación en la productividad primaria en los Sistemas Silvopastoriles

Generalmente cuando el número de árboles o la cobertura arbórea aumentan, la productividad de la pastura o del pastizal natural disminuye a causa del sombreado o competencia por agua del suelo. Así, la baja cantidad de luz que llega a la pastura tendría un efecto negativo sobre la productividad en sitios de régimen hídrico favorable (Peri et al., 2005a). Los parámetros estructurales del bosque que condicionan la cantidad de luz que llega al sotobosque variarán de acuerdo a su calidad de sitio y pueden ser modificados por medio de raleos aumentando el DAP (diámetro a la altura del pecho), disminuyendo la densidad y cobertura de copas (Peri et al., 2004a). A través de estas prácticas silviculturales puede incrementarse la cantidad y calidad de luz que llega al estrato gramíneo favoreciendo su crecimiento y desarrollo. Fernández et al. (2002) evaluaron que la producción de materia seca de *Stipa speciosa* bajo diferentes densidades de pinos (350 a 1000 árboles ha⁻¹) con y sin podas, comenzó a disminuir a coberturas arbóreas mayores a 70 % respecto a un área sin árboles. En bosques de ñire en la Provincia de Río negro (Argentina) Somlo et al. (1997) indicaron que en una densidad de 300-400 árboles ha⁻¹, la productividad de gramíneas fue mayor que en bosques de mayor densidad con una productividad media fluctuando desde 1.129 hasta 2.909 Kg MS ha⁻¹. Por otro lado, en una franja latitudinal que va desde 51° 13' 21" a 54° 21' 45" LS (Santa Cruz y Tierra del Fuego), la productividad del

pastizal en sistemas silvopastoriles con ñire varió desde 285 Kg MS ha⁻¹ año⁻¹ (5 % de transmisividad lumínica) a 4512 Kg MS ha⁻¹ año⁻¹ (100 % de transmisividad lumínica en áreas adyacentes sin árboles) (Peri et al., 2004a). Además, en dicho trabajo se detectó una interacción entre el estrés hídrico y la intensidad lumínica. La productividad total del ciclo de crecimiento aumentó más del 100 % al comparar el área adyacente sin árboles (100 % transmisividad) con el sistema silvopastoril en bosques de ñire de 60 % de transmisividad lumínica (303 kg MS ha⁻¹ año⁻¹ vs. 680 kg MS ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente) (Peri et al., 2005). Esto estaría dado principalmente por que se trata de una zona de ecotono con fuerte déficit hídrico durante la estación de crecimiento y la influencia positiva del bosque sobre la productividad forrajera estaría dada mayormente por una disminución de la demanda atmosférica (disminución de tasa de transpiración y evaporación) que mejora las condiciones hídricas del pastizal en relación a sus zonas aledañas.

Por otro lado, la productividad del pastizal en un sistema silvopastoril dependerá también de las especies que lo componen (Lin et al., 1999) debido a su diferente tolerancia a la sombra. Lin et al. (1999) midieron las distintas respuestas de treinta especies forrajeras creciendo a pleno sol, 50 % y 80 % de sombreado, encontrando que las gramíneas templadas (C₃) no mostraron grandes reducciones de materia seca bajo la sombra. Por otro lado, Peri et al. (2005) indicaron que en el pastizal de las áreas sin árboles de un sitio de Tierra del Fuego se registró una producción de 3.765 kg MS ha⁻¹ año⁻¹ mientras que en el sistema silvopastoril en bosques de ñire fue de 1.752 kg MS ha⁻¹ año⁻¹, atribuyendo estos resultados a que los factores hídricos no fueron los más limitantes y el principal efecto en estos ambientes estaría dado por la disminución de luz que llega al sotobosque limitando su productividad forrajera.

Otros factores que pueden afectar la productividad de MS del pastizal son la frecuencia e intensidad de corte a la que se somete (ej. Peri et al., 2003a). Esto se debería principalmente a que la tasa de rebrote estará relacionada con el balance entre aparición y muerte de hojas y macollos (en caso de gramíneas) (Davies, 1988).

Teniendo en cuenta que la productividad del pastizal de los sistemas silvopastoriles es influenciada por una gran cantidad de factores ambientales y de manejo (frecuencia de defoliación), se considera muy importante conocer las potenciales interacciones entre dichos factores.

1.2.4 Variación de la PB en el pastizal

El nitrógeno es el nutriente mineral que las plantas requieren en mayor cantidad y el que frecuentemente limita el crecimiento de las plantas tanto en sistemas agrícolas como naturales (Chapin et al., 1987). La concentración de este nutriente en la planta da información acerca del valor nutritivo de las forrajeras, ya que existe una relación directa entre concentración de N y PB (McDonald et al., 1986). Desde el punto de vista productivo animal conocer la variación del contenido de PB es tan importante como conocer la productividad del pastizal en cantidad de materia seca. En rumiantes, como en otros animales, las necesidades de los tejidos son cubiertas por los aminoácidos, constituyente base de las proteínas. Estos aminoácidos son parcialmente suministrados por la proteína microbiana

sintetizada en el rúmen y por la proteína de la dieta no degradable en el rúmen (Bondi, 1989). En este mismo sentido, los requerimientos de proteína de los animales varían según la especie, la categoría del animal, estado fisiológico y producto. Por ejemplo, los requerimientos de proteína en novillos británicos de 300 Kg de peso vivo van de 400 (con ganancias de peso vivo de $0,25 \text{ Kg día}^{-1}$) a 475 g día^{-1} (con ganancia de peso de $0,5 \text{ Kg día}^{-1}$), mientras que los requerimientos de ovejas varía desde 145 g de proteína por kg MS consumida para animales de 45 kg de peso vivo en el último tercio de gestación hasta $181 \text{ g kg}^{-1} \text{ MS}$ para las primeras 10 semanas de lactancia (NRC, 1975). En este sentido, Clifton (2004) informó que el efecto de suplementación con bloques proteicos cuando la calidad del pastizal es baja (6 % de PB) durante el invierno en la estepa magallánica produjo una ganancia de peso vivo (1,5 Kg) comparado con animales sin suplementar que perdieron peso (-2,3 Kg).

Por lo anterior es necesario tener en cuenta la variabilidad de PB en pastizales que son parte de un sistema silvopastoril. En este sentido el efecto de la luz sobre la concentración de nitrógeno de ciertas especies ha sido ampliamente estudiado. Los resultados obtenidos han sido controversiales dependiendo del grupo funcional, la especie, la variedad, y el nivel de sombreado al que se las somete. Lin et al. (2001) encontraron que el contenido de PB de algunas gramíneas se incrementaba bajo ciertos niveles de sombra comparado con 100% de luz. En Patagonia Sur, Peri et al. (2005) encontraron que los mayores porcentajes de PB media anual se encontraron en situaciones de 90 % de sombra en pastizales naturales asociados a sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica*.

La mayoría de los trabajos han evaluado la respuesta del pastizal en régimen de sombra continua utilizando telas o mediasombras. Sin embargo, en los sistemas silvopastoriles las plantas del sotobosque experimentan irradiancias fluctuantes desde pleno sol a la sombra (Peri et al., 2002), quienes encontraron que los mayores valores de PB en pasturas de *Dactylis glomerata* L. se presentaron en condiciones de sombra severa (25 % de transmisividad) y régimen fluctuante de 3 horas de luz y de 1-2 horas de sombra. Un incremento en la PB en los pastos que crecen bajo la sombra podría deberse a una mayor descomposición de la materia orgánica y tasas mas altas de mineralización del nitrógeno (Wilson, 1996) además de poder estar asociado con una mayor tasa de absorción de N de las plantas sombreadas (Humphreys, 1994). Otras causas de este incremento podría ser el aumento relativo en la concentración de nitrógeno al disminuir los fotosintatos producidos bajo la sombra o también por una mayor disponibilidad de nitrógeno inorgánico bajo la copa de los árboles (Peri et al., 2002).

Otro factor que incidiría en la concentración de N en plantas sería la temperatura, ya que se ha detectado que la absorción de nutrientes por parte de las plantas también puede variar por cambios en las propiedades del transporte de amonio y nitratos por variaciones en la temperatura (Chapin et al., 1986), lo cual estaría causado por un cambio en la fluidez de los ácidos grasos en el plasmalemma de la raíz (Clarkson et al., 1988).

Existen datos que vinculan la concentración proteica de algunas especies forrajeras con el estatus hídrico del suelo. En plantas de lupino (*Lupinus albus*) Pinheiro et al. (2001) encontraron que la concentración de proteína soluble en hoja disminuyó 27 % a los 6 días de suspendido el riego y 63 % a los 13 días

debido a un cambio del metabolismo del azúcar. Peri et al. (2005) encontraron que la PB en *Dactylis glomerata* disminuyó de 16 % a 12 % para pasturas desarrollándose con contenidos volumétricos de agua del suelo de 18 % y 11 %, respectivamente. Por otra parte, se ha encontrado que en algunas especies de leguminosas como *Trifolium ambiguum* el déficit hídrico ha tenido poco efecto sobre la PB (Seguin et al., 2002).

En general, con la acumulación de biomasa del pastizal se produce una disminución de la concentración de PB debido a un reemplazo por otros constituyentes celulares en las plantas a medida que se acercan a la madurez (Stone, 1994). Por ejemplo, regímenes de corte frecuente (6 cortes en el período de crecimiento) produjeron un aumento del 10,9 % en la producción total de nitrógeno comparado con pasturas de gramíneas sujetas sólo a un corte (Herrmann et al., 2005). Peri et al. (2003b) determinaron que la PB de una pastura de *Dactylis glomerata* fertilizada con 300 Kg N ha⁻¹, creciendo en condiciones óptimas de temperatura y bajo riego adquirió su máximo valor a los 10 días de rebrote (PB=36,2 %) y luego decreció hasta un 16,2 % a los 60 días.

En Sistemas Silvopastoriles es difícil separar los efectos que los factores ambientales (temperatura, luz, y agua) ejercen sobre los pastizales (tanto en cantidad y calidad) debido a que los mismos interactúan entre sí y con otros componentes del sistema. Conocer la magnitud de dichos efectos como un todo sólo sería posible a través de un modelo matemático que los incluya y permita tomar decisiones de manejo y tener algún grado de capacidad predictiva en los aspectos productivos de los sistemas silvopastoriles en bosques de ñire.

1.2.5 Modelos de Materia Seca (MS) y PB

En las últimas décadas se han desarrollado numerosos modelos que han considerado varios aspectos agronómicos y ecológicos de cultivos forrajeros. Estos modelos se basan en una conceptualización dinámica de la productividad y calidad del pastizal relacionados con variables ambientales (Gustavsson et al., 1995; Bonesmo y Bélanger, 2002; Herrmann et al., 2005). La complejidad de estos modelos requiere un elevado número de variables de entrada que permiten explicar los mecanismos por los que varían algunos parámetros productivos en el cultivo. Por ejemplo, Gustavsson et al. (1995) relacionan la concentración de nitrógeno en la planta con la concentración de nitrógeno en el suelo considerando la tasa de mineralización y la capacidad de absorción de las plantas.

Para poder describir con precisión la dinámica del sistema es necesario identificar los elementos y/o relaciones que cambian en el tiempo (flujos) (Richmond, 1994). Estos flujos pueden ser relacionados a través de programas de computadora simulando la dinámica del sistema y así comprobar si los supuestos establecidos explican lógicamente la dinámica presentada. Un programa de computadora de estas características es, por ejemplo, el *Stella 8.0* (Peterson y Richmond, 1996) que utiliza los conceptos de flujos y acumulaciones para simular la dinámica del sistema que dispone de una interfase gráfica que facilita la creación, lectura de la estructura del modelo y prueba del modelo a través de las simulaciones. Este programa ha sido utilizado para generar un modelo cualitativo (PATUMOD) que pretende explicar la dinámica vegetal a nivel comunidad de un sistema silvopastoril (Gillet et al., 2002). Un modelo dinámico de simulación llamado

SALU (Sahelian Land-Use Model) también ha utilizado el programa *Stella* a manera de poder explicar el impacto de los suelos modificados por diversas actividades humanas en el clima regional (Stéphenne y Lambin, 2001).

La utilidad de modelizar la productividad de materia seca y el contenido proteico de los pastos basándose en las condiciones ambientales radica en el desarrollo de recomendaciones para optimizar el manejo animal en los sistemas silvopastoriles en ñirantales de Patagonia Sur. Además, el modelo permitiría el entendimiento de las complejas interacciones entre el crecimiento y el valor nutritivo de las plantas del sotobosque y las condiciones ambientales (Bonesmo y Bélanger, 2002).

1.3 Objetivos e Hipótesis de trabajo

1.3.1 Objetivo General

Cuantificar y Modelizar el efecto de las variables ambientales sobre la productividad de materia seca y el contenido de PB en gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles de *N. antarctica* en Patagonia Sur como herramienta para mejorar el manejo animal.

1.3.2 Objetivos específicos

- 1) Cuantificar el efecto de las variables ambientales sobre la productividad y contenido de PB de las gramíneas a través del tiempo en sistemas silvopastoriles de *N. antarctica* desarrollándose en un gradiente de calidades de sitio;
- 2) Comparar las tasas de descomposición y dinámica de nutrientes (mineralización – inmovilización) de gramíneas y hojas del componente arbóreo descomponiéndose bajo distintas coberturas de copa en un bosque de ñire con uso silvopastoril y un sitio adyacente sin cobertura arbórea;
- 3) Cuantificar la mineralización de N del suelo bajo distintas coberturas de copa en sistemas silvopastoriles de bosques de ñire y lugares adyacentes sin cobertura arbórea;
- 4) Generar un modelo que simule la variación en la productividad de materia seca y el contenido de PB de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles de *N. antarctica*, usando las variables ambientales para lograr una capacidad predictiva y entendimiento de las causales de dicha variación.

1.3.2 Hipótesis

- 1) La interacción entre los regímenes de luz, humedad y temperatura (del aire y del suelo) producirá un aumento de la productividad y PB en gramíneas desarrollándose en Sistemas Silvopastoriles con niveles intermedios de cobertura arbórea, respecto a pastizales en sitios abiertos, en bosques creciendo en condiciones ambientales más limitantes, es decir, en calidades de sitio más bajas.
- 2) Las condiciones de temperatura y humedad resultantes de cobertura de copas intermedias aumentará las tasas de descomposición y mineralización de residuos, respecto a coberturas extremas de bosque cerrado y lugares abiertos sin árboles.
- 3) La mineralización de N del suelo será mayor dentro del bosque por el mayor aporte de materia orgánica proveniente de la hojarasca.

1.4 Organización de la Tesis

Esta tesis está organizada en 6 capítulos. El Capítulo 1 es la introducción general de la tesis donde se presentan los antecedentes de la temática del presente estudio. El Capítulo 2 se orienta a dar respuesta al Objetivo 1 enfatizando la variabilidad productiva de los pastizales en sistemas silvopastoriles desde lo cuantitativo y cualitativo respecto de lugares adyacentes sin árboles. El Capítulo 3 trata los conceptos y resultados en torno al Objetivo 2 para responder como afecta la cobertura arbórea a procesos que son parte del ciclado de nutrientes. El Capítulo 4 desarrolla y discute los resultados obtenidos en relación al Objetivo 3 enfatizando el rol de la disponibilidad de nitrógeno en la productividad y PB de las gramíneas en los sistemas silvopastoriles estudiados. El Capítulo 5 pretende dar cumplimiento al Objetivo 4 basándose en la información generada por los capítulos anteriores de esta tesis e información existente en bibliografía. Por tratarse este capítulo del desarrollo de un modelo matemático excepcionalmente los resultados y discusión se incluirán en una sola sección, a diferencia de los restantes capítulos, a fin de facilitar su desarrollo y comprensión. Finalmente, el Capítulo 6 discute los aspectos generales y conclusiones de toda la tesis.

**Capítulo 2. Productividad de materia seca aérea y
concentración de Proteína Bruta de Gramíneas
creciendo en un gradiente de calidad de sitios y
coberturas en Bosques de *Nothofagus antarctica* en
Patagonia.**

2.1 Introducción

El uso silvopastoril de los bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Santa Cruz y Tierra del fuego se caracteriza principalmente por un pastoreo extensivo combinando sectores de estepa y bosque con ovinos, bovinos ó ambos en forma mixta (Ormaechea et al., 2009). Por otro lado, estudios realizados en Santa Cruz indican que la dieta de ovinos en la zona con bosques de ñire está representada en alta proporción (> 65 %) por gramíneas y gramínoideas (Pelliza et al., 1997). Para dieta de bovinos no hay antecedentes en bosques de ñire en Santa Cruz, mientras que en Tierra del Fuego un estudio de dieta de ovinos y bovinos en el ecotono bosque estepa indicó que más de un 70 % de su alimentación estaba compuesta por gramíneas y gramínoideas (Bonino et al., 1988). En este mismo sentido un estudio realizado en las Provincias de Neuquén y Río Negro mostró que para ovinos y bovinos la dieta en bosques de ñire estaba constituida mayormente por gramíneas y gramínoideas (Manacorda et al., 1996).

La producción forrajera de los sistemas silvopastoriles medida como la cantidad de biomasa aérea por unidad de superficie está regulada por una serie de interacciones positivas, negativas o neutras entre el estrato arbóreo y herbáceo (Grouzis y Akpo 1997; Lin et al., 2001; Fernández et al., 2004), las cuales estarían dirigidas principalmente por la disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes) (Monteith y Unsworth, 1990; Schroth, 1999; Dulormne et al., 2004). En este sentido, Peri et al. (2005) encontraron interacciones significativas entre el nivel de radiación y la humedad del suelo sobre la producción de forraje en ñirantales de Patagonia Sur, Argentina. Por ejemplo, los autores informaron que la producción de materia seca de las pasturas fue mayor en un área adyacente sin cobertura arbórea en un lugar con estrés hídrico moderado, mientras que en un sitio con estrés hídrico severo la producción de materia seca fue mayor en el bosque a coberturas de copa intermedias (de entre 40 y 60 %). Asimismo, estas interacciones podrán presentar distintos sentidos y magnitudes dependiendo de prácticas silviculturales como la intensidad del raleo en el componente arbóreo que produciría modificaciones en las variables microclimáticas, cantidad y régimen de luz y dinámica de nutrientes.

Por otro lado, considerando la importancia del componente animal en la productividad del sistema silvopastoril, es necesario conocer aspectos cualitativos del forraje que tienen incidencia directa sobre la producción animal como se mencionó en el apartado de introducción general. En esta misma dirección, existen antecedentes que indican que la concentración de nitrógeno en gramíneas puede verse afectada por los mismos factores ambientales que inciden en su producción de materia seca (luz, agua y nutrientes) (Asay et al., 2002; Jensen et al., 2003; Peri et al., 2007).

Existen antecedentes que evalúan la productividad y/o calidad forrajera de pastizales en sistemas silvopastoriles en bosques de ñire, ya sea en un periodo de crecimiento o en un sitio en particular en Patagonia (Peri et al., 2005; Fertig et al., 2009; Schmidt et al., 2009), sin embargo, no existen trabajos que evalúen la productividad y calidad de gramíneas en sistemas silvopastoriles de bosques de ñire desarrollándose en condiciones ambientales contrastantes y su variación en el tiempo. El objetivo de este estudio fue cuantificar la productividad de materia seca aérea y concentración de PB de gramíneas forrajeras en distintos niveles de

radiación y su variación a través del tiempo, en bosques de ñire bajo uso silvopastoril desarrollándose en condiciones ambientales contrastantes.

Considerando estos antecedentes se plantea la siguiente hipótesis: la interacción entre los regímenes de luz, humedad y temperatura (del aire y del suelo) producirá un aumento en la productividad de materia seca y concentración de PB en gramíneas desarrollándose en coberturas intermedias de bosques de ñire en Sistemas Silvopastoriles con respecto a pastizales en sitios abiertos y en sitios de menor calidad forestal.

2.2 Materiales y Métodos

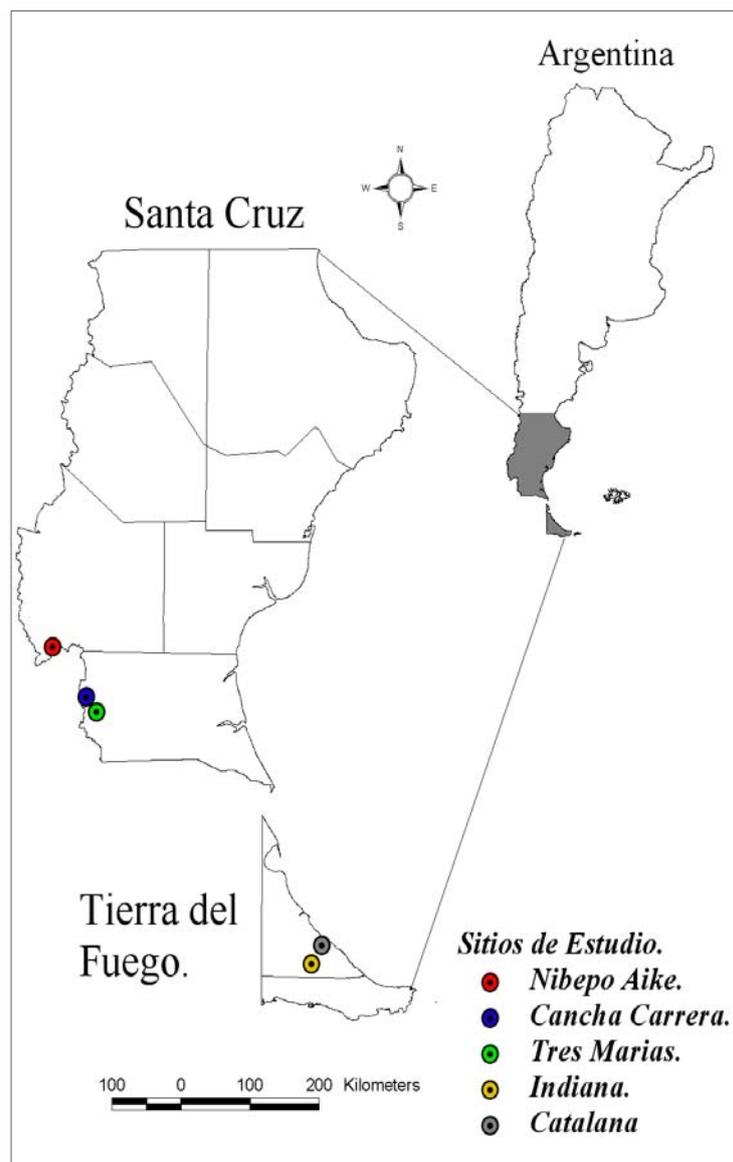
2.2.1 Sitios de estudio

Los sitios de estudio fueron cinco bosques de ñire bajo uso silvopastoril ubicados en las provincias de Santa Cruz (3) y Tierra del Fuego (2), Argentina (ver mapa Figura 2.1). En la provincia de Santa Cruz se seleccionaron los siguientes sitios: Sitio 1: Ea. Nibepo Aike (50° 33' 17" LS - 72° 50' 33" LO), Sitio 2: Ea. Tres Marías (51° 19' 05" LS - 72° 10' 47" LO), Sitio 3: Ea. Cancha Carrera (51° 13' 21" LS - 72° 15' 34" LO). En la provincia de Tierra del Fuego: Sitio 4: Ea. Indiana (54° 21' 47" LS - 67° 27' 05" LO) y Sitio 5: Ea. Catalana (54° 10' 50" LS - 67° 16' 02" LO). El sitio 1 se desarrolla en una CS I (altura de los árboles dominantes > 12 m), los sitios 4 y 5 corresponden a una CS II (altura de los árboles dominantes entre 10 y 12 m), el sitio 3 se desarrolla en CS IV (altura de los árboles dominantes entre 6 y 8 m) y el sitio 2 corresponde a una CS V (altura de los árboles dominantes < 6 m) (Lencinas et al., 2002). Se seleccionaron además en cada sitio áreas adyacentes sin árboles que representan una situación sin limitación de luz (100 % de trasmisividad). En cuanto al uso histórico, los sitios Cancha Carrera y Tres Marías han sido utilizados con ganadería ovina extensiva. En la estancia Cancha Carrera el ensayo se instaló en un lugar utilizado en invierno con una carga promedio de 1,6 ovinos hectárea⁻¹ correspondientes a ovejas madres. En la estancia Tres Marías el ensayo se ubicó en un área usada sólo en verano como un sitio de contención de ovinos de manera esporádica (desde 2 a 15 días) de acuerdo a las tareas de manejo que se realizan en la estancia. En estancia Nibepo Aike el bosque se utiliza en periodo invernal con vacas Hereford, con una carga variable de entre 0,3 y 0,5 animales ha⁻¹. Las estancias Indiana y Catalana usan los bosques de ñire con ganado ovino y bovino. Indiana tiene una carga promedio de 0,5 ovinos y 0,1 vacas ha⁻¹, mientras que Catalana con una carga de 1 ovino y 0,1 vacas Hereford ha⁻¹, siendo usados principalmente en invierno y entre noviembre y diciembre en primavera. Cabe mencionar también que en los 5 sitios estudiados el uso animal podría considerarse moderado, ya que las cargas usadas no causaron síntomas visibles de degradación del pastizal ni sub utilización del mismo.

En Santa Cruz, el sitio 1 se ubica en una zona cuyo clima corresponde a la denominación de Templado Frío húmedo andino, el cual se caracteriza por temperaturas medias anuales que no superan los 5 °C, y precipitaciones (pluviales y nivales) que pueden superar los 700 mm anuales (Soto, 2004). De acuerdo a la misma bibliografía los sitios 2 y 3 se encuentran en una zona cuyo clima es

Templado Frío Semiárido de meseta con temperaturas medias anuales cercanas a los 5 °C y precipitaciones que oscilan entre los 200 y 400 mm anuales. En Tierra del Fuego los sitios 4 y 5 se encontrarían en un clima Húmedo con 540 mm. de precipitación y con temperatura media anual de 5,4 °C, con medias del mes más frío de 0,9 °C (Julio) y del mes más cálido (Enero) de 9,5 °C (Oliva et al., 2001). De acuerdo a Del Valle (1998) los suelos de los sitios de Santa Cruz y Tierra del Fuego serían Molisoles, en su mayoría de textura franco-arenosa. El pH suele ser ligeramente ácido y pueden contener ceniza volcánica.

Figura 2.1. Mapa de los Sitios de estudio.



2.2.2 Caracterización del Suelo

Para caracterizar las propiedades físico-químicas de los suelos en las distintas coberturas arbóreas (bajo copa y entre copas) y lugares sin árboles en los 5 sitios estudiados se extrajeron 5 muestras tomadas al azar e integradas desde la superficie hasta una profundidad de 30 cm, las cuales fueron secadas, para posteriormente formar una muestra compuesta (de las 5 sub muestras) para cada nivel de radiación y sitio, y enviadas al laboratorio para su análisis. El carbono orgánico se determinó de acuerdo a Kormier (espectrofotometría) posterior a la oxidación húmeda en medio ácido (Houba et al., 1988); el contenido de nitrógeno total se determinó por método Kjeldhal; el contenido de fósforo disponible (ppm) por el método de Truog (Sparks, 1996). Los cationes intercambiables (Ca y K) se midieron con una solución extractante de acetato de amonio, posteriormente el K se determinó por espectrofotometría de llama y el Ca se obtuvo a través de colorimetría con solución de EDTA 0,01 N. El pH se obtuvo por medición potenciométrica en pasta saturada con agua. La determinación de textura se realizó a través del método densimétrico de Bouyoucos y tamizado de las fracciones de arena. En general, los valores de carbono y nitrógeno orgánico dentro del bosque son similares en todos los sitios exceptuando el sitio de mejor calidad (Nibepo Aike) que presenta concentraciones más altas (Tabla 2.1). El P disponible y los cationes intercambiables varían entre sitios y niveles de radiación dentro de cada sitio sin un patrón definido. Los suelos de todos los sitios y niveles de radiación presentaron valores de pH ácidos entre 4,5 y 5,6 tal como lo describe la bibliografía para las zonas de estudio (Del Valle, 1998). La densidad aparente varió entre sitios y situaciones de cobertura de copas con valores entre 0,4 y 1 como es característico para estos suelos con altos contenidos de materia orgánica y que contienen ceniza volcánica (Lamas y Moreno, 2000). Asimismo, todos los sitios presentan texturas media o moderadamente gruesa con alta proporción de arena y/o limo dependiendo de cada situación (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Características físico – químicas de los primeros 30 cm de los suelos correspondientes a cada nivel de cobertura de copas y un lugar adyacente sin árboles en los Sitios estudiados.

	C	N	C/N	P disponible	Ca	K	pH	Dap*	Textura
	(%)	(%)		(ppm)	(cmol _c kg ⁻¹)	(cmol _c kg ⁻¹)		(gr cm ⁻³)	
Cancha Carrera									
Bajo copa	4,4	0,32	13,7	8	11,6	0,5	4,9	0,61	Franco arenoso
Entre copas	3,5	0,28	12,5	31	5,8	1,3	4,9	0,84	Franco arenoso
Sin árboles	6,8	0,84	8,1	6,8	31,7	0,4	5,6	0,48	Franco arenoso
Tres Marías									
Bajo copa	4,7	0,40	11,8	67	32,6	2,7	5,5	0,75	Franco
Entre copas	4,5	0,43	10,5	32	3,3	1,0	5,5	0,68	Franco
Sin árboles	6,8	0,67	10,1	8	24,6	1,0	5,3	0,75	Franco
Nibepo Aike									
Bajo copa	8,3	0,77	10,8	119	23,5	1,0	5,5	0,52	Franco arenoso
Entre copas	9,1	0,87	10,5	46,1	23,3	0,8	5,1	1,0	Franco arenoso
Sin árboles	4,3	0,41	10,5	74,3	15,1	0,9	5,1	0,91	Franco
Indiana									
Bajo copa	4,4	0,40	11,0	43,5	16,9	1,6	5,3	0,88	Franco arenoso
Entre copas	4,2	0,38	11,1	41,5	16,0	1,5	5,0	0,90	Franco arenoso
Sin árboles	8,8	0,75	11,7	19	10,9	1,8	4,8	0,92	Franco arenoso
Catalana									
Bajo copa	6,7	0,55	12,2	41	18,5	2,3	4,9	0,86	Franco limoso
Entre copas	6,5	0,53	12,3	39,5	17,8	2,2	4,7	0,85	Franco limoso
Sin árboles	5,2	0,43	12,1	15,5	4,6	2,2	4,5	0,93	Franco arenoso

*Dap: densidad aparente. Cancha Carrera (CS IV), Tres Marías (CS V), Nibepo Aike (CS I), Indiana y Catalana (CS II).

2.2.3 Estructura forestal y especies del sotobosque

En cada sitio de muestreo se realizó una caracterización del estrato arbóreo a partir de tres parcelas circulares de 500 m² distribuidas al azar, en las cuales se midieron el diámetro normal a 1,3 m (DAP), la altura total (medida con clinómetro y cinta), la cobertura de copas (medida con copímetro de espejo cóncavo) y la cobertura del sotobosque (medida en parcelas de 1 m² con una red de 25 puntos). A partir de los datos de las parcelas se calculó el área basal y la densidad de los rodales. Para el cálculo de volumen de los árboles se usaron las

ecuaciones propuestas por Lencinas et al. (2002) para distintas clases de sitio de bosques de *N. antarctica*.

Para identificar las especies de gramíneas existentes en cada sitio se realizaron censos de vegetación dentro y fuera del bosque a través del método fitosociológico (Braun-Blanquet, 1950). En la Tabla 2.2 se presentan las distintas especies de gramíneas y graminoides existentes en cada sitio de estudio tanto dentro (D) como afuera (A) del bosque.

Es necesario indicar que si bien las especies graminoides (representadas por el género *carex*) sólo se encuentran presentes en el sitio Cancha Carrera cabe destacar que son parte importante en la dieta de ovinos y bovinos.

2.2.4 Caracterización de variables ambientales

A fin de evaluar el efecto de distintas estructuras del bosque sobre las intensidades de radiación solar que llega al suelo, se realizaron estimaciones de apertura de canopy, radiación solar directa y difusa en dos situaciones contrastantes de cobertura de copa (bajo y entre copas) en cada sitio. Para ello se tomaron fotos hemisféricas del canopy forestal a 1 m de altura desde el nivel del suelo durante la temporada de crecimiento correspondiente a la máxima expansión foliar y durante el periodo sin hojas. Se tomaron 3 fotos para cada situación de cobertura de copas en cada sitio. Las fotos fueron obtenidas mediante el uso de una lente ojo de pescado (marca Nikon, modelo Sigma EX DG, Japón) 8 mm montada en un cuerpo de cámara digital de 35 mm (marca Nikon, modelo D 70, Japón) con un trípode nivelado para asegurar la posición horizontal de la lente y la altura. Cada foto fue tomada de modo que la misma estuviera orientada con referencia al norte magnético. Las fotos fueron tomadas evitando la influencia directa del sol, bajo un cielo cubierto de nubes, temprano en la mañana o durante la tarde luego de la caída del sol (Roxburgh y Kelly, 1995). Para el análisis de las fotos se empleó el software Gap Light Analyzer v.2.0 (Robison y McCarthy, 1999; Frazer et al., 2001) obteniendo los siguientes parámetros: cobertura de copas como el porcentaje de canopy forestal en la foto; radiación global al nivel del sotobosque como el total de radiación directa y difusa que es transmitida a través del canopy. El programa fue suplementado con las siguientes variables: (a) una proyección de la distorsión provistas por el fabricante de la lente; (b) una grilla de división del cielo compuesta por 20 azimuts y 4 regiones de cenit; (c) una constante de 1367 W m² para la radiación solar que llega a la Tierra (Hardya et al., 2004) y un coeficiente de transmisión de claridad del cielo de 0,6; (d) un índice de nubosidad, fracción espectral y una relación entre la radiación directa y global obtenidos a partir de serie de datos de radiación (años 2004-2005) de la Universidad de Magallanes (Punta Arenas, Chile) (Santana, 2006; Santana et al., 2006) y la Estación VAG-Ushuaia (Global Atmospheric Watch Station).

Las temperaturas del aire y suelo, y humedad relativa del aire se midieron en forma continua cada 2 horas con un sistema de datalogging (marca HOBO H8 Family, Onset Computer Corporation, USA), usando un sensor dentro (ubicado bajo copa) y otro fuera del bosque en todos los sitios estudiados. Los sensores de temperatura del aire y humedad relativa se colocaron a una altura de 1 m del nivel del suelo, dentro de una caseta de capas de tergopol que permite el paso del aire y que además tiene función de protección. La temperatura del suelo se midió en sus primeros 3 cm mediante termómetros de suelo (marca HOBO, Modelo TMC50-HA, USA). Periódicamente (cada 30 días) se midió la humedad gravimétrica del suelo en sus primeros 30 centímetros (n=5) en cada situación de estudio. Asimismo, muestras de suelo de cada situación fueron enviadas a laboratorio para determinar sus valores de humedad en el rango teórico de agua útil para las plantas (-0,3 a -15 atmósferas).

2.2.5 Diseño experimental y mediciones biológicas

En cada sitio de estudio se implementó un diseño factorial con las fechas de muestreo (6 ó 7 niveles dependiendo de cada sitio y año) y coberturas de copa (3 niveles) como factores principales. Para cuantificar la productividad (materia seca aérea) y el contenido de PB de gramíneas se utilizaron jaulas de clausura de 1,5 x 1,2 x 0,6 m en todos los sitios de estudio. En cada sitio se instalaron 3 jaulas (repeticiones) por cada cobertura de copas en el bosque (bajo y entre copas) y 3 jaulas en un sector aledaño sin cobertura arbórea para evaluar la productividad de gramíneas durante dos temporadas de crecimiento (septiembre-abril). En todos los sitios las jaulas fueron instaladas en septiembre de 2003, excepto en Nibepo Aike donde las jaulas fueron instaladas en septiembre de 2004. Para estimar la productividad de gramíneas se realizaron cortes mensuales utilizando cuadros de 0,1 m². Excepcionalmente en los sitios Cancha Carrera y Tres Marías en el año 2004 los cortes de pasto comenzaron a fines de noviembre. El material obtenido en cada corte fue secado en estufa a 60° C hasta peso constante y separado en: hojas verdes de gramíneas; espigas de gramíneas; leguminosas; otras latifoliadas y material senescente. Las muestras de hojas verdes de gramíneas una vez secas, fueron molidas y enviadas al laboratorio para la determinación de nitrógeno por el método semi micro Kjeldhal (Mulvaney, 1996) que al multiplicarlo por el coeficiente 6,25 se obtuvo su concentración de PB (McDonald et al., 1986). Para obtener las tasas de crecimiento relativo (RGR) mensuales de la masa aérea de gramíneas se utilizó la fórmula (1) de acuerdo a Hoffmann y Porter (2002) ya que es la más adecuada para este tipo de cálculos:

$$RGR = \frac{(\ln W_2 - \ln W_1)}{t_2 - t_1} \quad (1)$$

Donde ln es el logaritmo natural; W₁ y W₂ son la masa aérea inicial y final (en gramos) del periodo a evaluar, respectivamente; t₂ - t₁ es la diferencia de tiempo (en días) entre dos cortes sucesivos. Para homogeneizar las mediciones, a principios de cada temporada de crecimiento (septiembre) se realizaron cortes de empajamiento en cada clausura de medición a un remanente de 2 cm de altura.

2.2.6 Análisis estadísticos

Los datos de radiación total incidente obtenidos a través de fotografías hemiesféricas se analizaron a través de un ANOVA teniendo como factor la cobertura de copas, y analizándose cada sitio por separado. La separación de medias se hizo a través de un test de Tukey (p < 0,05) para detectar diferencias significativas entre tratamientos.

Los datos de producción de materia seca y % PB de gramíneas fueron analizados con un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas en el tiempo con la cobertura de copas como factor inter sujetos y cada fecha de muestreo el factor intra sujetos. Este tipo de análisis ha mostrado ser apropiado para estos casos debido a que los valores de materia seca y % PB para una misma situación no son

independientes en el tiempo (Gurevitch y Chester, 1986; Madrigal et al., 2006; Ruiz-Ochoa et al., 2006). Los datos de producción de materia seca aérea y % PB de gramíneas fueron analizados separadamente para cada sitio. Las separaciones de medias se hicieron con un test de Tukey ($p < 0,05$) cuando hubo diferencias significativas entre tratamientos.

Se realizaron análisis de regresión lineal simple entre las distintas variables ambientales (radiación, temperaturas de aire y suelo, humedad de aire y suelo) y la productividad de materia seca aérea y % PB de las gramíneas en cada sitio evaluado. De manera similar se obtuvieron ecuaciones de la relación entre la CS de los bosques estudiados y su productividad de materia seca de gramíneas, y de la variación en % PB a través del tiempo en cada sitio evaluado a través de modelos no lineales.

2.3 Resultados

2.3.1 Estructura Forestal

La mayoría de los parámetros estructurales presentaron diferencias ($p < 0,05$) entre clases de sitio (Tabla 2.3). Los sitios: Nibepo Aike (Santa Cruz), Indiana y Catalana (Tierra del Fuego) presentan árboles dominantes de mayor altura evidenciando las diferencias en calidad forestal entre estos sitios y los dos restantes. Asimismo, los sitios de Tierra del Fuego contienen un mayor volumen de madera por unidad de superficie producto de la mejor combinación entre número de árboles, altura y diámetro de los mismos, siendo contrastante en este sentido el sitio Tres Marías con menos árboles de inferior altura y diámetro (Tabla 2.3) (Ver sitios contrastantes en Figura 2.2).

Tabla 2.3. Parámetros estructurales de los rodales de bosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) bajo uso silvopastoril de los sitios estudiados.

Sitio	HD (m)	Cob arb. (%).	Cob. sotob. (%)	N (n ha ⁻¹)	Dap (cm)	AB (m ² ha ⁻¹)	Vol (m ³ ha ⁻¹)
Cancha Carrera	8,0 c	52 b	85 a	418 c	28,3 bc	47,0 a	218 b
Tres Marías	4,7 d	50 b	74 a	357 cd	25,7 c	19,8 b	78 c
Nibepo Aike	16,6 a	66 ab	80 a	237 de	35,0 ab	28,0 b	217 b
Indiana	11,7 b	70 a	83 a	582 b	38,6 a	51,0 a	352 a
Catalana	10,9 b	58 ab	82 a	858 a	34,2 ab	53,0 a	339 a

HD: altura media de los árboles dominantes, Cob arb: cobertura del estrato arbóreo, Cob sotob: cobertura sotobosque, N: número de árboles por hectárea, Dap: diámetro a la altura del pecho, AB: área basal, Vol: volumen.

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre sitios.

2.3.2 Variaciones ambientales

En general los valores de radiación en los lugares sin cobertura arbórea son similares entre sitios (Figura 2.3). Asimismo, las diferencias ($p < 0,05$) en la radiación transmitida entre coberturas de copa se manifiestan principalmente en los meses de primavera-verano en todos los sitios. Sin embargo, en las situaciones

dentro del bosque se puede apreciar una mayor disminución de la radiación con respecto a los lugares abiertos en los sitios ubicados en Tierra del Fuego (Indiana y Catalana). En este mismo sentido, la transmisividad lumínica varió ($p < 0,05$) entre posiciones (bajo y entre copas) en casi todos los sitios (Tabla 2.4). Durante el periodo con hojas, la transmisividad lumínica varió desde 18,4 % (Catalana, Tierra del Fuego, bajo copas) a 64,2 % (Tres Marías, Santa Cruz, entre copas) (Tabla 2.4). En promedio, la transmisividad en el periodo sin hojas se incrementó en un 58 % respecto al periodo con hojas en todos los sitios.

Figura 2.2. Fotos de bosques de ñire bajo uso silvopastoril desarrollándose en dos Clases de Sitio en la Provincia de Santa Cruz: Nibepo Aike (CS I) y Tres Marías (CS V).

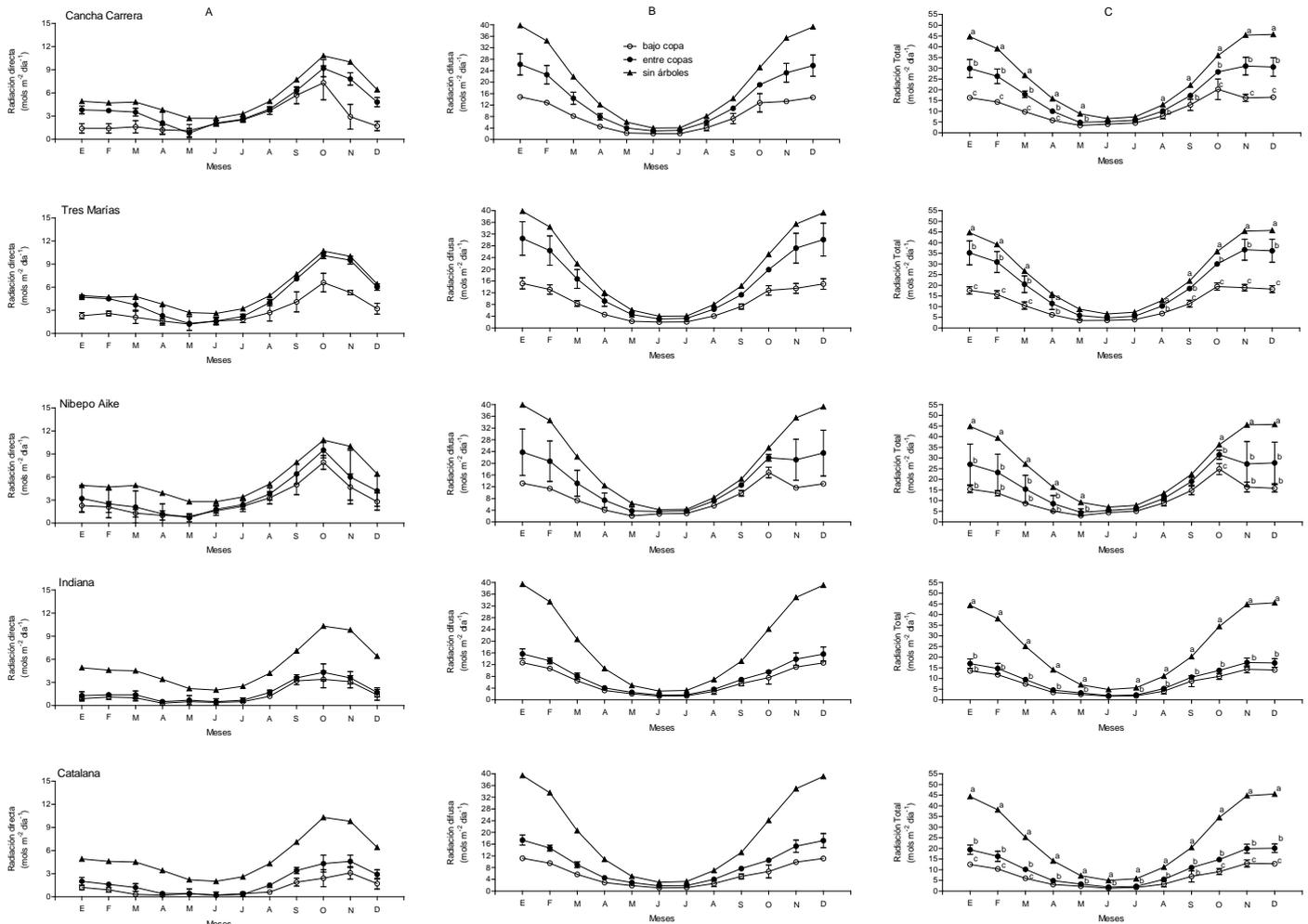
Nibepo Aike



Tres Marías



Figura 2.3. Valores mensuales de radiación directa, difusa y total (columnas A, B y C, respectivamente) fotosintéticamente activa, estimados a partir de fotografías hemisféricas, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire (bajo copa y entre copas) y un sector aledaño sin árboles.



Las barras indican el desvío estándar de las medias. Letras distintas para un mismo mes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre coberturas de copa en la radiación fotosintéticamente activa total (columna C).

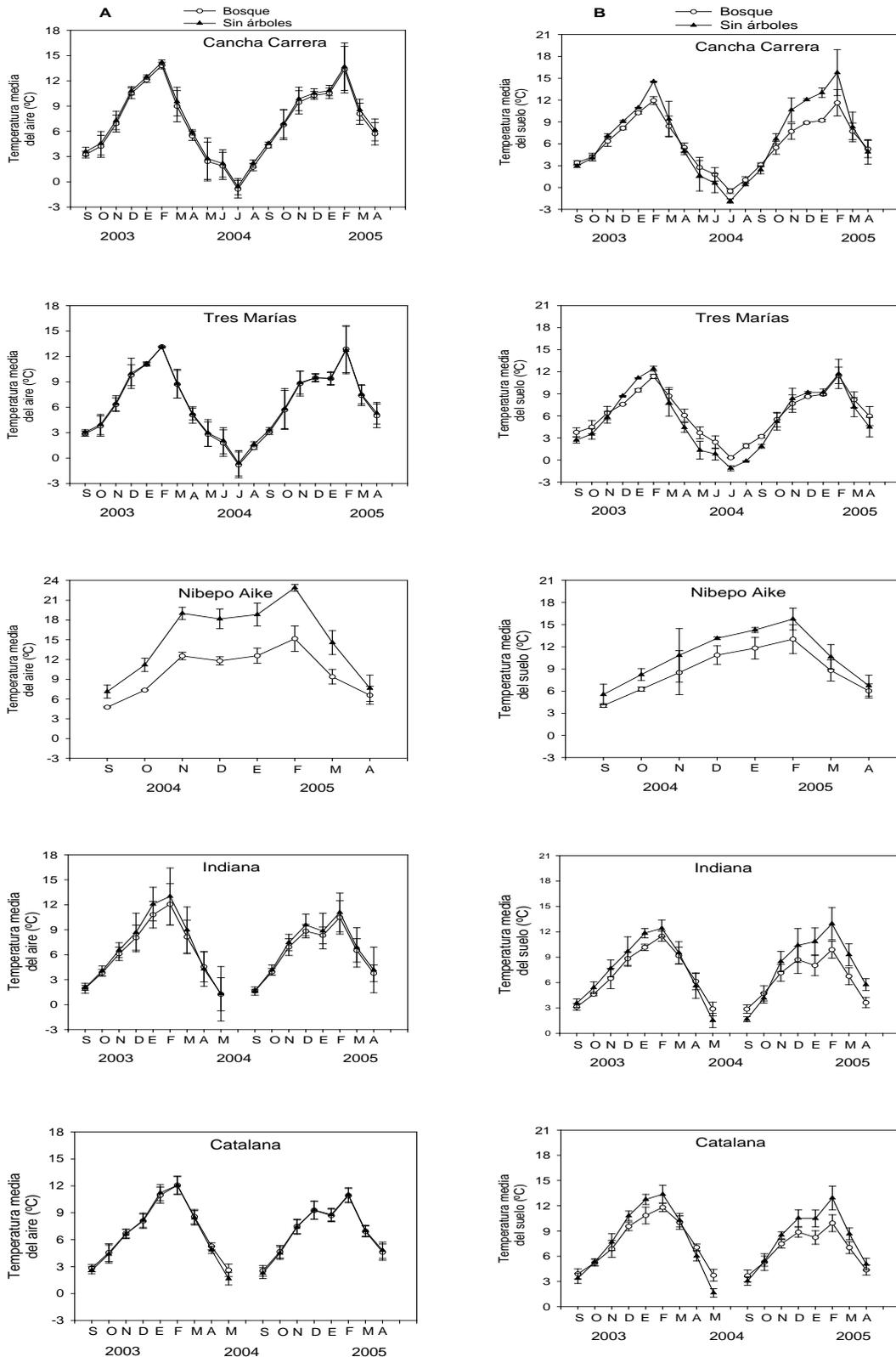
Tabla 2.4. Valores porcentuales de transmisividad de luz en relación a lugares sin árboles (que representan el 100 %), estimados a partir de fotografías hemisféricas, en dos niveles de coberturas de copa (bajo y entre copas) en los 5 Sitios estudiados, en situaciones con y sin hojas.

	Con Hojas		Sin hojas	
	Bajo copa	Entre copas	Bajo copa	Entre copas
Cancha Carrera	30,3 b	49,4 a	47,9 b	69,6 a
Tres Marías	32,0 b	64,2 a	47,2 b	75,6 a
Nibepo Aike	26,2 b	44,4 a	58,8 b	76,5 a
Indiana	20,3 a	27,2 a	34,7 a	41,9 a
Catalana	18,4 b	30,1 a	28,0 b	43,9 a

Letras distintas entre coberturas de copa para un mismo sitio indican diferencias significativas ($p < 0,05$). Los análisis fueron hechos en forma separada para los periodos con y sin hojas.

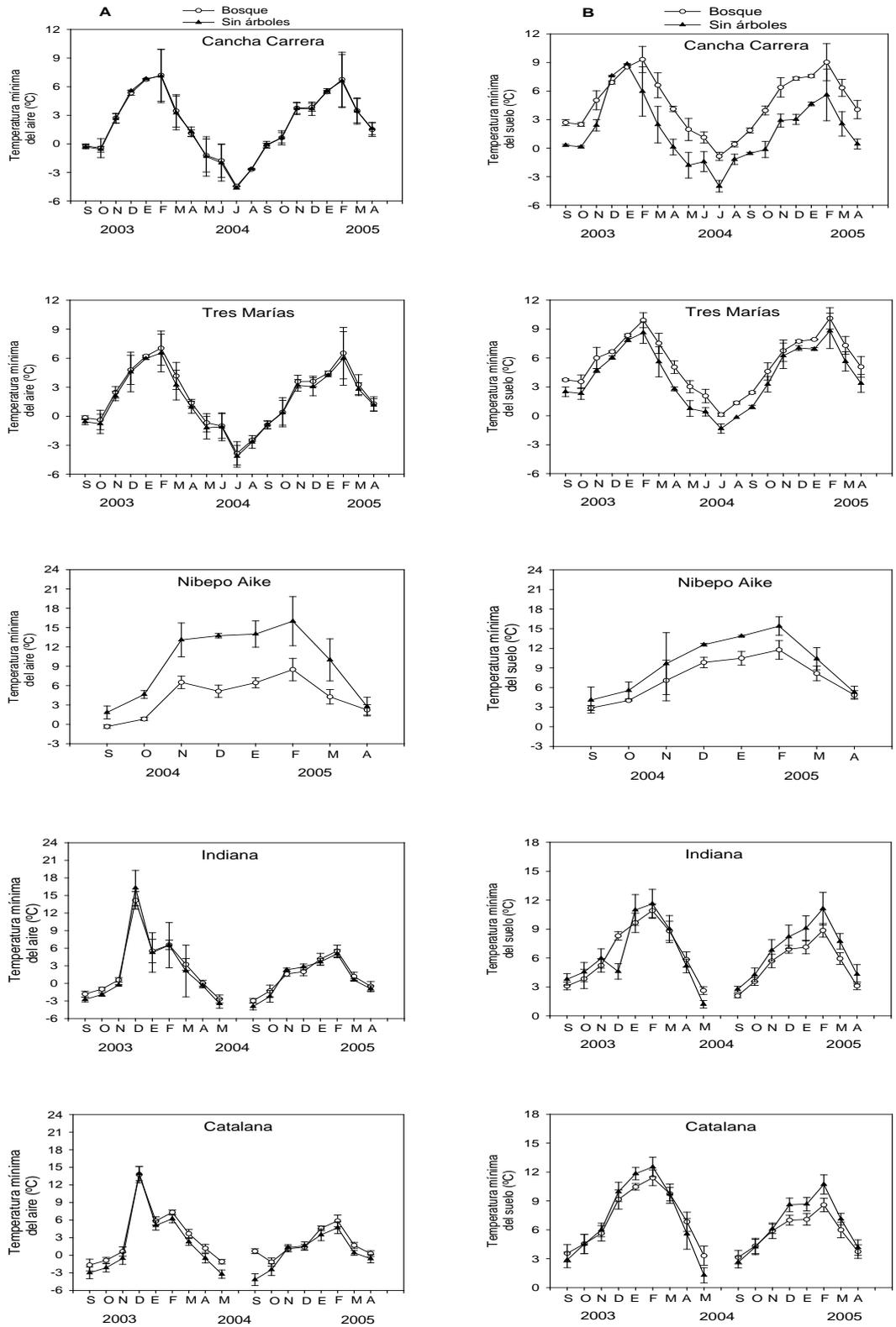
Las temperaturas medias del aire mostraron un gradiente entre sitios dado principalmente por la ubicación latitudinal de los mismos, siendo el sitio de menor latitud (Nibepo Aike) el de temperaturas más altas (Figura 2.4A). En la mayoría de los sitios no hubo diferencias de temperatura media del aire entre el bosque y los lugares adyacentes sin árboles. La excepción fue el sitio Nibepo Aike que presentó temperaturas medias del aire mayores en los lugares sin árboles, principalmente en los meses de verano con diferencias de hasta 8 °C, sin embargo, tales diferencias desaparecieron en los meses de otoño e invierno (Figura 2.4A). En las temperaturas medias del suelo se observaron patrones similares en todos los sitios, detectándose temperaturas más altas en los lugares sin cobertura arbórea durante los meses de primavera-verano y más altas dentro del bosque durante los meses de otoño-invierno (Figura 2.4B). Por otro lado, en los valores extremos (máximos y mínimos) de temperatura del aire (Figuras 2.5 y 2.6) se apreció una tendencia similar a lo observado con las temperaturas medias en los sitios de Santa Cruz, siendo más altas las temperaturas máximas y mínimas en el lugar sin bosque en el sitio Nibepo Aike. Sin embargo, en los sitios de Tierra del Fuego (Indiana y Catalana) se observó una leve tendencia a que las temperaturas extremas del aire fueran amortiguadas dentro del bosque, es decir las máximas disminuyeron y las mínimas aumentaron con respecto a los lugares sin árboles. De manera similar, las temperaturas extremas (máximas y mínimas) del suelo fueron atenuadas dentro del bosque, principalmente en los meses de invierno en el caso de las temperaturas mínimas.

Figura 2.4. Valores promedio mensuales de temperatura de aire (A) y suelo (B) dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.



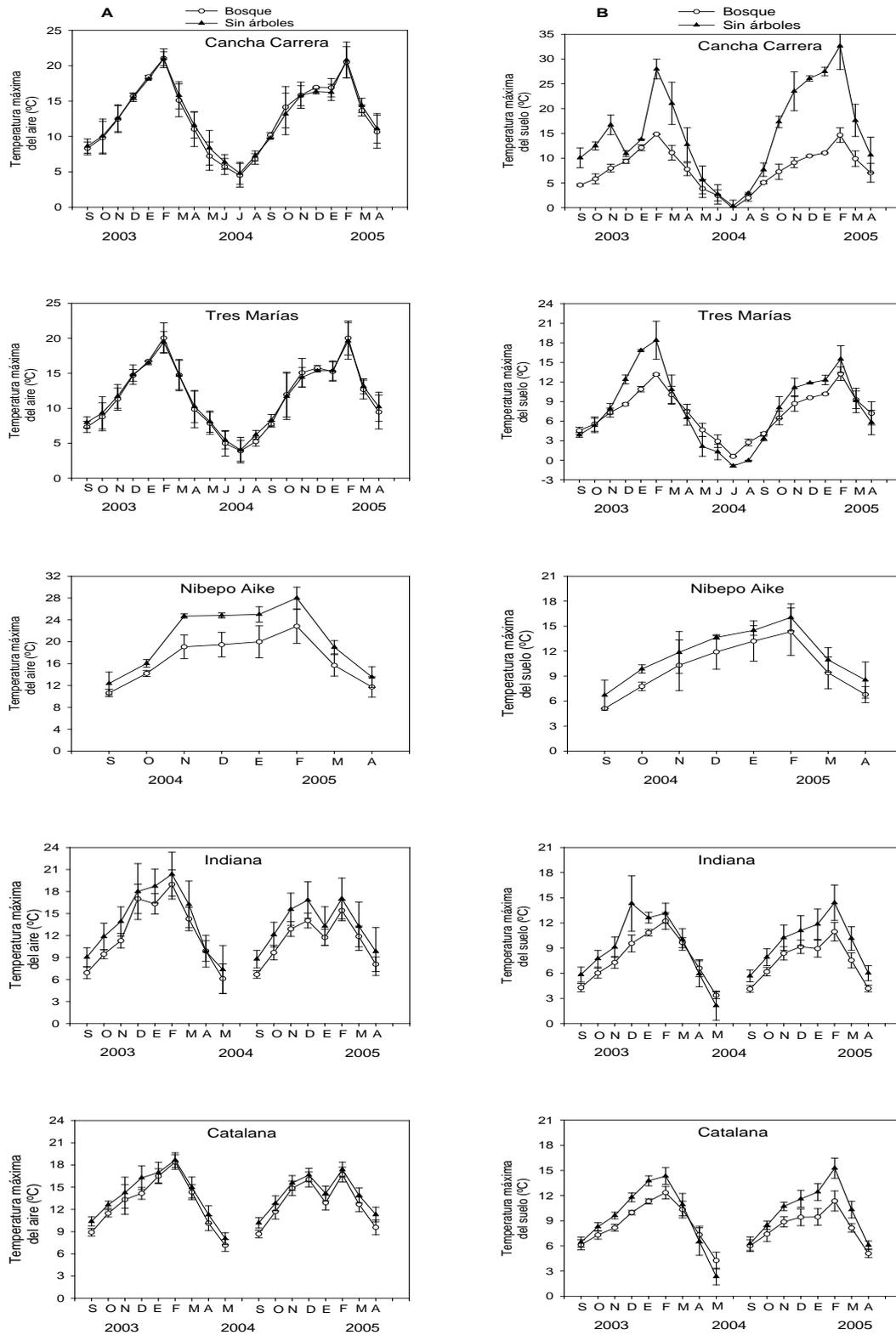
Las barras indican el desvío estándar de las medias.

Figura 2.5. Valores mínimos mensuales de temperatura de aire (A) y suelo (B) dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.



Las barras indican el desvío estándar de las medias.

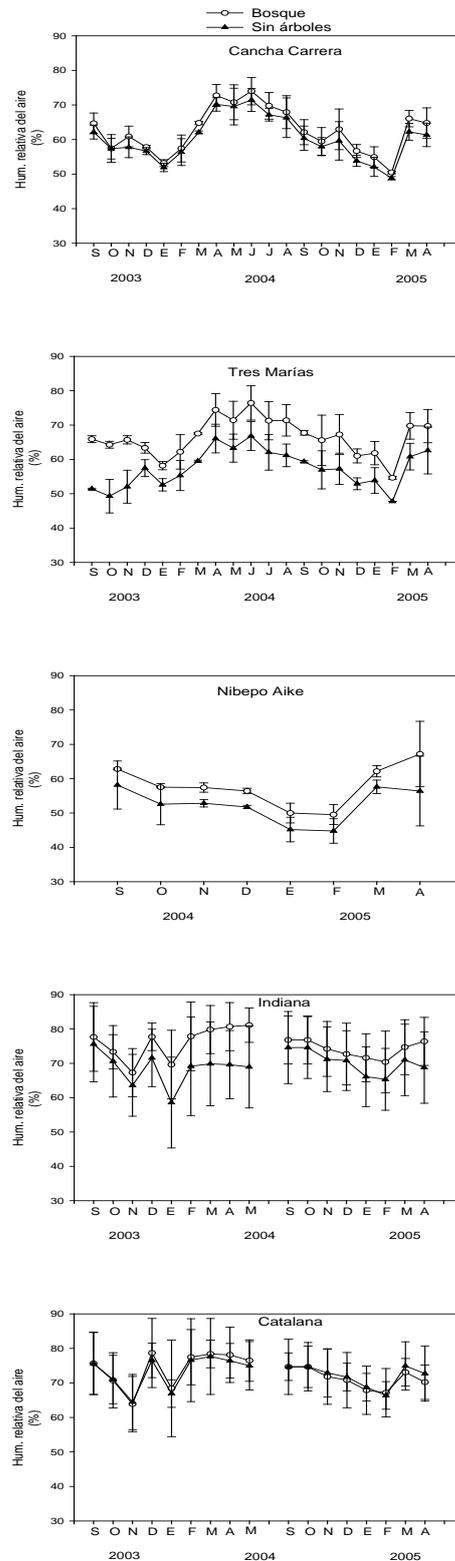
Figura 2.6. Valores máximos mensuales de temperatura de aire (A) y suelo (B) dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.



Las barras indican el desvío estándar de las medias.

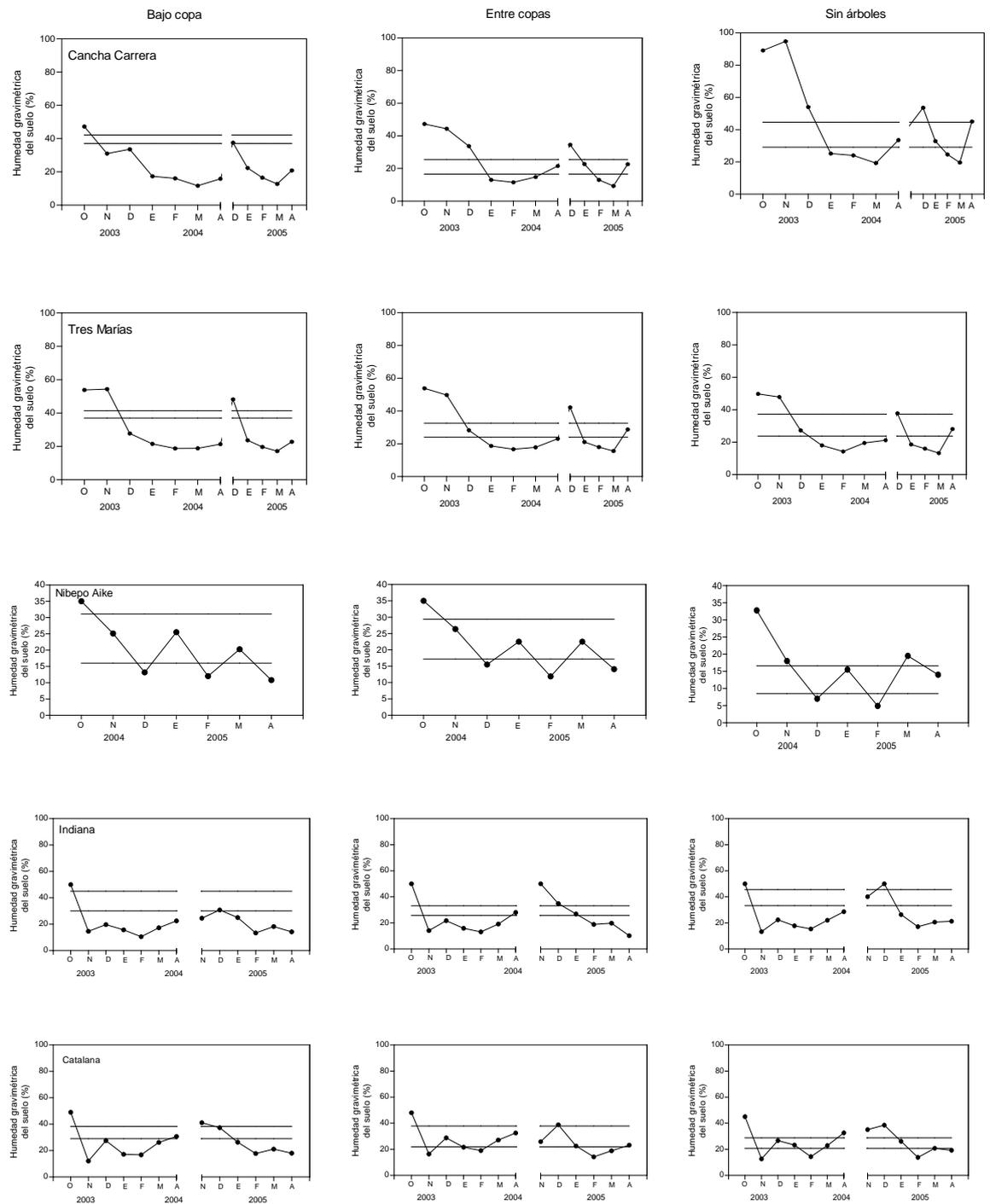
La humedad relativa promedio del aire fue mayor dentro del bosque en todos los sitios aunque con distintas magnitudes para cada uno de ellos (Figura 2.7). Los valores de humedad gravimétrica del suelo en relación al rango teórico de agua útil para las plantas (0,3-15 atmósferas) variaron según los meses y niveles de radiación (coberturas de copa) en cada sitio (Figura 2.8). En el sitio Cancha Carrera los valores de agua disponible para las plantas presentaron variaciones según los niveles de radiación, presentando el nivel de menor radiación (bajo copas) valores de humedad del suelo por debajo del rango teórico mencionado en la mayoría de las fechas evaluadas. El sitio Tres Marías mostró un patrón similar de agua disponible entre niveles de radiación con valores bajo el rango teórico en la mayoría de los meses de verano. Por su parte el sitio Nibepo Aike mostró similares valores de agua disponible para las plantas entre niveles de cobertura arbórea con valores dentro del rango teórico en la mayoría de los meses (Figura 2.8). En el sitio Indiana hubo una tendencia similar entre niveles de radiación con valores de agua disponible por debajo del rango teórico en el primer año, mientras que en el segundo año los lugares más abiertos (entre copas y sin árboles) aumentaron su contenido de agua disponible, no así el lugar bajo copas (Figura 2.8). Por último en el sitio Catalana se encontraron valores inferiores de agua disponible en el lugar bajo copas durante el primer año, mostrando valores similares todos los niveles de radiación en el segundo año.

Figura 2.7. Valores promedio mensuales de humedad relativa del aire dentro y fuera del bosque, en los cinco sitios evaluados de bosque de ñire.



Las barras indican el desvío estándar de las medias.

Figura 2.8. Valores medios de humedad gravimétrica de suelo (30 cm de profundidad) medidos a principio de cada mes para 3 niveles de radiación (bajo copa, entre copas, sin árboles) en los 5 sitios evaluados de bosque de ñire.



Las líneas horizontales representan los valores de humedad superior e inferior del rango de agua útil teórico para las plantas (entre 0,3 y 15 atmósferas) obtenidos a través de las constantes hídricas de los suelos de cada situación.

2.3.3 Productividad del Pastizal

La productividad de la materia seca (MS) aérea de gramíneas varió entre los distintos niveles de radiación (coberturas de copa) con diferentes magnitudes dependiendo del sitio y época del año (Figura 2.9A). Por ejemplo, en el sitio de menor calidad forestal (Tres Marías) la mayor producción de gramíneas se encontró en la segunda temporada de evaluación en los lugares bajo copa, mientras que en el mejor sitio (Nibepo Aike) las máximas productividades fueron medidas en los lugares más abiertos (entre copas y sin árboles) (Figura 2.9A). Para comparar las productividades de MS entre los distintos niveles de radiación de un mismo sitio para cada temporada de crecimiento, se cotejaron los meses de mayor producción en cada nivel de radiación y año de estudio (Tabla 2.5). Por ejemplo, en la temporada de crecimiento 2003-2004 los sitios de Tierra del Fuego (clases de sitio II) superaron ampliamente la productividad de los sitios de Santa Cruz medidos en esa temporada (clases de sitio IV y V). En la temporada 2004-2005 la máxima productividad anual (pico de biomasa) se midió en el sitio Nibepo Aike (CS I) superando los 1800 kg MS ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 2.5). Por otro lado, el mes en el que se midió la máxima productividad de materia seca difirió entre situaciones de nivel de radiación, sitios y entre años de medición. Por ejemplo, en el sitio Cancha Carrera la máxima productividad en el año 2003-2004 se obtuvo en el mayor nivel de radiación en el mes de marzo mientras que en la temporada siguiente la producción de materia seca fue más alta en el mes de diciembre (Tabla 2.5). Los valores de materia seca encontrados en el sitio Tres Marías son los más bajos de todos los evaluados, reafirmando la concordancia entre la calidad forestal de los sitios y su productividad forrajera. Por otro lado, este sitio no presentó diferencias de productividad máxima entre niveles de radiación en la temporada 2003-2004 mientras que en la temporada siguiente se observó una producción más baja de materia seca en el lugar sin árboles (mayor radiación) respecto de los lugares evaluados dentro del bosque (Tabla 2.5). En el sitio Nibepo Aike no se encontraron diferencias de productividad máxima entre niveles de radiación en el año evaluado, no obstante al analizar mes a mes la producción de materia seca fue mayor en los lugares de mayor radiación (sin árboles y entre copas) excepto en el mes de abril en que la mayor cantidad de biomasa se produjo en el lugar bajo copas con valores similares a los medidos en los otros niveles de radiación en meses anteriores (Figura 2.9A). En el sitio Indiana la productividad de materia seca fue máxima en los lugares de mayor radiación (entre copas y sin árboles) en la primera temporada de crecimiento (2003-2004) mientras que en la temporada 2004-2005 el lugar sin árboles produjo mayor cantidad de materia seca que los lugares ubicados dentro del bosque (Tabla 2.5). En Catalana el lugar entre copas (nivel de radiación intermedio) fue el que produjo mayor cantidad de biomasa aérea de gramíneas en ambas temporadas de medición, aunque en diferentes meses cada año.

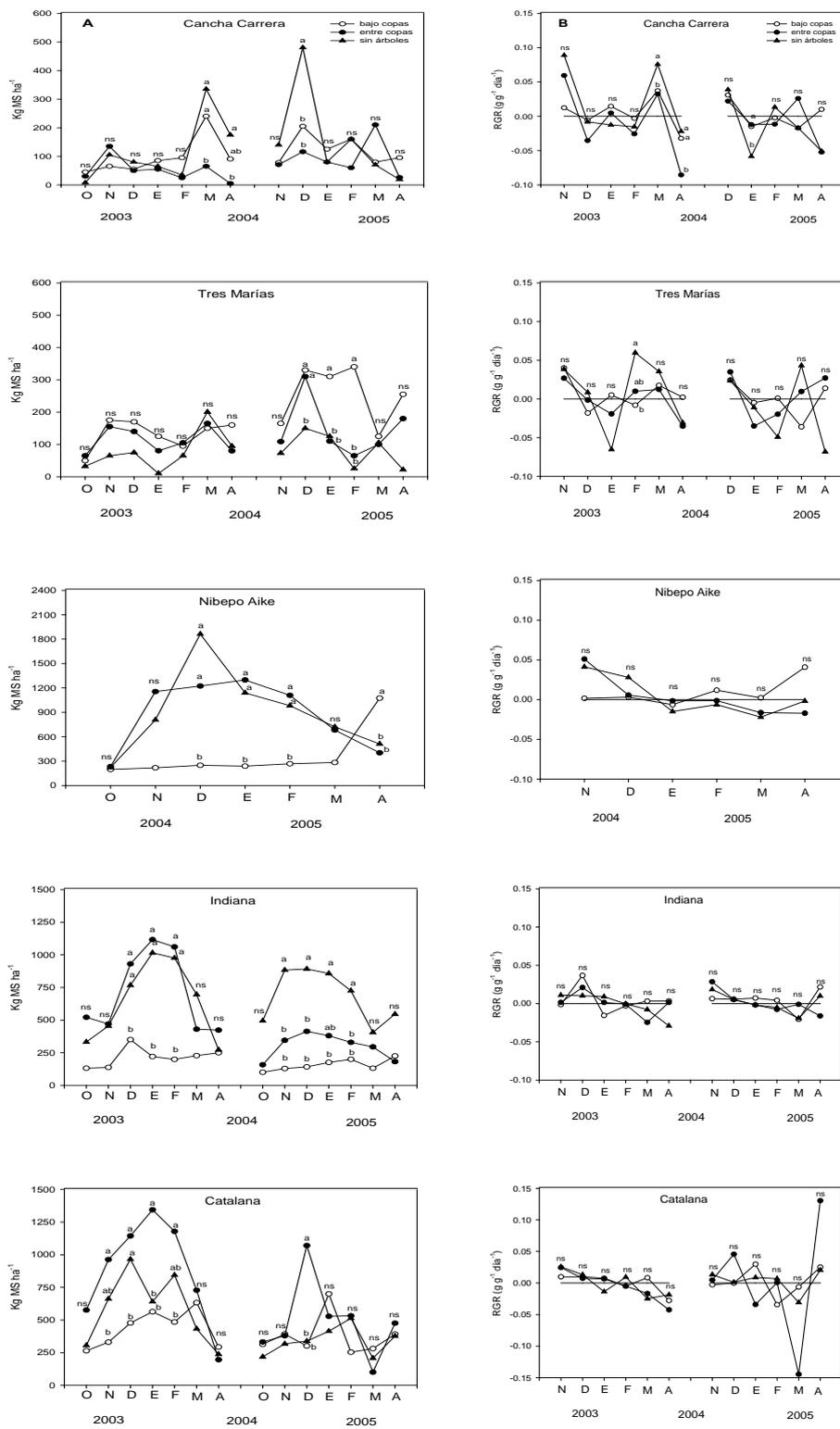
2.3.4 Crecimiento relativo del pastizal

Si bien los valores de crecimiento relativos dependen de cada sitio y fecha de muestreo se puede apreciar una tendencia de varios meses con crecimientos nulos

o negativos (pérdida de materia seca aérea), después de alcanzar ciertos valores de crecimiento positivo (Figura 2.9B).

En Cancha Carrera se observó una caída de las tasas de crecimiento desde diciembre a febrero ($p < 0,05$) en el primer año de evaluación y desde enero en la temporada 2004-2005 en todos los niveles de radiación evaluados. Por otro lado, sólo se aprecian diferencias significativas entre niveles de radiación en el mes de marzo de 2004 con valores máximos en el lugar sin árboles, lo cual explica la máxima producción obtenida en dicha ubicación en la temporada 2003-2004 (Tabla 2.5). En la temporada 2004-2005 no hubo diferencias estadísticamente significativas entre niveles de radiación en ninguna fecha. En el sitio Tres Marías, exceptuando febrero de 2004, no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre niveles de radiación ni entre fechas ($p > 0,05$). Por su parte el sitio Nibepo Aike no presentó diferencias en las tasas de crecimiento entre niveles de radiación en ninguna de las fechas evaluadas. De esta manera se explica el hecho de que no existan diferencias significativas en la productividad máxima de materia seca entre niveles de radiación (Tabla 2.5). Por otro lado, en este sitio se encontraron diferencias significativas entre noviembre de 2004 y abril de 2005 ($p < 0,05$). En el caso del sitio Indiana las tasas de crecimiento relativo (RGR) mostraron una tendencia a ser positivas en los primeros meses en las dos temporadas de crecimiento evaluadas para posteriormente disminuir alcanzando valores negativos en la mayoría de los meses sin que se encuentren diferencias significativas entre niveles de radiación ni entre fechas ($p > 0,05$) (Figura 2.9B). De manera similar en el sitio Catalana en general las tasas de crecimiento relativo (RGR) no presentaron diferencias entre niveles de radiación ni fechas ($p > 0,05$) (Figura 2.9B).

Figura 2.9 Producción acumulada de Materia seca aérea (A) y tasas de crecimiento relativo (RGR) (B) de gramíneas creciendo en tres niveles de radiación (bajo copas, entre copas y sin árboles) en los 5 bosques de ñire estudiados.



Letras distintas entre coberturas de copa para cada fecha indican diferencias significativas ($p < 0,05$), ns: sin diferencias significativas.

2.3.5 Incidencia de variables ambientales sobre la productividad del pastizal

En el sitio Cancha Carrera la producción de materia seca fue mayor en el lugar sin árboles siendo la temperatura máxima del suelo (datos no mostrados) la variable ambiental que más explicó la variación en la productividad de materia seca en este sitio (Tabla 2.6). En el sitio Tres Marías la única variable ambiental que incidió significativamente y en forma negativa en la producción de materia seca fue la radiación fotosintéticamente activa (RFA) (Tabla 2.6). Tanto en el sitio Nibepo Aike como en Indiana las variables ambientales que explicaron en mayor medida la variación en la producción de materia seca fueron las temperaturas del aire, suelo y RFA (Tabla 2.6). De manera similar en el Sitio Catalana las variables ambientales que explicaron en mayor proporción la variabilidad en la producción de MS fueron las temperaturas mínimas de aire y suelo (Tabla 2.6). Por otro lado, las diferencias de producción de MS entre sitios, independientemente de la cobertura de copas, estuvieron relacionadas a la calidad forestal (CS) en la que se desarrollaban los rodales estudiados (Figura 2.10).

Tabla 2.5. Productividad de materia seca aérea máxima (pico de biomasa) anual de hojas verdes de gramíneas ($\text{kg MS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) creciendo bajo distintos niveles de radiación en los 5 bosques de ñire estudiados.

Periodo de crecimiento	Cancha Carrera			Tres Marías			Nibepo Aike			Indiana			Catalana		
	BC	EC	SA	BC	EC	SA	BC	EC	SA	BC	EC	SA	BC	EC	SA
2003-2004 ($\text{Kg MS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)	240 ab (Marzo)	135 b (Nov)	335 a (Marzo)	175 a (Nov)	165 a (Marzo)	200 a (Marzo)	-	-	-	350 b (Dic)	1116 a (Enero)	1015 a (Enero)	633 c (Marzo)	1344 a (Enero)	965 b (Dic)
2004-2005 ($\text{Kg MS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)	205 b (Dic)	210 b (Marzo)	480 a (Dic)	340 a (Feb)	310 a (Dic)	150 b (Dic)	1074 a (Abril)	1298 a (Enero)	1863 a (Dic)	225 b (Abril)	414 b (Dic)	892 a (Dic)	700 ab (Enero)	1070 a (Dic)	513 b (Feb)

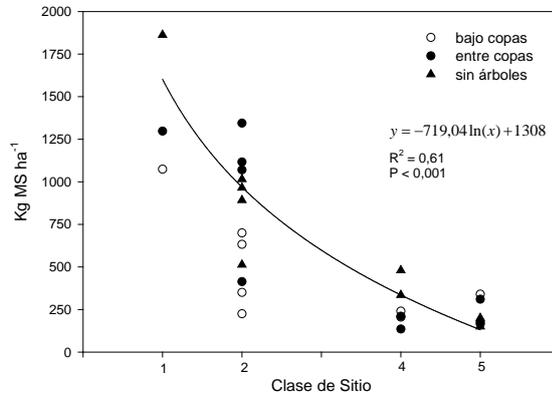
Los datos corresponden a mediciones mensuales durante dos temporadas de crecimiento exceptuando el sitio Nibepo Aike en que se presenta una temporada de crecimiento. Niveles de radiación: BC (bajo copas), EC (entre copas), SA (sin árboles). Entre paréntesis se indica el mes en el cual se encontró la máxima productividad de materia seca acumulada para cada sitio y nivel de cobertura de copas: Nov (Noviembre), Dic (Diciembre). Letras distintas entre niveles de radiación para una misma temporada de crecimiento y sitio indican diferencias significativas ($p < 0,05$). Los análisis estadísticos fueron hechos por separado para cada sitio y temporada de crecimiento.

Tabla 2.6 Coeficientes de determinación (R^2) de regresiones lineales entre distintas variables ambientales y la materia seca aérea acumulada mensualmente, de gramíneas creciendo en los 5 bosques de ñire estudiados.

	Radiación	Temperatura del aire			Temperatura del suelo			Humedad Relativa del aire	Humedad gravimétrica del suelo
	Fotosintéticamente Activa Total	media	máxima	mínima	media	máxima	mínima		
Cancha Carrera (n=39)	0,003 ns	0,02 ns	0,02 ns	0,003 ns	0,07 ns	0,15 * (+)	0,009 ns	0,003 ns	0,08 ns
Tres Marías (n=39)	0,14 * (-)	0,008 ns	0,01 ns	0,007 ns	0,009 ns	0,007 ns	0,06 ns	0,05 ns	0,02 ns
Nibepo Aike (n=21)	0,23 * (+)	0,22 * (+)	0,22 * (+)	0,28 * (+)	0,21 * (+)	0,18 ns	0,25 * (+)	0,07 ns	0,13 ns
Indiana (n=42)	0,39 *** (+)	0,26 ** (+)	0,38 *** (+)	0,18 ** (+)	0,32 *** (+)	0,09 ns	0,27 *** (+)	0,12 * (-)	0,02 ns
Catalana (n=42)	0,002 ns	0,24 ** (+)	0,20 ** (+)	0,30 *** (+)	0,22 ** (+)	0,07 ns	0,26 ** (+)	0,001 ns	0,08 ns

Significancia estadística: * ($P < 0,05$); ** ($P < 0,01$); *** ($P < 0,001$); ns (no significativo). El signo entre paréntesis indica si la correlación es positiva (+) o negativa (-).

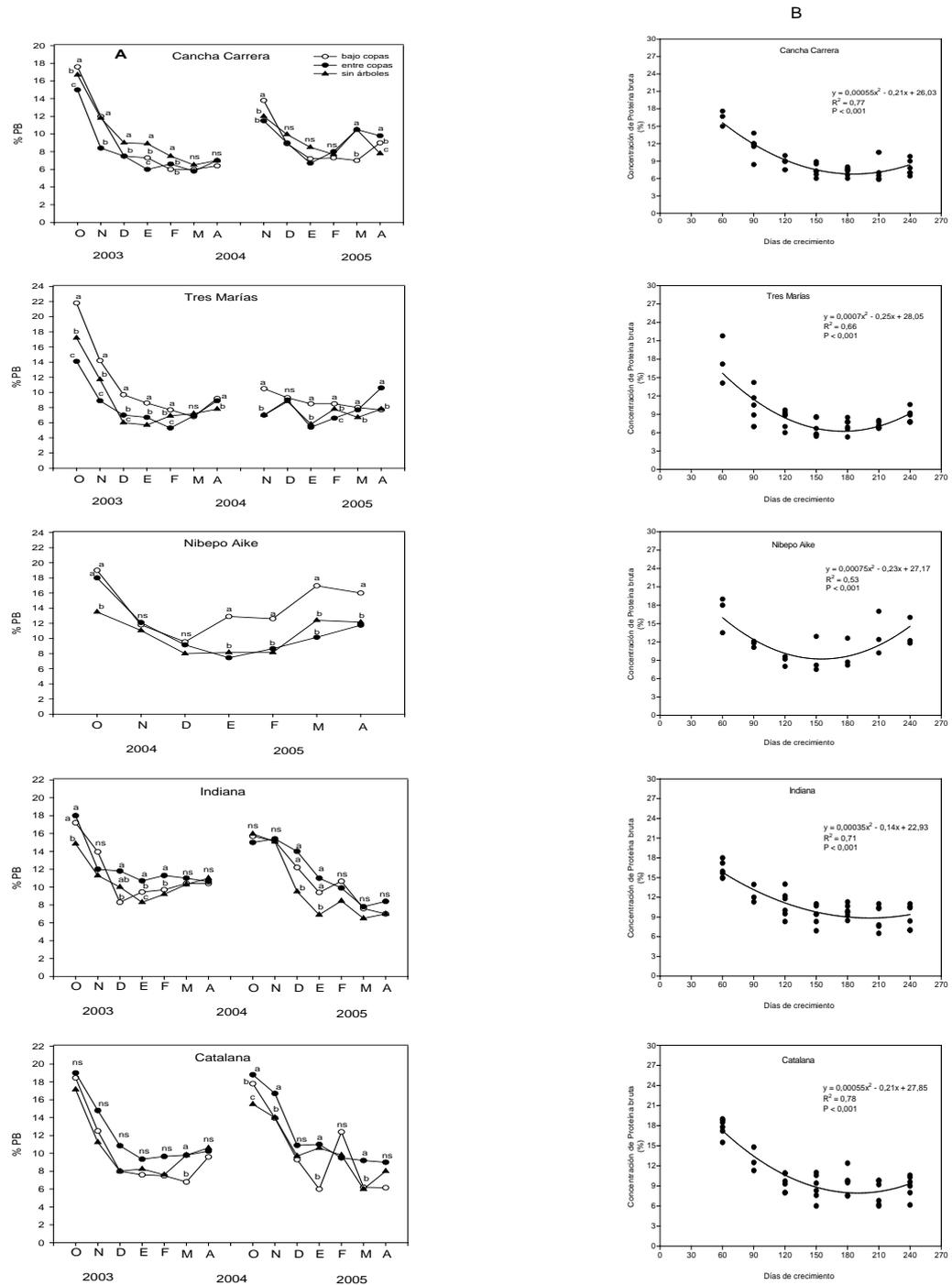
Figura 2.10. Relación entre la Clase de Sitio de bosques de ñire y la productividad de materia seca del componente graminoso en el mes de máxima producción, creciendo en distintos niveles de coberturas de copa.



2.3.6 Concentración de PB

En general los valores más altos de concentración de PB fueron similares en todos los sitios evaluados no superando el 22 % (Figura 2.11A). Asimismo, en todos los sitios los valores más altos de PB se obtuvieron en los primeros cortes de cada temporada evaluada y fueron decreciendo de manera significativa en el tiempo (Figura 2.11B). En el sitio Cancha Carrera hubo diferencias significativas entre fechas e interacciones significativas entre fecha y nivel de radiación ($p < 0,05$), siendo los valores más altos de % PB (octubre de 2003 y noviembre de 2004) en la ubicación bajo copas. De manera similar, en los sitios Tres Marías y Nibepo Aike en la mayoría de las fechas en que hubo diferencias entre niveles de radiación la concentración de PB fue mayor bajo copas (Figura 2.11A). En el sitio Indiana se encontró una tendencia a valores más altos de PB en la ubicación entre copas, mientras que en el sitio Catalana no hubo diferencias entre niveles de radiación en la mayoría de las fechas de muestreo.

Figura 2.11. Concentración de Proteína bruta (% PB) (A) y su relación de variación a través del tiempo (B) de gramíneas creciendo en tres niveles de radiación (bajo copas, entre copas y sin árboles) en los 5 bosques de ñire estudiados.



Letras distintas entre coberturas de copa para cada fecha indican diferencias significativas ($p < 0,05$), ns: sin diferencias significativas.

2.3.7 Incidencia de variables ambientales sobre el % PB

En todos los sitios las temperaturas del aire y suelo estuvieron asociadas negativamente de manera significativa a % PB de las gramíneas, mientras que la humedad gravimétrica del suelo se asoció positivamente a la concentración de PB en todos los sitios (Tabla 2.7).

Tabla 2.7. Coeficientes de determinación (R^2) de regresiones lineales entre distintas variables ambientales y la concentración de proteína bruta mensual de gramíneas creciendo en los 5 bosques de ñire estudiados.

	Radiación	Temperatura del aire			Temperatura del suelo			Humedad	Humedad
	Fotosintéticamente Activa Total	media	máxima	mínima	media	máxima	mínima	Relativa del aire	gravimétrica del suelo
Cancha Carrera (n=39)	0,003 ns	0,25 ** (-)	0,23 ** (-)	0,32 *** (-)	0,19 ** (-)	0,03 ns	0,23 ** (-)	0,003 ns	0,43 *** (+)
Tres Marías (n=39)	0,004 ns	0,35 *** (-)	0,31 *** (-)	0,42 *** (-)	0,36 *** (-)	0,33 *** (-)	0,31 *** (-)	0,001 ns	0,60 *** (+)
Nibepo Aike (n=21)	0,17 ns	0,43 ** (-)	0,45 ** (-)	0,44 ** (-)	0,52 *** (-)	0,51 *** (-)	0,55 *** (-)	0,27 * (+)	0,39 ** (+)
Indiana (n=39)	0,19 * (-)	0,15 * (-)	0,08 ns	0,10 * (-)	0,19 ** (-)	0,01 ns	0,17 ** (-)	0,03 ns	0,41 *** (+)
Catalana (n=39)	0,15 * (-)	0,23 ** (-)	0,09 ns	0,21 ** (-)	0,24 ** (-)	0,001 ns	0,25 ** (-)	0,02 ns	0,47 *** (+)

Significancia estadística: * ($P < 0,05$); ** ($P < 0,01$); *** ($P < 0,001$); ns (no significativo). El signo entre paréntesis indica si la correlación es positiva (+) o negativa (-).

2.4 Discusión

2.4.1 Variaciones ambientales

La disminución de la radiación transmitida bajo el canopeo forestal respecto a sitios abiertos ha sido ampliamente documentada (Carlson y Groot, 1997; Morecroft et al., 1998). Por otro lado, las diferencias en las magnitudes entre coberturas de copas entre sitios estarían dadas por una combinación de efectos de latitud y estructura (Promis et al., 2010) de los mismos, determinado principalmente por un mayor número de árboles por hectárea en los sitios de Tierra del Fuego (Tabla 2.2).

Las diferencias de temperaturas (tanto de aire y suelo) entre sitios estuvieron dadas principalmente por la latitud en la que se ubicaban los sitios, con valores dentro del rango informado por otros trabajos (Caldentey et al., 1999; Bahamonde et al., 2009). Las amortiguaciones de las temperaturas extremas (máximas y mínimas) por la cobertura arbórea han sido documentadas en Patagonia (Caldentey et al., 1999; Bahamonde et al., 2009) y estarían dadas porque la interceptación de la radiación producida porque el canopeo en el invierno generaría una capa de aire cálido (Gómez Sanz, 2004) y en el verano la mayor radiación incidente en los lugares sin cobertura arbórea se correlacionaría con temperaturas más altas (Morecroft et al., 1998). El hecho que las temperaturas del aire respondieran de distinta manera en los diferentes sitios indica además la interacción existente entre los distintos niveles de radiación incidentes y la estructura de los bosques. La mayor humedad relativa del aire dentro del bosque estaría dada por una serie de factores como una disminución en la velocidad del viento (Bahamonde et al., 2009) y la mayor transpiración por parte del dosel (Gómez Sanz, 2004). Los menores valores de agua disponible en el lugar bajo copas en algunos sitios y años estarían dados por la interceptación de las precipitaciones por el canopeo de los árboles (Schroth y Sinclair, 2003) y la mayor demanda de humedad por parte de las raíces de los árboles (Gyenge et al., 2002). En otros casos como en el sitio Tres Marías el efecto de la interceptación de precipitaciones por el canopeo y competencia por raíces de los árboles dentro del bosque se vería compensado por que este sitio recibiría menos precipitaciones y estaría expuesto a vientos más intensos (Bahamonde et al., 2009) con una consecuente mayor evapotranspiración, haciendo que no hayan diferencias entre coberturas de copa.

2.4.2 Productividad y crecimiento relativo del Pastizal

Los valores de MS de gramíneas encontrados en este trabajo se encuentran en el rango de los reportados para bosques de ñire de Patagonia tanto en Argentina (Fertig et al., 2009) como en Chile (Schmidt et al., 2009). Asimismo, las productividades más altas de materia seca aérea de gramíneas encontradas en los sitios de mejor calidad forestal (mayor altura de árboles dominantes) ha sido documentada para Patagonia Sur, Argentina (Peri, 2009). Esto estaría sugiriendo que los factores ambientales que interactúan y determinan la capacidad productiva del bosque a escalas temporales de años (clima, suelo) (Daniel et al., 1982) también incidieron en la capacidad de producción forrajera del sotobosque a escala de estaciones de crecimiento. Por otro lado, los resultados de crecimiento relativo nulos o negativos del pastizal serían la consecuencia de recursos ambientales limitantes y/o a que el mismo crecimiento positivo llega a un punto que genera condiciones adversas que se traducen en tasas de crecimiento nulas o negativas, por ejemplo, a través del incremento de área foliar que

generaría un autosombreamiento y disminución de la tasa de crecimiento relativo (RGR) (Russell et al., 1989).

2.4.3 Incidencia de variables ambientales en producción de MS

Las relaciones positivas entre niveles de radiación y productividad del pastizal, como las encontradas en los sitios Nibepo Aike e Indiana han sido también informados en productividad de *Stipa speciosa* en plantaciones de *Pinus ponderosa* (Fernández et al., 2002). Por otro lado, si bien puede resultar paradójico que a mayores niveles de radiación disminuya la producción de biomasa, como ocurrió en el sitio Tres Marías, esto fue atribuido a que en sitios de calidad forestal baja como en este caso las condiciones de régimen hídrico desfavorables en los lugares sin árboles es el principal factor ambiental limitante (Peri et al., 2005; Peri, 2009). En cambio el efecto del bosque disminuyendo la velocidad del viento y aumentando la humedad relativa del aire proporcionaría un régimen hídrico más favorable para la productividad del pastizal del sotobosque. Coincidentes con nuestros datos algunos estudios han mostrado un efecto similar de las temperaturas del aire y suelo en la productividad de otras especies vegetales (Sharratt, 1996; Stone et al., 1999). Asimismo, la temperatura del suelo podría ayudar a explicar por qué en el segundo periodo de crecimiento (2004-2005) el pico de biomasa en el lugar sin árboles de Cancha Carrera fue alcanzado en el mes de diciembre, antes que en el periodo anterior. Esta influencia de la radiación y la temperatura en el crecimiento de gramíneas se atribuye a que un aumento de la temperatura se traduce en un incremento en el número y tamaño de las células con una consecuente mayor tasa de crecimiento de las láminas (Duru y Ducrocq, 2000), así como también un aumento en la tasa de fotosíntesis de gramíneas (Peri et al., 2003a). Asimismo, esta influencia de la temperatura y la radiación explicarían el desfase temporal en la máxima producción de materia seca entre las distintas coberturas de copa en el sitio Nibepo Aike, implicando que dentro del bosque el sitio más sombreado (bajo copas) alcanzara su mayor producción de materia seca recién en abril, sobre todo considerando que en este sitio, otro factor ambiental importante como el agua disponible para las plantas, no mostró diferencias entre niveles de radiación. Los resultados obtenidos sugieren que en la mayoría de los casos la interacción entre los regímenes de luz, humedad y temperatura (del aire y del suelo) en bosques de ñire manejados para su uso silvopastoril (a través de raleos), genera condiciones que permiten mantener o superar la productividad de materia seca, en relación a lugares adyacentes sin cobertura arbórea (mayores niveles de radiación). Sin embargo, se debe dejar en claro que esto se cumple para niveles intermedios de raleo dejando una cobertura de copas de entre un 30 y 70 %, lo cual es concordante con los antecedentes existentes en Patagonia respecto a productividad de materia seca, tanto para bosques nativos de *N. antarctica* (Somlo et al., 1997; Fertig et al., 2009) como en plantaciones de *Pinus ponderosa* (Fernández et al., 2002).

2.4.4 Concentración de PB

Los valores de % PB encontrados son mayores a los informados por otros trabajos para gramíneas en Patagonia, tanto en estepa (Somlo et al., 1985) como en bosques de ñire (Fertig et al., 2009). Asimismo, los mayores valores de concentración de PB en los lugares más sombreados han sido también encontrados en otros trabajos (Burner y

Brauer, 2003; Peri et al., 2007). Por otro lado, la disminución de la concentración de PB a medida que la pastura crece ha sido ampliamente documentada (Jensen et al., 2003; Peri et al., 2007) y se debería principalmente a que el crecimiento del pastizal implica un reemplazo por otros constituyentes celulares en las plantas a medida que se acercan a la madurez, tales como el aumento de pared celular y material lignificado (Stone, 1994; Larvi et al., 2005). No obstante otros factores ambientales pudieron interactuar modificando temporal y espacialmente la concentración de PB, lo cual dependió de cada sitio.

2.4.5 Incidencia de variables ambientales sobre el % PB

La relación inversa entre niveles de radiación y % PB encontrada en algunos sitios ha sido reportada previamente (Lin et al., 2001; Peri et al., 2007). Las posibles causas de estas mayores concentraciones de PB en los lugares que reciben menor luz podrían estar más ligadas a los procesos de los suelos en los lugares con cobertura arbórea (Wilson, 1996), principalmente en suelos con mayor disponibilidad de agua. Esto ocurre especialmente en aquellos bosques de ñire creciendo en sitios de mejor calidad como los de Tierra del Fuego que además producirían más hojarasca con su consecuente incremento de materia orgánica. En este mismo sentido, si bien en el sitio de mejor calidad forestal (Nibepo Aike) la relación entre nivel de radiación y % PB no fue significativa, durante algunos meses la concentración de PB fue significativamente mayor en las gramíneas creciendo bajo copas.

Otros trabajos han reportado distintos resultados en la relación entre la temperatura del suelo y/o aire versus concentración de N en gramíneas. Por ejemplo, De Lucía et al. (1992) informaron que la concentración de N se relacionó en forma positiva con la temperatura del suelo entre 5 y 20 °C, disminuyendo la concentración de N con temperaturas mayores a 20 °C, mientras que Eriksen y Whitney (1981) reportaron una disminución de la concentración de N en hojas de gramíneas tropicales de 2,2 a 1,5 % cuando la temperatura del suelo aumentó de 22 a 26 °C, respectivamente. Si bien una relación inversa entre la temperatura del suelo y la concentración de N en hojas podría parecer contradictoria a lo esperado desde el punto de vista fisiológico, ya que mayores temperaturas implicarían un aumento en la velocidad de absorción de nutrientes, en nuestro caso los resultados obtenidos serían más bien una consecuencia indirecta del efecto de la temperatura (aire y suelo) sobre el crecimiento y acumulación de biomasa aérea y la consecuente dilución en la concentración de proteína por reemplazo de otros constituyentes celulares (Stone, 1994; Larvi et al., 2005). Con respecto a la humedad del suelo Peri et al. (2007) encontraron que la concentración de PB en *Dactylis glomerata* disminuyó cuando los contenidos de humedad volumétrica descendieron. En contraste, Jensen et al. (2003) encontraron que la concentración de PB en gramíneas disminuyó de 21,7 a 17,5 % cuando las plantas recibían un riego de 2,3 a 4,2 mm día⁻¹, respectivamente. En nuestro caso, esta asociación significativa entre humedad gravimétrica del suelo y % PB de las gramíneas podría estar dada porque a mayores niveles de humedad mejora la absorción de nitrógeno por el aumento del coeficiente de difusión de dicho nutriente (Jungk, 2002) y porque se favorecería la mineralización de N (AL-Ismaily y Walworth, 2008). Asimismo, este efecto de la humedad del suelo podría ayudar a explicar la disminución de la concentración de PB a través del tiempo, como se mencionó anteriormente, ya que en la mayoría de las situaciones evaluadas en este trabajo la humedad del suelo comienza a disminuir en los meses de verano alcanzando en muchos casos niveles inferiores a los valores teóricos de agua disponible para las plantas.

2.5 Conclusiones

Los resultados obtenidos permiten confirmar parcialmente la hipótesis puesta a prueba en este trabajo.

El efecto de los distintos niveles de radiación sobre la producción forrajera dependió de cada sitio y año, evidenciándose su interacción con otros factores ambientales. Sin embargo, en la mayoría de los casos la producción de materia seca dentro del bosque (principalmente en los niveles intermedios de radiación) alcanzó o superó los valores de los sitios aledaños sin cobertura arbórea.

La productividad máxima de materia seca aérea de gramíneas creciendo en los bosques de ñire bajo uso silvopastoril estuvo fuertemente asociada a la calidad forestal de los sitios.

Los valores máximos de % PB fueron similares entre sitios y se obtuvieron al comienzo de cada estación de crecimiento. Por otro lado, la concentración de PB mostró una tendencia a ser más alta en los lugares más sombreados (bajo y entre copas), principalmente en los sitios de mejor calidad. Sin embargo, el factor ambiental que más incidencia tuvo en el % de PB de las gramíneas fue la humedad del suelo en todos los sitios.

Es necesario seguir profundizando en el entendimiento de las interacciones de estos complejos sistemas de manera que su uso sea más eficiente y se garantice su sustentabilidad. En este sentido, se considera importante conocer la respuesta de los pastizales gramíneos al pastoreo, es decir, saber de qué manera se modifica su productividad en cantidad y calidad a distintas frecuencias de corte para distintos sitios de bosques de ñire y niveles de radiación.

Capítulo 3. Descomposición y dinámica de liberación de nutrientes de gramíneas y hojas del componente arbóreo en bosques de *Nothofagus antártica* con distintas coberturas de copa y desarrollándose en dos calidades de sitio.

3.1 Introducción

La descomposición de la materia orgánica es un proceso fundamental en el funcionamiento de un ecosistema por su estrecho vínculo con la fuente de nutrientes para el crecimiento de las plantas (Lambers et al., 1998). La dinámica de liberación – inmovilización de nutrientes de la materia orgánica en descomposición, es afectada por factores microambientales (temperatura y humedad de aire y suelo) junto a otros como calidad (composición química) del mantillo y disponibilidad de organismos descomponedores (Swift et al., 1979). Particularmente los ecosistemas forestales basan su sustentabilidad a largo plazo en el mantenimiento de los ciclos de nutrientes, pudiendo su aprovechamiento alterar los flujos de nutrientes, y por ende su productividad (Imbert et al., 2004).

Considerando que el uso silvopastoril del bosque de ñire implica prácticas silviculturales de remoción de árboles para permitir la llegada de suficiente luz fotosintéticamente activa (LFA) al estrato herbáceo para aumentar la producción forrajera, es necesario conocer el impacto que éstos tendrán en el ciclado de nutrientes. Estos procesos podrían verse afectados por el uso silvopastoril del bosque, ya que se han encontrado evidencias de que al abrir el dosel arbóreo se modifican los factores microambientales como temperatura del aire (Chen et al., 1999), temperatura del suelo (Morecroft et al., 1998), humedad del suelo (Schroth y Sinclair, 2003). Asimismo, se han encontrado influencias de las características físico-químicas del suelo sobre la descomposición de residuos (Ostertag y Hobbie, 1999; Hobbie y Gough, 2004).

Por otro lado, Peri et al. (2008b) encontraron que en un bosque de ñire bajo uso silvopastoril disminuyó la hojarasca caída al suelo en comparación con un bosque primario, lo cual modificaría la cantidad del mantillo existente en el suelo del bosque. La calidad del mantillo del sistema también podría modificarse al cambiar la proporción de hojas de ñire (disminución) y material de especies herbáceas (aumento) que anualmente se incorporan al suelo debido a una variación en las proporciones de algunos compuestos químicos como carbono, nitrógeno y lignina que han sido relacionados con diferencias en las tasas de descomposición de residuos (Swift et al., 1979; Melillo et al., 1982; Aerts, 1997).

Existen antecedentes de medición de descomposición de hojarasca en bosques de *Nothofagus pumilio* en Magallanes (Chile) (Caldentey et al., 2001); hojas de *Nothofagus oblicua*, *N. pumilio* y *N. dombeyi* en los Andes chilenos (Decker y Boerner, 2006); hojas de *Nothofagus antarctica* en bosques bajo uso silvopastoril en Tierra del Fuego (Argentina) (Moretto et al., 2006). Sin embargo, no existen trabajos que evalúen al mismo tiempo la descomposición de hojas de ñire y del componente herbáceo en bosques de *Nothofagus antarctica* bajo uso silvopastoril en Patagonia Sur. En este mismo sentido, para tener una mayor comprensión del funcionamiento del sistema silvopastoril, es necesario conocer la dinámica de descomposición y liberación de nutrientes tanto de hojas del componente arbóreo como de las principales especies del sotobosque. En este contexto nos proponemos responder las siguientes preguntas: (i) ¿El manejo silvicultural de los bosques de ñire para su uso silvopastoril, a través de prácticas de raleo, afecta las tasas de descomposición de las hojas de ñire y de gramíneas? (ii) si existe algún efecto, ¿Es igual para bosques desarrollándose en distintas calidades de sitio? Para responder estas preguntas los objetivos de este estudio fueron: (i) cuantificar el efecto de distintas coberturas de copa en la descomposición de gramíneas y hojas del componente arbóreo en bosques de *Nothofagus antarctica* con uso silvopastoril desarrollándose en dos clases de sitio, (ii) evaluar la dinámica de

liberación-inmovilización de N, P, K y Ca en las gramíneas y hojas de ñire descomponiéndose en cada sitio.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Sitios de estudio

Los sitios de estudio fueron los bosques de ñire bajo uso silvopastoril ubicados en la provincia de Santa Cruz en Ea. Cancha Carrera (51° 13' 23" LS - 72° 15' 39" LO) desarrollándose en clases de sitio IV (altura de los árboles dominantes entre 6 y 8 m) (CS IV); y en Ea. Tres Marías (51° 19' 05" LS - 72° 10' 47" LO) en una CS V (altura de los árboles dominantes menor a 6 m) (CS V) (Lencinas et al., 2002). Se seleccionaron además en cada sitio áreas adyacentes sin árboles que representan una zona de transición entre el bosque y la estepa.

Las características de clima, suelo, estructura forestal y especies de sotobosque de los sitios se encuentran bien descritas en el Capítulo 2 de esta Tesis (secciones 2.2.1, 2.2.2 y 2.2.3). Asimismo, para la evaluación de variables ambientales de los sitios durante este ensayo se utilizó la misma metodología descrita en el Capítulo 2 (Sección 2.2.4) agregándose en este estudio un sensor adicional de temperatura de aire y suelo, y humedad relativa del aire, de manera de contar con estos datos en cada cobertura de copas (o nivel de radiación). De la misma manera periódicamente se midió la humedad gravimétrica del suelo en sus primeros 30 centímetros (n=5) en cada situación de estudio, posteriormente con datos de densidad aparente del suelo se calculó la humedad volumétrica del mismo para cada situación y fecha.

3.2.2 Diseño experimental y mediciones biológicas

Entre marzo y mayo de 2005 se colectaron hojas de ñire senescentes en cada sitio de estudio. De la misma manera se colectó material senescente de la parte aérea de las principales gramíneas de cada sitio de estudio, tanto en sotobosque como en sus respectivas áreas adyacentes sin árboles y se formaron muestras compuestas de todas las especies encontradas en cada CS. El material colectado fue llevado al laboratorio y secado al aire a temperatura ambiente hasta peso constante. Posteriormente se puso 5 g. de material en bolsas de malla de polietileno de 10 x 10 cm con apertura de malla de 2 x 2 mm, luego se tomaron sub muestras de cada material (gramíneas y hojas de ñire), las cuales fueron secadas en horno por 48 h a 60 °C para calcular la humedad del material incubado inicialmente. Muestras iniciales de las hojas de ñire y gramíneas fueron analizadas para lignina, C, N, P, K y Ca, mientras que las extraídas cada vez fueron analizadas para todos los nutrientes, con excepciones en C que sólo se incluyó nuevamente en los análisis de la última extracción y K que no fue evaluado en la última fecha de extracción por problemas en laboratorio. La lignina se determinó a través del método Klason en ácido sulfúrico y con el sistema Ancom, el carbono (C) fue determinado por el método de combustión seca con un analizador elemental (Leco, model CR-1), el contenido de nitrógeno (N) fue determinado usando el método Kjeldahl, mientras que las concentraciones de fósforo (P), potasio (K) y calcio (Ca), fueron determinadas con un espectrómetro de emisión de plasma (Shimadzu ICPS-1000

III). En cada CS se realizó un diseño experimental factorial con el nivel de radiación (cobertura de copas) y el tiempo como factores. En el caso de hojas de ñire la cobertura de copas tuvo 2 niveles (bajo copa y entre copas) y para gramíneas 3 niveles (bajo copa, entre copas y sin árboles), mientras que para ambos materiales el factor tiempo tuvo 6 niveles (fechas de extracción de bolsitas) como se detalla a continuación.

En octubre de 2005 se instalaron en cada sitio de estudio 6 bolsas con hojas de ñire en cada una de 5 parcelas (repeticiones) ubicadas bajo copa, y 6 bolsas con hojas de ñire en cada una de 5 parcelas (repeticiones) ubicadas entre copas. Para las gramíneas se repitió la misma distribución de bolsas en cada sitio agregándose 5 parcelas (repeticiones) en un lugar sin árboles. Las bolsas con material fueron puestas en forma horizontal sobre la superficie del suelo y fijadas al mismo con clavos para evitar desplazamientos. Cinco bolsas (1 de cada parcela) de cada material y nivel de radiación fueron extraídas de ambos sitios a los 2, 4, 6, 11, 14 y 16 meses. En el laboratorio, el material fue removido de las bolsas, se limpió y se le extrajo el material extraño, para luego ser secadas a estufa por 48 horas (h) a 60 °C y posteriormente pesadas. Luego se realizaron correcciones por contaminantes inorgánicos a través de ignición en mufla de todas las muestras (4 h, 600 °C), obteniéndose de esta manera los valores de materia orgánica remanente. Por otro lado, con estos datos se calculó la cantidad absoluta de cada nutriente en cada fecha de extracción multiplicando la concentración por su correspondiente masa remanente, para determinar la dinámica de nutrientes en el proceso de descomposición. Los datos de masa de nutrientes obtenidos en cada fecha de extracción fueron expresados como porcentaje de los valores iniciales sobre base libre de cenizas.

3.2.3 Análisis estadísticos

Los datos de descomposición de materia orgánica de hojas de ñire y gramíneas fueron analizados con un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas en el tiempo con la cobertura de copas como factor inter sujetos y cada fecha de muestreo el factor intra sujetos, debido a que los valores de descomposición para una misma situación no son independientes en el tiempo y este tipo de análisis ha mostrado ser apropiado para estos casos (Gurevitch y Chester, 1986). Para evitar interpretaciones erróneas debidas a la interacción significativa entre factores (Willems y Raffaele, 2001) se realizaron comparaciones múltiples referidas a los efectos intra-sujetos, es decir comparaciones entre niveles de radiación para cada fecha de muestreo.

Hojas de ñire y gramíneas fueron analizadas separadamente para cada sitio. Las separaciones de medias se hicieron con un test de Tukey ($p < 0,05$) cuando hubo diferencias significativas entre tratamientos. De manera similar se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas en el tiempo para cada nutriente evaluado en hojas de ñire y gramíneas.

Para calcular las constantes de descomposición (k) del periodo evaluado se usó el modelo exponencial simple descrito por Olson (1963). De esta manera se obtuvo la correspondiente constante “ k ” de descomposición para cada situación de nivel de radiación y CS para hojas de ñire y gramíneas usando la siguiente expresión:

$$X_1 / X_0 = e^{-kt} \quad (\text{modelo de descomposición exponencial negativo})$$

$$k = \frac{-\ln\left(\frac{X_1}{X_0}\right)}{t} \quad (\text{constante de descomposición})$$

donde x_0 y x_1 son el peso inicial y final (en gramos) del período considerado, t es el tiempo expresado como fracción del año y “ln” es el logaritmo natural. Posteriormente las constantes de descomposición “ k ” obtenidas fueron comparadas entre niveles de radiación a través de ANOVA, usándose un test de Tukey ($p < 0,05$) para la separación de medias. Estos análisis fueron realizados en forma separada para cada CS y material (gramíneas y hojas de ñire).

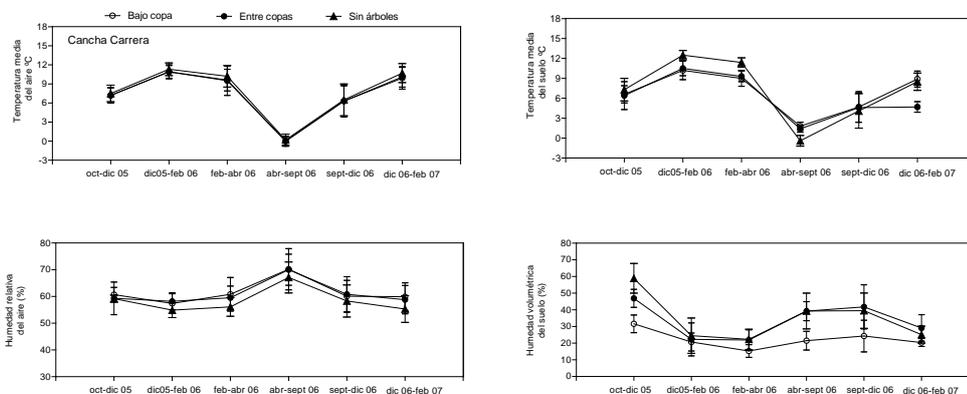
Se realizaron análisis de regresión lineal simple entre las distintas variables ambientales y las constantes de descomposición de hojas de ñire y gramíneas para determinar cual de ellas tendría mayor incidencia en la descomposición de residuos en los sitios evaluados.

3.3 Resultados

3.3.1 Variaciones ambientales

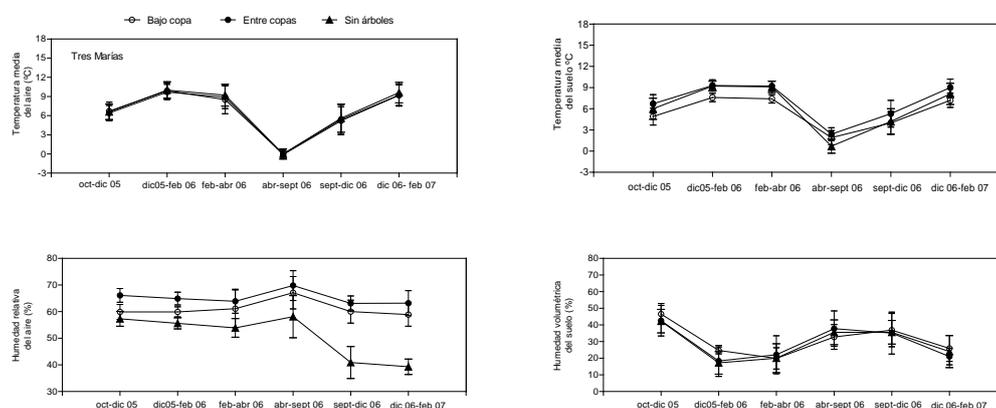
En las Figuras 3.1 y 3.2 se pueden observar los valores de las temperaturas medias de suelo y aire, así como también las humedades volumétricas del suelo y relativas del aire para los sitios de clases IV y V, respectivamente. Como es lógico para estas latitudes las temperaturas de aire y suelo presentaron valores máximos en los periodos de verano y mínimos en invierno. Las temperaturas del aire no difirieron entre distintas coberturas de copa en ninguna de los 2 sitios muestreados, mientras que las temperaturas del suelo fueron más altas en los lugares más abiertos en primavera ó verano, dependiendo de la CS. La humedad volumétrica del suelo fue mayor en los sitios más abiertos durante los meses de primavera verano en el sitio de clase IV, mientras que en el lugar de muestreo ubicado en CS V no se apreciaron diferencias entre distintas coberturas. La humedad relativa del aire tendió a ser menor en los lugares sin árboles únicamente en el lugar de CS V.

Figura 3.1 Valores medios de temperaturas de suelo (3 cm de profundidad) y aire, humedad volumétrica de suelo (30 cm de profundidad) y humedad relativa del aire para cada periodo evaluado en 3 niveles de radiación: bajo copas, entre copas, sin árboles, en un bosque de ñire desarrollándose en CS IV.



Las barras indican el desvío estándar de las medias.

Figura 3.2 Valores medios de temperaturas de suelo (3 cm de profundidad) y aire, humedad volumétrica de suelo (30 cm de profundidad) y humedad relativa del aire para cada periodo evaluado en 3 niveles de radiación: bajo copas, entre copas, sin árboles, en un bosque de ñire desarrollándose en CS V.



Las barras indican el desvío estándar de las medias.

3.3.2 Concentración de elementos en el material en descomposición

En la Tabla 3.1 se presentan las concentraciones iniciales de lignina y distintos nutrientes evaluados para hojas senescentes de ñire y gramíneas en cada sitio muestreado. En el caso de las hojas de ñire en aquellos elementos que presentaron diferencias entre sitios los valores más altos se obtuvieron en el bosque desarrollándose en CS IV, mientras que para las gramíneas en la mayoría de los elementos no hubo diferencias entre sitios y cuando los hubo dependió de cada elemento en qué sitio se encontraba el valor más alto (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Valores iniciales promedios de lignina y macronutrientes para hojas senescentes de ñire y gramíneas recolectados en dos clases de sitio (CS) de bosque de *N. antarctica* y sus zonas aledañas sin árboles.

	Lignina (%)	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	C/N	Lignina/N	C/P	N/P
Hojas de ñire									
CS IV	17,94	0,58	0,12	0,05	1,68	86	30,93	416	5
CS V	15,99	0,72	0,07	0,08	1,12	70	22,21	723	9,8
Sig.	ns	ns	*	ns	*	**	**	ns	ns
Gramíneas									
CS IV	3,54	0,39	0,03	0,10	0,17	104	9,08	1353	13,8
CS V	3,80	0,37	0,05	0,16	0,44	106	12,66	786	7,6
Sig.	ns	ns	ns	ns	**	ns	*	*	*

Sig: significancia estadística, *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ns: no significativo

En las Tablas 3.2 y 3.3 se dan las concentraciones finales de los elementos evaluados en cada material y situación de sitio y cobertura de copas. Las concentraciones finales de los elementos evaluados en las hojas de ñire no difirieron entre coberturas de copa ($p > 0,05$) en ninguno de los sitios evaluados (Tabla 3.2). En las gramíneas sólo hubo diferencias en la concentración final de algunos elementos en el sitio clase IV, dependiendo de cada elemento la diferencia (Tabla 3.3).

Tabla 3.2 Valores finales promedios de carbono y macronutrientes de hojas de ñire, al final del periodo de descomposición evaluado, en dos clases de sitio (CS) de bosque de *N. antarctica*.

	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	C/N	C/P	N/P
CS IV							
Bajo copa	0,78	0,05	0,22	1,23	57	951	16
Entre copas	0,82	0,06	0,27	1,37	63	815	13
Sig	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CS V							
Bajo copa	0,84	0,06	0,15	1,26	56	779	13
Entre copas	1,08	0,06	0,22	1,33	45	735	16
Sig	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Sig: significancia estadística en cada columna ($p < 0,05$), ns: no significativo

Tabla 3.3 Valores finales promedios de carbono y macronutrientes de gramíneas, al final del periodo de descomposición evaluado, en dos clases de sitio (CS) de bosque de *N. antarctica* y sus zonas aledañas sin árboles.

	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	C/N	C/P	N/P
CS IV							
Bajo copa	0,39	0,05	0,15 b	0,25 ab	118	1053 ab	9
Entre copas	0,3	0,03	0,33 a	0,22 b	159	1822 a	12
Sin árboles	0,47	0,04	0,30 a	0,34 a	103	998 b	11
Sig	ns	ns	**	*	ns	*	ns
CS V							
Bajo copa	0,39	0,04	0,28	0,31	127	1269	10
Entre copas	0,56	0,04	0,23	0,33	80	1007	13
Sin árboles	0,48	0,04	0,24	0,27	87	1134	13
Sig	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Letras distintas en una misma columna y CS indican diferencias significativas (Sig), *: $p < 0,05$;

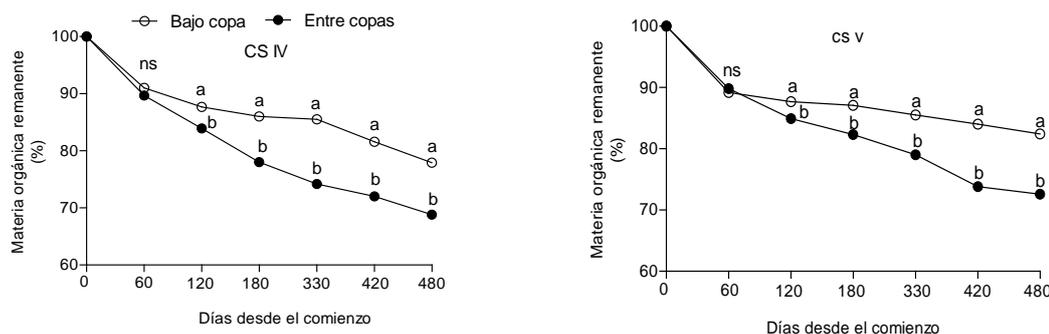
** : $p < 0,01$; ns: no significativo.

3.3.3 Descomposición de materia orgánica

En la Figura 3.3 se muestran los porcentajes relativos de materia orgánica remanente para hojas de ñire descomponiéndose a través del tiempo en dos rodales de bosque de ñire que se desarrollan en distintas clases de sitio. En los dos rodales la materia orgánica remanente varió significativamente a través del tiempo ($p < 0,001$) y hubo una interacción significativa ($p < 0,05$) entre tiempo y nivel de radiación. En ambos rodales el comportamiento fue similar observándose un mayor porcentaje de descomposición de

materia orgánica durante los primeros 60 días y los valores más bajos entre los 180 y 330 días que en este caso corresponden al periodo abril-septiembre. Se observaron diferencias entre niveles de radiación recién a partir de los 120 días, siendo la descomposición más alta en el nivel de mayor radiación a partir de ese momento y hasta el final del ensayo. En ambos lugares de muestreo la descomposición de hojas de ñire se aproximó a un 20 y 30 % para las situaciones bajo copa y entre copas, respectivamente.

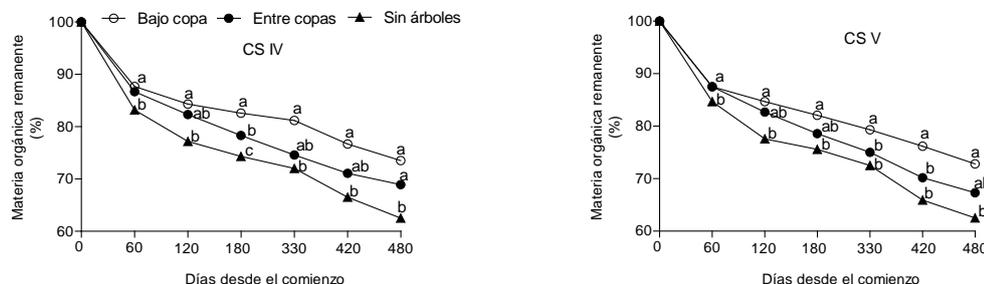
Figura 3.3 Materia orgánica remanente (como porcentaje de la cantidad inicial) a través del tiempo (inicio octubre de 2005) para hojas de ñire en dos niveles de radiación (coberturas de copa): bajo copas y entre copas, en dos rodales de bosque de ñire desarrollándose en distintas clases de sitio (CS).



Letras distintas en cada fecha de muestreo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre niveles de radiación, ns: no hay diferencias significativas.

En la Figura 3.4 se observan los valores de descomposición de gramíneas en los mismos rodales y niveles de radiación que para hojas de ñire agregándose un lugar de mayor radiación (sin árboles). De manera similar a lo ocurrido con las hojas de ñire la materia orgánica remanente varió a través del tiempo ($p < 0,001$) siendo mayor la desaparición de material (descomposición) durante los primeros 60 días y menor en el periodo abril-septiembre (180-330 días), asimismo, la interacción entre el tiempo y el nivel de radiación fue significativa ($p < 0,05$) en los dos sitios. Por otro lado, a los 60 días ya se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre niveles de radiación siendo la descomposición mayor en los lugares sin árboles en ambos sitios. Después de los 60 días las diferencias entre niveles de radiación siguieron manteniéndose entre los niveles extremos, es decir entre los lugares sin árboles y bajo copa, sin embargo, se comenzó a observar algunas diferencias entre los distintos niveles de radiación dentro del bosque, ya que el nivel de radiación entre copas mostró valores intermedios de descomposición dependiendo de cada fecha si la diferencia era significativa o no (Figura 3.4). De esta manera al final del ensayo (480 días) los valores de descomposición fueron mayores en el lugar de mayor radiación alcanzando valores de 27 y 38 % para las situaciones bajo copa y sin árboles, respectivamente en ambas clases de sitio, con valores intermedios en las situaciones entre copas.

Figura 3.4 Materia orgánica remanente (como porcentaje de la cantidad inicial) a través del tiempo (inicio octubre de 2005) para gramíneas en tres niveles de radiación (coberturas de copa): bajo copa, entre copas y sin árboles, en dos rodales de bosque de ñire desarrollándose en distintas clases de sitio (CS).



Letras distintas en cada fecha de muestreo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre niveles de radiación.

3.3.4 Constantes de Descomposición (k) de hojas de ñire y gramíneas para diferentes Clases de Sitio (CS) y niveles de radiación

En las Tablas 3.4 y 3.5 se presentan los valores de constantes de descomposición (k año⁻¹) para cada nivel de radiación (separado por sitio) para hojas de ñire y gramíneas, respectivamente. También se presenta para cada caso el tiempo en años que tardaría en descomponerse el 99 % de la materia orgánica (t_{99}) estimado a través de la constante (k) obtenida del modelo. Las constantes de descomposición de hojas de ñire difirieron entre los distintos niveles de radiación, tanto en el rodal desarrollándose en CS IV como en CS V (Tabla 3.4).

Para el caso de gramíneas las constantes de descomposición variaron entre niveles de radiación mostrando un patrón similar al de las hojas de ñire, con valores más altos en las situaciones de mayor nivel de radiación (Tabla 3.5).

Tabla 3.4 Constantes de descomposición (k año⁻¹) obtenidas a través de los modelos ajustados de hojas de ñire en dos niveles de radiación (bajo copa y entre copas) en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio.

Situación	Modelo	Significancia	R ²	k	t_{99}
Clase de sitio IV					
bajo copa	$X_1/X_0=91,97e^{-0,112 t}$	**	0,88	0,20 b	23,0 a
entre copas	$X_1/X_0=90e^{-0,21 t}$	***	0,93	0,31 a	14,9 b
Clase de sitio V					
bajo copa	$X_1/X_0=89,4e^{-0,06 t}$	**	0,89	0,17 b	27,1 a
entre copas	$X_1/X_0=90,92e^{-0,17 t}$	***	0,96	0,27 a	17,1 b

X_1/X_0 : proporción de materia orgánica remanente con respecto a la inicial; t : tiempo en años; Significancia, ** ($p < 0,01$), *** ($p < 0,001$) R²: coeficiente de determinación. Letras distintas entre niveles de radiación en cada clase de sitio indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

(t_{99}): tiempo total de descomposición (en años) del 99 % de la materia orgánica de acuerdo a la constante obtenida (k).

Tabla 3.5 Constantes de descomposición (k año⁻¹) obtenidas a través de los modelos ajustados de gramíneas en tres niveles de radiación (bajo copa, entre copas y sin árboles) en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio.

Situación	Modelo	Significancia	R ²	k	t ₉₉
Clase de sitio IV					
Bajo copa	$X_1/X_0=89,13e^{-0,14 t}$	***	0,94	0,26 b	17,7a
Entre copas	$X_1/X_0=87,83e^{-0,19 t}$	***	0,97	0,31 b	14,9a
Sin árboles	$X_1/X_0=84,6e^{-0,22 t}$	***	0,94	0,39 a	11,8b
Clase de sitio V					
Bajo copa	$X_1/X_0=89,2e^{-0,15 t}$	***	0,98	0,25 b	18,4a
Entre copas	$X_1/X_0=89,2e^{-0,21 t}$	***	0,97	0,32 ab	14,4ab
Sin árboles	$X_1/X_0=86,12e^{-0,24 t}$	***	0,94	0,39 a	11,8b

X_1/X_0 : proporción de materia orgánica remanente con respecto a la inicial; t: tiempo en años; Significancia, *** ($p < 0,001$), R²: coeficiente de determinación. Letras distintas entre niveles de radiación en cada clase de sitio indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

(t₉₉): tiempo total de descomposición (en años) del 99 % de la materia orgánica de acuerdo a la constante obtenida (k).

En la Tabla 3.6 se presentan los coeficientes de determinación (R²) entre las constantes de descomposición (k) de gramíneas y hojas de ñire, y algunas variables ambientales, resultando ser la radiación total incidente (directa más difusa) la variable ambiental de mejor ajuste explicando un 61 y 49 % de la variación en las tasas de descomposición en gramíneas y hojas de ñire, respectivamente.

Tabla 3.6 Coeficientes de determinación (R²) de regresión lineal simple entre las constantes de descomposición (k) y variables ambientales., en gramíneas y hojas de ñire.

	Gramíneas		Hojas de ñire	
	Significancia	R ²	Significancia	R ²
Radiación total incidente	P < 0,01	0,61	P < 0,01	0,49
Temperatura media del aire	p < 0,01	0,40	p < 0,01	0,41
Temperatura media del suelo	p < 0,01	0,40	p < 0,01	0,40
Humedad volumétrica del suelo	no significativo		no significativo	
Humedad del aire	p < 0,01	0,3	p < 0,05	0,27

Por otro lado, con el fin de evaluar si las diferencias de “calidad” (composición química) entre hojas de ñire y gramíneas (Tabla 3.1) se manifestaban en una diferencia en su descomposición se compararon las constantes (k) de todo el periodo entre los dos materiales (hojas de ñire y gramíneas) para cada nivel de radiación y sitio por separado, no encontrándose diferencias significativas ($p > 0,05$) en ningún caso.

3.3.5 Dinámica de nutrientes en hojas de ñire

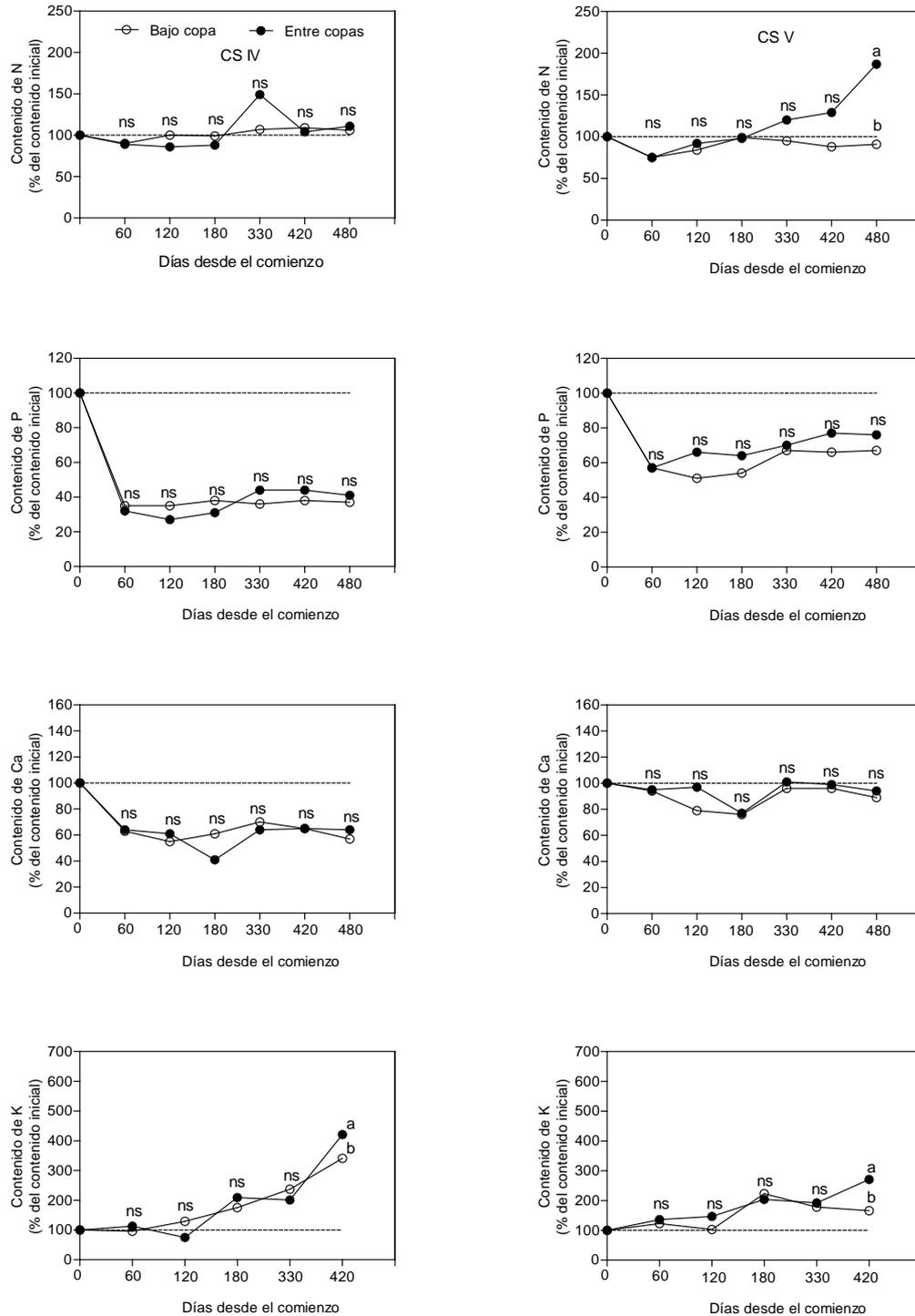
En la Figura 3.5 se presenta la variación a través del tiempo del contenido de N, P, Ca y K (expresados como porcentajes de la cantidad inicial) de las hojas de ñire en descomposición para cada nivel de radiación y CS estudiados.

Durante los primeros 60 días del ensayo hubo una liberación de N en las hojas de ñire en los dos sitios muestreados aunque en mayor magnitud en el rodal desarrollándose en

CS V, y a partir de ese momento hubo inmovilización de N en ambos sitios sin que se aprecien diferencias significativas ($p > 0,05$) entre niveles de radiación en ninguna fecha de medición. Solamente en el lugar correspondiente a CS V las hojas de ñire descomponiéndose entre copas mostraron una mayor acumulación de N al final del periodo de medición. El P de las hojas de ñire fue mineralizado en los dos niveles de radiación en los primeros 60 días con distinta magnitud en cada rodal, presentando luego una tendencia a la inmovilización que se mantuvo hasta el final del periodo evaluado sin que se hayan visto diferencias entre niveles de radiación en ninguna de las fechas de medición.

En los dos sitios muestreados la dinámica (mineralización – inmovilización) de Ca en hojas de ñire no varió entre niveles de radiación en ninguna de las fechas evaluadas. En el sitio de clase IV el Ca fue liberado en forma paulatina durante los primeros 180 días de medición, después de eso fue inmovilizado manteniéndose constante hasta el final del ensayo. Mientras en el lugar correspondiente a CS V se observó una mineralización de Ca sólo entre los 120 y 180 días con la posterior inmovilización. El K por su parte fue inmovilizado en todas las situaciones, aumentando su contenido a través del tiempo con mayor magnitud al final del periodo evaluado en el nivel de radiación entre copas en los dos sitios.

Figura 3.5 Variación a través del tiempo (inicio octubre de 2005) del contenido de nitrógeno, fósforo, calcio y potasio (como porcentaje del contenido inicial) en hojas de ñire incubadas en dos niveles de radiación: bajo copa y entre copas, en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio (CS).



Letras distintas para una misma fecha indican diferencias significativas ($p < 0,01$) entre niveles de radiación, ns: no hay diferencias significativas. La línea segmentada corresponde al valor de referencia (100%).

3.3.6 Dinámica de nutrientes en gramíneas

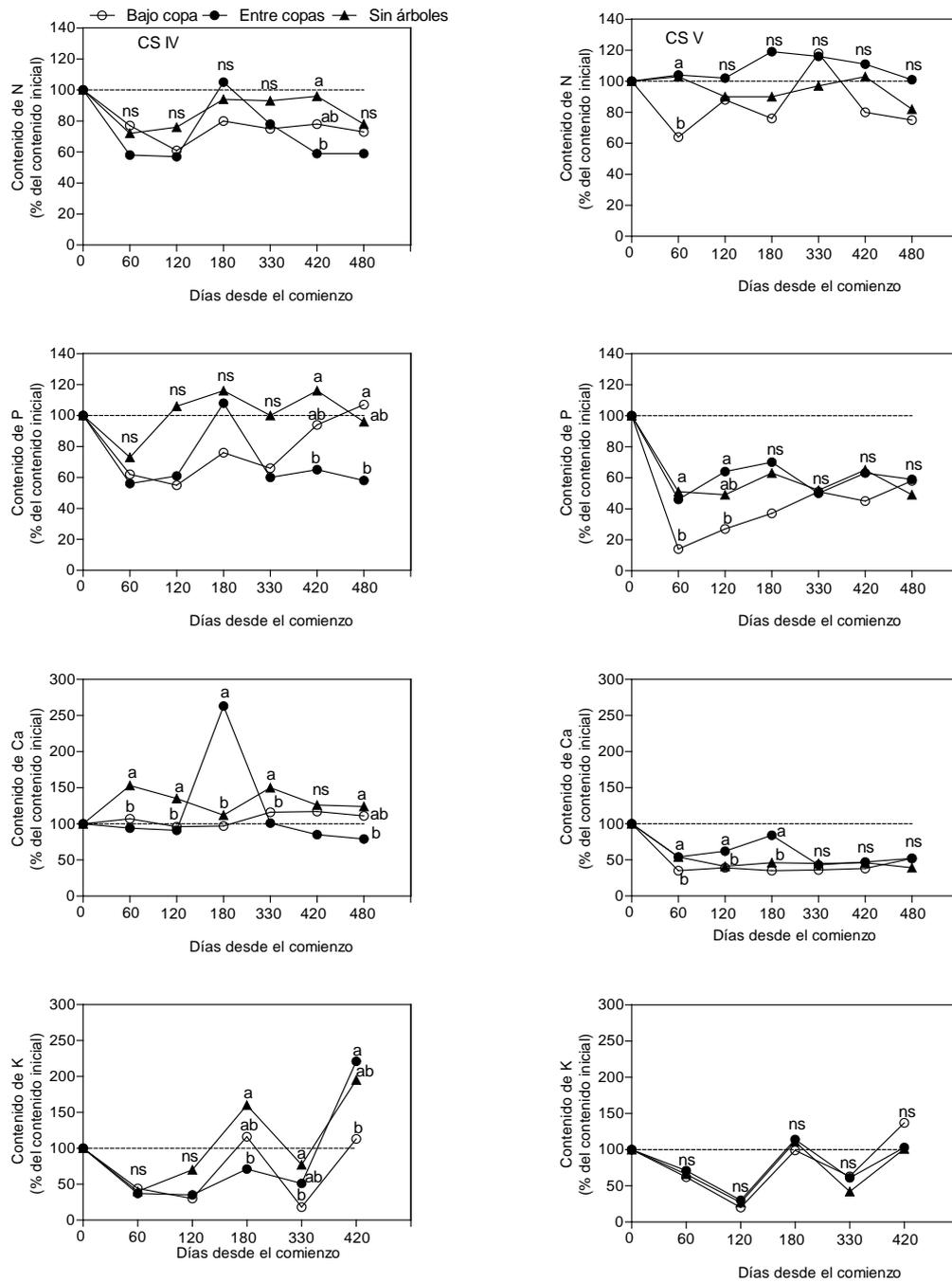
En el lugar correspondiente a CS IV hubo mineralización de N de las gramíneas en descomposición durante los primeros 60 días en los 3 niveles de radiación, observándose después de eso una tendencia a la inmovilización que se mantuvo hasta el final de la evaluación con excepción del material descomponiéndose en la ubicación entre copas que mineralizó N entre los 180 y 420 días (Figura 3.6). En el sitio de clase V hubo mineralización de N sólo en la ubicación bajo copas durante de los primeros 60 días, después de eso en todos los niveles de radiación hubo inmovilización de N hasta el final del ensayo.

El P en las gramíneas descomponiéndose en el sitio clase IV fue mineralizado sin diferencias entre niveles de radiación durante los primeros 60 días (Figura 3.6), posteriormente hubo tendencia a la inmovilización y aumento en el contenido de P hasta el final del periodo de evaluación con distintas magnitudes entre niveles de radiación siendo menor en la ubicación entre copas. En el lugar de muestreo correspondiente a CS V las gramíneas liberaron P durante los primeros 60 días con mayor magnitud en el nivel de radiación bajo copa, después de eso hubo inmovilización de P en todos los niveles de radiación hasta el final del periodo de evaluación.

En el caso del Ca hubo diferencias en su dinámica a través del tiempo entre sitios (Figura 3.6). En el sitio de clase IV hubo inmovilización de Ca durante todo el periodo que duró el ensayo con distintas magnitudes entre niveles de radiación dependiendo de la fecha. En el lugar de CS V hubo mineralización durante los primeros 60 días en todos los niveles de radiación con mayor magnitud en el lugar bajo copa, posteriormente el Ca fue inmovilizado en distintas cantidades entre niveles de radiación dependiendo de la fecha, manteniéndose la inmovilización hasta el final del periodo de evaluación.

En el sitio de clase IV el K de las gramíneas fue mineralizado durante los primeros 60 días en igual magnitud en todos los niveles de radiación (Figura 3.6). A partir de esa fecha hubo un aumento (inmovilización) de K hasta los 180 días en distintas magnitudes para cada nivel de radiación, observándose una nueva liberación de K entre los 180 y 330 días con mayor magnitud en la ubicación bajo copa, después de eso aumentó la cantidad de K hasta el final de la evaluación en todas la situaciones. De manera similar en el muestreo realizado en CS V el K de las gramíneas fue liberado los primeros 120 días, después de eso fluctuó entre inmovilización y mineralización para terminar con el K inmovilizado al final del periodo de evaluación, sin que haya diferencias entre niveles de radiación en ninguna fecha.

Figura 3.6 Variación a través del tiempo (inicio Octubre de 2005) del contenido de nitrógeno, fósforo, calcio y potasio (como porcentaje del contenido inicial) en gramíneas incubadas en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, sin árboles, en bosques de ñire desarrollándose en dos clases de sitio (CS).



Letras distintas para una misma fecha indican diferencias significativas ($p < 0,01$) entre niveles de radiación, ns: no hay diferencias significativas. La línea segmentada corresponde al valor de referencia (100%).

3.4 Discusión

3.4.1 Variaciones ambientales

Las referencias a otros datos de este tipo de variaciones ambientales, así como las posibles causas en los casos que hubo diferencias de las variables ambientales entre distintas coberturas de copa, son explicitadas en el Capítulo 2 sección 2.4.1.

3.4.2 Concentración de elementos en el material en descomposición

En general en la mayoría de los nutrientes y lignina los valores iniciales se encontraron en el rango de los citados por otros autores para *N. antarctica* (Mazzarino et al., 1998a; Moretto et al., 2004), excepto la concentración de K que presentó valores muy bajos, lo cual indicaría una alta reabsorción de este elemento previamente a la caída de las hojas (Diehl et al., 2003) y un potencial proceso de lavado (Fisher y Binkley, 2000). En el caso de las gramíneas fue más difícil establecer comparaciones por tratarse de una muestra compuesta de distintas especies. No obstante, Mazzarino et al. (1998a) informaron concentraciones de lignina, C, N y P similares para algunas de las especies o géneros que formaron parte de nuestro estudio.

3.4.3 Descomposición de materia orgánica

En forma similar a lo encontrado en este estudio, Caldentey et al. (2001) reportaron mayores valores de descomposición de hojarasca (53 % en 360 días) en un bosque de *N. pumilio* sometido a cortas de protección en comparación con un bosque primario con mayor cobertura (menor radiación) en Magallanes (Chile). Moretto et al. (2004) encontraron una mayor descomposición de hojarasca en bosques de *N. pumilio* bajo tratamientos silvícolas de raleo en comparación con bosques sin intervención en Tierra del Fuego, (Argentina). En contraste, Palacios-Bianchi (2002) informó que la descomposición de hojas de *Nothofagus glauca* fue mayor en bosques continuos que en bosques fragmentados, los cuales estarían expuestos a mayor radiación solar, lluvias y viento (Matlack, 1993), en la región del Maule (Chile). Prescott et al. (2000) encontraron que la descomposición de acículas de *Pinus contorta* fue mayor en un bosque sin intervención comparado con uno sometido a raleos, mientras que al comparar la descomposición de hojas de *Populus tremuloides* entre bosques sin intervención y raleados no encontraron diferencias.

De manera congruente con lo que encontramos en ñire y gramíneas, el mayor porcentaje de descomposición en la primera etapa del proceso (60 días en nuestro caso) ha sido documentada en un amplio rango de situaciones ambientales y tipos de residuos (Cornelissen, 1996; Arunachalam et al., 1998; Moretto y Distel, 2003; Brandt et al., 2007; Alvarez et al., 2008). Esta rápida desaparición estaría dada principalmente por un lavado de sustancias solubles (Berg et al., 1996) y una degradación rápida de los componentes más lábiles del material en descomposición (Suberkropp et al., 1976; Swift et al., 1979) cuando factores ambientales como temperatura y humedad del suelo no limiten la actividad de los microorganismos que actúan en el proceso. En nuestro caso estos factores en el primer periodo estarían dentro de un rango que no limita la actividad microbiana (Figuras 3.1 y 3.2) (promedio de 6 ° C de temperatura del suelo y 40 % de humedad volumétrica del suelo) (Prescott, 2005). Por otro lado, los menores porcentajes de descomposición encontrados en el periodo otoño – invernal, eran

esperables por las limitaciones del proceso debido a las bajas temperaturas del suelo (Figuras 3.1 y 3.2).

Los resultados encontrados indicarían que la apertura del dosel produjo condiciones ambientales que aumentaron la descomposición de las hojas de ñire y de gramíneas con distintas intensidades dependiendo de cada caso.

Esta variación en las condiciones ambientales se vieron reflejadas principalmente en la temperatura del suelo (Figuras 3.1 y 3.2) que fueron mayores en los lugares más abiertos en determinadas épocas del año, lo cual favorecería una mayor descomposición (Swift et al., 1979), principalmente en lugares de clima frío (Yin et al., 1989) como el de este estudio donde la temperatura del suelo sería el factor más limitante en el proceso de descomposición. No obstante hay otros factores como la humedad del suelo que varían entre épocas del año y situaciones de cobertura de manera no tan clara y que pueden interactuar con la temperatura del suelo en el proceso de descomposición. De esta manera se hizo difícil separar los efectos de cada factor ambiental sobre la descomposición de materia orgánica. En este sentido, el parámetro ambiental que se mantendría con una misma tendencia en las diferencias entre las situaciones de coberturas de copas a través del tiempo sería la radiación solar. Este último punto se torna muy importante al interpretar los diferentes porcentajes de descomposición entre distintas coberturas, ya que se han encontrado evidencias que indican que la radiación solar puede actuar como un factor abiótico muy importante que tiene una acción directa (proceso de fotodegradación) o en forma indirecta facilitando la acción de los microorganismos sobre la descomposición de residuos principalmente en ambientes áridos y semiáridos (Austin y Vivanco, 2006), es importante además destacar en este sentido la relevancia que pueden tener las interacciones entre variables ambientales y la calidad de los residuos en descomposición. En este sentido Brand et al. (2007) reportaron un mayor porcentaje de descomposición en residuos con una elevada relación C/N expuestos a radiación ultravioleta alta que aquellos sometidos a baja radiación. Asimismo, encontraron mayor descomposición en residuos expuestos a alta radiación ultravioleta cuando la humedad era limitante. Estos aspectos pueden ser considerados de importancia en nuestro caso de estudio, ya que nuestros valores de relación C/N iniciales fueron altos (mayores a 70) (Tabla 3.1) y por lo tanto el N estaría limitando la acción biológica sobre la descomposición (Swift et al., 1979). Asimismo, se conoce que estos bosques interceptan la precipitación (Frangi et al., 2004; Bahamonde et al., 2009), lo cual reduciría la humedad del suelo que se podría tornar limitante para la descomposición especialmente en meses de verano, ya que se sabe que bajos porcentajes de humedad del suelo pueden disminuir la tasa de difusión de sustratos para microorganismos descomponedores (Chapin et al., 2002). En este sentido, Yahdjian et al. (2006) reportaron una correlación lineal entre tasas de descomposición y entrada de agua al suelo en distintos tratamientos de interceptación de lluvias en Patagonia. Otros factores abióticos que pueden tener incidencia en la descomposición de residuos son las precipitaciones y vientos que podrían causar pérdidas de residuos por lixiviación o fragmentación física (Brand et al., 2007; Vanderbilt et al., 2008), siendo la velocidad del viento un factor de gran importancia en los ambientes en que realizamos este estudio. Existen evidencias que las distintas coberturas y estructuras del bosque reducen la velocidad del viento en relación a zonas de menor cobertura o sin cobertura arbórea (Caldentey et al., 1999; Martínez Pastur et al., 2007, Bahamonde et al., 2009).

Considerando que los factores abióticos mencionados pueden actuar favoreciendo la descomposición de residuos en los lugares de menor cobertura arbórea se considera necesario determinar su magnitud y potenciales efectos interactivos con factores

bióticos sobre la descomposición de las hojas de ñire y gramíneas en estos bosques bajo uso silvopastoril.

3.4.4 Constantes de Descomposición (k) de hojas de ñire y gramíneas para diferentes Clases de Sitio (CS) y niveles de radiación

Los valores de k en hojas de ñire obtenidos se encontraron en el rango de los hallados para la misma especie en Tierra del Fuego (Frangi et al., 2004), mientras que fueron relativamente más bajos que los reportados para *N. pumilio* en Patagonia Sur de Chile y Argentina (Richter y Frangi, 1992; Barrera et al., 2000; Caldentey et al., 2001), probablemente por diferencias en la calidad de los residuos en descomposición. En el caso de gramíneas las constantes de descomposición se encontraron en el rango de valores que han presentado otros trabajos con gramíneas (Moretto y Distel, 2003; Yahdjian et al., 2006).

Los resultados obtenidos al comparar las tasas de descomposición entre hojas de ñire y gramíneas indicarían que más allá de las diferencias de calidad de los materiales (principalmente relación lignina/nitrógeno), los factores ambientales ejercerían una mayor influencia en la descomposición de estos residuos, siendo en este caso la radiación total el parámetro que explica la mayor parte de la variación en la velocidad de descomposición de los residuos estudiados. Con esto se reafirma la posibilidad (como se mencionó anteriormente) de que en estos ambientes el proceso de fotodegradación sea importante como lo ha sido demostrado en otros trabajos (Austin y Vivanco, 2006; Brand et al., 2007).

3.4.5 Dinámica de nutrientes en hojas de ñire

Un comportamiento similar en la dinámica de N reportaron Moretto et al. (2006) en hojas de *N. antarctica* en bosques sometidos a distintas intensidades de raleo y en hojarasca de *N. pumilio* para bosques primarios y distintos sistemas de regeneración (Moretto et al., 2004) en Tierra del Fuego, Argentina. Asimismo, Decker et al. (2006) encontraron resultados similares en hojarasca de otros *Nothofagus* en los Andes Centrales en Chile, a pesar de las diferentes condiciones ambientales y de calidad del material con respecto a los de nuestro estudio. Este tipo de resultados pueden ser atribuidos a distintas causas tanto de tipo intrínseco del material como su concentración inicial de N ó a factores ambientales como temperatura, humedad, precipitaciones (Prescott, 2005) y a la interacción entre los distintos factores. En nuestro caso la inmovilización de N predominante en el periodo de evaluación podría estar dada principalmente por la baja concentración inicial de N de las hojas que hacen que la relación C/N sea alta (Tabla 3.1) con la consecuente inmovilización del N por los microorganismos que verían limitada su actividad. Este tipo de correlación positiva entre contenido inicial de N y su mineralización en la etapa inicial del proceso ha sido encontrado en distintos tipos de material en descomposición (Aber y Melillo, 1980; Berg y Ekbohm, 1983; Yavitt y Fahey, 1986; Seneviratne, 2000). Por otro lado, el aumento en el contenido de N en las hojas descomponiéndose puede ser causado por factores ambientales, principalmente las bajas temperaturas del suelo en invierno (Figuras 3.1 y 3.2) que estarían limitando la actividad de los microorganismos (Bunnell et al., 1977), con la consecuente inmovilización del N sumado a entradas externas de N como ser deposiciones atmosféricas, ingresos con precipitaciones que lavan material del

estrato arbóreo, o por actividad de hongos que traslocan N del ambiente al material en descomposición (Berg y Soderstrom, 1979).

En contraste a lo medido en este estudio, Moretto et al. (2006) encontraron mineralización de P en hojas de ñire durante 6 meses en bosques sometidos a distintas intensidades de raleo. Decker et al. (2006) informaron un mayor tiempo (1 año) de inmovilización de P en hojarasca de 3 especies de *Nothofagus* en Chile. De manera similar a lo que ocurre con el N, la liberación inicial de P (mineralización) en material en descomposición ha sido atribuida a su concentración inicial (Prescott, 2005). Distintos valores de C/P han sido señalados como valores críticos para la liberación de P por parte de los residuos en descomposición. Por ejemplo, Gosz et al. (1973) encontraron valores de 480 de C/P para mineralización de P; Rustad y Cronan (1988) indican valores de C/P entre 350-450; mientras Edmonds (1980) encontró mineralización de P incluso con valores de C/P de 694. En nuestro caso los valores iniciales de 416 y 723 de C/P para los sitios de clase IV y V, respectivamente (Tabla 3.1), estarían en concordancia con el amplio rango de valores que permiten la liberación de P. Además se ha establecido que los patrones iniciales de mineralización o acumulación de N y P están muy relacionados a la relación N/P del material en descomposición (Prescott, 2005). Varios autores (Gosz et al., 1973; Vogt et al., 1986; Berg y Laskowski, 1997) encontraron que relaciones N/P iniciales de los residuos menores a 15 tenderán a liberar P y viceversa. En congruencia con lo anterior en el presente estudio esta relación N/P inicial estuvo por debajo del valor crítico mencionado (Tabla 3.1).

El comportamiento diferencial de la dinámica de Ca entre sitios podría estar dado por la concentración inicial de Ca (Tabla 3.1). Así la liberación de Ca en el sitio con menor concentración inicial (correspondiente a CS V) estaría limitada biológicamente por los requerimientos de los microorganismos (Laskowski et al., 1995) que no alcanzan a ser cubiertos, generando una inmovilización del Ca. En cambio, la mayor concentración en el sitio clase IV sería suficiente para cubrir la demanda biológica y liberar el excedente, al menos durante los primeros 180 días de medición. Después de este periodo la tendencia a la inmovilización de Ca en ambas Clases de Sitio fue contrastante con otros trabajos en los que el Ca presentaría un comportamiento similar a la descomposición de la materia orgánica (Gosz et al., 1973; Laskowski et al., 1995; Barrera et al., 2004). Esto se debería principalmente a que el Ca, al formar parte de los componentes estructurales de los tejidos vegetales, sería liberado cuando estos componentes empiezan a descomponerse. La variabilidad encontrada en el presente trabajo difiere con Osono y Takeda (2004) quienes encontraron una respuesta en dos fases con un incremento en la concentración de Ca hasta los primeros 21 meses de medición y una segunda fase con disminución en la concentración de Ca durante 3 años. También se han encontrado datos de Ca inmovilizado en hojas de otras especies arbóreas durante un año de descomposición (Schlesinger y Hasey, 1981). Teniendo en cuenta estos antecedentes y nuestros resultados se puede inferir que puede haber un aumento de Ca en un periodo como el evaluado debido a que en ese lapso de tiempo no hubo una descomposición importante de los componentes estructurales que impliquen una liberación de Ca. Por otro lado, Swift et al. (1979) indicaron que existen microorganismos con grandes requerimientos de Ca que pueden inmovilizarlo desde el material en descomposición, principalmente en suelos ácidos como fueron los evaluados en este estudio.

Respecto al K los resultados difieren de otros encontrados para distintos tipos de material y condiciones ambientales, donde el K es liberado desde residuos en descomposición (Gosz et al., 1973; Schlesinger y Hasey, 1981; Dziadowiec, 1987; Laskowski et al., 1995; Barrera et al., 2004; Osono y Takeda, 2004). Este

comportamiento diferencial pudo deberse a las extremadamente bajas concentraciones iniciales de K (Tabla 3.1), lo cual podría ser limitante para la actividad microbiana (Swift et al., 1979) con su consecuente inmovilización (Berg, 1986). Las bajas concentraciones de K en hojas senescentes de ñire que se incorporan al suelo, podrían deberse a que es altamente reabsorbido antes de caer al suelo (Gargaglione y Bahamonde, 2010) y que por ser un ión altamente soluble sea fácilmente lavado por las precipitaciones previas a la caída de las hojas (Fisher y Binkley, 2000). Asimismo, el incremento notable de K a través del tiempo podría estar dado por la deposición de las lluvias (Goulding, 1987) que en este caso serían mayores en la ubicación entre copas.

En general, a diferencia de lo ocurrido con la descomposición se puede decir que la dinámica de los nutrientes en las hojas de ñire bajo descomposición no sería afectada por la apertura del dosel arbóreo (distintos niveles de radiación).

3.4.6 Dinámica de nutrientes en gramíneas

La liberación de N en los periodos iniciales del proceso estaría asociada al lavado de los componentes más lábiles del material en descomposición, lo cual ha sido demostrado en otras especies de gramíneas y condiciones ambientales (Moretto y Distel, 2003). Esta liberación inicial de N podría parecer contradictoria teniendo en cuenta la baja concentración de N en el material estudiado al comienzo del ensayo (Tabla 3.1) (Aber y Melillo, 1980; Berg y Ekbohm, 1983; Yavitt y Fahey, 1986; Seneviratne, 2000). Sin embargo, no sólo se debería tener en cuenta la concentración inicial de N, sino también la asociación con otros compuestos carbonados (más o menos lábiles) (Swift et al., 1979). La posterior inmovilización de N encontrada podría también estar asociada indirectamente a su concentración inicial, que después de la rápida liberación inicial, queda en concentraciones extremadamente bajas que limitan la actividad microbiana y por ende su liberación. Esto se condice con Aerts y De Caluwe (1997) quienes encontraron correlaciones negativas entre inmovilización de N de gramíneas en descomposición y su concentración inicial. Asimismo, como en el caso de las hojas de ñire el aumento relativo de N en las gramíneas descomponiéndose podría ser generada por factores ambientales microclimáticos que limitan la actividad microbiana y por entradas exógenas de N.

En cuanto a la dinámica de P, resultados similares han sido reportados por Aerts y De Caluwe (1997) y por Moretto y Distel (2003), los cuales se deberían a una liberación rápida de los componentes más lábiles del material en descomposición. Asimismo, el posterior aumento de P podría estar vinculado a sus bajas concentraciones iniciales, especialmente en el lugar correspondiente a CS IV (Tabla 3.1), lo cual produciría una inmovilización biológica del P por volverse limitante para los microorganismos. En cuanto a la relación N/P, mencionada en las hojas de ñire como indicador de la liberación o inmovilización de P, se observaron distintas tendencias en cada sitio. En el sitio de clase IV prácticamente no hubo variación entre el valor final (Tabla 3.3) e inicial (Tabla 3.1) de N/P con valores cercanos a 15, mientras que en el lugar de CS V dicha relación al inicio era de valores cercanos a 7 y al final del ensayo alcanzó un valor cercano a 15.

La respuesta diferencial entre sitios en la dinámica de Ca, especialmente en los primeros 60 días, podría estar dada por la concentración inicial de Ca de los residuos, siendo ésta superior en el sitio clase V (Tabla 3.1). Estos resultados estarían indicando que los mecanismos que actuaron en la dinámica del Ca en gramíneas podrían ser similares a aquellos que determinaron su comportamiento en hojas de ñire, es decir, habría una

combinación de factores como concentración inicial de Ca, un periodo de tiempo en el que aun no hay una fuerte descomposición de componentes estructurales y un posible efecto de la acidez de los suelos que hace que los microorganismos tengan una mayor demanda de este nutriente con su consecuente inmovilización cuando las cantidades son limitantes (Swift et al., 1979) . Por otro lado, se pudo observar una convergencia a valores similares de concentración de Ca en las gramíneas entre las dos clases de sitio al final del periodo de evaluación (Tabla 3.3).

La rápida liberación de K en las primeras etapas de descomposición ha sido informada también para otros materiales y condiciones ambientales (Gosz et al., 1973; Dziadowiec, 1987; Osono y Takeda, 2004), pero en un mayor periodo de tiempo. Esto se debería básicamente a que en la mayoría de los casos la concentración inicial de K es mayor, lo cual estaría en concordancia con los datos de Berg (1986) quien encontró que la hojarasca en un bosque de coníferas dejaba de mineralizar K con concentraciones por debajo de 0,06 %, encontrándose las concentraciones en este estudio cerca de ese valor (Tabla 3.1) cuando se producía inmovilización del K.

Si bien la dinámica de liberación-inmovilización de nutrientes en gramíneas fue diferente a la de hojas de ñire, tampoco hubo una concordancia entre la tasa de descomposición y la dinámica de nutrientes para las distintas coberturas arbóreas evaluadas. Esto evidencia que tampoco hubo un efecto atribuible a los distintos niveles de radiación, por lo que los resultados estarían determinados principalmente por la composición química de los residuos, y en menor medida por su interacción con el ambiente.

Por otro lado, el régimen hídrico diferencial entre clases de sitio que marca una menor altura de árboles dominantes en el sitio clase V a causa de su ubicación en el límite con la estepa, no se manifestó en el periodo de medición de este ensayo en la humedad volumétrica del suelo (Figuras 3.1 y 3.2), por lo cual no se podría atribuir un efecto aislado de estas condiciones ambientales en las diferencias en la mineralización de algunos elementos entre rodales desarrollándose en diferentes clases de sitio.

3.5 Conclusiones

La descomposición total del periodo de evaluación, tanto en hojas de ñire como en gramíneas, se vio directamente afectada por la apertura del dosel en los dos sitios evaluados, siendo mayor la descomposición en aquellas situaciones de menor cobertura arbórea. Las tasas de descomposición fueron más altas en los primeros 60 días de evaluación en todas las situaciones de nivel de radiación en los dos rodales muestreados.

El N en las hojas de ñire fue inmovilizado durante todo el periodo de medición en todas las situaciones de sitio y cobertura de copas, mientras que en gramíneas hubo mineralización de N durante los primeros 60 días en casi todas las situaciones sin diferencias entre cobertura arbórea, después de eso tendió a ser inmovilizado en todos los casos.

En hojas de ñire y gramíneas el P fue mineralizado principalmente durante los primeros 60 días en ambos sitios, sin diferencias entre coberturas de copa.

El Ca fue liberado de las hojas de ñire en las primeras etapas para después ser inmovilizado en diferentes magnitudes y momentos para cada sitio muestreado. En gramíneas sólo hubo mineralización de Ca durante los primeros 60 días en el sitio de clase V con una posterior inmovilización en todos los casos.

En las hojas de ñire el K fue inmovilizado en todas las situaciones durante todo el periodo de medición con tendencia a aumentar su magnitud a través del tiempo. En contraste las gramíneas liberaron K durante los primeros 120 días en similar magnitud en todos los casos.

En general se puede concluir que la dinámica de mineralización-inmovilización de los nutrientes evaluados en los dos residuos en descomposición dependió principalmente de las características químicas de los residuos y en menor medida de su interacción con las condiciones ambientales, sin que se pueda apreciar un efecto significativo de las distintas coberturas de copa en la dinámica de estos nutrientes.

**Capítulo 4. Mineralización de nitrógeno del suelo en
bosques de *Nothofagus antártica* con distintas
coberturas de copa y desarrollándose en dos calidades
de sitio.**

4.1 Introducción

Los ecosistemas forestales en general basan su sustentabilidad a largo plazo en el mantenimiento natural de los ciclos de nutrientes (Imbert et al., 2004). Asimismo, se considera que la extracción de árboles de los sistemas boscosos puede llegar a alterar el ciclo de elementos biogeoquímicos (Jussy et al., 2004), siendo el nitrógeno (N) considerado particularmente limitante para el crecimiento en la mayoría de los bosques templados (Fisher y Binkley, 2000) y para el ñire en particular (Peri et al., 2008a). En este mismo sentido, se estima que la mineralización de N es la mayor fuente de disponibilidad de N mineral para las plantas en ecosistemas terrestres (Vitousek y Howarth, 1991). Por otro lado, las transformaciones del N en el suelo, como mineralización y nitrificación, se ven afectadas por factores ambientales tales como: temperatura, humedad del suelo, pH (Fisher y Whitford, 1995; MacDonald et al., 1995; Bagherzadeh et al., 2008; Aciego Pietro y Brookes, 2008) así como también por la calidad de los residuos vegetales que ingresan a la materia orgánica del suelo (Jarvis et al., 1996). Considerando que el uso silvopastoril de los bosques de *Nothofagus antarctica* de Patagonia Sur implica la extracción de árboles, esto podría tener múltiples efectos sobre la dinámica del N en el piso del bosque bajo uso silvopastoril. Por ejemplo, con la extracción de los árboles se generarían micro sitios abiertos (gaps) dentro del bosque, lo cual a su vez produciría distintas condiciones microclimáticas que harían variar las tasas de descomposición y mineralización de la materia orgánica, además, el aporte de hojarasca de ñire se vería disminuido con un consecuente menor retorno potencial de N (Peri et al., 2008b), o mayores pérdidas de nitratos (NO_3^-) por lixiviación (Feller et al., 2000). Por otro lado, al disminuir la absorción de N por parte del estrato arbóreo en aquellos gaps dentro del bosque se podría esperar una mayor disponibilidad de N mineral para el estrato herbáceo que ocupe dichos espacios, lo cual podría mejorar la absorción de N de los pastizales creciendo dentro del bosque (Devienne-Barret et al., 2000).

En Patagonia Sur, Moretto et al. (2004) evaluaron la mineralización de N en bosques de *N. pumilio* sometidos a distintos tipos de raleos, mientras que no existen estudios de variación espacial y temporal de N mineral en bosques de *N. antarctica* bajo uso silvopastoril.

Los objetivos de este estudio fueron: (i) cuantificar el efecto de distintas coberturas de copa en la concentración de nitrógeno mineral extractable ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) y su variación temporal en bosques de *N. antarctica* bajo uso silvopastoril desarrollándose en dos clases de sitio y sectores aledaños sin árboles, (ii) evaluar la nitrificación neta y mineralización neta de N en distintas épocas del año.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Sitios de estudio

Los sitios de estudio, fechas y mediciones ambientales fueron los mismos que para el ensayo descrito en el Capítulo 3, ya que este trabajo se realizó en paralelo con el ensayo de descomposición, y se encuentran descritos en dicho capítulo sección 3.2.1.

4.2.2 Diseño experimental

4.2.2.1 Incubaciones de suelo *in situ*

Para determinar la variabilidad temporal y espacial de nitrógeno mineral extractable se implementó un diseño experimental factorial, considerándose el nivel de radiación y fecha de muestreo como factores, con 3 y 6 niveles respectivamente, como se detalla a continuación. Se seleccionaron 5 parcelas (repeticiones) al azar (2 x 2 m) en cada una de dos situaciones de nivel de radiación en el bosque y un lugar aledaño sin árboles, repitiéndose este diseño en los dos sitios estudiados. En el sitio correspondiente a clase IV los niveles de radiación en el bosque representaron un 33 y 49 % de transmisividad lumínica (bajo copa y entre copas), mientras que en el lugar perteneciente a CS V representaron un 34 y 66 %, respectivamente, y en ambos sitios el lugar sin árboles tiene un 100 % de transmisividad lumínica. Se midió periódicamente la concentración de N mineral extractable ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) en las siguientes fechas: 1° de octubre y 1° de diciembre de 2005; 1° de febrero, 1° de abril, 1° de septiembre y 1° de diciembre de 2006, a través de la técnica de incubación de muestras intactas con tubos (Raison et al., 1987). Para ello se usaron tubos de PVC de 200 mm de largo y 35 mm de diámetro tapados en su parte superior. De esta manera en cada fecha se extrae una muestra de suelo a 20 cm de profundidad por cada parcela, usando un tubo de los mencionados anteriormente, lo cual representa la concentración inicial de N extractable ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$). Otro cilindro igual es enterrado a 20 cm de profundidad y se deja incubando en el campo hasta la siguiente fecha de muestreo donde se retira el cilindro previamente enterrado y se traslada hasta el laboratorio. En esta segunda fecha de muestreo también se repite el procedimiento de la primera fecha, tomando una muestra inicial de suelo (que será el inicio del segundo periodo) y dejando un nuevo cilindro enterrado en el suelo hasta la siguiente fecha, procedimiento que será repetido en cada momento de muestreo. La mineralización neta de N en un determinado periodo se estimó como la diferencia entre la cantidad de $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ del cilindro que quedó incubando en el suelo (al momento de su extracción) y el valor inicial de la muestra tomada en la fecha previa. De la misma manera se estimó la nitrificación neta del periodo, como la diferencia de NO_3^- entre muestreos sucesivos. La concentración de nitrógeno mineral extractable ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) de las muestras (anteriores y posteriores a la incubación) se obtuvo a través del método de microdestilación por arrastre de vapor (Bremner y Keeney, 1965) después de su extracción con CIK 2M, utilizando los reactivos de Devarda y MgO (Mulvaney, 1996). Posteriormente con datos de densidad aparente de cada situación evaluada (Tabla 2.2, Sección 2.2.1, Capítulo 2) se determinó la cantidad de nitrógeno extractable por unidad de superficie (kg ha^{-1}). Sub muestras de suelo de cada fecha y situación fueron secadas en horno a 105° C para determinar su contenido hídrico por gravimetría y posteriormente calcular su humedad volumétrica con datos de densidad aparente para cada caso. De esta forma las concentraciones y disponibilidad de N son expresadas en base seca. Para obtener los valores de nitrificación y mineralización en $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ se sumaron los valores parciales de cada periodo evaluado y se dividió en la cantidad de años de duración del ensayo.

4.2.2.2 Incubaciones de suelo en laboratorio

De manera similar a cómo se hizo con la mineralización *in situ*, se implementó un diseño experimental factorial, considerándose el nivel de radiación y fecha de muestreo como factores con 3 niveles cada uno, como se detalla a continuación. En octubre de 2005, febrero y abril de 2006 se tomaron muestras de los primeros 20 cm de suelo en cada situación estudiada y se incubaron en laboratorio para determinar la mineralización neta potencial del nitrógeno de acuerdo al método incubación aeróbica (Hart y Binkley, 1985). Para ello las muestras (n=5) se dispusieron en recipientes de 250 ml, a razón de 50 g por recipiente, y se incubaron durante 4 semanas, en condiciones óptimas de humedad (capacidad de campo) y temperatura (25 °C). Semanalmente, se controló la humedad por gravimetría y se dejaron expuestas al aire durante una hora. En las fechas correspondientes se procedió a determinar el N inorgánico extractable ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$). El N neto mineralizado en cada período de incubación se calculó de la misma manera que con las muestras *in situ*.

4.2.3 Análisis estadísticos

Los datos de N extractable como NO_3^- , NH_4^+ y N total ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) fueron analizados con un ANOVA de medidas repetidas, siendo las distintas fechas el factor intra sujetos y cada nivel de radiación el factor inter sujetos. Para comparar niveles de radiación en cada fecha se realizaron comparaciones múltiples. Cada sitio fue analizado por separado. De la misma manera se analizaron los datos de mineralización y nitrificación neta a campo y mineralización potencial en laboratorio. Las separaciones de medias se hicieron con un test de Tukey ($p < 0,05$) cuando hubo diferencias significativas entre tratamientos.

Se realizaron análisis de regresión lineal simple entre variables ambientales (radiación incidente, temperatura y humedad del suelo) y los valores de mineralización neta y nitrificación *in situ*. También se evaluó la relación entre los valores de mineralización de N y nitrificación medidos en laboratorio versus los medidos a campo en las mismas fechas, a través de una regresión lineal simple.

4.3 Resultados

4.3.1 Concentración de N mineral extractable

En la Figura 4.1 se observa la variación temporal en la concentración de N en formas de NO_3^- , NH_4^+ , y total ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$), bajo los distintos niveles de radiación en los dos sitios estudiados.

La concentración de N mineral como NH_4^+ varió significativamente entre las distintas fechas evaluadas en el sitio clase IV ($p < 0,05$) con los valores más altos en diciembre de 2006 alcanzando un valor promedio de $17 \mu\text{g g}^{-1}$ de suelo seco (Figura 4.1). Asimismo, hubo una interacción significativa ($p < 0,05$) entre fechas y niveles de radiación. Al hacer comparaciones múltiples entre niveles de radiación para cada fecha se observó que en febrero hubo una mayor concentración de amonio en el suelo en el

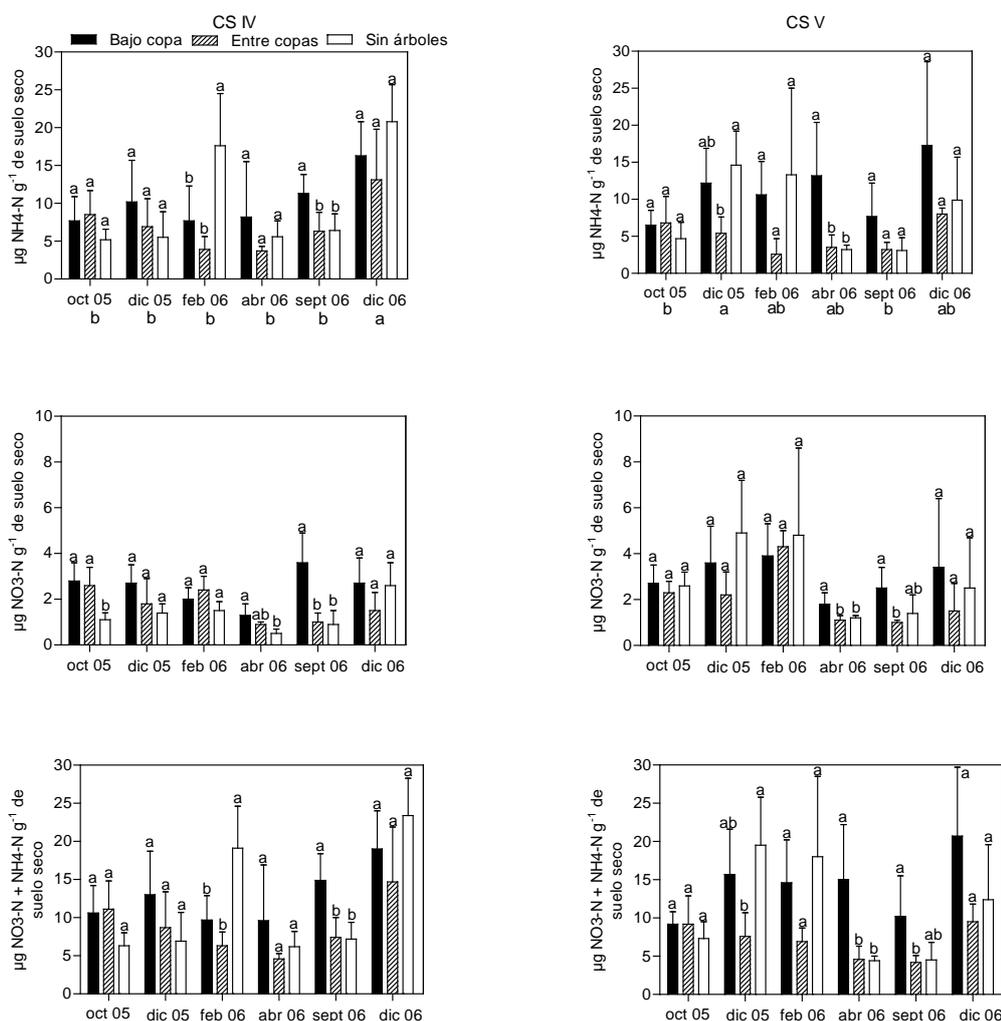
lugar sin árboles, mientras que en septiembre la mayor concentración de NH_4^+ se obtuvo en la situación bajo copas. Por su parte en el muestreo realizado en CS V hubo diferencias entre fechas ($p < 0,05$) encontrándose los valores más bajos de NH_4^+ en los meses de primavera y los más altos en verano (Figura 4.1). De manera similar a lo ocurrido en el sitio clase IV hubo interacción entre fechas y niveles de radiación ($p < 0,05$).

En el caso de NO_3^- hubo diferencias significativas entre fechas en los dos sitios muestreados ($p < 0,05$), siendo el mes de abril el de valores más bajos en ambas clases de sitio con un promedio de 0,9 y 1,3 $\mu\text{g g}^{-1}$ de suelo seco para los sitios desarrollándose en CS IV y V, respectivamente (Figura 4.1). Las interacciones entre fechas y niveles de radiación también fueron significativas en ambos sitios. Por otro lado, en las fechas en que hubo diferencias entre niveles de radiación los valores más altos se obtuvieron bajo copa.

De esta manera la concentración de N mineral total obtenido a través de la suma de $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ en el sitio clase IV varió entre fechas ($p < 0,05$) siendo diciembre de 2006 el mes de valores más altos (Figura 4.1) y la interacción entre fechas y niveles de radiación fue significativa ($p < 0,05$) de manera similar a lo que se midió con el NH_4^+ , lo cual es lógico si se considera la alta proporción del N disponible extractable total que representa el amonio (en promedio un 75 %).

En el rodal correspondiente a CS V las diferencias de N disponible total entre fechas ($p < 0,05$) se dieron de igual manera que con NH_4^+ , con mayor disponibilidad en los meses de verano y menor en los meses de otoño y primavera (Figura 4.1). Asimismo, las interacciones entre fechas y coberturas de copa fueron significativas ($p < 0,05$).

Figura 4.1 Valores de concentración de N mineral extractable (NH_4^+ ; NO_3^- y $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V durante distintas fechas.



Las barras indican el desvío estándar y letras diferentes para una misma fecha señalan diferencias significativas ($p < 0,05$) entre niveles de radiación. Letras diferentes debajo de cada fecha indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre fechas, representando la letra “a” las fechas con valores más altos.

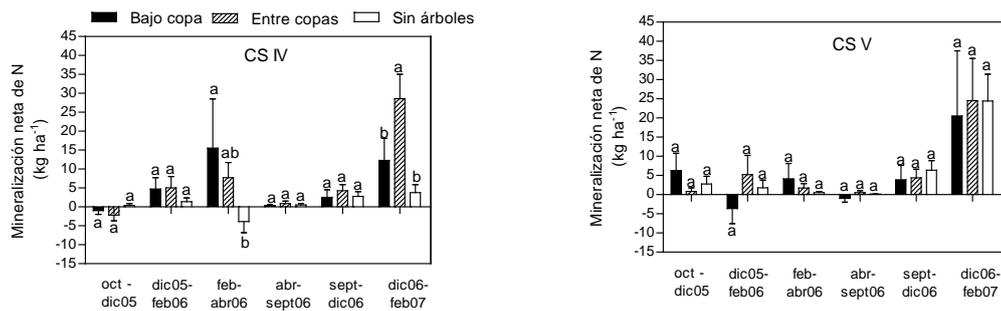
4.3.2 Mineralización de N *in situ*

La mineralización neta de N cada 30 días varió significativamente ($p < 0,05$) entre periodos en el sitio clase IV con los mayores valores de mineralización en el periodo diciembre de 2006-febrero de 2007, mientras que en otros periodos se observaron valores cercanos a cero o negativos (inmovilización) (Figura 4.2). En aquellos periodos en que hubo diferencias entre niveles de radiación los mayores valores de mineralización se dieron en los lugares con cobertura arbórea, siendo el N inmovilizado en el lugar sin árboles en el periodo febrero-abril de 2006. Asimismo, en el sitio clase

IV se encontró una interacción significativa ($p < 0,05$) entre periodos y coberturas de copa.

En el lugar correspondiente a CS V también se encontraron diferencias significativas de mineralización entre periodos ($p < 0,05$) con los mayores valores detectados también en el periodo diciembre de 2006-febrero de 2007. Sin embargo, en ninguno de los periodos hubo diferencias significativas entre niveles de radiación (Figura 4.2).

Figura 4.2 Valores de mineralización neta de N cada 30 días (en forma de $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) (en kg ha^{-1}) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copas, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V desde octubre de 2005 a febrero de 2007.



Las barras indican el error estándar y letras diferentes entre situaciones para una misma fecha señalan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Los resultados obtenidos quedan más claramente expuestos al comparar los valores de mineralización neta anual y por unidad de superficie de N ($\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) (Tabla 4.1). En el sitio clase IV la mineralización neta anual de N fue significativamente menor ($p < 0,05$) en la ubicación sin árboles con respecto a los lugares dentro del bosque (Tabla 4.1). En contraste, en el sitio clase V no hubo diferencias entre niveles de radiación.

Tabla 4.1 Valores de mineralización neta anual de N (en forma de $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) (en $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V.

Clase de sitio	Nivel de radiación		
	Bajo copa	Entre copas	Sin árboles
Clase de sitio IV	54,4 (22,5)a	72,4 (10,1)a	11,0 (8,1)b
Clase de sitio V	51,6 (20,9)a	59,5 (26,1)a	59,1 (28,2)a

Entre paréntesis se indica el desvío estándar de las medias. Letras distintas para una misma clase de sitio indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre niveles de radiación. Los análisis estadísticos fueron hechos por separado para cada clase de sitio.

Los análisis de regresión lineal simple mostraron que la humedad volumétrica del suelo fue el parámetro que explicó la mayor variación en la mineralización en los sitios y niveles de radiación estudiados (Tabla 4.2).

Tabla 4.2 Regresión lineal simple entre mineralización neta de N (kg ha^{-1} cada 30 días) y variables ambientales en tres niveles de radiación y 2 clases de sitio de bosques de ñire.

	Mineralización neta Significancia	R^2
Humedad volumétrica del suelo (%)	*	0,13
Radiación total incidente (mols m^{-2})	ns	
Temperatura media del suelo ($^{\circ}\text{C}$)	ns	
NO_3^- disponible inicial (kg ha^{-1})	ns	
NH_4^+ disponible inicial (kg ha^{-1})	ns	

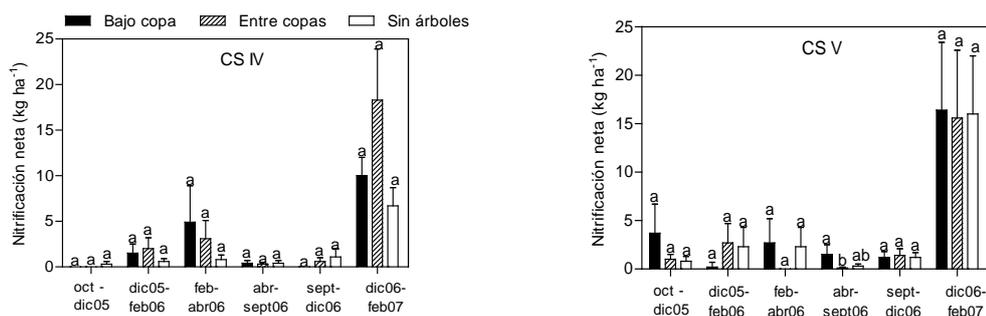
Significancia: * ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$), ns (no significativo).

R^2 = Coeficiente de determinación.

4.3.3 Nitrificación neta *in situ*

Los valores de nitrificación neta cada 30 días variaron significativamente ($p < 0,05$) en los periodos evaluados en ambas clases de sitio con los mayores valores medidos en el periodo de diciembre 2006 a febrero 2007 (Figura 4.3). Al hacer comparaciones múltiples entre niveles de radiación para un mismo periodo, en el sitio clase IV el único periodo en que las diferencias entre coberturas de copa fueron significativas (diciembre de 2006-febrero de 2007), los mayores valores de nitrificación se dieron en la situación entre copas. En contraste, en el lugar de CS V se detectaron diferencias significativas entre niveles de radiación en el periodo abril-septiembre de 2006 con mayor nitrificación bajo copa (Figura 4.3).

Figura 4.3 Valores de nitrificación neta cada 30 días (kg ha^{-1}) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio (CS) IV y V desde octubre de 2005 a febrero de 2007.



Las barras indican el error estándar. Letras diferentes entre situaciones para una misma fecha señalan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Al analizar los valores de nitrificación *in situ* en $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, de manera similar a lo ocurrido con la mineralización, en el sitio clase IV los valores más bajos se encontraron en la ubicación sin árboles, mientras que en sitio clase V no se vieron diferencias entre niveles de radiación (Tabla 4.3).

Tabla 4.3 Valores de nitrificación neta (en $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) medidos en suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio IV y V.

	Nivel de radiación		
	Bajo copa	Entre copas	Sin árboles
Clase de sitio IV	26 (7,3)ab	37,7 (8,8)a	17 (3,1)b
Clase de sitio V	43,2 (15,2)a	32,2 (12,7)a	36,3 (20,5)a

Entre paréntesis se indica el desvío estándar de las medias. Letras distintas para una misma clase de sitio indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre niveles de radiación. Los análisis estadísticos fueron hechos por separado para cada clase de sitio.

Los análisis de regresión lineal simple entre nitrificación y variables ambientales (Tabla 4.4) mostraron que la disponibilidad inicial de NH_4^+ pudo explicar mayormente (26 %) la variación de la nitrificación entre periodos y niveles de radiación en las dos clases de sitio evaluadas.

Tabla 4.4. Regresión lineal simple entre nitrificación neta (kg ha^{-1} cada 30 días) y variables ambientales en tres niveles de radiación y 2 clases de sitio de bosques de ñire.

	Nitrificación neta	
	Significancia	R^2
Humedad volumétrica del suelo (%)	ns	
Radiación total incidente (mols m^{-2})	ns	
Temperatura media del suelo ($^{\circ}\text{C}$)	ns	
NO_3 disponible inicial (kg ha^{-1})	ns	
NH_4 disponible inicial (kg ha^{-1})	**	0,26

Significancia: * ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$), ns (no significativo)

R^2 = Coeficiente de determinación.

4.3.4 Mineralización y nitrificación potencial neta de N

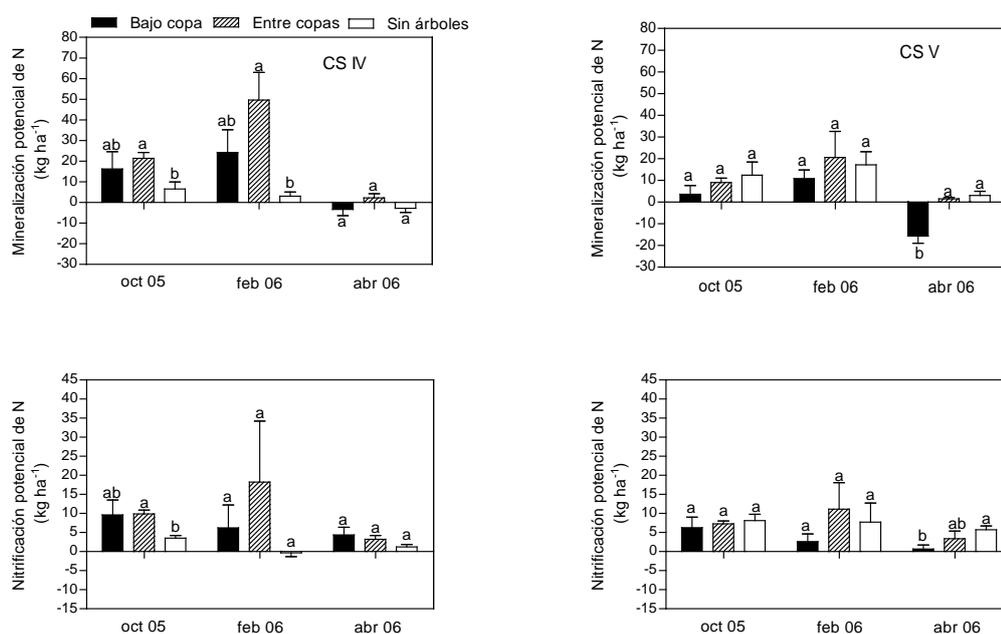
En la Figura 4.4 se presentan los valores de mineralización potencial de N y nitrificación medidos en laboratorio. La mineralización neta de nitrógeno medida en laboratorio fue mayor a la evaluada *in situ* para las dos clases de sitio en los meses de octubre y febrero, mientras que en el mes de abril no hubo diferencias. De esta manera en el sitio clase IV la mineralización en laboratorio fue 15 y 4 veces mayor a la obtenida en campo en octubre y febrero, respectivamente. Asimismo, en este sitio se mantuvo la tendencia presentada en las mediciones a campo con valores menores (cerca de cero) en el lugar sin árboles (Figura 4.4). Del mismo modo en el sitio correspondiente a clase V no se observaron diferencias entre niveles de radiación, excepto en las muestras tomadas en el mes de abril que presentaron valores de mineralización cercanos a cero con una mayor inmovilización en el menor nivel de radiación (bajo copas).

En el sitio clase IV la nitrificación varió entre fechas ($p < 0,05$) siendo abril el mes de menor nitrificación con valores casi nulos. Al comparar entre niveles de radiación para cada fecha los valores de nitrificación fueron más bajos en el máximo nivel de radiación (sin árboles). De manera similar en el sitio clase V hubo diferencias significativas entre fechas ($p < 0,05$) con los valores más bajos en las muestras del mes de abril, siendo esta

fecha la única en que hubo diferencias entre coberturas de copa con valores más bajos en el menor nivel de radiación (bajo copas).

Los valores de nitrificación medidos en laboratorio en octubre y febrero fueron entre 5 y 4 veces mayores a los encontrados en campo para los muestreos realizados en clases de sitio IV y V, respectivamente, mientras que en las muestras tomadas en el mes de abril no se presentaron diferencias con respecto a la nitrificación medida en campo.

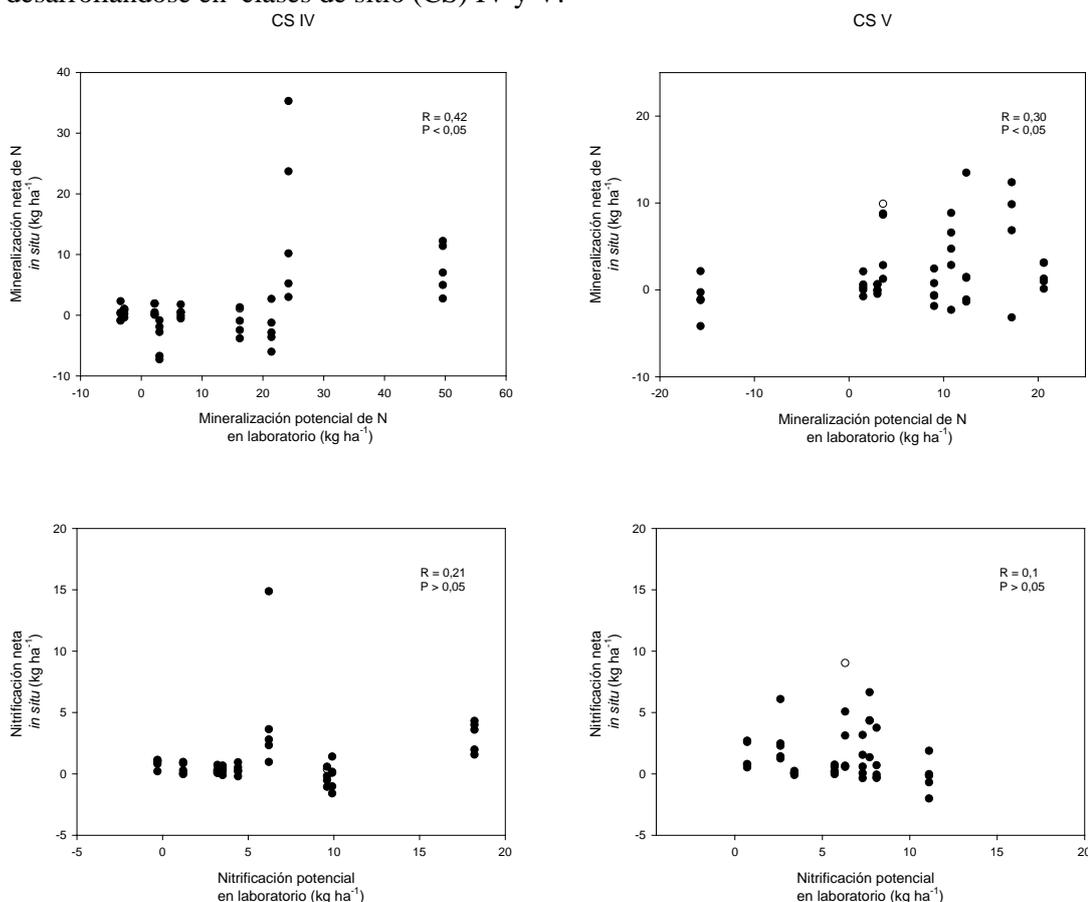
Figura 4.4 Valores de mineralización de N (en forma de $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) y nitrificación potencial cada 30 días (en kg ha^{-1}) de suelos (0-20 cm) ubicados en 3 niveles de radiación: bajo copa, entre copas, y sin árboles en bosques de ñire desarrollándose en clases de sitio (CS) IV y V desde octubre de 2005 a febrero de 2007.



Las barras indican el error estándar y letras diferentes entre situaciones para una misma fecha señalan diferencias significativas ($p < 0,05$).

En la Figura 4.5 se muestran relaciones entre los valores de mineralización de N y nitrificación medidos en laboratorio y aquellos encontrados en las mediciones a campo (*in situ*) para los dos sitios muestreados. Los valores obtenidos a través de la correlación de Pearson indican que hubo una asociación positiva entre los valores de mineralización potencial de N medida en laboratorio y los valores encontrados a campo para iguales fechas, siendo la correlación de 0,43 y 0,30 para los muestreos realizados en CS IV y V, respectivamente. En el caso de la nitrificación no se encontró una correlación significativa entre valores medidos en laboratorio y a campo en ninguno de los dos sitios estudiados.

Figura 4.5. Relaciones entre valores de mineralización de N y nitrificación medidos en condiciones de laboratorio y a campo en bosques de ñire y sectores aledaños sin árboles, desarrollándose en clases de sitio (CS) IV y V.



4.4 Discusión

4.4.1 Concentración de N mineral extractable

Los valores de concentración de N total ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) medidos en los dos sitios fluctuaron entre 4 y 23 $\mu\text{g g}^{-1}$ de suelo seco, siendo más bajos que los encontrados en suelos de bosques de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego (Argentina) (Moretto et al., 2004) y en suelos de bosques de *Nothofagus betuloides* en el sur de Chile (Huygens et al., 2008).

En general se observó que la forma predominante de N en todas las situaciones fue el NH_4^+ representando en promedio el 75 % del N inorgánico extractable total. Esta mayor proporción de NH_4^+ ha sido documentada por Moretto et al. (2004) en suelos de bosques de *N. pumilio* y podrían estar dadas principalmente por los valores de pH predominantes en estos suelos (4,9-5,6) que podrían inhibir la nitrificación (Stark y Hart, 1997; Cabrera, 2007; Aciego Pietri y Brookes, 2008) o porque los nitratos son mayormente absorbidos por las plantas.

Por otro lado, en ambos sitios el efecto de la cobertura de copas en la concentración de N dependió de la fecha. Por ejemplo, en el sitio clase IV se encontró una mayor

concentración de N total ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) en el lugar sin árboles en febrero de 2006, mientras que en septiembre de 2006 la mayor concentración de N se encontró en la ubicación bajo copas dentro del bosque. Esto se debería principalmente a que en el lugar sin árboles el aporte dado por la liberación de nitrógeno del material herbáceo en descomposición (sobre todo en las primeras etapas del proceso) más la mineralización del N del suelo superarían la demanda de N del pastizal. En cambio la mayor concentración de N en la situación bajo copa en el mes de septiembre podría deberse al aporte de la descomposición de hojarasca en el periodo previo y a que la absorción de N en meses de invierno sería mínima debido a las bajas temperaturas del suelo (Dong et al., 2001).

4.4.2 Mineralización de N *in situ*

En general los valores de mineralización anual estimados en este ensayo se encuentran dentro del rango de los encontrados en bosques templados de *Nothofagus* y Coníferas del sur de Chile (Pérez et al., 1998; Pérez et al., 2003) y son mayores a los reportados para suelos de estepa en Patagonia por Yahdjian et al. (2006).

Las diferencias encontradas en el sitio correspondiente a clase IV entre los lugares dentro del bosque y el sector alledaño sin árboles son difíciles de explicar considerando que las condiciones ambientales que más incidirían en el proceso (temperatura y humedad del suelo) fueron más favorables en el lugar sin árboles (Capítulo 3, Sección 3.3.1, Figura 3.1). No obstante, existen otros factores que tienen incidencia en los procesos de nitrificación y mineralización de N. Por ejemplo, está ampliamente documentado que existe una relación inversa entre la nitrificación y/o mineralización de N en el suelo, y la relación C:N del suelo y de los residuos que se incorporan al mismo (Mazzarino et al., 1998a; Bengtsson et al., 2003; Booth et al., 2005; Bertiller et al., 2006), lo cual produciría una limitación de la actividad de los microorganismos por falta de nitrógeno con su consecuente inmovilización. No obstante, es posible que esta generalización sea válida para ciertos rangos de relación C:N donde la cantidad y calidad de los compuestos carbonados no sean limitantes para la actividad microbiana. En nuestro caso la baja relación C:N (8,1) del suelo en el lugar sin árboles en el sitio clase IV podría ser la causa de una menor tasa de nitrificación y mineralización de N, ya que existen evidencias que indican que la fuente de carbono puede limitar la actividad microbiana. En este sentido Gallardo y Schlesinger (1992) reportaron una correlación positiva entre biomasa microbiana y relación C:N del suelo para valores de C:N menores a 20. Asimismo, se han encontrado relaciones positivas entre la biomasa microbiana y la mineralización potencial de nitrógeno (Mazzarino et al., 1998b; Satti et al., 2003; Bertiller et al., 2006), lo cual podría explicar en parte los valores más bajos de nitrificación y mineralización de N obtenidos en el lugar sin árboles en el sitio clase IV. Distintos resultados han sido reportados en otros trabajos con respecto a la relación entre humedad del suelo y mineralización de nitrógeno. Burke et al. (1997); Mazzarino et al. (1998b) y Xueling et al. (2008) han reportado correlaciones positivas, mientras que otros trabajos no encontraron correlaciones entre humedad del suelo y mineralización de N (Hook y Burke, 2000; Yahdjian et al., 2006). Estas diferencias estarían dadas a la fuerte interacción entre temperatura y humedad del suelo sobre la mineralización de nitrógeno (Zak et al., 1999) y que valores muy altos de humedad disminuirían la cantidad de oxígeno (Linn y Doran, 1984), lo cual podría afectar mayormente la actividad de los microorganismos nitrificadores y favorecer el proceso de desnitrificación. Los valores de humedad del suelo medidos en este estudio (Capítulo

3, Sección 3.3.1, Figuras 3.1 y 3.2) estarían dentro de un rango que no limitaría fuertemente la mineralización de nitrógeno.

4.4.3 Nitrificación neta *in situ*

Los valores de nitrificación *in situ* en general fueron bajos en todos los casos de manera similar a lo reportado por Mazzarino et al. (1998b) en suelos de la estepa en Patagonia. En este estudio probablemente estos bajos valores de nitrificación puedan estar dados por los valores de pH (4,9-5,6) que limitarían el proceso como se mencionó anteriormente. Los valores más bajos de nitrificación en el lugar sin árboles en el sitio clase IV podrían explicarse en parte por la menor disponibilidad de NH_4^+ que este lugar tendría, ya que si bien las concentraciones de amonio entre niveles de radiación no son muy distintos (Figura 4.1), la densidad aparente del suelo en el lugar sin árboles es menor a la de los suelos dentro del bosque (Capítulo 2, Sección 2.2.2, Tabla 2.1), lo cual se traduce en menor disponibilidad de NH_4^+ (en kg ha^{-1}), lo que a su vez podría inhibir el proceso de nitrificación por falta de sustrato. En el lugar de muestreo correspondiente a CS V dichas diferencias en disponibilidad de NH_4^+ no son apreciables entre los lugares con y sin cobertura arbórea.

En forma similar a lo encontrado en este estudio, Lamb (1980) y Robertson (1984) reportaron variaciones en la nitrificación asociadas a la disponibilidad de NH_4^+ , y encontraron que valores muy bajos de NH_4^+ incluso podrían limitar la nitrificación. Asimismo, esta correlación de la nitrificación con la cantidad de amonio disponible podría explicar que no se haya encontrado un efecto significativo de la temperatura del suelo como ha sido encontrado en otros trabajos (Macduff y White, 1985; Breuer et al., 2002; Dalías et al., 2002), ya que en periodos de temperaturas no limitantes el proceso se vería disminuido por el sustrato. En este mismo sentido, se sabe que la humedad del suelo puede actuar como inhibidor de la nitrificación ya sea por exceso o por defecto, ya que los nitrificadores necesitan agua y oxígeno, siendo el espacio poroso lleno por agua un mejor predictor de la nitrificación (Grundmann et al., 1995; Cabrera, 2007), lo cual podría explicar que no se haya encontrado una correlación significativa entre la humedad volumétrica del suelo y la nitrificación.

4.4.4 Mineralización y nitrificación potencial neta de N

Los valores más altos de mineralización potencial de N medidos en este estudio fueron menores a los informados para bosques de *N. pumilio* (Moretto et al., 2004) y *N. antarctica* (Mazzarino et al., 1998a) en Tierra del Fuego y en el rango de los valores reportados para ñire en Patagonia norte por Satti et al. (2003).

Los valores de nitrificación medidos en condiciones de laboratorio en este estudio se encuentran por debajo de los informados por Satti et al. (2003) para bosques de *N. antarctica* en Patagonia norte y por Mazzarino et al. (1998a) para bosques de ñire cerrados y bajo uso silvopastoril en Tierra del Fuego. Estas diferencias podrían deberse a las distintas características de los suelos. Por ejemplo, los valores informados por Satti et al. (2003) corresponden a suelos con pH más alto (6,1) que los suelos evaluados en nuestro estudio, lo cual favorecería la nitrificación como se indicó anteriormente.

El hecho de que tanto los valores de mineralización como nitrificación medidos en condiciones de laboratorio hayan sido mayores a los observados *in situ* estarían indicando que hay factores ambientales, en el campo, que estarían limitando los

procesos mencionados. En este caso la temperatura del suelo sería dicho factor limitante, ya que en los meses en que se manifestaron las diferencias mencionadas (octubre y febrero) las temperaturas del suelo no superaron los 13 °C (Capítulo 3 Sección 3.3.1, Figuras 3.1 y 3.2). Resultados similares fueron reportados por Pérez et al. (1998) en bosques del sur de Chile atribuyendo los valores más bajos obtenidos en mediciones a campo al efecto de las temperaturas. En este sentido distintos trabajos han reportado el efecto directo de la temperatura en la mineralización de N con las máximas tasas a temperaturas cercanas a los 25 °C (Dalias et al., 2002; Knoepp y Swank, 2002; Bagherzadeh et al., 2008). Por otro lado, los valores iguales de mineralización de N y nitrificación obtenidos en laboratorio e *in situ* en las muestras obtenidas en el mes de abril estarían indicando que son otros los factores que prevalecen en este caso. Como se mencionó previamente existen datos que indican que la mineralización de N estaría directamente relacionada con la biomasa o flujo microbial del suelo que en nuestro caso podría estar limitado por una combinación de factores, como el descenso de temperaturas que se dan después de febrero en los sitios evaluados (Bahamonde et al., 2009) y que disminuirían la biomasa microbial. Por otro lado, la fuente de carbono podría limitar la biomasa microbial (Gallardo and Schlesinger, 1992; Allen y Schlesinger, 2004), ya que en los bosques estudiados el principal aporte de materia orgánica al suelo es la caída de hojarasca, cuya caída se produce principalmente en el mes de abril. Considerando que la mayor descomposición de las hojas de ñire y gramíneas se produce en los dos primeros meses del proceso (Capítulo 3 Sección 3.3.3, Figuras 3.3 y 3.4), en los bosques estudiados probablemente la hojarasca comience a descomponerse después del invierno (septiembre) cuando las temperaturas no limitan el proceso. De manera similar en los lugares adyacentes sin árboles, donde los pastizales tienen su periodo de crecimiento entre septiembre y abril la mayor cantidad de material senescente se acumularía en el mes de abril y comenzaría a descomponerse en la próxima temporada.

4.5 Conclusiones

En general el nitrógeno mineral extractable en todos los niveles de radiación se encontraba mayormente en forma de NH_4^+ (75 % del total) en las dos clases de sitio. Por otro lado, en ambas clases de sitio el efecto de la cobertura de copas en la concentración de N mineral extractable total ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) dependió de la variación ambiental en las diferentes estaciones del año.

La mineralización neta de nitrógeno *in situ* fue mayormente afectada por la humedad volumétrica del suelo, y la nitrificación representó en promedio el 67 % del nitrógeno mineralizado en las dos clases de sitio. La mineralización neta de N anual fue menor en el lugar sin árboles en el sitio clase IV y no presentó diferencias entre niveles de radiación en el lugar correspondiente a CS V.

La nitrificación *in situ* estuvo mayormente influenciada por la disponibilidad inicial de N en forma de NH_4^+ en cada lugar y fecha de medición. La nitrificación anual también fue significativamente menor en el lugar sin árboles en el sitio clase IV, mientras que en el sitio clase V no hubo diferencias entre niveles de radiación.

Tanto la mineralización potencial de nitrógeno como la nitrificación medidas en condiciones de laboratorio fueron mayores a las evaluadas a campo en muestras de suelo tomadas en los meses de octubre y febrero, debido a que la temperatura del suelo actuaría como factor limitante.

Estos resultados permiten concluir que no habría una influencia preponderante del nivel de radiación sobre la mineralización de N y nitrificación en los sitios evaluados, siendo

otros factores como los tipos de suelos y variaciones temporales de los factores ambientales los que controlarían mayormente los procesos estudiados. Por otro lado, el hecho de que en el mejor sitio forestal (correspondiente a CS IV) la mineralización de N y nitrificación anual hayan sido mayores al lugar adyacente sin árboles podría estar indicando un efecto atribuible al mayor aporte de hojarasca en los sitios de mayor calidad forestal, sin embargo, para probar esto es necesario realizar este tipo de mediciones en otros bosques de ñire ampliando el rango de calidades de sitio a evaluar.

Capítulo 5. Modelo de simulación de producción de materia seca y concentración de PB de gramíneas creciendo en bosques de *Nothofagus antarctica* bajo uso silvopastoril.

5.1 Introducción

En un sistema silvopastoril se pueden distinguir cuatro componentes principales: árboles, pasturas, animales y suelo (Mead, 2009), sobre los cuales podemos intervenir para lograr una respuesta deseada. Al mismo tiempo estos componentes interactúan entre sí generando distintas respuestas que dependerán de la intensidad de la intervención y las características ambientales de cada lugar (régimen hídrico, temperatura, topografía, etc) (Lin et al., 2001; Fernández et al., 2002; Belesky, 2005; Peri et al., 2005; Peri et al., 2008a). Desde el punto de vista de la productividad y calidad del pastizal en un sistema silvopastoril las interacciones ecológicas con el componente arbóreo pueden ser positivas o negativas (Dulormne et al., 2004; Schroth, 1999) y estarían dadas principalmente por la competencia por luz, agua y/o nutrientes. En este sentido, el uso silvopastoril de los bosques de *N. antarctica* (ñire) en Patagonia Sur (Santa Cruz y Tierra del Fuego) ha sido estudiado ampliamente desde distintos aspectos ambientales y productivos (Gallo et al., 2004; Peri et al., 2005; Peri et al., 2006a; Peri et al., 2006b; Peri et al., 2008b; Bahamonde et al., 2009; Gargaglione et al., 2009), lo cual ha generado una gran cantidad de información referida a relaciones parciales entre algunos componentes que inciden sobre la productividad y calidad forrajera del sistema silvopastoril. Sin embargo, no se ha desarrollado una herramienta que integre la información existente con un enfoque sistémico, es decir, estudiando las relaciones entre variables conectadas entre sí a través de relaciones causales, incluyendo las retroalimentaciones entre variables (Haraldsson, 2000). Este enfoque sistémico permite también describir la dinámica (variación a través del tiempo) de las variables y/o sus relaciones (Sverdrup y Haraldsson, 2001), posibilitando una mejor comprensión de las interacciones existentes pudiéndose representar gráfica y funcionalmente mediante la utilización de programas computacionales diseñados para la generación de modelos de simulación dinámicos. En el caso de los sistemas silvopastoriles en bosques de ñire contar con una herramienta de este tipo permitiría un mejor entendimiento de las complejas interacciones entre el crecimiento y el valor nutritivo de las gramíneas del sotobosque y las condiciones ambientales (Bonesmo y Bélanger, 2002). Al mismo tiempo la información obtenida a través de esta herramienta puede ser de utilidad para reforzar las pautas de manejo existentes en el uso silvopastoril de bosques de ñire en Patagonia (Peri et al., 2009), a través de la generación de capacidad predictiva sobre la productividad y calidad del forraje en función de las condiciones ambientales y prácticas de manejo bajo las que se desarrolle un bosque de ñire.

El objetivo de este Capítulo fue modelizar la producción de materia seca y variación en la concentración de PB de gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de ñire, usando las principales variables ambientales. De esta manera se logrará un mayor entendimiento de las causales de dicha variación.

5.2 Materiales y Métodos

La construcción del modelo se realizó en 4 etapas de acuerdo a lo establecido en la bibliografía (Randers, 1980; Albin, 1997) y como se detalla a continuación.

5.2.1 Conceptualización

En esta etapa se definió el propósito del modelo, sus límites, y se identificaron las variables claves del mismo, lo cual permite describir el comportamiento del modelo. Las variables claves (y sus inter - relaciones) del modelo fueron definidas en función de los objetivos y límites del mismo así como también de la disponibilidad y acceso de información referida al tema (Albin, 1997). En esta etapa además se diagramaron los mecanismos básicos y las retroalimentaciones circulares del sistema.

Las relaciones entre los componentes del sistema se establecieron a través de diagramas de causas circulares según lo descrito por Haraldsson (2001), usándose para su representación gráfica el Software Vensim PLE Versión 5.9c. Este tipo de diagramas muestra las retroalimentaciones entre los componentes del modelo, las cuales pueden ser positivas (+) o negativas (-), siendo positivas cuando el aumento o disminución en un elemento causal genera un cambio en el mismo sentido sobre el componente en el cual influye, y negativas cuando el efecto es en sentido contrario al del elemento causal.

5.2.2 Formulación

Para la formulación del modelo los diagramas de causas circulares se convirtieron en lenguaje gráfico de flujos y acumulaciones y se ajustaron los parámetros de las ecuaciones necesarias para la transformación del modelo cualitativo en uno cuantitativo a través de técnicas de ajuste lineal y no lineal. Para ello se utilizó un software computacional llamado *Stella*© (Structural Thinking, Experiential Learning Laboratory with Animation), el cual simula la dinámica de los sistemas a través de flujos y acumulaciones de flujos. Las variables de estado son presentadas como “stocks” o acumulaciones que son modificadas a través de flujos (o válvulas) que le agregan o quitan “material” a los mismos. También se utilizan “convertidores” que cumplen una función utilitaria, los cuales pueden ser de contener valores constantes, entradas externas al modelo, cálculo de relaciones algebraicas, etc. Todos estos componentes son unidos en el modelo a través de conectores que permiten la circulación de la información dentro del sistema.

Posteriormente se procedió a establecer los valores de los parámetros (o relaciones matemáticas) de cada relación generada en el modelo. Para ello se utilizaron datos empíricos obtenidos en el Capítulo 2 de esta tesis, de ensayos a campo y de bibliografía. Este software también posee una interfase gráfica que facilita la creación, lectura de la estructura del modelo y prueba del mismo a través de las simulaciones. Este programa ha sido utilizado para generar un modelo cualitativo (PATUMOD) que pretende explicar la dinámica vegetal a nivel comunidad de un sistema silvopastoril (Gillet et al., 2002). Un modelo dinámico de simulación llamado SALU (Sahelian Land-Use Model) también ha utilizado el programa *Stella* a manera de poder explicar el impacto de los suelos modificados por diversas actividades humanas sobre el clima regional (Stéphenne y Lambin, 2001). En Patagonia el software ha sido utilizado para modelar las interacciones que conducen el crecimiento de *Austrocedrus chilensis* (Letourneau, 2006) así como también en el desarrollo de un modelo de sistemas silvopastoriles de

crecimiento de *Festuca pallescens* en bosques implantados de *Pinus ponderosa* en Bariloche (Gyenge et al., 2006).

5.2.3 Prueba del modelo

En esta etapa el modelo obtenido fue sometido por un lado a un análisis de sensibilidad que permite ver la magnitud y dirección de la respuesta del modelo ante la modificación de algunos de los parámetros ajustados en la formulación del mismo (Breierova y Choudhari 1996). Para ello se evaluaron las respuestas en producción de materia seca (MS) y porcentaje de PB del modelo ante modificaciones de $\pm 10\%$ en los parámetros de las principales relaciones entre variables ambientales y productivas del modelo. El análisis se realizó simulando las condiciones ambientales de un bosque de ñire (apertura dosel 0,5) desarrollándose en una CS IV.

Para cuantificar la sensibilidad del modelo se utilizó la siguiente fórmula:

$$\left(\frac{MSSensibilizado - MS}{MS} \right) \times 100$$

% de Sensibilización =

Donde *MSSensibilizado* es la producción de materia seca mensual de gramíneas simulada con algún parámetro sensibilizado (o modificado $\pm 10\%$); MS es la producción de materia seca mensual de gramíneas simulada con los valores de los parámetros ajustados. De la misma manera se evaluó la sensibilidad del modelo para la concentración mensual de PB de las gramíneas. Los porcentajes de sensibilización para materia seca y concentración de PB fueron valores promedios de cada mes de una temporada de crecimiento utilizando datos ambientales de cada zona estudiada en particular.

Por otro lado, en esta etapa también se pusieron a prueba los resultados simulados por el modelo. Para validar el modelo se usaron datos de producción de materia seca y concentración de PB de gramíneas creciendo en bosques de ñire en Patagonia, teniendo como premisa importante que dichos datos fueron observaciones hechas en sitios distintos a los que se usaron para generar parte de las relaciones del modelo. De esta manera los datos obtenidos se compararon con los simulados por el modelo a través de regresiones lineales simples y de esta manera ver el ajuste entre el modelo y datos reales.

5.2.4 Implementación

Posteriormente en la etapa de implementación del modelo se llevaron a cabo simulaciones de producción de materia seca y concentración de PB mensual de gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de ñire durante el periodo de crecimiento (septiembre – abril), los cuales se desarrollarían en condiciones ambientales contrastantes simulando distintas ubicaciones geográficas de Patagonia Sur y diferentes opciones de manejo del bosque de *N. antarctica*, de esa manera se pudo comparar las respuestas del modelo ante las variaciones mencionadas.

5.3 Resultados y Discusión

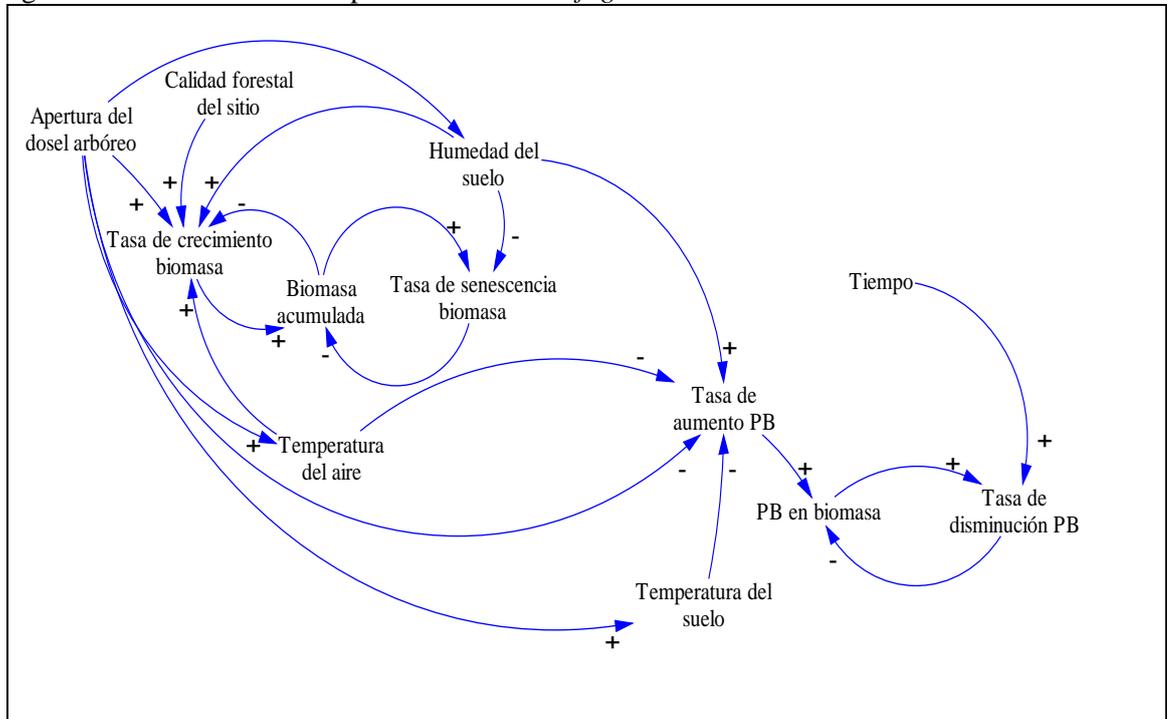
5.3.1 Conceptualización del modelo

El propósito del modelo es lograr un mayor entendimiento del efecto conjunto de algunas variables ambientales sobre la producción de materia seca y concentración de PB en gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles, y que el modelo se convierta en una herramienta que genere una capacidad predictiva y así también pautas de manejo que tiendan a ser más eficiente el uso silvopastoril de bosques de *N. antarctica*.

En la Figura 5.1 se muestra el diagrama de causas circulares que describe el modelo. Como se puede observar las relaciones están dadas principalmente desde los componentes ambientales del modelo (temperaturas de aire y suelo, humedad del suelo, apertura del dosel arbóreo y calidad forestal del sitio) hacia los elementos que representan acumulaciones como la biomasa de gramíneas y la concentración de PB en biomasa. No obstante, como su nombre lo indica muchas de estas relaciones se tornan circulares (retroalimentaciones) donde un elemento causal se vuelve afectado por el resultado de su efecto sobre otro componente del modelo. Por ejemplo, la biomasa acumulada será positivamente influenciada por su tasa de crecimiento, sin embargo, dicho aumento de biomasa acumulada generará una disminución en la tasa de crecimiento. A este tipo de retroalimentación Haraldsson (2000) las denomina retroalimentaciones estabilizantes, las cuales darían como resultado sistemas que presentan comportamientos asintóticos u oscilantes. Por otro lado, se puede apreciar que el elemento que influencia a una mayor cantidad de componentes del modelo es la apertura del dosel arbóreo, ya que tiene un efecto directo sobre la tasa de crecimiento de la biomasa a través de variaciones en cantidad (transmisividad) y calidad de luz (Belesky, 2005; Peri et al., 2007) así como también tiene incidencia sobre variables ambientales como temperaturas de aire y suelo, humedad de suelo (Caldentey et al., 1999; Gyenge et al., 2002; Bahamonde et al., 2009) que a su vez genera efectos sobre la productividad del pastizal y su concentración de PB. Por otro lado, se debe aclarar que la relación entre la apertura del dosel arbóreo y la humedad del suelo, a diferencia de las otras relaciones del modelo, no tiene signo porque el efecto puede ser positivo ó negativo.

Es importante señalar que el diagrama generado posee ciertas limitaciones respecto del nivel de detalle de los procesos involucrados en el sistema. La principal limitación es que la humedad del suelo se presenta como un compartimiento cerrado que sólo se vería influenciado por la apertura del dosel. Sin embargo, se sabe que son muchos los factores que tienen incidencia en la dinámica del agua en suelo, tales como el balance entre precipitaciones, evapotranspiración, escorrentía, infiltración, ascenso capilar (Ratto, 2000), los cuales han sido incorporados con distintos niveles de detalle en otros modelos de producción de materia seca (McCall y Bishop-Hurley, 2003; Hermann et al., 2005; Gyenge et al., 2006). Otro aspecto que se encuentra ausente en el presente diagrama, y que ha sido incorporado en otros modelos de calidad de forraje (Gustavsson et al., 1995), es la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, el cual tendría una importante incidencia en la concentración de N de las plantas (Devienne-Barret et al., 2000). Estas limitaciones del modelo se plantean como un interesante desafío de profundizar el conocimiento del ciclo del agua y de la dinámica del N en suelos de bosques de *N. antarctica* permitiendo así incorporarlos al presente modelo.

Figura 5.1. Diagrama de causas circulares que describe las relaciones entre los elementos del modelo de simulación de crecimiento de materia seca y concentración de proteína bruta de gramíneas en sistemas silvopastoriles de *Nothofagus antarctica*.



5.3.1.1 Limite espacial

El modelo se limitará espacialmente a escala de rodal homogéneo y coetáneo de bosque de ñire, lo cual estará dado por la calidad del sitio entendiéndose esto como la productividad del mismo tanto a nivel forestal como de productividad del pastizal (Peri, 2009) y que podría ser determinada indirectamente a través de la altura promedio de los árboles dominantes. En este sentido Lencinas et al. (2002) generaron rangos de CS para bosques de *N. antarctica* en función de la altura de los árboles dominantes.

5.3.1.2 Límite temporal

El modelo estará limitado temporalmente a la temporada de crecimiento del pastizal en Patagonia Sur (septiembre a abril) y una dinámica de frecuencia mensual en dicha temporada.

5.3.1.3 Límite geográfico

La aplicabilidad del modelo a su vez estará acotada a Patagonia Sur (Santa Cruz y Tierra del Fuego) debido a que gran parte de los datos empíricos utilizados se derivan de trabajos realizados en esta zona. Esto no implica que no se pueda probar su utilización en otras zonas que presenten condiciones ambientales similares como

podrían ser bosques de ñire que se desarrollen en ciertas zonas de la Provincia de Chubut (Fertig et al., 2009).

5.3.2 Formulación del modelo

En esta etapa se procedió a transformar el diagrama de causas circulares descrito en el punto anterior (retroalimentaciones) en un modelo de simulación por computadora a través del software *Stella*© (Figura 5.2).

En primer lugar se establecieron los componentes del modelo de manera diferenciada en función de las características matemáticas y lógicas del mismo. De acuerdo a la notación del software se establecieron las variables de estado, flujos asociados y conversores, los cuales son descriptos en la Tabla 5.1.

Las variables de estado fueron: biomasa acumulada, proteína bruta en biomasa, y los flujos asociados fueron el incremento y disminución de biomasa, incremento y disminución de PB en biomasa.

Los conversores fueron la CS, la apertura del dosel, el crecimiento potencial, la temperatura del aire en áreas adyacentes sin árboles (afuera), la influencia de la apertura en temperatura del aire, la temperatura del aire en el sistema silvopastoril (adentro), la temperatura del suelo afuera, la influencia de la apertura en la temperatura del suelo, la temperatura del suelo adentro, la humedad volumétrica del suelo afuera, la humedad volumétrica del suelo adentro, el índice de CS para materia seca, el índice de transmisividad para materia seca, el índice de temperatura del aire para materia seca, el índice de humedad de suelo para materia seca, el índice de senectud por biomasa, el índice de efecto de humedad de suelo sobre senescencia, la PB potencial, el índice de apertura sobre proteína bruta, el índice de temperatura de aire sobre PB, el índice de temperatura de suelo sobre proteína bruta, el índice de humedad de suelo sobre PB, el número de días, el efecto del tiempo sobre PB.

Figura 5.2. Diagrama de los componentes del modelo y sus relaciones, expresados como acumulaciones, flujos asociados y conversores a través del uso del software Stella.

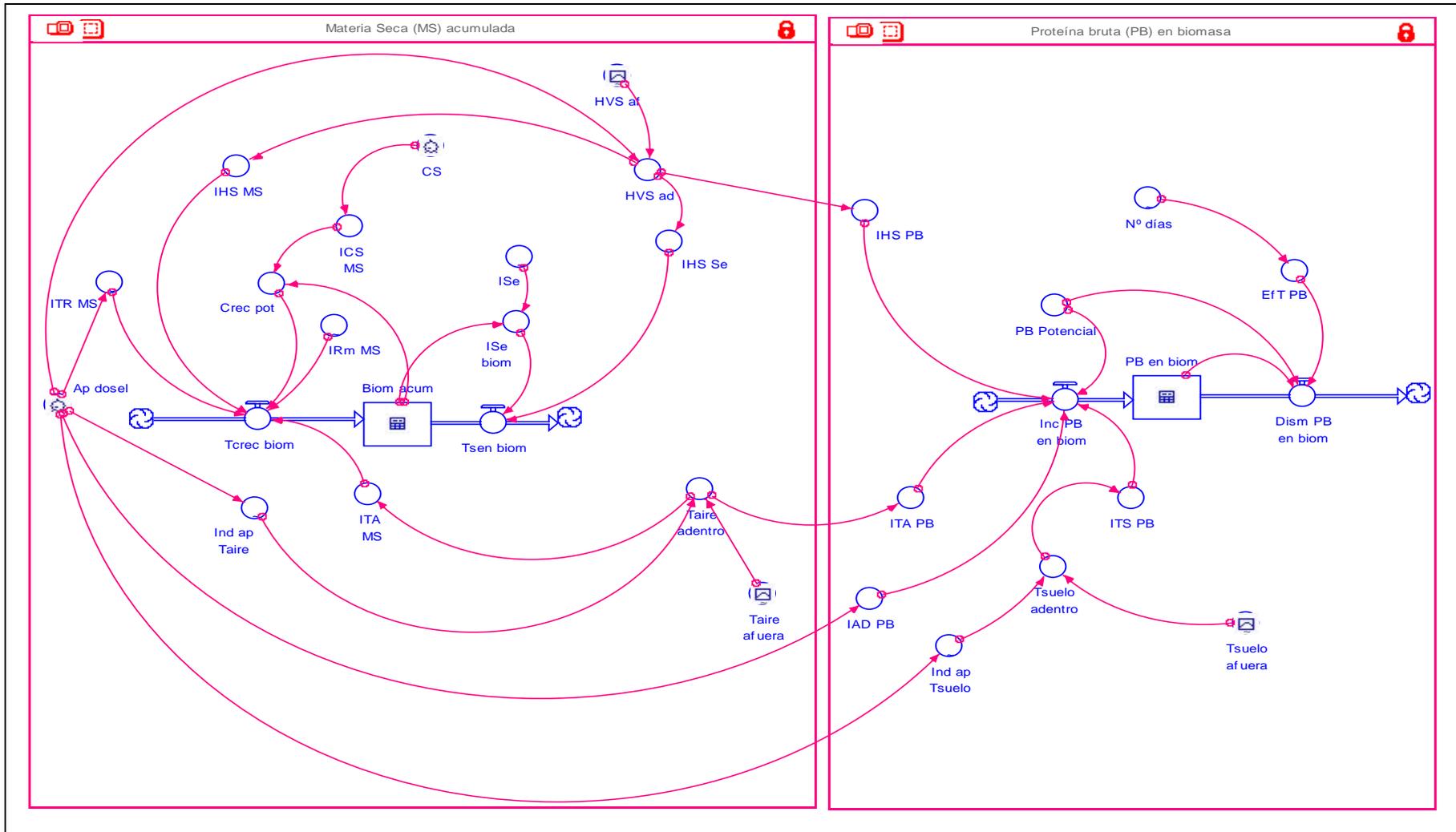


Tabla 5.1 Descripción de los distintos componentes del modelo expresado en la Figura 5.2.

Nombre	Abreviación	Nº de ecuación	Unidad
Clase de Sitio	CS	-	adimensional
Apertura del dosel	Ap dosel	-	adimensional
Número de días	Nº días	-	adimensional
Temperatura del aire afuera del bosque	Taire afuera	-	°C
Influencia de la apertura del dosel en la temperatura del aire	Ind ap Taire	-	adimensional
Temperatura del aire dentro del bosque	Taire adentro	1	°C
Temperatura del suelo afuera del bosque	Tsuelo afuera	-	°C
Influencia de la apertura del dosel en la temperatura del suelo	Ind ap Tsuelo	-	adimensional
Temperatura del suelo adentro del bosque	Tsuelo adentro	2	°C
Humedad volumétrica del suelo afuera del bosque	HVS af	-	m ³ /m ³ (%)
Humedad volumétrica del suelo adentro del bosque	HVS ad	3	m ³ /m ³ (%)
Biomasa acumulada	Biom acum	4	Kg MS ha ⁻¹
Tasa de crecimiento de biomasa mensual	Tcrec biom	5	Kg MS ha ⁻¹ /mes
Tasa de Senescencia de biomasa mensual	Tsen biom	6	Kg MS ha ⁻¹ /mes
Crecimiento potencial	Crec pot	7	Kg MS ha ⁻¹
Índice de CS para Materia Seca	ICS-MS	9	adimensional
Índice de Humedad del suelo para Materia Seca	IHS-MS	10	adimensional
Índice de la temperatura del aire para Materia Seca	ITA-MS	12	adimensional
Índice de transmisividad lumínica para Materia Seca	ITR-MS	13	adimensional

Tabla 5.1 Continuación

Índice de radiación mensual sobre Materia Seca	IRm-MS	-	adimensional
Índice de senectud por biomasa	ISe biom	14	Kg MS ha ⁻¹
Índice de senectud	ISe	-	adimensional (0,2 ó 0,36)
Índice de efecto de humedad del suelo sobre senescencia	IHS-Se	-	adimensional
PB en biomasa	PB en biom	15	% PB
Incremento mensual de PB en biomasa	Inc PB en biom	16	% PB
PB Potencial	PB Potencial	-	% PB
Índice de temperatura de aire para PB	ITA-PB	17	adimensional
Índice de temperatura de suelo para PB	ITS-PB	19	adimensional
Índice de humedad de suelo para PB	IHS-PB	21	adimensional
Índice de apertura del dosel para PB	IAD-PB	23	adimensional
Disminución de PB en biomasa	Dism PB en biom	25	% PB
Efecto del tiempo sobre PB	EfT-PB	26	% PB

5.3.2.1 Definiciones de los componentes del modelo y parametrización de sus relaciones

Clase de Sitio (CS)

Es un factor que está dado por la calidad forestal del bosque en el que se desarrolla el sistema silvopastoril. En este sentido se usa la clasificación propuesta por Lencinas et al. (2002) para bosques de *Nothofagus antarctica* que toma como indicador la altura promedio de los árboles dominantes y establece 5 clases de sitio (Tabla 5.2).

Tabla 5.2 Clases de Sitio de bosques de *Nothofagus antarctica* de acuerdo a la clasificación de Lencinas et al. (2002) en función de la altura promedio de los árboles dominantes.

Clase de Sitio (CS)	Altura promedio de árboles dominantes (m)
I	≥12 m
II	Entre 12 y 10 m
III	Entre 10 y 8 m
IV	Entre 8 y 6 m
V	< 6 m

Apertura del dosel (Ap dosel)

Es otro factor que depende de la transmisividad lumínica dentro del bosque con respecto a un lugar sin árboles y varía desde 0,1 (cobertura arbórea del 90 %) a 1 (lugar abierto sin cobertura arbórea).

Número de días (N° días)

Es un conversor que provee información del número de días transcurridos desde el inicio hasta el fin de la temporada de crecimiento del pastizal de gramíneas en los sistemas silvopastoriles.

Temperatura del aire afuera (Taire afuera)

Corresponde a los valores de temperatura media mensual del aire en la temporada de crecimiento del pastizal (septiembre-abril). Para el modelo se deben ingresar los valores de temperatura en lugares sin cobertura arbórea adyacente al sistema silvopastoril. Asimismo, el modelo no toma valores negativos, lo cual no condiciona el uso del modelo dentro de los límites geográficos pre establecidos para su aplicación ya que de acuerdo a los datos existentes en dicha área los valores de temperatura media mensual del aire en la temporada de crecimiento no presenta valores negativos (Caldentey et al., 1999; Martínez Pastur et al., 2007; Capítulo 2 Sección 2.3.2).

Influencia de la apertura en la temperatura del aire (Ind ap Taire)

Es un índice que relaciona las temperaturas promedio mensuales del aire en un sitio sin árboles y las mismas en un bosque adyacente bajo distintas coberturas de copa. Este índice toma distintos valores de acuerdo a la apertura del dosel del bosque como se muestra a continuación.

$\text{Ind ap Taire} = 0,97$ sí apertura dosel $\leq 0,3$
 $\text{Ind ap Taire} = 0,95$ sí apertura dosel $\geq 0,4 \leq 0,6$
 $\text{Ind ap Taire} = 0,93$ sí apertura dosel $\geq 0,7 \leq 0,8$
 $\text{Ind ap Taire} = 1$ sí apertura dosel $\geq 0,9$

Estos índices fueron generados de regresiones lineales simples obtenidas a partir de mediciones de temperatura de aire realizadas en distintos sitios de Santa Cruz y Tierra del Fuego durante dos años (Capítulo 2 Sección 2.3.2), de los cuales se tomaron los datos medidos durante el periodo de crecimiento (septiembre – abril). A continuación se presentan las regresiones lineales simples obtenidas.

$$\begin{array}{lll}
 Y_1 = 1,007629X - 0,199734 & p < 0,001 & R^2 = 0,99 \\
 Y_2 = 0,958383X - 0,078526 & p < 0,001 & R^2 = 0,97 \\
 Y_3 = 0,97936X - 0,266317 & p < 0,001 & R^2 = 0,99
 \end{array}$$

donde X: temperatura media mensual del aire a una apertura de canopy de 1 (sin árboles); Y_1 , Y_2 , Y_3 : son temperaturas medias mensuales del aire a aperturas de canopy de 0,3; 0,5 y 0,7, respectivamente.

Como se puede ver en las regresiones obtenidas las temperaturas del aire dentro del bosque tienden a ser menores que en un lugar adyacente sin cobertura arbórea, con distintas magnitudes dependiendo de la apertura del dosel. Este patrón estaría dado principalmente por la mayor radiación que llega a los lugares sin cobertura arbórea (Morecroft et al., 1998) lo cual ha sido documentado previamente para bosques de Patagonia en Argentina y Chile (Caldentey et al., 1999; Bahamonde et al., 2009).

Temperatura media del aire adentro (Taire adentro)

Son valores de temperatura media mensual del aire dentro del bosque y son obtenidos de la temperatura del aire en lugares adyacentes sin cobertura arbórea circundantes al bosque por un factor que representa el efecto de la cobertura arbórea (ecuación 1).

$$Taire_{adentro} = Taire_{afuera} * IndapTaire \quad [1]$$

Temperatura media del suelo afuera (Tsuelo afuera)

De manera similar a la temperatura del aire en este caso se consideran los valores de temperatura media del suelo a 3 cm de profundidad durante la temporada de crecimiento en los lugares sin cobertura arbórea. En este caso también el modelo trabaja con valores mayores o iguales a 0° C de acuerdo a los datos obtenidos en las zonas bajo estudio (Capítulo 2 Sección 2.3.2).

Influencia de la apertura en la temperatura del suelo (Ind ap Tsuelo)

Al igual que con la temperatura del aire este índice relaciona las temperaturas del suelo en lugares sin cobertura arbórea con las temperaturas del suelo dentro del bosque. El índice toma los siguientes valores según la apertura del dosel.

Ind ap Tsuelo= 0,8 sí apertura dosel $\leq 0,3$

Ind ap Tsuelo= 1,2 sí apertura dosel $\geq 0.4 \leq 0,6$

Ind ap Tsuelo= 0,9 sí apertura dosel $\geq 0.7 \leq 0,8$

Ind ap Tsuelo= 1 sí apertura dosel $\geq 0,9$

Los índices generados se obtuvieron de la misma manera que para la temperatura del aire. A continuación se muestran las regresiones lineales simples resultantes de las mediciones.

$$Y_1 = 0,27274X + 2,70953 \quad p < 0,001 \quad R^2=0,94$$

$$Y_2 = 0,895142X + 1,28284 \quad p < 0,001 \quad R^2=0,94$$

$$Y_3 = 0,741263X + 0,83001 \quad p < 0,001 \quad R^2=0,81$$

donde X: temperatura media mensual del suelo a una apertura de canopeo de 1; Y₁, Y₂, Y₃: son temperaturas medias mensuales del suelo a aperturas de canopeo de 0,3; 0,5 y 0,7, respectivamente.

En este caso el efecto de la presencia de los árboles sobre la temperatura del suelo dependió de la magnitud de la cobertura arbórea (o apertura del dosel). Por ejemplo, con aperturas de entre 0,4 y 0,6, la temperatura del suelo fue mayor dentro del bosque, mientras que con aperturas del dosel mayor o menor, la temperatura del suelo fue superior en los lugares sin cobertura arbórea. Este comportamiento diferencial a distintas coberturas estaría dado por un efecto combinado entre la interceptación de la radiación que llega al suelo por parte de los árboles (disminuyendo la temperatura del suelo) y el efecto aislante de las pérdidas de temperatura a través de la hojarasca acumulada en el suelo forestal (Peri et al., 2008b) aumentando así la temperatura del suelo (Gómez Sanz, 2004).

Temperatura media del suelo adentro (Tsuelo adentro)

Son valores de temperatura media mensual del suelo dentro del bosque y son obtenidos de la temperatura del suelo en lugares sin cobertura arbórea circundantes al bosque por un factor que representa el efecto de la cobertura arbórea (ecuación 2).

$$Tsueloadentro = Tsueloafuera * IndapTsuelo$$

[2]

Humedad volumétrica del suelo afuera (HVS af)

En este caso se consideran los valores de contenido de humedad volumétrica del suelo iniciales de cada mes de la temporada de crecimiento, a una profundidad de 30 cm. En este sentido el modelo toma valores de humedad volumétrica de entre 10 y 70 %, ya que con contenidos de humedad volumétrica por debajo del 10 % se considera que para los suelos de la zona de influencia del modelo limitaría el crecimiento de las plantas por no cubrir la demanda evaporativa (Grieser et al., 2006). Por otro lado, valores superiores al 70 % representarían valores por sobre la capacidad de campo de los suelos del área de interés (Capítulo 2 Sección 2.3.2). Al igual que con las temperaturas el modelo tomará valores de lugares sin cobertura arbórea.

Humedad volumétrica del suelo adentro (HVS ad)

Representa los valores de humedad volumétrica del suelo (desde la superficie hasta 30 cm de profundidad) dentro del bosque (en distintas coberturas arbóreas) al inicio de cada mes de la temporada de crecimiento. Los valores se obtienen según la ecuación 3:

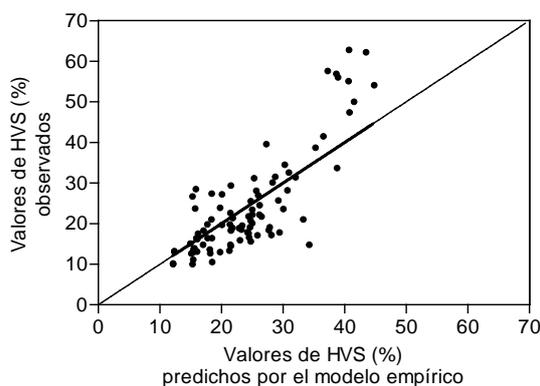
$$HVSad = [((-0,007731 * (1,18741 - Apdosel)) * (HVSaf)^2) + (1,04741 * HVSaf) + ((2,8985 * (1 - Apdosel)))]$$

[3]

Esta ecuación se obtuvo a través de mediciones a campo de humedad volumétrica del suelo en distintos niveles de apertura del dosel en dos bosques de ñire de la provincia de Santa Cruz desarrollándose en dos clases de sitio distintas (datos no publicados), a través de un equipo medidor de humedad en suelos Time Domain Reflectometry de precisión comprobada (TDR, marca EIJKELKAMP, Modelo FM-3-14.62, Santa Bárbara, USA). La ecuación obtenida da cuenta del efecto diferencial de la cobertura arbórea sobre la humedad del suelo dentro del bosque dependiendo del valor de humedad afuera. Por ejemplo, cuando los valores de humedad del suelo en el sitio adyacente sin árboles están por debajo del 20 %, dentro del bosque hay mayor humedad, siendo la magnitud de la diferencia inversa a la apertura del dosel y viceversa. Estas diferencias estarían dadas por el balance entre las mayores pérdidas por evapotranspiración en los lugares sin árboles a causa de las mayores velocidades de viento (Caldentey et al., 1999; Bahamonde et al., 2009) y la interceptación de las precipitaciones por el dosel arbóreo y su redistribución (Echeverría et al., 2007).

Para validar el modelo empírico obtenido se utilizaron los datos de humedad volumétrica del suelo medidos por gravimetría en dos sitios de ensayo de Tierra del Fuego (Indiana y Catalana) y uno de Santa Cruz (Nibepo Aike) (Capítulo 2 Sección 2.3.2) y fueron comparados con los valores estimados por la ecuación (3) (Figura 5.3). Es necesario aclarar que los datos de humedad mencionados fueron medidos por gravimetría y posteriormente multiplicados por la densidad aparente del suelo de cada lugar para ser transformados en contenido de humedad volumétrica.

Figura 5.3 Relación entre valores de humedad volumétrica de suelo (HVS) a 30 cm de profundidad observados en bosques de ñire de Santa Cruz y Tierra del Fuego y los valores estimados por el modelo explicitado en la ecuación 4.



La línea representa la relación 1:1. La relación lineal entre valores observados y predichos es significativa ($p < 0,001$) con un R^2 de 0,67.

Biomasa acumulada (Biom acum)

Hace referencia a la cantidad de materia seca aérea de gramíneas acumulada mensualmente (kg MS ha^{-1}) durante la temporada de crecimiento (septiembre – abril). La variación mensual (t) de biomasa acumulada estará dada por la diferencia entre la tasa de crecimiento y tasa de senescencia durante el periodo (dt) (ecuación 4).

$$Biomacum(t) = Biomacum(t - dt) + (Tcrecbiom - Tsenbiom) * dt \quad [4]$$

Para que el modelo pueda iniciar las corridas mensuales necesita un valor inicial (instante 0) de material verde a partir del cual crecer. En este caso se estableció un valor inicial de $100 \text{ kg MS ha}^{-1}$ para clases de sitio IV y V, $125 \text{ kg MS ha}^{-1}$ en CS III y $150 \text{ kg MS ha}^{-1}$ para clases de sitio I y II. Estos valores iniciales se basan en datos obtenidos del trabajo de Peri (2009a).

Tasa de crecimiento de biomasa (Trec biom)

Corresponde al aumento mensual de materia seca que surge de un crecimiento potencial (máximo posible en condiciones óptimas de crecimiento) afectado por variables ambientales (humedad del suelo, temperatura de aire, transmisividad de luz, radiación) a través de índices que lo limitan (ecuación 5).

$$T_{\text{crecbiom}} = C_{\text{recpot}} * I_{\text{HS}} - MS * I_{\text{TR}} - MS * I_{\text{TA}} - MS * I_{\text{Rm}} - MS \quad [5]$$

Tasa de senescencia de biomasa ($T_{\text{sen biom}}$)

Es la cantidad de materia seca que se pierde mensualmente por senescencia y que está afectada por la biomasa acumulada y por la humedad del suelo (ecuación 6).

$$T_{\text{senbiom}} = I_{\text{sebiom}} * I_{\text{HS}} - Se \quad [6]$$

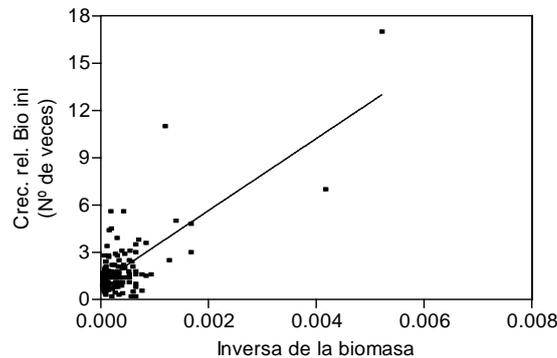
Crecimiento potencial ($C_{\text{rec pot}}$)

Está referido al máximo crecimiento que puede tener el pastizal en un mes si las condiciones ambientales no son limitantes. Este valor fue obtenido a través de una función que incluye la biomasa acumulada (o inicial durante el primer mes) y un índice (entre 0 y 1) que contempla la CS del bosque (ecuación 7).

$$C_{\text{recpot}} = \left[\left(\left(\frac{1}{B_{\text{biomacum}}} \right) * 2015,093 \right) + 1,999 \right] * (I_{\text{CS}} - MS) * B_{\text{biomacum}} \quad [7]$$

Para que el crecimiento potencial del pastizal represente el máximo esperable en condiciones ambientales óptimas (luz, temperatura, humedad y nutrientes) se consideró un valor de 20 veces la biomasa inicial, el cual fue tomado del trabajo de Gyenge et al. (2006) donde se midió el crecimiento relativo de *Festuca pallescens* en condiciones controladas de luz, temperatura, humedad del suelo y nutrientes. Teniendo en cuenta que el crecimiento potencial de un pastizal estará limitado por su crecimiento a través del tiempo debido a competencia por los recursos, cuya disponibilidad relativa disminuirá con su tamaño o biomasa, se relacionaron datos de biomasa medidos a campo (Capítulo 2 Sección 2.3.3) en un mes determinado con su crecimiento al mes siguiente (en número de veces su biomasa). De esta manera asumiendo el crecimiento potencial en condiciones óptimas (Gyenge et al., 2006) y la variación del crecimiento relacionado a la biomasa inicial se ajustó una ecuación lineal inversa (Figura 5.4, primer término ecuación 7). El segundo término de la ecuación 7 representa la CS donde se desarrolla el bosque.

Figura 5.4 Relación entre la inversa de la biomasa inicial y el crecimiento relativo (Crec. Rel. Bio ini) de gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica* de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 8.



$$y = 2015,06x + 1,99 \quad [8]$$

$$p < 0,001$$

$$R^2 = 0,55$$

Índice de CS para materia seca (ICS-MS)

Es un factor que toma valores entre 0 y 1 relacionando la calidad forestal del bosque de ñire (CS) con el crecimiento potencial del pastizal dentro del mismo. El factor para cada CS se obtiene de la siguiente función lineal:

$$ICS - MS = (-0,19 * CS) + 1,19 \quad (p < 0,001; R^2=0,62)$$

[9]

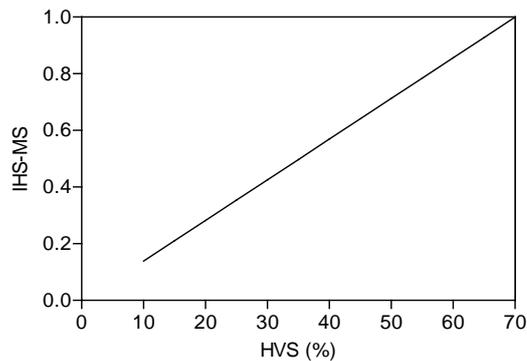
Donde CS toma valores enteros de 1 a 5. Según clasificación de Lencinas et al. (2002). La función fue generada a través de la comparación de datos de producción de materia seca en bosques de ñire creciendo en diferentes clases de sitio (Capítulo 2 Sección 2.3.3; 2009; Peri, 2009a). Para quitar el efecto de los árboles y sus interacciones con el pastizal, se usaron los datos de productividad del pastizal en lugares adyacentes sin cobertura arbórea.

Esta relación entre la CS donde se desarrollan los bosques de ñire y la producción de materia seca del sotobosque estaría dada por que la calidad del sitio forestal definida por la suma de todos los factores ambientales (clima, suelo, topografía, nutrientes) que interactúan y determinan su capacidad productiva (Daniel et al., 1982), la cual no sólo producen mayor volumen maderable del rodal (Lencinas et al., 2002), sino que también favorece la producción de biomasa del sotobosque (Peri, 2009).

Índice de humedad de suelo para materia seca (IHS-MS)

Describe la relación entre la humedad volumétrica del suelo y el crecimiento potencial de las gramíneas (Figura 5.5).

Figura 5.5 Función de relación entre la humedad volumétrica del suelo (HVS) y el índice del efecto de la humedad del suelo sobre la producción de materia seca de gramíneas (IHS-MS) en bosques de ñire de Santa Cruz y Tierra del Fuego (Capítulo 2 de esta tesis). Ecuación 10.

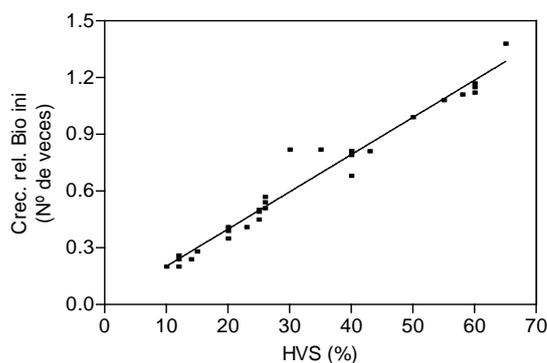


$$y = \frac{0,019x - 0,007}{1,386}$$

[10]

Esta relación se obtuvo de relacionar datos de producción de materia seca mensual de gramíneas con sus respectivos valores de humedad volumétrica del suelo al inicio de cada mes (Capítulo 2 Sección 2.3.3), en aquellas situaciones en que otras condiciones ambientales (temperatura del aire, luz) no eran limitantes. Los valores de biomasa fueron transformados en crecimiento relativo (Nº de veces su biomasa inicial) (Figura 5.6), la cual fue estandarizada a valores de 0 a 1 (Figura 5.5).

Figura 5.6 Relación entre la humedad volumétrica del suelo (% HVS) y el crecimiento relativo (Crec. Rel. Bio ini) de gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica* de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 11.



$$y = 0,02x - 0,007$$

[11]

$$p < 0,001$$

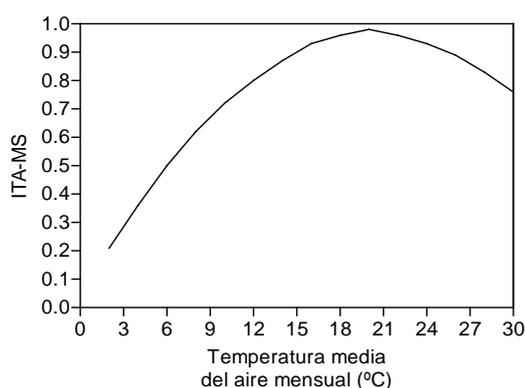
$$R^2 = 0,84$$

Este tipo de relaciones lineales entre el contenido de agua en el suelo (estrechamente ligado a las precipitaciones y evapotranspiración) y la productividad primaria neta aérea ha sido documentado también para gramíneas en Patagonia (Yahdjian y Sala, 2006).

Índice de temperatura del aire para materia seca (ITA-MS)

Este índice toma valores entre 0 y 1, y relaciona la temperatura promedio mensual del aire con el crecimiento de las gramíneas (Figura 5.7).

Figura 5.7 Función de relación entre la temperatura media del aire mensual y el índice del efecto de la temperatura del aire sobre la producción de materia seca de gramíneas (ITA-MS) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*. Ecuación 12.



$$y = -0,002x^2 + 0,09x + 0,037$$

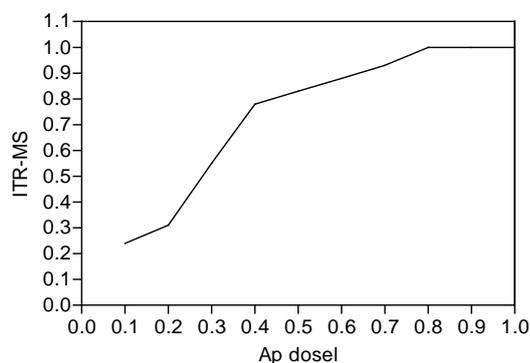
[12]

Esta función fue tomada de Romera et al. (2009) quienes realizaron un ajuste a un modelo original de crecimiento de praderas compuestas principalmente de gramíneas templadas en Nueva Zelanda (McCall y Bishop-Hurley, 2003), el cual estaba basado en datos derivados de mediciones realizadas en ambientes controlados. El comportamiento lineal hasta los 12 °C (Figura 5.7) ha sido encontrado también para gramíneas creciendo en bosques de ñire (Capítulo 2 Sección 2.3.4). Asimismo, los valores máximos del índice entre 19 y 22 °C de temperatura del aire, y su disminución a temperaturas más altas es consistente con los valores de fotosíntesis neta informados por Peri et al. (2002) para el crecimiento de *Dactylis glomerata* cuando otros factores ambientales (humedad y nitrógeno del suelo) no eran limitantes.

Índice de transmisividad lumínica para materia seca (ITR-MS)

Está referido al efecto de la apertura del dosel arbóreo (respecto a un lugar sin árboles) sobre el crecimiento de la materia seca de gramíneas creciendo en el bosque de ñire. El índice toma valores de entre 0,24 y 1, para aperturas de dosel de 0,1 y 1, respectivamente (Figura 5.8). El valor 1 de apertura de dosel representa la máxima transmisividad (100 %) que corresponde a un lugar sin árboles adyacente al bosque.

Figura 5.8 Índice de transmisividad lumínica para materia seca (ITR-MS) en relación a la apertura del dosel arbóreo (Ap dosel), representando el valor 1 un lugar sin cobertura arbórea.



Este índice se generó a partir de realizar comparaciones de producción máxima (para distintas temporadas de crecimiento) de materia seca de gramíneas (pico de biomasa), en distintos niveles de transmisividad en bosques de ñire (y lugares aledaños sin árboles) en rodales de Santa Cruz y Tierra del Fuego (Capítulo 2 Sección 2.3.3), de lo cual se derivó la siguiente función:

$$y = -0,0001 x^2 + 0,02x + 0,0243 \quad (p < 0,001; R^2=0,96) \quad [13]$$

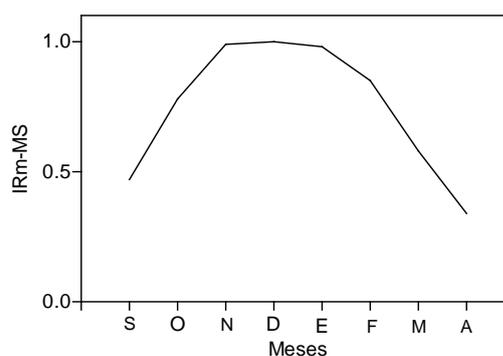
donde y: índice de transmisividad para materia seca; x: transmisividad lumínica (%).

De esta función se hicieron correcciones teniendo en cuenta otros datos de producción de materia seca en bosques de ñire con distintos niveles de cobertura de copas (Peri, 2009) de donde se obtuvo finalmente el índice representado en la figura 5.8. Por ejemplo, se considera que con niveles de transmisividad lumínica a partir de 80 % (apertura 0,8) el índice de transmisividad es 1, lo cual representa la máxima productividad de materia seca para cada sitio, mientras que con una transmisividad de 10% (apertura 0,1) el índice toma un valor de 0,24, es decir un 24 % del valor máximo alcanzado en un lugar sin árboles. Se debe aclarar que este índice al ser obtenido de distintas situaciones de radiación considerando distintas coberturas de copa podría estar enmascarando otros efectos de la cobertura arbórea más allá de la interceptación de radiación. No obstante, este tipo de relaciones entre apertura del canopeo y producción de forraje en el bosque está vinculado a la proporción de radiación fotosintéticamente activa que llega al suelo del bosque y ha sido documentado por otros trabajos (Knowles et al., 1999).

Índice de efecto de radiación mensual sobre materia seca (IRm-MS)

Hace referencia a la variación mensual de la radiación fotosintéticamente activa total (directa más difusa) y su efecto sobre la producción de materia seca. El índice toma distintos valores entre 0 y 1, siendo 1 el mes de máxima radiación y los restantes meses toman valores proporcionales al máximo (Figura 5.9). El índice se basa en los valores de radiación fotosintéticamente activa total estimados a través de fotografías hemisféricas (ver detalle en Capítulo 2 Sección 2.2.4).

Figura 5.9 Índice del efecto de la radiación fotosintéticamente activa total mensual (directa más difusa) sobre la producción de materia seca (IRm-MS) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*.



Índice de senectud por biomasa (ISe biom)

Representa la mortalidad o senescencia de las gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles basado en una proporción de la materia seca acumulada y un índice del efecto de la humedad volumétrica del suelo sobre la senescencia (ecuación 14).

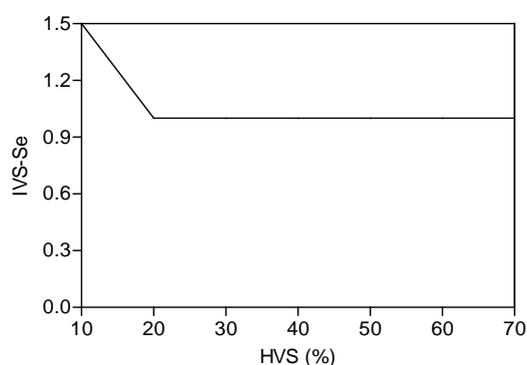
$$ISe_{biom} = (Biomacum * (0,2 _ \acute{o} _ 0,36)) * IHS - Se \quad [14]$$

Estos valores fluctúan entre 20 y 36 % de senescencia mensual y surgieron de datos de campo, de senescencia de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles con ñire (Capítulo 2 Sección 2.3.3) cuando otros factores ambientales como temperatura del aire y humedad del suelo no eran limitantes. El valor 0,2 representa la proporción de senescencia de las gramíneas desde septiembre a diciembre, mientras que el valor 0,36 representa la senescencia entre los meses de enero y abril. Estos valores diferenciales estarían dados por la fenología de las plantas, siendo mayor la senescencia de gramíneas en etapas post reproductivas (McCall y Bishop-Hurley, 2003) y porque a medida que aumenta la temperatura del aire el intervalo temporal de aparición de hojas (filocrono) disminuirá, es decir las hojas alcanzaran la madurez y senescencia en menor tiempo o en mayor proporción para un tiempo fijo (en este caso un mes). Estas mayores tasas de senescencias en verano (con respecto a primavera) fueron encontradas en *Festuca pallescens* en Patagonia (Bertiller y Defossé, 1990).

Índice de efecto de humedad de suelo sobre senescencia (IHS-Se)

Este índice hace referencia al aumento lineal de la senescencia del material verde de las gramíneas cuando la humedad del suelo cae por debajo de un valor umbral de agua disponible como proporción de la humedad a capacidad de campo. Basado en los valores de humedad del suelo disponible para las plantas (entre capacidad de campo y punto de marchitez permanente) de cinco sitios con bosques de ñire con distintas coberturas de copa en Santa Cruz y Tierra del Fuego (Capítulo 2 Sección 2.3.2), se estableció empíricamente un valor de 20 % de humedad como umbral. Cayley et al. (1980) encontraron un aumento lineal de hasta 3 veces la tasa de senescencia entre el valor umbral (20 % de humedad volumétrica) y un contenido de 0 % de agua disponible para las plantas. En este caso el modelo trabaja con un valor mínimo de 10 % de humedad volumétrica, y por lo tanto se usa un aumento lineal de la senescencia de hasta 1,5 veces su valor original (0,2 ó 0,36) cuando la humedad volumétrica disminuye de 20 a 10 % (Figura 5.10).

Figura 5.10 Relación entre la humedad volumétrica del suelo (HVS %) y el índice de humedad volumétrica del suelo sobre senescencia (IHS-Se) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*.



Esta incidencia de la humedad del suelo sobre la tasa de senescencia en pasturas ha sido documentado previamente (Ong, 1978; Cayley et al., 1980) y utilizado en un modelo de crecimiento de pasturas en Nueva Zelanda (McCall y Bishop-Hurley, 2003).

PB en biomasa

Corresponde a la concentración de PB (%) mensual durante la temporada de crecimiento (septiembre – abril) de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles y está regulada por un incremento y una disminución mensual (dt) relacionados a las condiciones ambientales en las que crece el pastizal (ecuación 15).

$$PBenbiomasa = PBenbiomasa(t - dt) + (IncPBenbiom - DismPBenBiom) * dt$$

[15]

El modelo requiere de un valor inicial de % de PB del pastizal, usándose en este caso una concentración inicial de 8 % PB. Este valor asume que al inicio de la temporada de crecimiento el pastizal tiene una concentración inicial de N adecuada para su crecimiento (Taiz y Zeiger, 2006) y coincide con los valores encontrados en algunas gramíneas en la zona de aplicación del modelo (Peri y Lasagno, 2010).

Incremento de PB en biomasa (Inc PB en biom)

Como su nombre lo indica hace referencia al aumento de PB a través del tiempo y que está dado por su valor potencial y los efectos de las temperaturas de aire y suelo, humedad del suelo y la apertura del dosel arbóreo (ecuación 16).

$$IncPBenbiom = PBPotencial * ITA - PB * ITS - PB * IHS - PB * IAD - PB$$

[16]

Donde ITA es índice de temperatura de aire; ITS es índice de temperatura de suelo; IHS es índice de humedad del suelo; IAD es índice de apertura del dosel arbóreo.

PB Potencial

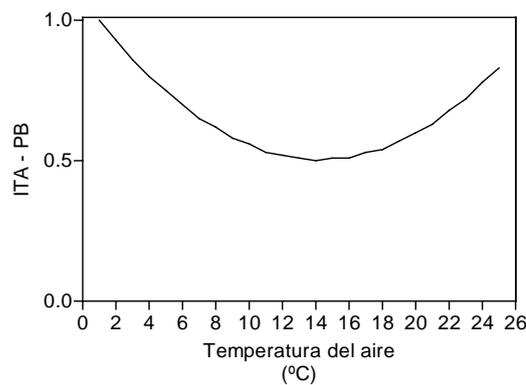
Corresponde a un valor de concentración de PB máximo mensual encontrado para gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles de ñire (Capítulo 2 Sección 2.3.6) en la zona de influencia del modelo, el cual fue de 22 %. Esto no implica que este sea el valor

máximo alcanzable, ya que dependerá de las condiciones ambientales que el modelo considera influyentes para su variación.

Índice de temperatura del aire sobre PB (ITA-PB)

Indica el efecto de la temperatura del aire sobre la concentración de PB y está dado por un índice que toma valores entre 0,5 y 1 (Figura 5.11).

Figura 5.11 Relación entre la temperatura media del aire mensual y el índice de la temperatura del aire sobre la concentración de proteína bruta (ITA - PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*. Ecuación 17.

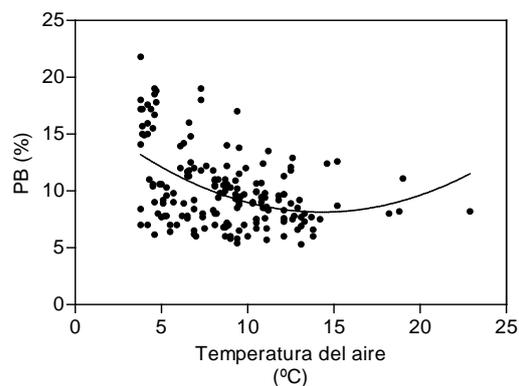


$$y = \frac{0,046x^2 - 1,31x + 17,52}{16,2}$$

[17]

Esta relación se generó estandarizando a 1 el valor máximo de PB obtenido de una regresión no lineal entre datos de temperatura de aire y % PB medidos en 5 sitios con bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego (Capítulo 2) (Figura 5.12).

Figura 5.12 Relación entre la temperatura media mensual del aire (°C) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 18.



$$y = 0,046x^2 - 1,31x + 17,52 \quad [18]$$

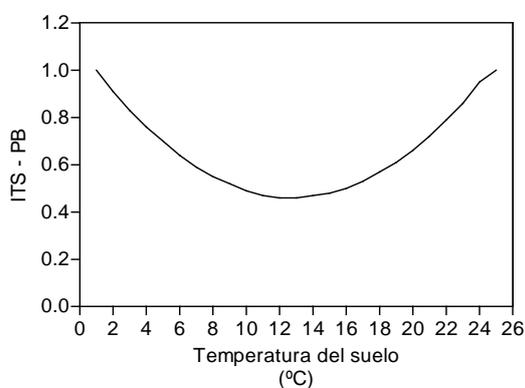
$$p < 0,001$$

$$R^2 = 0,22$$

Índice de temperatura del suelo sobre PB (ITS-PB)

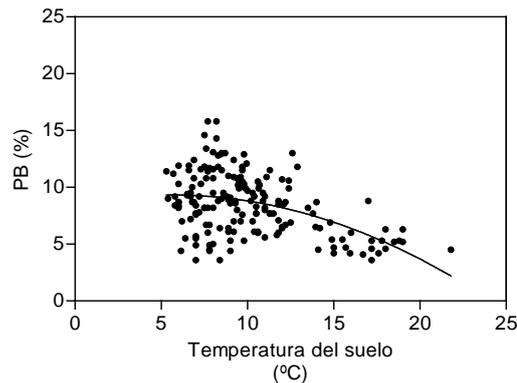
De manera similar a lo considerado con la temperatura del aire en este caso se generó un índice del efecto de la temperatura del suelo sobre la concentración de PB (Figura 5.13) basado en la relación empírica (Figura 5.14) con datos del ensayo de esta tesis (Capítulo 2 Sección 2.3.7).

Figura 5.13 Relación entre la temperatura media del suelo mensual y el índice de la temperatura del suelo sobre la concentración de proteína bruta (ITS-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*. Ecuación 19.



$$y = \frac{0,069x^2 - 1,77x + 19,55}{17,85} \quad [19]$$

Figura 5.14 Relación entre la temperatura media mensual del suelo (°C) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 20.



$$y = 0,069x^2 - 1,77x + 19,55 \quad [20]$$

$$p < 0,001$$

$$R^2 = 0,22$$

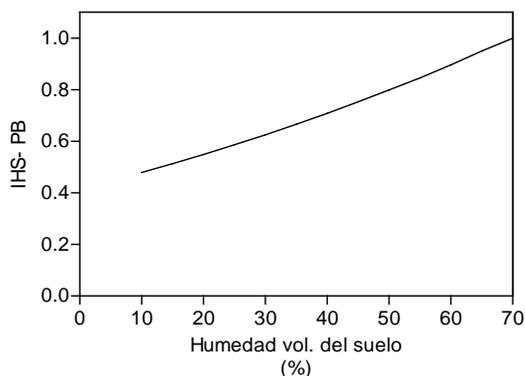
Estas relaciones encontradas son opuestas a lo esperado si se consideran los procesos involucrados en la absorción de nitrógeno por las plantas. Por un lado a mayores temperaturas cabe esperar mayores velocidades de absorción de N (Chapin et al., 1986). Asimismo, se sabe que la mineralización de N, y por ende su disponibilidad para las plantas, aumentará con la temperatura del suelo (Panagiotis et al., 2002; Bagherzadeh et al., 2008). Sin embargo, tal como se indicó en la sección 2.3.7 del Capítulo 2, este tipo de relaciones entre temperaturas (de aire y suelo) y %PB en las plantas serían el resultado indirecto del paso del tiempo y la acumulación de biomasa, ya que con mayores temperaturas aumentaría la velocidad de crecimiento de la planta disminuyendo la concentración relativa de PB.

Índice de humedad del suelo sobre PB (IHS-PB)

Indica el efecto de la humedad volumétrica del suelo (en los primeros 30 cm) sobre la concentración de PB del pastizal de gramíneas tomando valores de entre 0,48 y 1

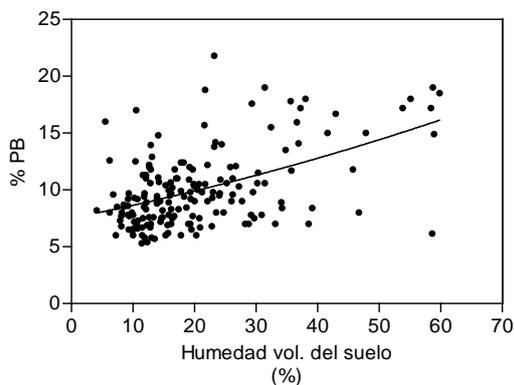
(Figura 5.15) para el rango de humedad volumétrica del suelo que utiliza el modelo. Este índice se generó estandarizando las concentraciones máximas de PB obtenidas de una función obtenida empíricamente que relaciona la humedad volumétrica del suelo con % PB (Figura 5.16) respecto a un valor potencial que utiliza el modelo (22 %) y llevando esas proporciones al valor máximo del índice (1).

Figura 5.15 Relación entre la humedad volumétrica del suelo mensual y el índice de la humedad del suelo sobre la concentración de proteína bruta (IHS-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*. Ecuación 21.



$$y = \frac{6,3 * 10^{-4} x^2 + 0,106x + 7,52}{8,8} \quad [21]$$

Figura 5.16 Relación entre la humedad volumétrica mensual del suelo (%) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 22.



$$y = 6,3 * 10^{-4} x^2 + 0,106x + 7,52 \quad [22]$$

$$p < 0,001$$

$$R^2 = 0,25$$

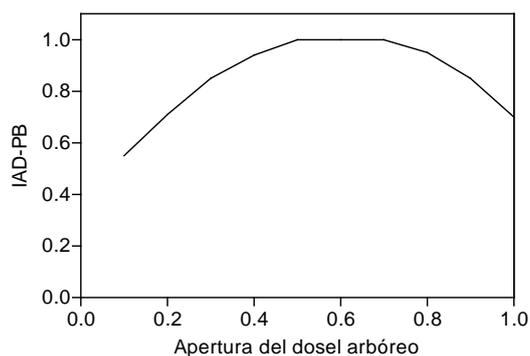
Esta asociación positiva entre humedad del suelo y % PB fue discutida previamente (Capítulo 2 Sección 2.4.5) siendo implícitamente usada en otros modelos. Por ejemplo, Gustavsson et al. (1995) relacionaron positivamente el contenido de agua en el suelo con la mineralización de N en un modelo de crecimiento y valor nutricional de *Phleum pratense*, lo cual sugiere también una relación indirecta (positiva) entre humedad de suelo y % PB por una mayor disponibilidad de N para las plantas. Asimismo, Herrmann et al. (2005) usaron una relación lineal entre agua disponible para las plantas y parámetros de calidad de las mismas, como % PB, en un modelo de simulación de producción de biomasa en praderas.

Índice de apertura de dosel sobre % de PB (IAD-PB)

Este índice relaciona el efecto de la apertura del dosel arbóreo sobre la concentración de PB. El objetivo de este índice fue incorporar indirectamente el efecto de otros procesos asociados al ciclado de nutrientes y en particular del N (como descomposición y/o mineralización) que tengan incidencia en la concentración de PB de los pastos, y que varían con la cobertura arbórea, ya que no hay antecedentes que indiquen algún efecto de la luz *per se* sobre la concentración de PB.

El índice toma valores de entre 0,5 y 1 (Figura 5.17), siendo más alto a valores de apertura de dosel intermedios. De manera similar a como se generó el IHS en este caso el índice se basó en la relación obtenida de datos de concentración de PB en distintos niveles de apertura de dosel arbóreo (Figura 5.18) (Capítulo 2). Para ello se seleccionaron y compararon valores de PB en meses en que otras variables ambientales como temperaturas de aire y suelo, y humedad volumétrica del suelo fueron similares entre distintas coberturas de copa para reducir el efecto que dichas variables podrían tener en el % de PB. Estas diferencias en la concentración de N de gramíneas entre distintas coberturas de copa dentro de estos bosques podrían estar asociadas a los procesos que inciden en la disponibilidad de N para las plantas. Por un lado, a medida que aumenta la apertura del dosel, la tasa de descomposición de la materia orgánica es mayor (Capítulo 3 Sección 3.3.3) y a su vez en sitios de mejores calidades forestales podría esperarse una mayor tasa de mineralización neta de N si las condiciones ambientales son las adecuadas (Capítulo 4 Sección 4.3.2).

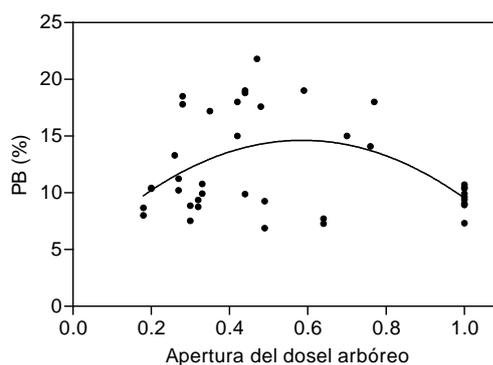
Figura 5.17 Relación entre la apertura del dosel arbóreo y el índice de apertura del dosel sobre la concentración de proteína bruta (IAD-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*. Ecuación 23.



$$y = \frac{-29,54x^2 + 34,56x + 4,48}{14,6}$$

[23]

Figura 5.18 Relación entre la apertura del dosel arbóreo (en relación a un lugar sin cobertura, apertura=1) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 24.



$$y = -29,54x^2 + 34,56x + 4,48$$

[24]

$$p < 0,05$$

$$R^2 = 0,21$$

Esta relación que muestra valores más altos de %PB en los niveles intermedios de apertura del dosel podrían estar asociados a las mayores tasas de descomposición de materia orgánica (Capítulo 2 Sección 3.3.3) y mineralización neta de N (Capítulo 4 Sección 4.3.2). Valores más altos de %PB dentro del bosque (a coberturas intermedias) respecto de un lugar aledaño sin árboles fue discutido en la Sección 2.4.5 del Capítulo 2.

Disminución de PB en biomasa (Dism PB en biom)

Hace referencia a la variación de la PB a través del tiempo, lo cual genera una disminución que depende del tiempo transcurrido y representa una proporción de la PB acumulada (ecuación 25).

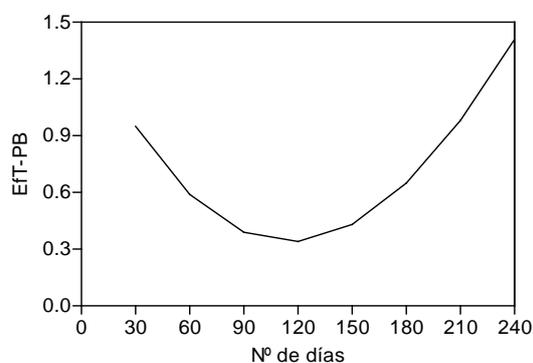
$$DismPBenbiom = (1 - (Eft - PB)) * PBenbiom \quad [25]$$

Donde Eft sobre PB es el efecto del tiempo sobre la concentración de PB.

Efecto del tiempo sobre PB (Eft-PB)

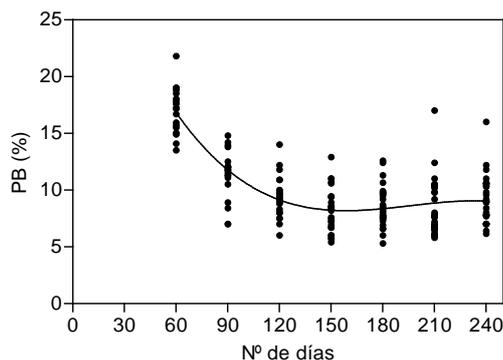
Corresponde a un índice que relaciona el número de días con la variación de PB (Figura 5.19). Este índice toma un valor de 1 al comienzo del periodo de crecimiento disminuyendo posteriormente hasta los 150 días cuando nuevamente comienza a aumentar. El mismo se generó estandarizando al valor máximo encontrado con datos medidos a campo (22 %) (Capítulo 2 Sección 2.3.6), y el ajuste de una función polinomial (Figura 5.20).

Figura 5.19 Relación entre el número de días transcurridos desde el inicio de la temporada de crecimiento de gramíneas y el efecto del tiempo sobre la concentración de proteína bruta (Eft-PB) para un modelo de simulación de gramíneas creciendo en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica*. Ecuación 26.



$$y = \frac{1,8 * 10^{-6} x^3 + 0,002x^2 - 0,468x + 32,91}{22} \quad [26]$$

Figura 5.20 Relación entre el número de días desde el inicio de la temporada de crecimiento (Septiembre) y la concentración de PB de gramíneas creciendo en 5 sitios de bosques de ñire en Santa Cruz y Tierra del Fuego. Ecuación 27.



$$y = 1,8 * 10^{-6} x^3 + 0,002x^2 - 0,468x + 32,91 \quad [27]$$

Este tipo de variación de la concentración de PB de pastizales a través del tiempo fue discutido en la Sección 2.4.5 del Capítulo 2. Sin embargo, se debe dejar claro que de la manera en que se obtuvo de este índice, el efecto del tiempo no se independiza de otros factores que covarían como por ejemplo, la temperatura.

5.3.3 Prueba del modelo

5.3.3.1 Análisis de sensibilidad

Las variables ambientales de entrada y producción de MS y % PB obtenidas a través del modelo se presentan en la Tabla 5.3.

Tabla 5.3 Valores mensuales de variables ambientales de entrada y valores simulados por el modelo producción de materia seca y % PB en un sector aldeaño (apertura de dosel 1) a un bosque de ñire creciendo en una clase de sitio IV.

Mes	Temperatura Media del aire (°C)	Temperatura Media del Suelo (°C)	Humedad volumétrica Del suelo (%)	Producción de materia seca (kg MS ha ⁻¹)	Concentración De PB (%)
Septiembre	3,6	3,0	30,0	74,9	18,7
Octubre	4,6	4,1	42,9	106,0	26,6
Noviembre	7,3	7,1	45,7	210,1	23,4
Diciembre	10,8	9,1	26,0	427,8	14,2
Enero	12,5	11,0	12,2	607,4	8,2
Febrero	14,2	14,6	11,6	483,5	6,3
Marzo	9,5	9,4	10,0	385,8	7,2
Abril	5,9	4,9	16,2	251,9	10,1

Asimismo, el análisis de sensibilidad se realizó sobre los parámetros de las principales relaciones para producción de materia seca (MS) y concentración de PB (Tabla 5.4). Se debe aclarar que en el caso de crecimiento potencial de materia seca (ecuación 7) los análisis se realizaron para el primer término de dicha ecuación, ya que el segundo término (que incluye CS) se trata por separado (ecuación 9).

Tabla 5.4 Sensibilidad del modelo (expresado en porcentaje) al modificar en $\pm 10\%$ los parámetros de las principales relaciones entre variables ambientales y de producción de materia seca y concentración de proteína bruta (% PB) en un modelo de crecimiento de gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica*.

Relaciones que afectan la producción de materia seca			Relaciones que afectan la concentración de PB		
Tipo de ecuación	Parámetro	% Sensibilidad	Tipo de ecuación	Parámetro	% Sensibilidad
$y = \frac{1}{ax} + b$ (7)*	a	8,1	$y = ax^2 + bx + c$ (17)	a	2,8
	b	1,8		b	7,8
$y = ax + b$ (9)	a	17,5	$y = ax^2 + bx + c$ (19)	c	13,6
	b	27,2		a	5,7
$y = ax + b$ (10)	a	10,4	$y = ax^2 + bx + c$ (21)	b	12,3
	b	8,3		c	15,2
$y = ax^2 + bx + c$ (12)	a	0,7	$y = ax^2 + bx + c$ (23)	a	0,1
	b	11,4		b	2,1
	c	2,3		c	6,3
				a	4,4
				b	10,4
				c	2,7

Entre paréntesis se indica el número de la ecuación sometida a análisis.

* primer término de la ecuación

Para la producción de materia seca el análisis de sensibilidad muestra que la modificación de los parámetros (en \pm el 10 %) que mayor influencia mostró en la variación de MS fueron aquellos relacionados a la CS (ecuación 9, Tabla 5.4, Figura 5.21) generando una variación promedio del 27 %.

Si bien la alta sensibilidad de los parámetros de la ecuación 9 requiere especial atención para el funcionamiento del modelo, ésta se ha ajustado en base a una gran cantidad de datos de producción de materia seca en bosques de ñire de distintas clases de sitio en Patagonia Sur (Peri 2009), lo cual avalaría su uso. Sin embargo, esto genera la necesidad de una futura ampliación de recolección de datos de manera que se pueda obtener una ecuación que tenga parámetros menos sensibles manteniendo la coherencia en el efecto de la CS sobre la producción de materia seca en estos sistemas.

En el caso de % PB la modificación de los parámetros generó menor variación en los resultados, siendo la ecuación asociada al efecto de la temperatura del suelo (ecuación 19) la más sensible con una variación de 15,2 % (Tabla 5.4, Figura 5.22). No obstante, en general se puede decir que los valores de sensibilidad de los parámetros de las ecuaciones puestas a prueba para % PB del modelo se consideran aceptables, ya que no causan una variación mucho mayor a la proporción modificada en dichos parámetros.

En general los valores de sensibilidad (%) de los parámetros evaluados se encuentran en el rango de los reportados y considerados aceptables para otros modelos de simulación (Gustavsson et al., 1995; Gillet et al., 2002; Letourneau, 2006).

Figura 5.21 Variación en la producción de materia seca (Kg MS ha⁻¹) durante una temporada de crecimiento obtenidos a través del modelo de simulación modificando en \pm un 10 % los distintos parámetros (Par.) de las principales ecuaciones (Ec.) del modelo.

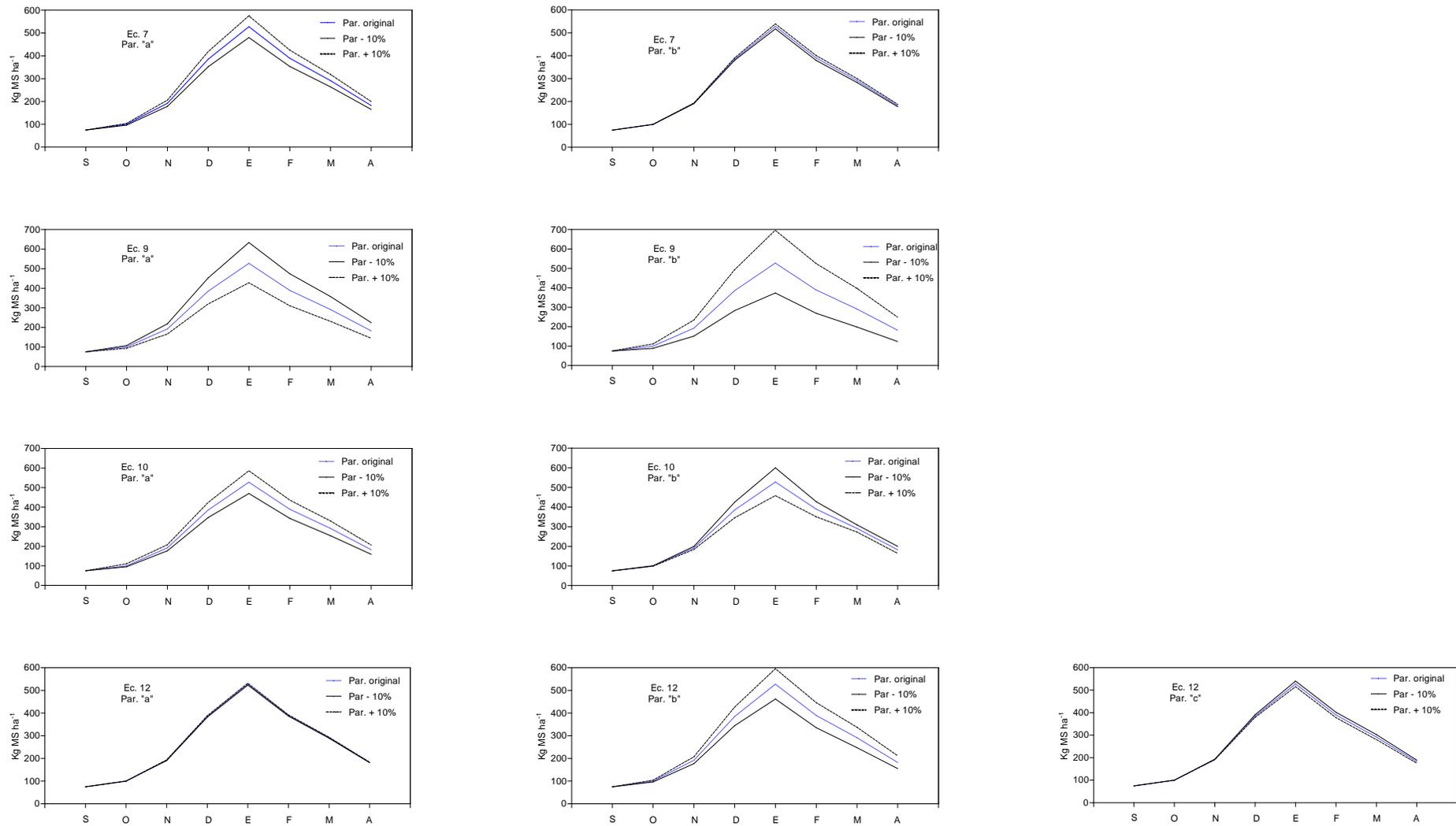
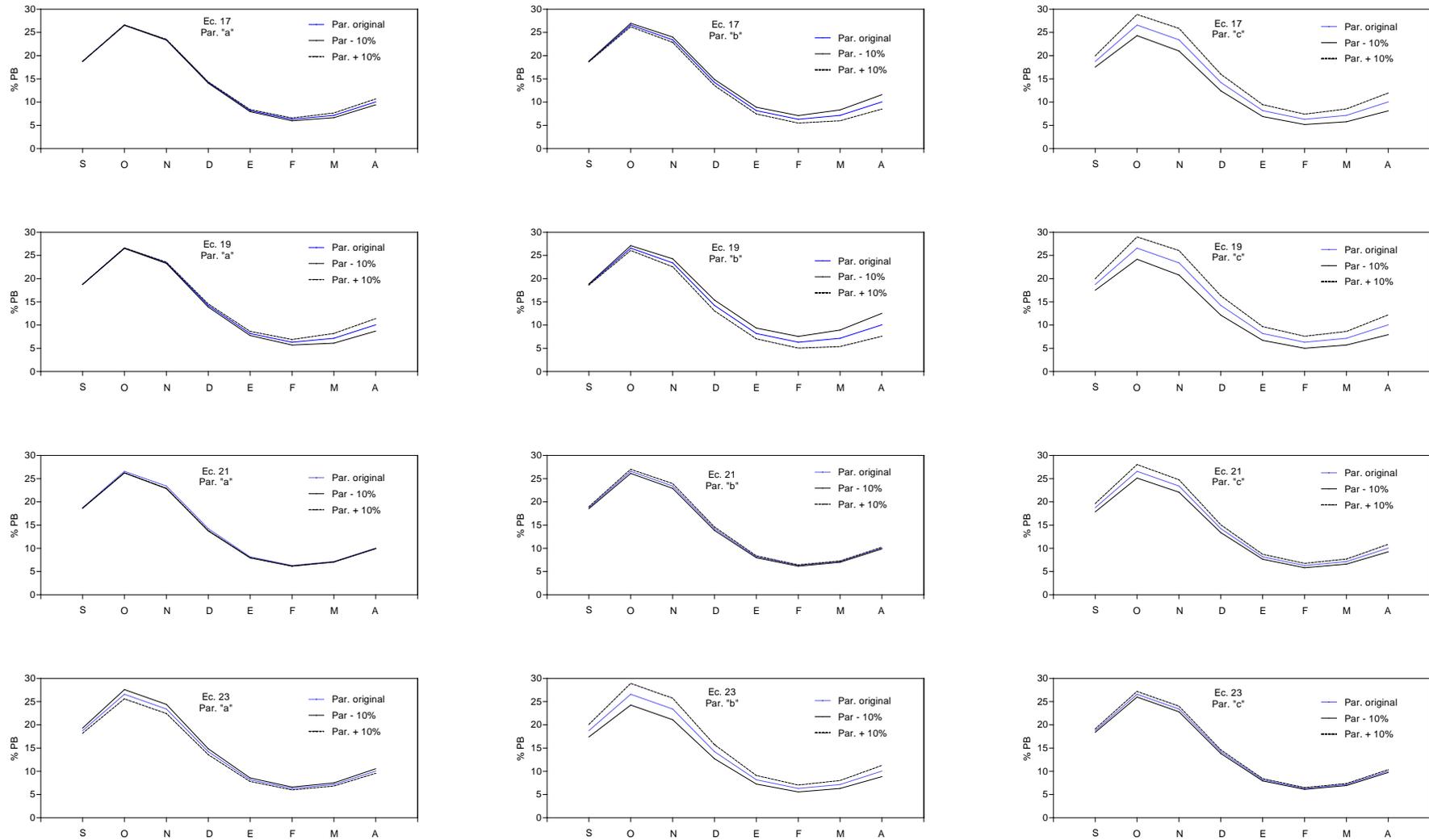


Figura 5.22 Variación en la concentración de proteína bruta (% PB) durante una temporada de crecimiento obtenidos a través del modelo de simulación modificando en \pm un 10 % los distintos parámetros (Par.) de las principales ecuaciones (Ec.) del modelo.



5.3.3.2 Validación del modelo

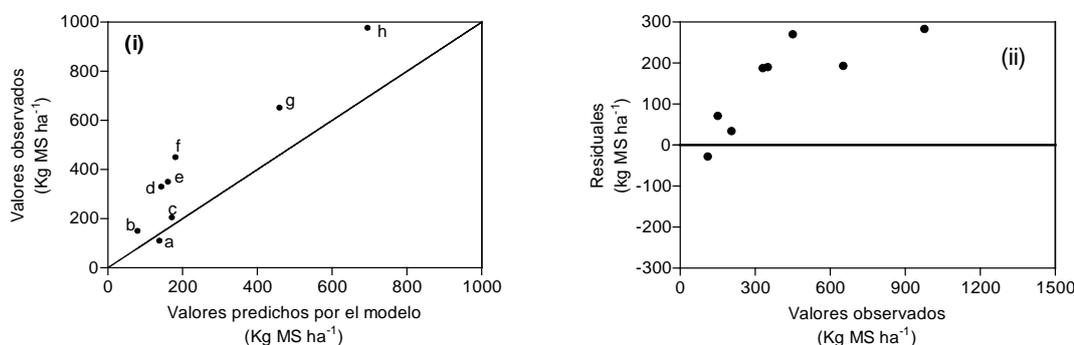
Los datos observados para validar el modelo provienen de distintos orígenes y condiciones ambientales, y en su mayoría corresponden a un solo corte durante la temporada de crecimiento tal como se detalla en la Tabla 5.5.

Tabla 5.5 Descripción de las principales características ambientales de los sitios usados para la validación del modelo de producción de materia seca de gramíneas en bosques de *Nothofagus antarctica*.

Sitio	Lugar (Provincia)	CS	Apertura de dosel	Rango de Taire (°C)	Rango de HVS (%)	Mes de medición	Origen de datos
a	Estancia “San Pablo” (Tierra del Fuego)	2	0,4	5,7 – 9,5	10 - 21	Noviembre	Peri (2010)
b	Estancia “Tucu Tucu” (Santa cruz)	3	0,1	4 - 12	10 - 30	Marzo	Peri (2009b)
c	Estancia “Ricanor” (Santa Cruz)	4	0,3	4,6 – 11,3	10 - 30	Febrero	Peri (2009b)
d	Estancia “San Pablo” (Tierra del Fuego)	2	0,6	5,7 – 9,5	10 - 21	Noviembre	Peri (2010)
e	Estancia “Ricanor” (Santa Cruz)	4	0,3	4,6 – 11,3	10 - 30	Noviembre	Peri (2009b)
f	Estancia “Tucu Tucu” (Santa cruz)	3	0,5	4 - 12	10 - 30	Marzo	Peri (2009b)
g	Cuenca del Río Joyel (Río Negro)	3	0,6	6,7 – 16,2	10,7 - 70	Marzo	Sarasola et al., 2008
h	Cuenca del Río Joyel (Río Negro)	3	0,6	6,7 – 16,2	10,7 - 70	Marzo	Sarasola et al, 2008

CS: Clase de Sitio del bosque; T aire: temperatura del aire; HVS: Humedad volumétrica del suelo.

Figura 5.23 (i) Valores observados versus predichos por el modelo, de producción de materia seca de gramíneas creciendo en distintos bosques de *N. antarctica* de Patagonia. La línea representa la relación 1:1. Las letras indican el origen de cada dato y se detallan en la Tabla 4. Ecuación 28. (ii) Residuales (observados menos predichos) versus valores observados.



$$y = 1,3x + 73,2 \quad [28]$$

$$p < 0,001$$

$$R^2 = 0,88$$

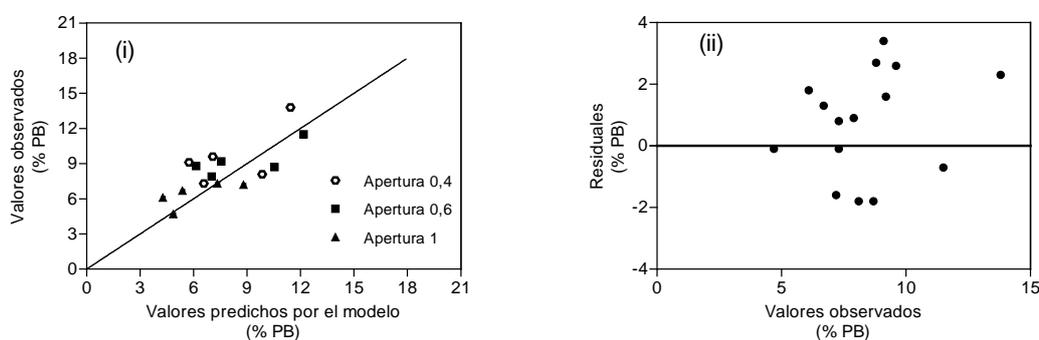
Como se puede observar en la Figura 5.23 (i) el modelo logra una regresión lineal significativa con lo cual en primera instancia se puede decir que su dinámica de funcionamiento con las variables ambientales consideradas es concordante con los datos observados. Por otro lado, el modelo presentó una tendencia a subestimar en un 42 % los valores de producción de materia seca respecto de los valores observados (Figura 5.23, ii). Esto indicaría que si bien el modelo se aproxima a representar de manera correcta la dinámica de los efectos ambientales sobre la producción de materia seca de gramíneas creciendo en bosques de ñire, carece de precisión con valores mayores a 300 kg MS ha⁻¹. Sin embargo, para tener mayor fiabilidad acerca de estas respuestas se considera necesario contar con una mayor cantidad de datos para la validación del modelo que representen una más amplia diversidad de condiciones ambientales. En este mismo sentido se hace importante continuar profundizando algunos aspectos de los componentes del modelo que no están muy desarrollados. Por ejemplo, generar un sub modelo de agua en el suelo que permita realizar una mejor estimación de la humedad del suelo y su dinámica temporal.

Para el caso de la puesta a prueba del modelo en la concentración de PB se usaron datos de gramíneas creciendo en un bosque de ñire CS III en Santa Cruz (Gargaglione, 2011) con dos aperturas de canopy distintas (0,4 y 0,6) y un lugar aledaño al bosque sin cobertura arbórea (apertura canopy 1). Los datos fueron medidos entre diciembre de 2006 y abril de 2007. En la Tabla 5.6 se presentan los datos ambientales del lugar en la temporada evaluada, mientras que en la Figura 5.24 se pueden observar la regresión lineal entre los valores observados y predichos por el modelo de % PB (i) y la relación entre residuos (observados menos predichos) versus los valores observados (ii).

Tabla 5.6 Condiciones ambientales mensuales de 1 bosque de ñire ubicado en Santa Cruz usado para la validación de un modelo de simulación de producción de materia seca y concentración de PB de gramíneas en bosques de ñire bajo uso silvopastoril.

Mes	Temperatura	Temperatura	Humedad
	Media del aire (°C)	Media del suelo (°C)	volumétrica del suelo (%)
Septiembre	3,8	1,0	19,0
Octubre	7,1	4,9	26,7
Noviembre	8,7	6,4	18,0
Diciembre	9,6	7,6	14,7
Enero	11,7	9,5	12,0
Febrero	10,2	8,9	12,0
Marzo	9,5	8,0	19,6
Abril	6,1	5,9	14,2

Figura 5.24 (i) Valores observados versus predichos, por el modelo, de concentración de proteína bruta de gramíneas creciendo en un bosque de *N. antarctica* en Santa Cruz. La línea representa la relación 1:1. Los datos son de gramíneas creciendo en dos niveles de apertura de dosel dentro del bosque (Apertura 0,4 y 0,6) y un lugar abierto aledaño al bosque (Apertura 1). Ecuación 29. (ii) Residuales (observados menos predichos) versus valores observados.



$$y = 0,67x + 3,3 \quad [29]$$

$$p < 0,01$$

$$R^2 = 0,54$$

Al igual que con la materia seca en este caso la regresión lineal entre valores observados y predichos por el modelo de % PB fue significativa (Figura 5.24, i), con una tendencia de subestimación del modelo del 22 % respecto a los valores observados.

Sin embargo, es necesario una mayor cantidad de datos para poner a prueba el modelo y que además dichos datos sean de las mismas muestras a las que se les mide la productividad de materia seca, ya que el modelo fue generado con datos que en su mayoría eran evaluados en cantidad y % PB simultáneamente. En este mismo sentido se sabe que la concentración de N de los pastos está muy ligado a su productividad en

biomasa de manera que una mayor cantidad de datos podría permitir una mayor profundización en el entendimiento de estas relaciones.

Por otro lado, se estima necesario incluir en el modelo aspectos relacionados a la dinámica del N en estos sistemas, ya que esto contribuiría a lograr un mejor entendimiento de las variaciones de % PB en el pastizal, lo cual a su vez podría redundar en una capacidad predictiva más cercana a la realidad.

Las limitaciones del modelo para predecir productividad y concentración de PB del pastizal podrían ser explicados, al menos parcialmente, por los errores que se producirían en algunos de los índices usados. Por ejemplo, el índice de transmisividad lumínica para productividad de materia seca ó el índice que relaciona el tiempo con la concentración de PB, como se mencionó anteriormente.

5.3.4 Implementación del modelo

Para la implementación del modelo se simuló la producción de materia seca de gramíneas y su concentración de PB mensual partiendo de dos situaciones que podrían ser representativas de la mayor proporción en superficies de bosques de *N. antarctica* en Tierra del Fuego y Santa Cruz. En Tierra del Fuego el 60 % de los bosques de ñire tienen una cobertura de copas mayor a un 70 % y un porcentaje similar se encontraría en clases de sitio III ó mejores (árboles dominantes de mayor altura) (Peri, 2009c). Por lo tanto, se simuló una situación en un bosque de ñire desarrollándose en una CS II y con una cobertura de copa de 90 % que representaría un bosque sin manejo silvícola, de esta manera se puede comparar esta simulación con otras que incorporen remoción de árboles como práctica silvicultural tendiente al uso silvopastoril del bosque. En el caso de Santa Cruz, la simulación se basó en un bosque de ñire que crece en una CS IV con una cobertura de copas de 90 % (apertura dosel 0,1). Luego, para los mismos sitios se simuló la producción de MS y % PB luego de un raleo leve que deje un remanente de 70 % de cobertura de copas (apertura dosel 0,3) y por otro una extracción más intensa que deje un remanente de sólo un 30 % de cobertura de copas (apertura dosel 0,7). Los valores mensuales de las variables ambientales (temperaturas de aire y suelo, y humedad volumétrica del suelo) fueron tomados de datos medidos en el capítulo 2 de esta tesis (Sección 2.3.2) y se presentan en la Tabla 5.7.

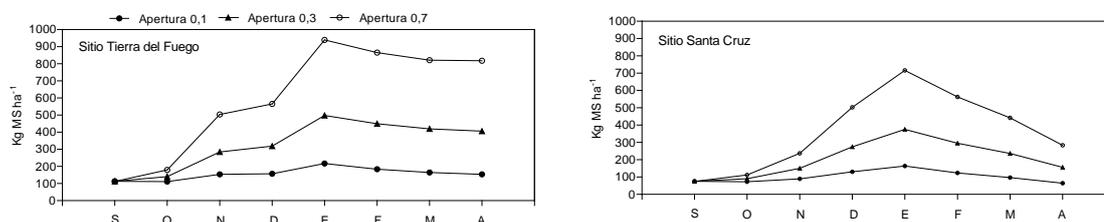
Tabla 5.7 Condiciones ambientales mensuales de dos rodales de bosque de ñire ubicados en Tierra del Fuego y Santa Cruz usados para la implementación de un modelo de simulación de producción de materia seca y concentración de PB de gramíneas en bosques de ñire bajo uso silvopastoril.

Mes	Sitio Tierra del Fuego			Sitio Santa Cruz		
	Temperatura Media del aire (°C)	Temperatura Media del Suelo (°C)	Humedad volumétrica del suelo (%)	Temperatura Media del aire (°C)	Temperatura Media del Suelo (°C)	Humedad volumétrica del suelo (%)
Septiembre	2,6	3,4	35,0	3,6	3,0	30,0
Octubre	4,4	5,3	58,4	4,6	4,1	42,8
Noviembre	6,6	7,7	11,6	7,3	7,1	45,7
Diciembre	8,2	10,8	24,7	10,8	9,1	26,0
Enero	11,2	12,8	12,1	12,5	11	12,2
Febrero	12,1	13,4	13,3	14,2	14,6	11,6
Marzo	8,4	10,3	21,2	9,5	9,4	10
Abril	4,9	6	30,2	5,9	4,9	16,2

La producción de materia seca obtenida a través de la simulación del modelo fue mínima en situaciones de alta cobertura arbórea (apertura 0,1), lo que representaría un bosque sin manejo, alcanzando valores máximos de 217 y 164 kg de MS ha⁻¹ en Tierra del Fuego y Santa Cruz, respectivamente, ambos en el mes de enero (Figura 5.25). Dicha variación entre los valores máximos de cada sitio estaría representando las diferencias en clases de sitio donde se desarrollan cada uno de los bosques. Asimismo, la simulación muestra que a medida que se abre el dosel del bosque aumenta la producción de materia seca en ambos sitios mostrando que la principal limitante para la producción de forraje en esta situación sería la radiación que alcanza el sotobosque. El valor máximo de materia seca se estimó en el bosque que se desarrolla en la mejor CS (CS II, Tierra del Fuego) con 940 kg de MS ha⁻¹ versus 717 kg de MS ha⁻¹ en el sitio de Santa Cruz (CS IV). No obstante, las proporciones de las diferencias de producción de materia seca entre clases de sitio se ven amortizadas por las temperaturas más altas existentes en el sitio de Santa Cruz (Tabla 5.7).

Por otro lado, la simulación muestra un comportamiento diferente entre sitios respecto de la variación temporal de la producción de MS, ya que si bien los valores más altos se alcanzan en enero en ambos sitios, en Tierra del Fuego la tasa de disminución es menor a la de Santa Cruz. Estas diferencias estarían dadas principalmente porque en el sitio de Santa Cruz la humedad del suelo disminuye a partir de enero (Tabla 5.6) limitando el crecimiento y aumentando la senescencia.

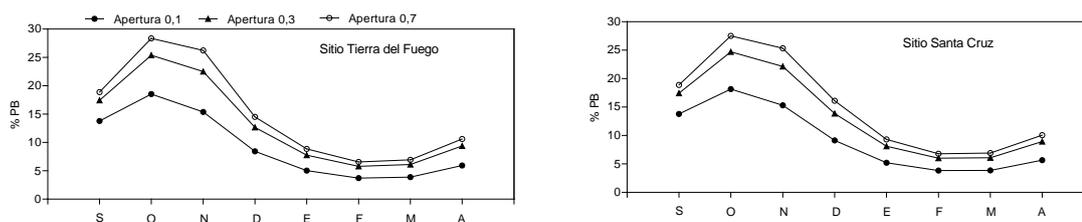
Figura 5.25 Variación en la producción de materia seca de gramíneas (Kg MS ha^{-1}) durante una temporada de crecimiento, obtenidos a través del modelo de simulación, modificando la apertura del canopeo en bosques de ñire ubicados en Tierra del fuego y Santa Cruz. Datos ambientales de cada sitio son dados en Tabla 5.6.



La simulación de la concentración de PB arrojó datos que no difirieron mayormente entre sitios (Figura 5.26), lo cual se debe a que el modelo no considera la CS en la que se desarrolla el bosque en la dinámica del % PB, estando más ligada su variación a las condiciones de temperatura (de aire y suelo) y humedad de suelo.

En los dos sitios simulados la concentración de PB aumenta con la mayor apertura del canopeo, alcanzando valores máximos en la apertura de 0,7 con valores de de 28,4 y 27,5 % de PB en CS II y IV, respectivamente. Por otro lado, la variación temporal de la concentración de PB muestra los valores más altos en los primeros meses de la temporada de crecimiento para luego disminuir a valores mínimos con un leve aumento en la última etapa de crecimiento. Este patrón era esperable para el modelo considerando que hay un índice (ecuación 26), basado en una función empírica resultante de los datos relevados a campo (Capítulo 2 Sección 2.3.6), que dirige el comportamiento de la PB a través del tiempo.

Figura 5.26 Variación en la concentración de proteína bruta de gramíneas (% PB) durante una temporada de crecimiento, obtenidos a través del modelo de simulación, modificando la apertura del canopeo en bosques de ñire ubicados en Tierra del fuego y Santa Cruz. Datos ambientales de cada sitio son dados en Tabla 5.4.



5.4 Conclusiones

La generación del modelo desde sus primeras etapas (conceptualización y formulación) permitió detectar aspectos de los principales componentes de los sistemas silvopastoriles y sus relaciones que de otra manera hubieran sido difíciles de visualizar. De acuerdo a los resultados obtenidos en la etapa de prueba el modelo mostró coherencia en las variaciones en producción de materia seca y concentración de PB respecto a datos medidos en distintas condiciones ambientales.

El modelo logró una importante capacidad explicativa de algunos patrones de productividad y una aceptable capacidad de predicción de la concentración de PB del pastizal en los sistemas silvopastoriles. No obstante, la utilización del modelo con fines predictivos, especialmente para la productividad, requiere una mayor cantidad de datos observados para su validación. Esto permitiría establecer con un mayor respaldo la precisión del modelo y mejorar la parametrización de las relaciones existentes.

La identificación de los aspectos más débiles del modelo permite generar nuevas propuestas de investigación en el uso de sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, como ser la variación temporal y espacial del agua en el suelo, y la dinámica del nitrógeno en el sistema.

Teniendo en cuenta los puntos anteriores se considera que el modelo de simulación obtenido es un aporte al conocimiento y provee de una importante herramienta para el manejo sustentable de los sistemas silvopastoriles en bosques de ñire de Patagonia Sur.

Capítulo 6. Productividad Primaria Neta Aérea y el contenido de PB de gramíneas en Sistemas Silvopastoriles de ñire (*Nothofagus antarctica*): Discusión final.

6.1 Discusión general

Los resultados de esta tesis permiten lograr un mayor entendimiento de la interacción de los principales factores ambientales sobre la productividad y concentración de PB (%) de las gramíneas en sistemas silvopastoriles en bosques de ñire, y en procesos del sistema como las tasas de descomposición y dinámica de nutrientes (mineralización – inmovilización) de gramíneas y hojas del componente arbóreo, y mineralización de N del suelo. La posterior generación de un modelo produce una importante herramienta para identificar aspectos importantes de la productividad y predecir las variaciones de PB como base para el manejo sustentable.

En el Capítulo 2 se detectó que, en la mayoría de los casos, en el sistema estudiado la interacción entre los regímenes de luz, humedad y temperatura (del aire y del suelo) en bosques de ñire manejados para su uso silvopastoril, genera condiciones que permiten mantener o superar la productividad de MS (Capítulo 2 Sección 2.3.3 Tabla 2.5), en relación a lugares adyacentes sin cobertura arbórea (mayores niveles de radiación) en Patagonia Sur. Esto confirma la Hipótesis 1 parcialmente, ya que este comportamiento fue independiente de la calidad de los sitios. Estas altas productividades del pastizal para niveles intermedios de luz, correspondiente a una cobertura de copas de entre un 30 y 70 %, comparados con sitios adyacentes sin árboles son concordantes con los antecedentes existentes en Patagonia respecto a productividad de materia seca, tanto para bosques nativos de ñire (Somlo et al., 1997; Fertig et al., 2009) como en plantaciones de *Pinus ponderosa* (Fernández et al., 2002; Fernández et al., 2004).

Respecto a los % PB de las gramíneas creciendo en distintos niveles de radiación, los resultados muestran que en la mayoría de los casos los valores más altos se encuentran dentro del bosque (Capítulo 2 Sección 2.3.6 Figura 2.11), lo cual permite también confirmar la hipótesis 1. En este sentido en uno de los escasos antecedentes en sistemas silvopastoriles en Patagonia Sur, Peri et al. (2005) reportaron una tendencia similar. Sin embargo, se debe aclarar que el trabajo en mención incluyó datos de pastizal sin diferenciar gramíneas de otros grupos como leguminosas, lo cual no lo hace totalmente comparable al estudio de esta tesis. Si bien en esta tesis no se ponen a prueba directamente las interacciones entre los árboles y el pastizal natural, los resultados obtenidos, tanto en producción de MS como en % PB, de las gramíneas creciendo en bosques de ñire sugieren que predomina un efecto facilitador de los árboles hacia el estrato herbáceo, de manera similar a lo informado por Gyenge et al. (2006) para crecimiento de *Festuca pallescens* en sistemas silvopastoriles de bosque implantado de *Pinus ponderosa* en Patagonia Norte. En el mismo sentido, Peri (2005) reportó una interacción entre luz y humedad sobre la producción de materia seca en sistemas silvopastoriles de ñire en Patagonia Sur, indicando que en sitios con estrés hídrico moderados la producción de MS está relacionada directamente (en forma positiva) con la luz que llega al suelo, por ende hay mayor producción de materia seca en lugares abiertos comparados con el bosque de ñire, mientras que en lugares con estrés hídrico severo (humedad media del suelo durante el periodo de crecimiento inferior al 18 %) la máxima producción de MS del estrato herbáceo se encontró dentro del bosque con una transmisividad lumínica del 60 % atribuyendo tales resultados al efecto de disminución de las pérdidas de humedad por evaporación dentro del bosque. De esta manera el factor ambiental humedad del suelo sería uno de los más influyentes en este tipo de ambientes. De manera similar, la variable ambiental más asociada (positivamente) al % PB fue la humedad del suelo (Capítulo 2 Sección 2.3.7 Tabla 2.7), lo cual podría ayudar a explicar los valores de PB más altos encontrados dentro del bosque. Si bien en esta tesis no se

evaluó la interacción entre árboles y pastos respecto al uso del agua del suelo, existen antecedentes en Patagonia que han encontrado un efecto facilitador del estrato arbóreo hacia las especies del sotobosque. En este sentido, Gyenge et al. (2002) reportaron un mejor status hídrico en plantas de *Stipa speciosa* creciendo dentro de una plantación de *Pinus ponderosa* respecto de plantas que se desarrollaban en un lugar adyacente sin cobertura arbórea. En Patagonia Sur esto cobra importancia si se tiene en cuenta que los fuertes vientos, que ocurren durante todo el año y que se acentúan en la temporada primavera verano (Paruelo et al., 1998), generan condiciones de mayor evaporación del suelo. En este mismo sentido se han encontrado evidencias que dentro del bosque la velocidad del viento disminuye (Caldentey et al., 1999; Bahamonde et al., 2009) y aumenta la humedad relativa del aire, lo cual disminuiría la evaporación desde el suelo. Esto es importante si se tiene en cuenta que en muchos casos los resultados de la interacción árbol-pastizal es negativa para el estrato herbáceo (comparado con lugares sin cobertura arbórea) principalmente por la competencia por luz (Mead, 2010). En este mismo sentido, el hecho que tanto la productividad y concentración de PB del pastizal bajo coberturas intermedias dentro del bosque hayan alcanzado o superado los valores de los lugares aledaños sin árboles dependiendo del año e independientemente de la calidad forestal de los sitios, estaría indicando que en este caso los procesos de facilitación o competencia entre árboles y pastos fueron mas bien dinámicos (Holmgren et al., 1997) y la facilitación no predominó en sitios de menor calidad forestal (con mayores condiciones de estrés esperables) como plantean otros autores (ej. Bertness y Callaway, 1994).

Por otro lado, en términos de uso y manejo de los bosques de ñire como sistemas silvopastoriles en Santa Cruz y Tierra del Fuego se sabe que menos del 20 % de los establecimientos que poseen ñire realizan una separación de ambientes (bosque, estepa, mallines) para su uso ganadero y que ningún establecimiento determina la productividad primaria del pastizal dentro del bosque a la hora de definir la carga (número de animales por unidad de superficie y tiempo) con la que utiliza el recurso forrajero (Ormaechea et al., 2009). De esta manera se considera que la información obtenida contribuye al conocimiento del uso de los bosques de *N. antarctica* como sistemas silvopastoriles en Patagonia Sur.

De la información generada en el Capítulo 3 se desprende que la Hipótesis 2 se debe rechazar. Por un lado, la descomposición de materia orgánica (tanto para hojas de ñire como de gramíneas) fue mayor en las situaciones de menor cobertura arbórea dentro del bosque, pero mayor aún en los lugares adyacentes sin cobertura arbórea (Capítulo 3 Sección 3.3.3 Figuras 3.3 y 3.4), mientras que la mineralización-inmovilización de nutrientes de los residuos en descomposición no se vio directamente afectada por la cobertura de copas (Capítulo 3 Sección 3.3.5 Figuras 3.5 y 3.6). Esta relación entre la apertura del dosel y la descomposición de la materia orgánica de los residuos es importante, al momento de planificar el manejo de bosques de ñire para su uso silvopastoril a través de raleos, en relación al ciclo de nutrientes en estos sistemas. En este sentido Peri et al. (2008b) encontraron que la extracción de árboles a través de prácticas de raleo para uso silvopastoril del bosque de ñire provocó una disminución de entre 35 y 50 % en el aporte de hojarasca al suelo forestal, lo cual incidiría también en un menor retorno potencial de nutrientes. Sin embargo, la hojarasca en esos bosques intervenidos, por estar sujeta a una mayor tasa de descomposición, podría resultar en un ciclado más rápido de nutrientes, y consecuentemente disminuir la acumulación de hojarasca en el mantillo junto a otros detritos finos y gruesos (Frangi et al., 1997) disminuyendo el riesgo de incendios (Imbert et al., 2004). El factor ambiental que más incidencia tuvo en la descomposición de materia orgánica tanto de hojas de ñire como

gramíneas fue la radiación total incidente, lo cual se considera una importante información en la planificación del manejo forestal para el uso silvopastoril de estos bosques, ya que la remoción de árboles modificaría fuertemente este factor ambiental.

Además se debe tener en cuenta que la apertura del dosel genera condiciones de luz que favorecen el crecimiento de pastos (Somlo et al., 1997; Fernández et al., 2002; Peri et al., 2004) que por un lado competirán con los árboles por nutrientes, pero también se incorporarán sus residuos orgánicos al piso del bosque. Los pastos que presentan una composición química con menores concentraciones de lignina (Capítulo 3 Tabla 3.1), podrían tener un efecto aditivo en el sistema silvopastoril al aumentar la tasa de descomposición de las hojas de ñire. Pérez Harguindeguy et al. (2008), encontraron un aumento en la tasa de descomposición en residuos vegetales de baja tasa de descomposición (valores relativamente altos de lignina) al mezclarlos con residuos de plantas de descomposición más rápida (menos concentración de lignina). En este sentido, y considerando la escasez de trabajos que aborden esta temática en Patagonia Sur, la información proporcionada por esta tesis puede ser considerada un aporte para el estudio de las modificaciones que puedan ocurrir en los ciclos de nutrientes de bosques de ñire utilizados como sistemas silvopastoriles.

Respecto a la Hipótesis 3 que indicaba que “La mineralización de N del suelo será mayor dentro del bosque” los datos resultantes del Capítulo 4 llevan a rechazar dicha hipótesis, ya que la mineralización neta de N del suelo no mostró una tendencia a aumentar dentro del bosque en los dos sitios estudiados (Capítulo 4 Sección 4.3.2 Figura 4.2). De manera similar, tampoco se pudo apreciar una tendencia respecto a diferencias en la concentración de N mineral extractable del suelo bajo diferentes aperturas de dosel (Capítulo 4 Sección 4.3.1 Figura 4.1). Estos resultados podrían estar relacionados también con la dinámica de liberación de N por parte de los residuos en descomposición, donde no se observaron diferencias en el mantillo descomponiéndose en ninguna cobertura de copas ni para hojas de ñire ni de gramíneas (Capítulo 3 Figuras 3.5 y 3.6). Al mismo tiempo los resultados obtenidos sugieren que la mayor mineralización neta anual de N dentro del bosque en un sitio de mayor calidad (Capítulo 4 Sección 4.3.2 Tabla 4.1) explicarían parcialmente los mayores valores de % PB de las gramíneas creciendo bajo coberturas arbóreas (Capítulo 2 Sección 2.3.6 Figura 2.11). De manera similar a lo ocurrido con producción de materia seca y % PB en gramíneas, la humedad del suelo resultó ser la variable ambiental de mayor influencia en la mineralización de N del suelo, siendo así uno de los factores más importantes a considerar en el uso de estos bosques como sistemas silvopastoriles.

Los antecedentes sobre mineralización de N en bosques de Patagonia son escasos y están relacionados a otros factores y condiciones de evaluación. Mazzarino et al. (1998a) y Satti et al. (2003) informan algunos valores de mineralización potencial de N de suelos forestales de Patagonia; Alauzis et al. (2004) evaluaron mineralización potencial de N de suelos de bosques de *N. pumilio* afectados por incendios en Patagonia Norte; Moretto et al. (2004) evaluaron mineralización potencial de N en bosques de *N. pumilio* en Tierra del Fuego. Sin embargo, estos antecedentes consisten en valores determinados en condiciones de laboratorio, lo cual dificulta la comparación con los resultados de la presente tesis. No obstante, la información generada en esta tesis puede ser una importante contribución al estudio del ciclo del N en bosques de *N. antarctica* bajo uso silvopastoril, sobretodo considerando que hay antecedentes recientes que estudian otros componentes del ciclo de N en estos sistemas (Peri et al., 2008a; Peri et al., 2008b; Gargaglione, 2011) y que sólo existe un antecedente para estos bosques en Tierra del Fuego (Frangi et al., 2004).

En relación al modelo generado en el Capítulo 5, se considera que las relaciones descriptas conceptualmente y las ecuaciones obtenidas a través de datos empíricos y de bibliografía logran representar, los principales factores que determinan la variación temporal de la producción primaria neta aérea y concentración de PB de gramíneas. No obstante, se puede vislumbrar que el modelo presenta diferencias en cuanto a su capacidad explicativa y predictiva al momento de simular la productividad y concentración de PB del pastizal. El componente de productividad resultó ser más explicativo por estar basado en datos empíricos y de procesos, sin embargo, su capacidad predictiva se vió reducida. A la inversa las simulaciones de concentración de PB presentaron una mayor capacidad predictiva (valores más cercanos a datos reales) por basarse totalmente en datos empíricos, pero con una baja capacidad explicativa de procesos.

El modelo obtenido tiene un potencial importante como herramienta en el uso y planificación de manejo de los bosques de ñire como sistemas silvopastoriles en Patagonia Sur. En este sentido, sólo se conoce un modelo desarrollado en Patagonia Norte para crecimiento de *Festuca palleescens* en sistemas silvopastoriles en bosques implantados de *Pinus ponderosa* (Gyenge et al., 2006), en el cual se simuló la producción de materia seca anual. Sin embargo, dicho modelo no considera la variación mensual ni aspectos de calidad del pastizal.

Al poner a prueba el modelo un análisis de sensibilidad mostró que para la simulación de producción de materia seca la variable más sensible fue la CS en la que se desarrollaba el bosque de ñire, (Capítulo 5 Sección 5.3.3.1 Tabla 5.4). Esto tiene sentido si consideramos que la calidad forestal de un sitio es la resultante de la interacción entre las distintas variables ambientales (clima y suelo principalmente) que muestran su capacidad productiva (Daniel et al., 1982). Si se considera que esta variable es de fácil medición en el campo y que los rangos de altura de los árboles dominantes que indican la clase (o calidad) de sitio son claramente diferenciables (Capítulo 5 Tabla 5.2), no debiera ser una fuente de error importante a la hora de correr el modelo. En el caso de % PB la variable más sensible fue la temperatura del suelo, lo cual es coherente con los datos encontrados en el capítulo 2. Esto implica que se deba tener datos confiables de temperatura del suelo del lugar a simular en el modelo.

Por otro lado, si se tiene en cuenta que en el uso actual de los bosques de ñire como sistemas silvopastoriles en Santa Cruz y Tierra del Fuego no incorpora planificación ni herramientas de manejo como separación de ambientes, evaluación de pastizales ó criterio de cálculo de carga animal (Ormaechea et al., 2009), un modelo de este tipo potencialmente podría contribuir a superar esas falencias mediante simulaciones bajo distintos escenarios de variación ambiental y manejo. Sin embargo, para su uso con fines predictivos más precisos el modelo requiere: mejorar sus aspectos más débiles en cuanto a su capacidad predictiva de productividad y explicación de procesos en concentración de PB, y ser validado en forma independiente con una mayor cantidad de datos de campo provenientes de condiciones ambientales diversas y fuera de los sitios utilizados para generar el modelo.

6.2 Posibles líneas de investigación futuras

Se considera necesario profundizar la investigación del tema en lo que hace a la interacción entre los pastizales, los árboles y el componente animal, considerando por ejemplo, el efecto de la frecuencia e intensidad del pastoreo sobre la productividad del pastizal y % PB ó el efecto de la carga animal sobre el suelo y la regeneración del bosque.

Se debe seguir profundizando en aspectos relacionados a la descomposición del mantillo, tanto del estrato arbóreo como herbáceo, considerando por ejemplo, la descomposición de raíces de los pastos. En este mismo sentido se debe considerar la ampliación de este tipo de estudios a bosques de ñire desarrollándose en situaciones ambientales más diversas y contrastantes, así como también en periodos más prolongados de tiempo.

De manera similar a lo explicitado para la descomposición de la materia orgánica, se considera necesario profundizar la investigación en la temática de ciclo de N en bosques de ñire incluyendo otros aspectos que no han sido abordados en esta tesis, como por ejemplo, actividad microbial, pérdidas por lixiviación, volatilización y desnitrificación, fijación biológica, exportación de N del sistema a través del consumo de forraje por los animales.

La conceptualización y formulación del modelo en sí permiten visualizar aspectos del sistema que de otra manera sería difícil. Esto puede contribuir de manera importante a enfocar nuevas líneas de investigación con objetivos concretos que a su vez permitan mejorar el modelo que los generó, principalmente en los aspectos débiles del mismo tales como sub modelo del componente humedad del suelo, disponibilidad de N del suelo y su absorción por parte de las plantas.

Por otro lado, este tipo de herramientas permitiría integrar otros aspectos del uso de los bosques de *N. antarctica* como sistemas silvopastoriles de manera que se pueda ampliar el entendimiento de las interacciones entre los distintos componentes que conforman el sistema silvopastoril. Por ejemplo, se podría incluir un módulo que simule la respuesta animal a las distintas variaciones ambientales que ocurran naturalmente (dadas por clima, latitud, suelo) y aquellas producidas a través de manejo (intensidad de raleo del bosque, carga animal, época de uso), o un módulo que represente la dinámica regenerativa del bosque bajo uso silvopastoril.

6.3 Conclusiones

Los resultados obtenidos permiten indicar que la intervención silvícola de los bosques de ñire para su uso silvopastoril, a través de raleos con intensidades intermedias dejando un remanente de entre un 30 y 70 % de cobertura de copas, puede ser conveniente desde el punto de vista de la producción forrajera (en cantidad y calidad) y por ende animal, dependiendo de las condiciones ambientales (principalmente balance hídrico) de cada año o sitio. Esto último se refiere a que el efecto “amortiguador” de la evaporación producido por el bosque en años relativamente secos o sitios con un régimen hídrico desfavorable generaría condiciones favorables dentro del bosque respecto a lugares adyacentes sin árboles. La descomposición de la materia orgánica de residuos, de hojas de ñire y gramíneas, se vería aumentada con la remoción de árboles para el uso silvopastoril de los bosques de ñire, mientras que la dinámica de liberación de nutrientes de los residuos en descomposición no sería modificada por los distintos niveles de cobertura arbórea.

La mineralización neta de nitrógeno del suelo no mostró una respuesta diferencial a las diferentes coberturas de copa.

El modelo de simulación generado permite profundizar en el conocimiento de los efectos de las principales variables ambientales sobre la producción de materia seca y concentración de PB de gramíneas creciendo en bosques de ñire bajo uso silvopastoril y potencialmente podría llegar a usarse como una herramienta confiable de predicción en Patagonia Sur.

Bibliografía

Aber, J.D., Melillo, J.M. 1980. Litter decomposition: measuring relative contribution of organic matter and nitrogen to forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*, 58:416–421.

Aciego Pietri, J.C., Brookes, P.C. 2008. Nitrogen mineralisation along a pH gradient of a silty loam UK soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 40: 797–802.

Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79: 439-449.

Aerts, R., De Caluwe, H. 1997. Nutricional and plant – mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology*, 78: 244-260.

Alauzis, M.V., Mazzarino, M.J., Raffaele, E., Rosselli, L. 2004. Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecology and Management*, 192: 131-142.

Albin, S. 1997. Building a System Dynamics Model, Part 1: Conceptualization. Copyright ©1997 by the Massachusetts Institute of Technology, 34 pp. Disponible en: <http://clexchange.org/ftp/documents/Roadmaps/RM8/D-4597.pdf>

AL-Ismaily, S.S., Walworth, J.L. 2008. Effects of osmotic and matric potentials on nitrogen mineralization in unamended and manure-amended soils. *Soil Science*, 173 (3): 203-213.

Allen, A.S., Schlesinger, W.H. 2004. Nutrient limitations to soil microbial biomass and activity in loblolly pine forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 36: 581–589.

Alvarez, E., Fernández Marcos, M.L., Torrado, V., Fernández Sanjurjo, M.J. 2008. Dynamics of macronutrients during the first stages of litter decomposition from forest species in a temperate area (Galicia, NW Spain). *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 80: 243-256.

Arunachalam, A., Maithani, K., Pandey, H.N., Tripathi, R.S. 1998. Leaf litter decomposition and nutrient mineralization patterns in regrowing stands of a humid subtropical forest after tree cutting. *Forest Ecology and Management*, 109:151–161.

Asay, K.H., Jensen, K.B., Waldron, B.L., Han, G., Johnson, D.A. 2002. Pasture Management. Forage quality of Tall Fescue across an irrigation gradient. *Agronomy Journal*, 94: 1337-1343.

Austin, A.T., Vivanco, L. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 442: 555-558.

Bagherzadeh, A., Brumme, R., Beese, F. 2008. Temperature dependence of nitrogen mineralization and microbial status in O_H horizon of a temperate forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 19: 37-43.

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

Barrera, M. D., Frangi, J. L., Richter, L. L., Perdomo, M. H., Pinedo, L. B. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 11: 179–188.

Barrera, M.D., Frangi, J.L., Ferrando, J.J., Goya, J.F. 2004. Descomposición del mantillo y liberación foliar neta de nutrientes de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri en El Bolsón, Río Negro. *Ecología Austral*, 14:99-112.

Belesky, D.P. 2005. Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: I. Dry matter production and partitioning. *Agroforestry System*, 65:81-90.

Bengtsson, G., Bengtsson, P., Mansson, K. F. 2003. Gross nitrogen mineralization-, immobilization-, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 35:143–154.

Berg, B., Soderstrom, B. 1979. Fungal biomass and nitrogen in decomposing Scots pine needle litter. *Soil biology and biochemistry*, 11:339–341.

Berg, B., Ekbohm, G. 1983. Nitrogen immobilization in decomposing needle litter at variable carbon:nitrogen ratios. *Ecology*, 64: 63-67.

Berg, B. 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils – a mini review. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1:359-369.

Berg, B., Ekbohm, G., Johansson, M.B., McClaugherty, C., Rutigliano, F., Virzo de Santo, A. 1996. Maximum decomposition limits of forest litter types: a synthesis. *Canadian Journal of Botany*, 74: 659-672.

Berg, B., Laskowski, R. 1997. Changes in nutrient concentrations and nutrient release in decomposing needle litter in monocultural systems of *Pinus contorta* and *Pinus sylvestris* – a comparison and synthesis. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 12:113-121.

Bertiller, M.B., Defossé, G.E. 1990. Clipping effects upon primary productivity and senescence: study case on *Festuca pallezensis* (St. Yves) Parodi in a Patagonian semiarid grassland, Argentina. *Acta Oecológica*, 11: 79-92.

Bertiller, M.B., Mazzarino, M.J., Carrera, A.L., Diehl, P., Satti, P., Gobbi, M., Sain, C.L. 2006. Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Ecosystem Ecology*, 148: 612-624.

Bertness, M. D., Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:191-193.

Bondi, A. A. 1989. *Nutrición Animal*. Editorial Acribia, S. A. Zaragoza, España. 546 pp.

Bonesmo, H., Bélanger, G. 2002. Timothy Yield and Nutritive value by the CATIMO Model: I. Growth and Nitrogen. *Agronomy Journal*, 94: 337-345.

Bonino, N., Pelliza-Sbriller, A., De León, C. 1988. Composición botánica de la dieta de Guanaco, Vaca y Oveja en tres áreas de Tierra del Fuego. *Comunicación Técnica N° 48 INTA Bariloche*, 4 pp.

Booth, M.S., Stark, J.M., Rastetter, E. 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: an synthetic analysis of literature data. *Ecological monographs*, 75: 139-157.

Brandt, L.A., King, J.Y., Milchunas, D.G. 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.

Braun-Blanquet, J. 1950. *Sociología vegetal*. Estudio de las comunidades vegetales. Acme Agency, Buenos Aires. 134 pp.

Breierova, L., Choudhari, M. 1996. An introduction to sensitivity analysis, MIT System Dynamics in Education Project. 67pp. Disponible en: <http://ocw.mit.edu/courses/sloan-school-of-management/15-988-system-dynamics-self-study-fall-1998-spring-1999/readings/sensitivityanalysis.pdf>

Bremner, J. M., Keeney, E. R. 1965. Steam distillation methods for determination of ammonium, nitrate and nitrite. *Anal.Chem. Acta*, 32: 485–95.

- Breuer, L., Kiese, R., Butterbach-Bahl, K. 2002. Temperature and moisture effects on nitrification rates in tropical rain-forest soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 66:834–844
- Bunnell, F.L., Tait, D.E.N., Flanagan, P.W., Van Cleve, K. 1977. Microbial respiration and substrate weight loss. I. A general model of the influences of abiotic variables. *Soil biology and biochemistry*, 9:33-40.
- Burke, I., Lauenroth, K., Parton, W. 1997. Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. *Ecology*, 78:1330-1340.
- Burner, D.M., Brauer, D.K. 2003. Herbage response to spacing of loblolly pine trees in a minimal management silvopasture in southeastern USA. *Agroforestry Systems*, 57: 69-77.
- Cabrera, M.L. 2007. Mineralización y Nitrificación: Procesos Claves en el Ciclo del Nitrógeno. Simposio de fertilidad 2007 IPNI Cono Sur/Fertilizar AC. Rosario , mayo de 2007. 18 pp.
- Caldentey, J., Promis, A., Schmidt, H., Ibarra, M. 1999. Variación microclimática causada por una corta de protección en un bosque de Lengua (*Nothofagus pumilio*). *Ciencias Forestales*, 14: 51-59.
- Caldentey, J., Ibarra, M., Hernández, J. 2001. Litter fluxes and decomposition in *Nothofagus pumilio* stands in the región of Magallanes, Chile. *Forest Ecology and Management*, 148:145-157.
- Carlson, D.W., Groot, A. 1997. Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87: 313-329.
- Cayley, J.W.D., Bird, P.R., Chin, J.F. 1980. Death and decay rates of pasture as affected by season. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production* 13, 469.
- Chapin, F.S, Van Cleve, K., Tryon, P. R. 1986. Relationship of ion absorption to growth rate in taiga trees. *Oecologia*, 69: 238-242.
- Chapin, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B., Waring, R.H. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, 37: 49-57.
- Chapin, F. S., Matson, P. A., Mooney , H. A.. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, New York, USA.
- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosofske, K.D, Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, J.F. 1999. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology. *Bioscience*, 49: 288-297.
- Clarkson, D. T., Earnshaw, M. J., White, P. J., Cooper, H. D. 1988. Temperature dependent factors influencing nutrient uptake: an analysis of responses at different levels of organization. In: Long SP, Woodward FI, eds. *Plants and temperature*, vol. 42. Cambridge, UK: Society for Experimental Biology, pp. 230-281.
- Clinton, B.D. 2003. Light, temperature and soil moisture responses to elevation, evergreen understory and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest ecology and Management*, 186: 243-255.
- Collado, L. 2001. Los bosques de Tierra del Fuego. Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina*, 10: 1-16.
- Cornelissen, J. H. C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of ecology*, 84: 573–82.

- Dalias, P., Anderson, J.M., Bottner, P., Couteaux, M.M. 2002. Temperature responses of net nitrogen mineralization and nitrification in conifer forest soils incubated under standard laboratory conditions. *Soil Biol and Biochem*, 34: 691–701.
- Daniel, P.W., Helms, V.E., Baker, F.S. 1982. *Principios de silvicultura*. 2da ed. México DF, México. McGraw Hill. 492 p.
- Davies, A. 1988. The regrowth of grass swards. In: Jones, M.B.; Lazenby, A. ed. *The grass crop*. London, Chapman and Hall. Pp. 85-127.
- Decker, K.L., Boerner, R.E.J. 2006. Mass loss and nutrient release from decomposing evergreen and deciduous *Nothofagus* litters from Chilean Andes. *Austral Ecology*, 31: 1005-1015.
- De Lucía, E.H., Heckathorn, S.A., Day, T.A. 1992. Effects of soil temperature on growth, biomass allocation and resource acquisition of *Andropogon gerardii* Vitman. *New Phytologist*, 120: 543-549.
- Del Valle, H.F. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral*, 8: 103-123.
- Deviene-Barret, F., Justes, E., Mchet, J. M., Mary, B. 2000. Integrated control of nitrate uptake by crop growth rate and soil nitrate availability under field conditions. *Annals of Botany*, 86: 995-1005.
- Diehl, P., Mazzarino, M.J., Funes, F., Fontenla, S., Gobbi, M., Ferrari, J. 2003. Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forest. *J. Veg. Sci.*, 14: 63-70.
- Dong, S., Scagel, C.F., Cheng, L., Fuchigami, L.H., Rygielwicz, P.T. 2001. Soil temperature and plant growth stage influence nitrogen uptake and amino acid concentration of apple during early spring growth. *Tree Physiology*, 21: 541–547.
- Donoso, C., Steinke, L., Premoli, A. 2006. *Nothofagus antarctica*. Pp. 401-410 en: Donoso, C. (Ed.). *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile.
- Dulorme, M., Sierra, J., Bonhomme, R., Cabidoche, Y. M. 2004. Seasonal changes in tree-grass complementarity and competition for water in a subhumid tropical silvopastoral system. *European Journal of Agronomy*, 21: 311-322.
- Duru, M., Ducrocq, H. 2000. Growth and Senescence of the Successive Grass Leaves on a Tiller. Ontogenic Development and Effect of Temperature. *Annals of Botany*, 85: 635-643.
- Dziadowiec, H. 1987. The decomposition of plant litter fall in an oak-linden-hornbeam forest and oak-pine mixed forest of the Bialowieza National Park. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 56:169-185.
- Echeverría, C., Hubert, A., Taberlet, F. 2007. Estudio comparativo de los componentes del balance hídrico en un bosque nativo y una pradera en el sur de Chile. *Bosque*, 28: 271-280.
- Edmonds, R.L. 1980. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, western hemlock, and Pacific silver fir ecosystems in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 10:327-337.
- Eriksen, F.I., Whitney, A.S. 1981. Effects of Light Intensity on Growth of Some Tropical Forage Species. I. Interaction of Light Intensity and Nitrogen Fertilization on Six Forage Grasses. *Agronomy Journal*, 73: 427-433.
- Feller, M.C., Lehmann, R., Olanski, P. 2000. Influence of forest harvesting intensity on nutrient leaching through soil in southwestern British Columbia. *J. Sustain. For.*, 10: 241–247.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., Salda Dalla, G., Schlichter, T. M. 2002. Silvopastoral systems in northwestern Patagonia I: growth and photosynthesis of *Stipa*

speciosa under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry systems*, 55: 27-35.

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

Fertig, M., Hansen, N., Tejera, L. 2009. Productividad y calidad forrajera en raleos de bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*). Pp. 358-363 en Actas del 1° Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Fisher, F.M., Whitford, W.G. 1995. Field simulation of wet and dry years in the Chihuahuan desert: soil moisture, N mineralization and ion-exchange bags. *Biol Fertil Soils*, 20:137-46.

Fisher, R.F., Binkley, D. 2000. *Ecology and Management of Forest Soils*. John Wiley & Sons Inc. Eds. 435 pp.

Frangi, J.L., Richter, L.L., Barrera, M.M., Aloggia, M. 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 1095-1102.

Frangi, J.L., Barrera, M.D., Puigdefábregas, J., Yapura, P.F., Arambarri, A.M., Richter, L.L. 2004. Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. En: Arturo, M., Frangi, J., Goya, J.F. (Eds). *Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina*, Tomo 18, 88 pp., Buenos Aires, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.

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

Gallardo, A., Schlesinger, W.H. 1992. Carbon and nitrogen limitations of soil microbial biomass in desert ecosystems. *Biogeochemistry*, 18: 1-17.

Gallo, E., Lencinas, M.V., Peri, P.L. 2004. Biodiversidad en ñirantales. *Alternativas de Manejo Sustentable para el Manejo Forestal Integral de los bosques de Patagonia*. Informe Final del Proyecto de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos (PIARFON), Tomo II: 645-670. Dirección de Bosques de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de Nación (SAyDS). Proyecto BIRF 4085- AR.

Gargaglione, V., Peri, P.L., Martínez Pastur, G., Rubio, G., 2009. Contenido de N, P y K en rodales de *Nothofagus antarctica* bajo un sistema silvopastoril en Santa Cruz, Argentina. Pp. 104-109 en Actas del 1° Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Gargaglione, V. 2011. Dinámica de macronutrientes en bosques de *Nothofagus antarctica* de Patagonia Sur, Tesis Doctorado en Ciencias Agrarias Universidad de Buenos Aires (UBA). 132 Pp.

Gargaglione, V., Bahamonde, H. 2010. Patrones de reabsorción de nutrientes en hojas de *Nothofagus antarctica* creciendo en Patagonia Sur. Encuentro binacional de jóvenes investigadores, El Calafate, Argentina, Octubre de 2010. [http://www.inta.gov.ar/santacruz/info/documentos/forest/Gargaglione_Bahamonde_2010_%20Encuentro J. Investigadores.pdf](http://www.inta.gov.ar/santacruz/info/documentos/forest/Gargaglione_Bahamonde_2010_%20Encuentro%20J.%20Investigadores.pdf)

Gillet, F., Besson, O., Gobat, J. M. 2002. PATUMOD: a compartment model of vegetation dynamics in wooded pasture. *Ecological Modelling*, 187: 267-290.

Gómez Sanz, V. 2004. Cubiertas forestales y respuesta microclimática. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, fuera de serie, 84-100. [http://www.inia.es/gcontrec/pub/084-100-\(04\)-Cubiertas_1162210233484.pdf](http://www.inia.es/gcontrec/pub/084-100-(04)-Cubiertas_1162210233484.pdf)

Gosz, J.R., Likens, G.E., Bormann, F.H. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecological Monographs*, 43:173-191.

Goulding, K.W.T. 1987. Potassium fixation and release. Proceeding of the 20th Colloquium of International Potash Institute held in Baden Bei Wien/Australia. 137-154.

Grieser, J., Gomes, R., Bernardi, M. 2006. New LocClim - the Local Climate Estimator of FAO. *Geophysical Research Abstracts*, Vol. 8, 08305. http://www.juergen-grieser.de/publications/publications_pdf/EGU06-J-08305.pdf

Grouzis, M., Akpo, L.E. 1997. Influence of tree cover on herbaceous above- and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *Journal of Arid Environments*, 35: 285-296.

Grundmann, G.L., Renault, P., Rosso, L., Bardin, R. 1995. Differential effects of soil water content and temperature on nitrification and aeration. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 59: 1342-1349.

Gurevitch, J., Chester, S.T. Jr. 1986. Analysis of repeated measures experiments. *Ecology*, 67(1): 251-255.

Gustavsson, A.-M., Angus, J.F., Torsell, B.W.R. 1995. An integrated model for growth and nutritional value of timothy. *Agricultural Systems*, 47: 73-92.

Gyenge, J. E., Fernández, M. E., Salda Dalla, G., Schlichter, T. M. 2002. Silvopastoral systems in northwestern Patagonia II: water balance and water potential in a stand of *Pinus ponderosa* and native grassland. *Agroforestry Systems*, 55: 47-55.

Gyenge, J., Carranza, C., Fernández, M.E., Ledesma, M., Schlichter, T. 2006. Desarrollo de un modelo de simulación de sistemas silvopastoriles (MSSP INTA). La Serena: Chile. 2006. Artículo Completo. II Congreso Latinoamericano IUFRO, IUFROLAT 2006.

Haraldsson, H.V. 2000. Introduction to systems and causal loop diagrams. System Dynamic course, Lumes, Lund University.

Hardya, J., Melloha, R., Koeniga, G., Marks, D., Winstralb, A., Pomeroy, J., Link, T. 2004. Solar radiation transmission through conifer canopies. *Agricultural and forest meteorology*, 126: 257-270.

Hart, S.C., Binkley, D. 1985. Correlations among indices of forest soil nutrient availability in fertilized and unfertilized loblolly pine plantations. *Plant Soil*, 85:11-21.

Herrmann, A., Kelm, M., Kornher, A., Taube, F. 2005. Performance of grassland under different cutting regimes as affected by sward composition, nitrogen input, soil conditions and weather – a simulation study. *European Journal of Agronomy*, 22: 141-158.

Hobbie, S.E., Gough, L. 2004. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories. *Oecologia*, 140: 113-124.

Hoffmann, W.A., Poorter, H. 2002. Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate. *Annals of Botany*, 80: 37-42.

Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78:1966–1975

Hook, P.B., Burke, I.C. 2000. Biochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil texture, and microclimate. *Ecology*, 81:2686-2703.

Houba, V.J.G., Van Der Lee, J.J., Novozamsky, I., Walinga, I. 1988. Soil and plant analysis. Part 5. Soil analysis procedures. 56 p. Wageningen Agricultural University, Department of Soil Science and Plant Nutrition, Wageningen, The Netherlands.

Humphreys, L.R. 1994. Tropical Forages: Their Role in Sustainable Agriculture. Longman Scientific & Technical, NY, 193 pp.

Huygens, D., Boeckx, P., Templer, P., Paulino, L., Van Cleemput, O., Oyarzún, C., Müller, C., Godoy, R. 2008. Mechanisms for retention of bioavailable nitrogen in volcanic rainforests soils. *Nature geosciences*, 1: 543-548.

Imbert, J.B., Blanco, J.A., Castillo, F.J. 2004. Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global. En: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Pp. 479-506. <http://www.revistaecosistemas.net/pdfs/600.pdf>

Jarvis, S. C., Stockdale, E. A., Shepherd, M. A., Powlson D. S. 1996. Nitrogen mineralization in temperate agricultural soils: Processes and measurement. *Adv. Agron*, 57:187-235.

Jensen, K.B., Waldron, B.L., Asay, K.H., Johnson, D.A., Monaco, T.A. 2003. Forage nutritional characteristics of Orchardgrass and Perennial Ryegrass at five irrigation levels. *Agronomy Journal*, 95: 668-675.

Jungk, A.O. 2002. Dynamics of nutrient movement at the soil-root interface In: Waisel, Y, Eshel, A, Kafkafi, U eds. , *Plant Roots: The Hidden Half*, 3rd edn, Marcel Dekker, Inc., New York, pp 587-616.

Jussy, J.H., Ranger, J., Bienaimé, S., Dambrine, E. 2004. Effects of a clear-cut on the in situ nitrogen mineralization and the nitrogen cycle in a 67-year-old Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) plantation. *Annals of Forest Science*, 61: 397-408.

Kho, R. 2000. A general tree-environment-crop interaction equation for predictive understanding of agroforestry systems. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 80: 87-100.

Knoepp, J.D., Swank, W.T. 2002. Using temperature soil and moisture to predict forest soil nitrogen mineralization. *Biol. Fertil. Soils*, 36: 177-182.

Knowles, R.L., Horvath, G.C., Carter, M.A., Hawke, M.F. 1999. Developing a canopy closure model to predict overstorey/understorey relationships in *Pinus radiata* silvopastoral systems. *Agroforestry Systems* 43: 109-119.

Lamas, M., Moreno, G. 2000. Densidad del suelo. *In Principios de edafología*. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina. Pp 159-165.

Lamb, D. 1980. Soil nitrogen mineralization in a secondary rain forest succession. *Oecologia*, 47: 257-263.

Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T., 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, Berlin, 356pp.

Langer, R.H.M. 1990. Pastures. Chapter 5: Pasture and soil fertility by K.F. O'Connor. Ed Oxford University Press.

Larvi, A., Anyanwu, N.J., Oji, O.I., Etela, I., Gbaraneh, L.D., Ladipo, D.O. 2005. Fodder yield and nutritive value of browse species in west African humid tropics: response to age of coppice regrowth. *Agroforestry Systems*, 65: 197-205.

Laskowski, R., Niklinska, M., Maryanski, M. 1995. The dynamics of chemical elements in forest litter. *Ecology*, 76:1393-1406

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

Letourneau, F.J. 2006. Estudio de las interacciones positivas y negativas sobre el crecimiento de *Austrocedrus chilensis* durante una etapa inicial de desarrollo, en un matorral sucesional méxico. Tesis Doctoral Universidad Nacional del Comahue, Argentina. 182 pp.

Liechty, H.O., Holmes, M.J., Reed, D.D., Mroz, G.D., 1992. Changes in microclimate after stand conversion in two northern hardwood stands. *Forest Ecology and Management*, 50: 253–264.

Lin, C. H., McGraw, R. L., George, M. F., Garrett, H. E. 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems*, 44: 109-119.

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

Linn, D.M., Doran, J.W. 1984. Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 48:1667-1672.

MacDonald, N.W., Zak, D.R., Pregitzer, K.S. 1995. Temperature effects on kinetics of microbial respiration and net nitrogen and Sulphur mineralization. *Soil and Science Society American Journal*, 59: 233-240.

Macduff, J.H., White, R.E. 1985. Net mineralization and nitrification rates in a clay soil measured and predicted in permanent grassland from soil temperature and moisture content. *Plant and Soil*, 86: 151-172.

Madrigal, J., Hernando, C., Guijarro, M., Diez, C., Jiménez, E. 2006. Distribución de biomasa y fijación de carbono tras clareos mecanizados intensos en regenerado post-incendio de *Pinus pinaster* Ait. (Monte «Fraguas», Guadalajara, España). *Invest Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 15:231-242.

Maestre, F.T., Cortina, J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from the semiarid steppe. *Proc Roy Soc Lond B*, 271:S331–S333.

Manacorda, M., Somlo, R., Pelliza Sbriller, A., Willems, P. 1996. Dietas de ovinos y bovinos en la región de los bosques de Ñire (*Nothofagus antarctica*) de Río Negro y Neuquén. *RIA*, 26 (1): 137-146.

Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Peri, P., Moretto, A., Cellini, J.M., Mormeneo, I., Vukasovic, R. 2007. Harvesting adaptation to Biodiversity Conservation in Sawmill Industry: Technology Innovation and Monitoring Program. *Journal of Technology Management & Innovation*, 2: 58-70.

Matlack, G. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, 66: 185-194.

Mazzarino, M.J., Bertiller, M., Schlichter, T., Gobbi, M. 1998a. Nutrien Cycling in Patagonian ecosystems. *Ecología Austral*, 8: 167-181.

Mazzarino, A., Bertiller, M.B., Sain, C., Satti, P., Coronato, F. 1998b. Soil nitrogen dynamics in northeastern Patagonia steppe under different precipitation regimes. *Plant and Soil*, 202: 125-131.

McCall, D.G., Bishop-Hurley, G.J. 2003. A pasture growth model for use in a whole-farm dairy production model. *Agricultural Systems*, 76: 1183-1205.

Mcdonald, P., Edwards, R.A., Greenhalgh, J.F.D. 1986. *Nutrición Animal*. Ed. Acribia, Zaragoza, España. 518 pp.

Mead, D.J. 2009. Biophysical interactions in silvopastoral systems: a New Zealand perspective. Pp. 3-9 en *Actas del 1º Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Melillo, J.M., Aber, J.D., Muratore, J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 6: 621-626.

Monteith, J. L., Unsworth, M. H. 1990. *Principles of environmental physics*. Edward Arnold, London, England.

Morecroft, M. D., Taylor, M. E., Oliver, H. R. 1998. Air and Soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 90: 141-156.

Moretto, A., Distel, R. 2003. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stypa gynerioides*. *Journal of Arid Environments*, 55: 503-514.

Moretto, A., Lázzari, A., Fernández, O. 2004. Calidad y cantidad de nutrientes de la hojarasca y su posterior mineralización en bosques primarios y bajo manejo con distintos sistemas de regeneración. Proyecto: *Alternativas de Manejo Sustentable para el Manejo Forestal Integral de los bosques de Patagonia*. Informe Final del Proyecto de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos (PIARFON), Tomo I, pp. 253-275.

<http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/PBVyAP/File/A3/PIARFON%20BAP/Descomposicion%20Lenga.pdf>

Moretto, A., Escobar, J., Peri, P.L., Taier, R. 2006. Producción, descomposición y mineralización en bosques de *Nothofagus antarctica* con uso silvopastoril en Tierra del Fuego. Actas XXII Reunión Argentina de Ecología (ASAE). Córdoba, 22 al 25 de Agosto de 2006 pp 270.

Mulvaney, R. L. 1996. Nitrogen Inorganic Forms. Pp. 1123-1184 in: Sparks D L (ed.). *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*. Am. Soc. Agron. Inc., Madison, Wisconsin, USA

Oliva, G., González, L., Rial, P., Livraghi, E. 2001. El ambiente en la Patagonia Austral. Cap. 2 pp 19-82. En: *Ganadería Ovina Sustentable en la Patagonia Austral*. Borrelli, P. y G. Oliva Ed. INTA Reg. Pat. Sur. 272 pp.

Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44:331-2.

Ong, C.K. 1978. The physiology of tiller death in grasses. I. The influence of tiller age, size and position. *Journal of the British Grassland Society*, 33: 197-203.

Ormaechea, S.G., Peri, P.L., Molina, R., Mayo, J.P. 2009. Situación y manejo actual del sector ganadero en establecimientos con bosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Patagonia sur. Pp 385-393 en Actas del 1º Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Osono, T., Takeda, H. 2004. Potassium, calcium and magnesium dynamics during litter decomposition in a cool temperate forest. *Journal of forest research*, 9: 23-31.

Ostertag, R., Hobbie, S. E. 1999. Early stages of root and leaf decomposition in Hawaiian forests: effects of nutrient availability. *Oecología*, 121: 564-573.

Palacios-Bianchi, P.A. 2002. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque Maulino fragmentado. Seminario de Título Biología Ambiental. 18 pp. Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Panagiotis, D., Anderson, J.M., Bottner, P., Couteaux, M-M. 2002. Temperature responses of net nitrogen mineralization and nitrification in conifer forest soil incubated under standard laboratory conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 34:691-701.

Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O. E., Golluscio, R.A. 1998. El clima de la Patagonia: patrones generales y controles sobre los procesos bióticos. *Ecología Austral*, 8:85-101.

Pelliza, A., Willems, P., Nakamatsu, V., Manero, A. 1997 Atlas dietario de herbívoros patagónicos. Prodesar-INTA-GTZ. Bariloche, Argentina.

Pérez, C.A., Hedin, L.O., Armesto, J.J. 1998. Nitrogen mineralization in two unpolluted old-growth forests of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems*, 1: 361-373.

Pérez, C.A., Carmona, M.R., Armesto, J.J. 2003. Non-symbiotic nitrogen fixation, net nitrogen mineralization and denitrification in evergreen forests of Chiloé Island, Chile: a comparison with other temperate forest. *Gayana Bot.*, 60: 25-33.

Pérez Harguindeguy, N., Blundo, C.M., Gurvich, D.E., Díaz, S., Cuevas, E. 2008. More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant and Soil*, 303: 151-159.

Peri, P. L., McNeil D. L., Moot, D. J., Varella, A. C., Lucas, R. J. 2002. Net photosynthetic rate of cocksfoot leaves under continuous and fluctuating shade conditions in the field. *Grass and Forage Science*, 57: 157-170.

Peri, P. L., Moot, D. J., McNeil D. L. 2003a. An integrated model for predicting maximum net photosynthetic rate of cocksfoot (*Dactylis glomerata*) leaves in silvopastoral systems. *Agroforestry Systems* 58: 173-183.

Peri, P.L., Moot, D.J., McNeil, D.L., Lucas, R.J. 2003b. Modelling net photosynthesis of field grown cocksfoot leaves to account for regrowth duration. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 46: 105-115.

Peri, P. 2004. Bosque Nativo en: González, L. y Rial, P. (Eds.) *Guía Geográfica Interactiva de Santa Cruz*. Ediciones INTA.

Peri P.L., Sturzenbaum M.V., Monelos, L. 2004. Sistemas silvopastoriles en Santa Cruz. Alternativas de Manejo Sustentable para el Manejo Forestal Integral de los bosques de Patagonia. Informe Final del Proyecto de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos (PIARFON), Tomo II: 617-644. Dirección de Bosques de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de Nación (SAyDS). Proyecto BIRF 4085-AR.

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

Peri, P.L. 2005. Sistemas Silvopastoriles en ñirantales. Revista de información sobre investigación y desarrollo agropecuario, Ediciones INTA. 255-259.

Peri, P.L., Moot, D.J., McNeil, D.L. 2006a. Validation of a canopy photosynthesis model for cocksfoot pastures grown under different light regimes. *Agroforestry Systems*, 67: 259-272.

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

Peri, P.L., Lucas, R.J., Moot, D.J. 2007. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. *Agroforestry Systems*, 70: 63-79.

Peri, P.L., Gargaglione, V., Martínez Pastur, G. 2008a. Above- and belowground nutrients storage and biomass accumulation in marginal *Nothofagus antarctica* forests in Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 233: 85-99.

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

Peri, P. 2009. Evaluación de Pastizales en bosques de *Nothofagus antarctica* – Método Ñirantal Sur. Pp 335-342 en Actas del 1º Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Peri, P.L., Hansen, N., Rusch, V., Tejera, L., Monelos, L., Fertig, M., Bahamonde, H., Sarasola, M. 2009. Pautas de manejo de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de *Nothofagus Antarctica* (ñire) en Patagonia. Pp 151-155 en Actas del 1º Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Peri, P.L. 2010. Sistemas Silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica*: Revisión del conocimiento actual en pat sur, Argentina. Actas I Congreso Internacional Agroforestal Patagónico, Coyhaique, Chile 27-29 de Octubre de 2010.

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

Peterson, S., Richmond, B. 1996. STELLA and STELLA Research Software: Technical Documentation. High Performance Systems Inc., Hanover.

Pinheiro, C., Chaves, M.M., Ricardo, C.P. 2001. Alterations in carbon and nitrogen metabolism induced by water deficit in the stems and leaves of *Lupinus albus* L. *Journal of Experimental Botany*, 52: 1063-1070.

Potter, B.E., Teclaw, R.M., Zasada, J.C. 2001. The impact of forest structure on near-ground temperatures during two years of contrasting temperature extremes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 106:331–336.

Prescott, C.E., Blevins, L.L., Staley, C.L. 2000. Effects of clear-cutting on decomposition rates of litter and forest floor in forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 1751-1757.

Prescott, C.E. 2005. Decomposition and mineralization of nutrients from Litter and Humus. In: *Nutrient Acquisition by Plants An Ecological Perspective*. H. BassiriRad (Ed.). Pp. 15-41.

Promis, A., Caldentey, J., Ibarra, M. 2010. Microclima en el interior de un bosque de *Nothofagus pumilio* y el efecto de una corta de regeneración. *Bosque*, 31: 129-139.

Randers, J. 1980. Guidelines for model conceptualization. In Jorgen Randers (ed.), *Elements of the System Dynamic Method*. pp. 117-137. Waltham, MA, Pegasus Communications.

Richmond, B. 1994. Systems thinking system dynamics: let's just get on with it. *System dynamics Journal*, 10 (2-3): 135-157.

Richter, L. L., Frangi, J. L. 1992. Bases ecológicas para el manejo del Bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Rev. Fac. Agron. La Plata*. 68, 35–52.

Raison, R.J., Connell, M.J., Khanna, P.K., 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral N in situ. *Soil Biology & Biochemistry*, 19: 521–530.

Robertson, G.P. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Oecologia*, 61: 99-104.

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

Romera, A.J., McCall, D.G., Lee, J.M., Agnusdei, M.G. 2009. Improving the McCall herbage growth model. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 52: 477-494.

Roxburgh, J.R., Kelly, D. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology*, 19(2): 213-217.

Ruiz-Ochoa, M.A., Meléndez, M.A., Castellanos, M.L., Polanía J.H. 2006. Aplicación de medidas repetidas a cuatro propiedades edáficas en los manglares del brazo Calancala, río Ranchería. *Revista Academia colombiana de ciencias*, 30: 233-242.

Russell, G., Jarvis, P.G., Monteith, G.L. 1989. Absorption of radiation by canopies and stand growth. Pages 21-39 *In* G. Russell, B. Marshall and P.G. Jarvis, editors. Plant canopies: their growth, form and function. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Rustad, L.E., Cronan, C.S. 1988. Element loss and retention during litter decay in a red spruce stand in Maine. *Canadian Journal Forest Research*, 18:947-953.

Santana, A. 2006. Resumen meteorológico año 2005 Estación "Jorge C. Schythe" (53°08'S; 70°53'W; 6 m.s.n.m.). *Ann. Inst. Patagonia (Chile)*, 34: 81-90.

Santana, A., Porter, C., Butorovic, N., Olave, C. 2006. Primeros antecedentes climatológicos de estaciones automáticas (AWS) en el Canal Beagle, Magallanes, Chile. *Ann. Inst. Patagonia (Chile)*, 34: 5-20.

Sarasola, M., López, D., Gaitán, J., Siffredi, G. 2008. Productividad de Sistemas Silvopastoriles en bosques de ñire en la cuenca del río Foyel. Pp 156-164 en *EcoNothofagus 2008. Segunda reunión sobre Nothofagus en la Patagonia*, Esquel, Argentina.

Satti, P., Mazzarino, M.J., Gobbi, M., Funes, F., Roselli, L., Fernández, H. 2003. Soil N dynamics in relation to leaf litter quality and soil fertility in north-western Patagonian forests. *Journal of Ecology*, 91: 173-181.

Schlesinger, W.H., Hasey, M.M. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology*, 62:762-774.

Schmidt, H., Olivares, A., Silva, C., Fuentes, J.P., Schmidt, A. 2009. Mejoramiento de la producción ganadera a través del manejo silvopastoril en los bosques de ñire en Magallanes, Chile. Pp 251-258 en *Actas del 1º Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*, 14-16 Mayo, Misiones, Argentina.

Schroth, G. 1999. A review of belowground interactions in agroforestry, focusing on mechanisms and management options. *Agroforestry Systems*, 43: 5-34.

Schroth, G., Sinclair, F. L. 2003. Soil Nutrient Availability and Acidity. *In: Trees, crops and soil fertility*. Ed. CABI Publishing pp 93-130.

Seguin, P., Mustafa, A.F., Sheaffer, C.C. 2002. Effects of soil moisture deficit on forage quality, digestibility and protein fractionation of clover. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 188: 260-266.

Sharratt, B.S., 1996. Soil temperature, water content, and barley development of level vs. ridged subarctic seedbeds. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 60: 258-263.

Seneviratne, G. 2000. Litter quality and nitrogen release in tropical agriculture: a synthesis. *Biology and fertility of soils*, 31: 384-391.

Somlo, R., Durañona, C., Ortiz, R. 1985. Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Revista Argentina de Producción animal*, (5) 9-10: 589-605.

Somlo, R.C., Bonvissuto, G.L., Schlichter, T., Laclau, P., Peri, P.L., Alloggia, M. 1997. Silvopastoral use of Argentine Patagonian Forests. *In Temperate Agroforestry System* (Ed. Gordon A.M. and Newman S.M.), pp. 237-250. Editorial CAB International, Wallingford, UK. ISBN 085-199-147-5.

Soto, J. 2004. Clima. En: *Guía Geográfica Interactiva de Santa Cruz* (Eds. González L. y Rial P.), pp. 25-28. Capítulo completo en CD. Editorial Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina. ISBN 987-521-117-6.

Sparks, D.L., 1996. *Methods of Soil Analysis, Part 3, Chemical Methods and Processes* (Editor), Am. Soc. Agron. Inc., Madison, Wisconsin, USA.

Stark, J.M., Hart, S.C. 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature*, 385: 61-64.

Stéphenne, N., Lambin, E. F. 2001. A dynamic simulation model of land-use changes in Sudano-Sahelian countries of Africa (SALU). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 85: 145-161.

Stone, B. A. 1994. Prospects for improving the nutritive value of temperate, perennial pasture grasses. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 37: 349-363.

Stone, P.J., Sorensen, I.B., Jamieson, P.D. 1999. Effect of soil temperature phenology, canopy development, biomass and yield of maize in a cool-temperature climate. *Field crops research*, 63: 169-178.

Suberkropp, K., Godshalk, G., Klug, M. 1976. Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, 57: 720-727.

Sverdrup, H.U., Haraldsson, H.V. 2001. Finding simplicity in complexity in biogeochemical modelling. En Wainwright & Mulligan (Eds) *Environmental Modelling*, John Wiley & sons, 430 pp.

Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 372pp.

Taiz, L., Zeiger, E. 2006. Mineral nutrition In: *Plant physiology*, 4th edn. Sinauer Associates Inc, Sunderland, pp 74–84.

Vanderbilt, K.L., White, C.S., Hopkins, O., Craig, J.A. 2008. Aboveground decomposition in arid environments: Results of a long-term study in central New Mexico. *Journal of arid environments*, 72:696-709.

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

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

Vogt, K.A., Grier, C.C., Vogt, D.J. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15:303-377.

Willems, P., Raffaele, E. 2001. Implicancias del efecto de las interacciones en la interpretación de experimentos factoriales en biología. *Ecología Austral*, 11: 131-138.

Wilson, J. R. 1996. Shade-stimulated growth and nitrogen uptake by pasture grasses in a subtropical environment. *Australian Journal of Agricultural Research*, 47: 1075-1093.

Xueling, Z., Qibing, W., Linghao, L., Xingguo, H. 2008. Seasonal variations in nitrogen mineralization under three land use types in a grassland landscape. *Acta Oecologica*, 34: 322-330.

Yahdjian, L., Sala, O.E. 2006. Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology*, 87: 952-962.

Yahdjian, L., Sala, O.E., Austin, A.T. 2006. Differential Controls of Water Input on Litter Decomposition and Nitrogen Dynamics in the Patagonian Steppe. *Ecosystems*, 9:128-141.

Yavitt, J.B., Fahey, T.J. 1986. Litter decay and leaching from the forest floor in *Pinus contorta* (lodgepole pine) ecosystems. *Journal of ecology*, 74: 525-545.

Yin, X., Perry, J.A., Dixon, R.K. 1989. Influence of canopy removal on oak forest floor decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 204–214.

Zak, D.R., Holmes, W.W., MacDonald, N.W., Pregitzer, K.S. 1999. Soil temperature, matric potential, and the kinetics of microbial respiration and nitrogen mineralization. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 63:575-584.

