Ecología Austral 14:xxx-xxx. Diciembre 2004
Asociación Argentina de Ecología

Descomposición del mantillo y liberación foliar neta de nutrientes de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri en El Bolsón, Río Negro

MARCELO D BARRERA ✉, JORGE L FRANGI, JUAN J FERRANDO & JUAN F GOYA

LISEA - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales – Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP

RESUMEN. Se determinó la descomposición de hojas, ramas y troncos en tres rodales maduros de *Austrocedrus chilensis.* La tasa de descomposición (*k*) foliar no mostró diferencias significativas entre rodales, siendo el promedio de 0.27 año^{-1}. La tasa de descomposición de ramas finas, gruesas y troncos fue de 0.095, 0.06 y 0.013 año^{-1}, respectivamente. La vida media fue 2.6, 7.4, 12 y 53 años, respectivamente. La concentración mineral foliar aumentó (N, Ca, Al, Fe, cenizas totales), no cambió (S, Mn) o descendió (P, K, Mg) durante el tiempo del estudio. El N no mostró liberación neta. La tasa de liberación de los otros elementos y el orden fueron: K (0.60) ≥ P (0.59) > Mg (0.40) > S (0.21) > Ca (0.10). La liberación de Ca se realizó a menor tasa que la descomposición; el Mg, el P y el K lo hicieron más rápidamente. El Fe, el Al y el Mn, inicialmente liberados, mostraron una consistente pero no significativa inmovilización. Concluimos que (1) las tasas de descomposición de detritos decrecen con su tamaño, (2) las diferencias entre rodales no influyen significativamente en la *k* foliar, (3) la liberación foliar neta difiere para cada elemento químico y algunos se apartan de modelos previos, (4) el contenido de N foliar se mantiene constante durante la descomposición, (5) la liberación es más rápida para los nutrientes más móviles, (6) el aumento de la concentración de Ca y su menor tasa de liberación respecto de la descomposición llevaría a un aumento relativo del mismo en la capa F, (7) el leve aumento de Fe y Al en el mantillo sugiere que su disponibilidad no causa una elevada traslocación e inmovilización microbiana, ni alcanza niveles tóxicos, (8) las tasas de descomposición foliar están dentro del rango de las coníferas del hemisferio norte y son similares o menores a las de *Nothofagus* spp. perennes y deciduos, respectivamente, (9) las tasas de descomposición de detritos gruesos son similares o levemente mayores a las de coníferas del hemisferio norte e inferiores a las de *Nothofagus* spp. de Tierra del Fuego.

[Palabras clave: ciprés de la cordillera, hojas, detritos finos y gruesos, troncos]

ABSTRACT. Litter decomposition and net foliar nutrient release of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri forests in El Bolsón, Río Negro: Decomposition constant of fallen leaves, thin (< 1 cm diameter) and coarse (1-5 cm) branches and stems (> 5 cm) were determined in mature stands of *Austrocedrus chilensis*. Leaves and branches were field-incubated (522 days) using litter bags while a chronosequence of stems was employed. Foliar decay rate *k* did not show significant differences among stands and the mean for the pool was 0.27 year^{-1}. The *k* constant was 0.095, 0.06 and 0.013 year^{-1} for thin, coarse branches and stems, respectively. Half-life was 2.6, 7.4, 12 and 53 years for leaves, thin and coarse branches and stems, respectively. Elemental concentration (N, Ca, Al, Fe) and total ash in decaying leaves increased, did not change (S, Mn) or decreased (P, K, Mg) during leaves decomposition assay. There was no net N-release from leaves decomposition. For other nutrients, release rate and ranking was K (0.60) ≥ P (0.59) > Mg (0.40) > S (0.21) > Ca (0.10). Calcium release rate was slower than decay, while Mg, P and K released more quickly. After initial release, Fe, Al and Mn showed

✉ LISEA - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Diagonal 113 Nº 469 – 1900. La Plata. TEL/FAX:0221-427-1442
mbarrera@ceres.agro.unlp.edu.ar

Recibido: 1 de abril de 2003; Fin de arbitraje: 30 de junio de 2003; Revisión recibida: 4 de diciembre de 2003; Aceptado: 11 de diciembre de 2003

a non-significant but consistent slight immobilization. We conclude that (1) detritus decay rates decrease with size increase, (2) differences among stands do not influence significantly foliar decay rates, (3) foliar nutrient release is different for each chemical element and some of them do not fit described models, (4) N-content seems to be constant during decomposition period, (5) release is faster for the more mobile nutrients, especially during phase I, (6) the increase in Ca and its lower release rate with respect to dry mass decay rate may cause a relative Ca-increment in the F-layer, and a somewhat similar but more marked sink could occur with microelements, (7) the slight increase of Fe and Al in leaf-litter suggests that their availability do not allow high microbial traslocation and immobilization, and do not attain toxic levels, (8) foliar decay rates were in the range of Northern Hemisphere conifers, and similar or lower than those of broad-leaved evergreen and deciduous *Nothofagus* spp., respectively, from South America, (9) coarse woody debris decay rates were similar or slightly higher than for Northern Hemisphere conifers and lower than for *Nothofagus* spp. from Tierra del Fuego.

[Keywords: coniferous, leaves, fine and coarse woody debris, stems]

Introducción

La descomposición de los detritos orgánicos es una vía importante del flujo de energía y del ciclo de la materia en los ecosistemas forestales, con consecuencias sobre la productividad primaria y secundaria (Swift et al. 1979). Este proceso enlaza, a través de la trama detritívora, a productores y heterótrofos e interviene en el desarrollo de propiedades edáficas. La descomposición es el resultado de numerosas y complejas interacciones entre las características y los organismos del suelo (Swift et al. 1979), el clima (principalmente temperatura y humedad; Seastedt et al. 1983; Anderson 1991; Coûteaux et al. 1995; Berg et al. 2000) y las características físico-químicas del material vegetal (Meentemeyer 1978; Melillo et al. 1982; Eijsackers & Zehnder 1990; Edmonds & Thomas 1995; Agren & Bosatta 1996; Aerts 1997).

Las tasas de descomposición y de liberación de nutrientes del leño fino y grueso tienen interés ecológico y silvicultural. Por un lado, son procesos asociados al suministro de nutrientes al suelo y plantas y, por ello, su conocimiento puede facilitar la comprensión de algunos aspectos del ciclo de la materia. Por el otro, permiten evaluar consecuencias del manejo forestal, en tanto sus métodos de cosecha pueden contemplar dejar, retirar o modificar las distintas fracciones orgánicas de la biomasa y necromasa, afectando de esta manera almacenajes y flujos de materia orgánica y nutrientes en el mantillo (Hyvönen et al. 2000).

Austrocedrus chilensis (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri (ciprés de la cordillera) es la conífera nativa de mayor distribución natural (unas 160000 ha) y sus bosques constituyen uno de los recursos económicos más importantes de los bosques andino-patagónicos de Argentina. La especie se distribuye dentro de un amplio rango de precipitaciones y suelos, participando de tres tipos de bosques: mixtos con coihue (*Nothofagus dombeyi*), compacto o puros y bosques secos marginales (Dezzotti & Sancholuz 1991). Los bosques productivos, en general, se manejan bajo el sistema silvícola que se aproxima al esquema de aclareos sucesivos (Smith et al. 1997). El aprovechamiento genera grandes cantidades de residuos de explotación, los cuales tradicionalmente se acumulan y queman dentro del rodal (Loguercio et al. 1999).

En este trabajo se pretende responder a los siguientes interrogantes: (1) ¿cuáles son las tasas de descomposición de diferentes compartimentos del mantillo de *Austrocedrus chilensis*?, (2) ¿difieren las tasas de descomposición entre rodales de distinta estructura pero similar calidad de sitio?, y (3) ¿difieren las tasas de descomposición y la liberación foliar neta de nutrientes? Para responderlas se determinaron las tasas de descomposición de los componentes de la necromasa del ciprés de la cordillera presentes en el mantillo. Asimismo, se obtuvieron las tasas anuales de

liberación foliar neta de macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg y S), micronutrientes (Mn, Fe) y un elemento potencialmente tóxico (Al).

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la reserva "Loma del Medio", situada en la localidad de El Bolsón (41º56'S; 71º33'O), provincia de Río Negro. La región presenta bosques de tipo compacto o puro de *Austrocedrus chilensis* (Dezzotti & Sancholuz 1991). El clima se caracteriza por una temperatura promedio anual de 9.3ºC y una precipitación promedio de 904 mm (Servicio Meteorológico Nacional 1981). La zona de vida, según Holdridge (1978), corresponde a bosque húmedo templado frío. El balance hídrico según Thornthwaite muestra exceso de agua invernal (445 mm) y una deficiencia (156 mm) durante la temporada de crecimiento (Goya et al. 1995). Los ensayos de descomposición se realizaron en tres rodales secundarios de bosque maduro con características estructurales y funcionales diferentes (Tabla 1). El terreno con exposición S-SO presenta pendientes de 10-30%. Los suelos del área corresponden al orden Udivitrands (Buamscha et al. 1998), desarrollados sobre depósitos de cenizas volcánicas holocénicas. Los suelos presentan perfiles de tipo A-AC-C, con buena profundidad efectiva, bien drenados, y presencia de alófanos o imogolita. El pH (en H_2O) promedio del horizonte A para los rodales es de 6.5 ± 0.21 (JL Frangi, datos no publ.). La recolección de material foliar y leñoso se efectuó dentro del área de reserva.

Descomposición

La descomposición de hojas y ramas se obtuvo realizando ensayos empleando la técnica de las bolsas de red (Bocock et al. 1960). Todos los ensayos se instalaron el 27 de marzo de 1995. Para el ensayo foliar se dispusieron al azar sobre el mantillo bolsas de 10x20 cm con malla de 0.5 mm de abertura, conteniendo aproximadamente 10 g de hojas seniles secadas al aire durante 24 h, de color amarillento. Las hojas fueron colectadas ese mismo mes golpeando ramas de 15 árboles pertenecientes a los tres rodales. El contenido de humedad fue calculado mediante alícuotas pesadas, secadas a estufa a 70ºC hasta peso constante y vueltas a pesar; así se obtuvo un coeficiente para estimar el peso seco del material seco al aire. Se retiraron cinco bolsas elegidas al azar de cada rodal a distintos intervalos en 10 oportunidades, durante el tiempo total del ensayo (522 días; marzo de 1995 a agosto de 1996). Estas muestras fueron secadas a 70ºC hasta peso constante para obtener el peso seco remanente al final de cada intervalo de tiempo. En el caso de las ramas finas (< 1 cm de diámetro), en cada rodal se colocaron bolsas de malla de 0.5 cm de abertura conteniendo 30 g de material seco al aire, obtenidas de ramas recientemente caídas. Se emplearon procedimientos simila-

Tabla 1. Características estructurales y funcionales de los tres rodales de *Austrocedrus chilensis* en los que se realizó el ensayo de descomposición en El Bolsón, Río Negro (fuente: Ferrando et al. 2001).

Table 1. Structural and functional characteristics of the three *Austrocedrus chilensis* stands with decay assays in El Bolsón, Río Negro (source: Ferrando et al. 2001).

Característica	Rodal 1	Rodal 2	Rodal 3
Densidad (ind/ha)	1533	863	467
Area basal (m^2/ha)	41.0	47.0	44.1
Altura (m)	18.2	22.9	27.5
Edad (años)	69	99	78
Índice de area foliar	9.4	11.2	10.5
Biomasa aérea total (mg/ha)	156.8	198.7	199.7
Caída foliar ($mg.ha^{-1}.año^{-1}$)	3.1	2.8	4.0
Productividad aérea neta ($mg.ha^{-1}.año^{-1}$)	7.2	5.9	6.8

res al de las hojas para obtener el peso seco. En siete oportunidades se recogieron tres bolsas, en cada rodal, comprendiendo un período de 360 días (marzo 1995 a marzo 1996). Para el ensayo de las ramas gruesas (1-5 cm de diámetro), aproximadamente 75 g de ramas recién caídas secas al aire se dispusieron en bolsas de 0.5 cm de malla. Se usaron los mismos procedimientos anteriores para calcular el peso seco. Trimestralmente y en cuatro oportunidades se recuperaron tres bolsas con ramas, en cada rodal, comprendiendo un período de 360 días (marzo 1995 a marzo 1996).

La descomposición de troncos (> 5 cm) fue calculada a partir de datos obtenidos mediante un método de cronosecuencia (Harmon et al. 1986). Se seleccionaron 21 troncos caídos de árboles talados y abandonados en el campo en el área que comprendía los tres rodales, los que abarcaron un rango de 7.3-32.3 cm de diámetro. Se tomaron dos muestras de cada uno de ellos. La primera fue una sección circular en la cual se midieron, al menos, los últimos 25 anillos de crecimiento, verificándose además el año de formación del último anillo de crecimiento mediante el empleo de técnicas dendrocronológicas a través de una serie maestra obtenida para el lugar (Goya et al. 1998) con el programa COFECHA (Holmes 1983). Se hizo el supuesto de que a partir de ese momento el tronco comenzó a descomponerse. La segunda muestra constó de secciones de tronco de 30-180 cm de largo (dependiendo de la forma y homogeneidad del material), a cada una de las cuales se le estimó el volumen mediante la metodología propuesta por Smallian (Husch et al. 1982). A partir del volumen se calculó el peso original correspondiente al año en que fue cortado el árbol, utilizando la densidad básica de la especie (0.495 g/dm^3; Tortorelli 1956). El peso final se obtuvo pesando en fresco las secciones de troncos y extrayéndoles alícuotas que fueron pesadas frescas y secadas en estufa a 70ºC hasta peso constante para estimar el peso seco final.

Concentración y masa de elementos en las hojas

El material foliar ensayado y recuperado de las cinco bolsas colectadas de cada rodal para cada fecha fue mezclado y molido en un molino Wiley con una malla 20, y analizado químicamente. La concentración de C, N, y S se determinó con un analizador LECO-CNS, basado en la técnica Dumas de combustión seca. La concentración de P, K, Ca, Mg, Mn, Fe y Al se determinó mediante un Beckman Spectra Span V por espectroscopia de emisión de plasma, previa digestión ácida (NO_3H_2 conc. + 30% H_2O_2). Cada 10 muestras se corrió un replicado. Asimismo, se corrieron muestras estándar certificadas del US National Bureau of Standards cada 30 muestras, para obtener factores de corrección de la concentración de nutrientes. Las cenizas fueron determinadas como residuos de ignición a 500ºC (Wilde et al. 1979). El contenido foliar de cada elemento en cada rodal y fecha de muestreo fue obtenido multiplicando la concentración del elemento químico por el peso de la materia seca remanente.

Tasas de descomposición y liberación neta de nutrientes

Los pesos de materia seca remanentes de cada compartimento de detrito al final de los distintos intervalos, expresados como porcentajes a lo largo del tiempo, fueron ajustados a un modelo exponencial simple mediante el cual se obtuvo el valor de la tasa de descomposición k (Olson 1963), la vida media de cada compartimento ($0.693/k$) y el tiempo de residencia ($1/k$). De igual manera se calculó la tasa de liberación neta de nutrientes, la vida media y el tiempo de residencia para las hojas. Considerando el mismo modelo y teniendo en cuenta que para el leño grueso se disponía de dos pesos (un valor inicial y otro final), se obtuvo k a través de la fórmula:

$$\ln (x_t/x_0) = - kt$$

donde x_t y x_0 son el peso seco remanente al tiempo t y al tiempo 0, respectivamente.

El cálculo de k mediante regresión también se aplicó a los elementos químicos con el objeto de conocer qué nutrientes se ajustaban significativamente al modelo exponencial simple, con qué signo, y para comparar las tasas de liberación neta (liberación o inmovilización de nutrientes) con las tasas de descom-

posición. La comparación de los valores de *k* entre rodales se realizó mediante un Análisis de Covarianza (usando el tiempo como covariable). Para evaluar la significación de las ecuaciones de regresión se utilizó la prueba de *F* para r^2 (Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Descomposición

El ajuste de los modelos a la descomposición foliar observada en cada rodal fue significativo (Tabla 2). La tasa de descomposición foliar varió entre 0.26-0.29 año^{-1} (Tabla 3). Debido a que no hubo diferencias significativas entre los tres rodales (F = 1.17, P > 0.05), se hizo una estimación agrupando los datos de los tres. La tasa de descomposición foliar fue de 0.27 año^{-1} con una vida media de 2.6 años. Este valor de *k* es intermedio entre los de algunas coníferas del hemisferio norte como *Tsuga heterophylla* y *Abies amabilis* (0.20-0.22 año^{-1}; Edmonds & Thomas 1995) y *Pinus sylvestris* (0.22 año^{-1}; Hyvönen et al. 2000), y las aciculifolias de tasas más elevadas (0.30-0.36 año^{-1}; O'Connell & Sankaran 1997; Hyvönen et al. 2000). Comparando con especies de la región de los bosques subantárticos, este valor es similar a los de la especie perennifolia *Nothofagus dombeyi* (0.23–0.31 año^{-1}; Godeas 1988), pero inferior a las tasas de la especie caducifolia *Nothofagus pumilio* en el norte de la Patagonia (0.47-0.79 año^{-1}; Godeas et al. 1985) y en Tierra del Fuego (0.56 año^{-1}; Richter & Frangi 1992).

Tabla 2. Parámetros de las ecuaciones de regresión ($y = a^{-kx}$) para los valores de descomposición foliar de los tres rodales de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro. *y*: peso seco remanente (%), *x*: tiempo (días). Todos los parámetros fueron significativos (P < 0.01).

Table 2. Parameters of regression equations ($y = a^{-kx}$) for the values of foliar decomposition in the three *Austrocedrus chilensis* stands in El Bolsón, Río Negro. *y* = remnant dry weight (%), *x*: time (days). All parameters were significant (P < 0.01).

	a	*k*	r^2	*n*
Rodal 1	91.99	-0.0008	0.92	10
Rodal 2	92.51	-0.0007	0.91	10
Rodal 3	90.57	-0.0007	0.88	10
Total	91.69	-0.0007	0.90	30

Las ramas finas presentaron una tasa promedio de descomposición de 0.09 año^{-1} (Tabla 3), sin diferencias significativas entre rodales (F = 0.905, P > 0.05), con una vida media de 7.4 años. Las ramas gruesas tuvieron una tasa promedio de descomposición de 0.06 año^{-1} y una vida media de 11.9 años (Tabla 3).

El valor de *k* para los troncos fue de 0.013 año^{-1}, con una vida media de 53 años (Tabla 3). El tiempo de residencia o recambio casi se triplicó entre las hojas y las ramas finas, y fue siete veces más grande entre las ramas finas y los troncos (Tabla 3). Las tasas de descomposición de las fracciones leñosas fueron similares o levemente mayores comparadas con las observadas en especies de bosques templados de coníferas de América del Norte tales como *Tsuga heterophylla*, *Picea sitchensis* y *Abies balsamea* (Tabla 4). Las tasas de descomposición de los materiales leñosos de distinto diámetro fueron, en general, menores a las de ramas y tallos de diámetros comparables del género *Nothofagus* en Tierra del Fuego (Frangi et al. 1997).

Concentración de nutrientes en las hojas en descomposición

La concentración de N de las hojas senescentes al inicio del ensayo fue baja (6.1-6.7 mg/g) y se incrementó durante los primeros 260 días, para luego mantenerse constante y culminar en 8.5 mg/g a los 522 días (Figura 1). La concentración de C fue de aproximadamente 530 mg/g durante el ensayo. La relación C:N descendió durante el período de incubación como consecuencia del incremento de la concentración de N. El cociente C:N observado al principio de la descomposición fue de 79-87, en tanto que al final el promedio fue de 63. La concentración de N observada en las hojas senescentes fue mayor al rango de 4.8–5.4 mg/g reportado por Mazzarino et al. (1998). No obstante, las hojas senescentes mostraron una capacidad de reabsorción completa del N, puesto que la concentración al inicio fue menor a 7 mg/g, límite superior de aquella (Killingbeck 1996). La elevada capacidad de

reabsorción ocurre en estos ecosistemas en que el potencial de mineralización de N del suelo es muy bajo (15–80 mg/kg; Buamscha et al. 1998), tal como es de esperar para elevados cocientes C:N (Vitousek et al. 1982; Adams & Attiwill 1986).

La concentración de Ca y de cenizas aumentó con el transcurso del tiempo de descomposición. La concentración de Ca al inicio del ensayo fue de 21.8 mg/g y al final de 27.3 mg/g, mientras que la concentración de cenizas fue de 7.5 y 9.2% al inicio y al final, respectivamente. Lo mismo ocurrió con la concentración de Fe (0.26 y 0.51 mg/g) y la concentración de Al (0.28 y 0.59 mg/g), con una mayor variabilidad en la concentración hacia el final del ensayo. La concentración de Mn (0.044-0.054 mg/g) y S (aproximadamente 0.8 mg/g) no mostraron tendencias significativas de cambio.

La concentración de K, Mg y P descendió hacia los 120-180 días, para luego mantenerse en valores relativamente constantes (Figura 1). La concentración de K fue de 4.45 mg/g al inicio y de 2.58 mg/g al final del ensayo, mientras que la de Mg fue de 1.54 y 1.16 mg/g, respectivamente. Las hojas senescentes al principio del ensayo poseyeron concentraciones de P del orden de 1.2 mg/g, valor que indica una baja capacidad de reabsorción, superando el valor de 0.4 mg/g establecido como límite superior por Killingbeck (1996). Hacia el final del ensayo la concentración fue de 0.67 mg/g. La concentración de P en las hojas senescentes colectadas para este estudio (hojas amarillas) podría estar enmascarando un mayor grado de capacidad respecto de hojas en un estado más avanzado de senescencia y de mayor permanencia sobre las plantas, sometidas de esta forma a una mayor lixiviación. Hojas marrones de colección más tardía, que estarían representando esta última situación, tienen concentraciones de 0.6 mg/g en otros bosques de la región (Diehl et al. 2003).

En general, los mayores cambios en las concentraciones de nutrientes ocurrieron en los primeros 120-180 días, sugiriendo que este período corresponde a la fase I de la descomposición (Aber et al. 1990), con cambios rápidos en las concentraciones de los elementos de la materia orgánica que se está descomponiendo.

Tabla 3. Tasa de descomposición y liberación foliar neta de nutrientes (k), vida media ($0.693/k$) y tiempo de recambio ($1/k$) de detritos finos y gruesos en los tres rodales estudiados de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro. Se muestran los valores promedio (± EE) obtenidos para los tres rodales.

Table 3. Decay and net foliar release rate (k), half-life ($0.693/k$) and turnover time ($1/k$) for fine and coarse detritus in the three studied *Austrocedrus chilensis* stands in El Bolsón, Río Negro. Mean (± SE) for the three stands are shown.

Compartimento	k (año^{-1})	$0.693/k$ (año)	$1/k$ (año)
Descomposición			
Hojas: materia seca	0.27 ± 0.01	2.6 ± 0.1	3.7 ± 0.2
Hojas: C	0.27 ± 0.01	2.6 ± 0.1	3.7 ± 0.1
Ramas finas	0.09 ± 0.01	7.4 ± 0.7	10.7 ± 1.0
Ramas gruesas	0.06 ± 0.01	11.9 ± 1.6	17.1 ± 1.3
Troncos	0.013	53.3	76.9
Liberación foliar			
P	0.59 ± 0.05	1.2 ± 0.1	1.7 ± 0.1
K	0.60 ± 0.04	1.2 ± 0.1	1.7 ± 0.1
Ca	0.10 ± 0.02	7.2 ± 1.2	10.4 ± 1.8
Mg	0.41 ± 0.06	1.7 ± 0.2	2.4 ± 0.3
S	0.22 ± 0.05	3.4 ± 1.0	4.9 ± 1.4

Liberación del mantillo foliar

No se observaron ajustes significativos ($P > 0.05$) al modelo exponencial simple para el contenido foliar remanente de N, Mn, Fe y Al (Figura 2). El contenido de N foliar mostró una tendencia a mantenerse constante durante el período analizado y no se pudieron cuantificar los procesos de pequeña escala temporal de la liberación e inmovilización (Figura 2). Atendiendo a la tasa de descomposición (C), el proceso dominante a lo largo del estudio es el de la inmovilización de N, lo cual resulta en el descenso de la relación C:N. Para el N la pendiente entre observaciones consecutivas mostró una alta correlación entre los tres rodales.

La liberación neta de elementos desde las hojas en descomposición dio como resultado que el P y K mostraran los valores más altos y similares de *k* de todos los nutrientes (Tabla 3). Esta rápida liberación de P y K implica que sus tiempos de residencia en la hojarasca se reducen a menos de la mitad con respecto a la materia seca (Tabla 3). Algunos autores

Tabla 4. Tasa de descomposición (*k*) y vida media (0.693/*k*) de ramas y troncos de especies de bosques templados de coníferas de América del Norte y del Sur.

Table 4. Decay rate (*k*), and half-life (0.693/*k*) of branches and stems for species from temperate conifer forests from North and South America.

Especie	Diámetro (cm)	k(año^{-1})	0.693/k(año)	Fuente
Abies amabilis	6-10	0.030	23	Edmonds (1987)
Abies balsamea	15	0.011	63	Lambert et al. (1980)
	10-15	0.029	24	Foster & Lang (1982)
Picea abies	1	0.073	9	Hyvönen et al. (2000)
	3-4	0.040	17	Hyvönen et al. (2000)
Picea glauca	5-22	0.071	10	Alban & Pastor (1993)
Picea rubens	> 10	0.033	21	Foster & Lang (1982)
Picea sitchensis	> 15	0.011	63	Graham & Cromack (1982)
Pinus banksiana	10-18	0.042	16	Alban & Pastor (1993)
Pinus resinosa	6-22	0.055	13	Alban & Pastor (1993)
Pinus taeda	> 2.5	0.274	35	Harris (1976)
Pinus sylvestris	1	0.090	8	Hyvönen et al. (2000)
	3-4	0.040	17	Hyvönen et al. (2000)
Pseudotsuga menziesii	50-113	0.006-0.007	98	Means et al. (1985, 1992)
		0.0053	131	Graham (1982), citado en Means et al. (1985)
	6-10	0.060	22	Edmonds (1987)
Tsuga canadensis	25-35	0.021	33	Tyrrell & Crow (1994)
Tsuga heterophylla	< 25	0.012	57	Graham (1982), citado en Harmon et al. (1986)
	> 25	0.024	29	Harmon et al. (1986)
	> 25	0.008	88	Grier (1978), citado en Harmon et al. (1986)
	> 15	0.010	69	Graham & Cromack (1982)
	6-10	0.080	29	Edmonds (1987)
Austrocedrus chilensis	1-5	0.060	12	Este estudio
	> 7.3	0.013	53	Este estudio

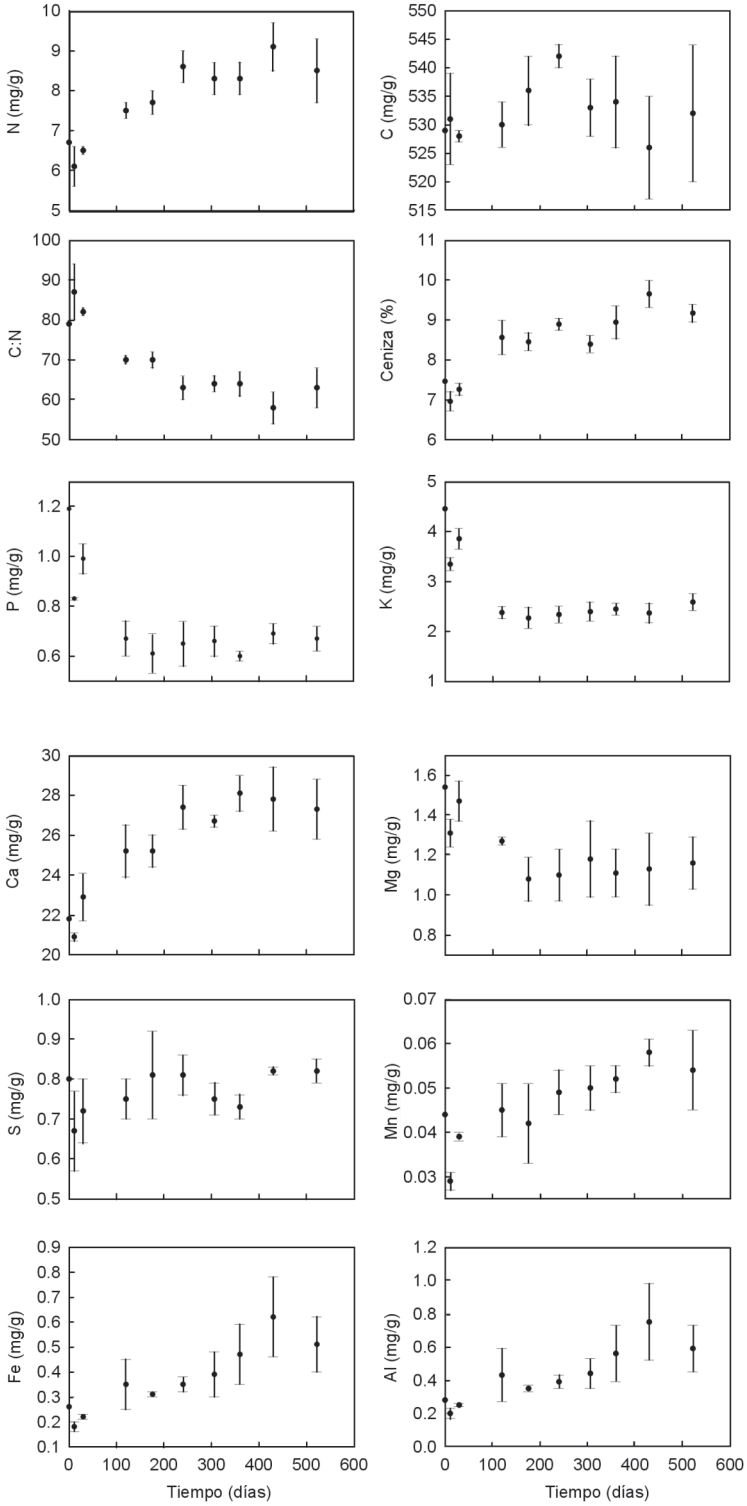

Figura 1. Concentración de elementos, relación C:N y cenizas en hojas senescentes de *Austrocedrus chilensis* durante el período de descomposición en los tres rodales estudiados en El Bolsón, Río Negro. Se muestran los valores promedio (± EE) obtenidos para los tres rodales.

Figure 1. Elemental concentration, C:N ratio, and ash in senesced leaves of *Austrocedrus chilensis* during the decomposition period in the three studied stands in El Bolsón, Río Negro. Mean (± SE) for the three stands are shown.

concluyen que la pérdida de K y P está asociada con la pérdida de materia seca a través de la descomposición (Lousier & Parkinson 1978). En este estudio se encontró una buena correlación entre la pérdida de materia seca y la pérdida de K (r = 0.931, P < 0.01), de P (r = 0.930, P < 0.01) y, además, de Ca (r = 0.755, P < 0.01). No obstante, otros estudios muestran que el P presenta un comportamiento variable que va desde elevadas

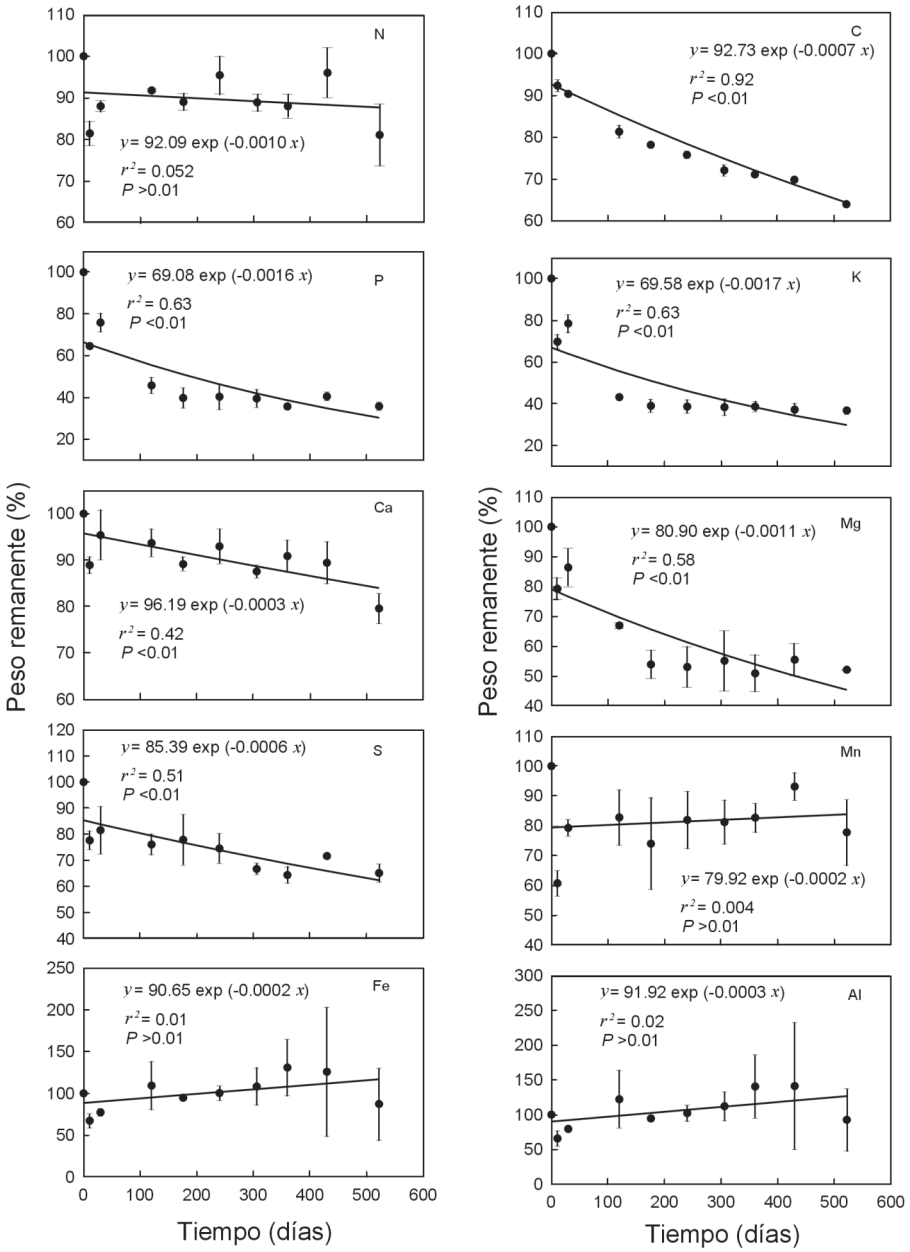

Figura 2. Peso remanente de los elementos durante el período de descomposición foliar en los tres rodales estudiados en El Bolsón, Río Negro. Se muestran los valores promedio (± EE) obtenidos para los tres rodales.

Figure 2. Elemental remnant weight during the foliar decomposition period in the three studied stands in El Bolsón, Río Negro. Mean (± SE) for the three stands are shown.

de tasas de liberación hasta la inmovilización (Lousier & Parkinson 1978; Schlesinger & Hasey 1981).

Es destacable la escasa liberación de Ca, que resulta inferior a la mitad de la velocidad de descomposición de la materia seca, dando lugar a un tiempo de residencia de Ca que es el triple del de peso seco foliar (Tabla 3). Schlesinger & Hasey (1981) no detectaron cambios significativos en la liberación de Ca durante el proceso de descomposición. El S mostró valores de *k* cercanos al de la materia orgánica (0.15-0.27 año^{-1}).

Con respecto a los microelementos, no se observaron valores significativos de liberación neta. El Mn no mostró una tasa de cambio significativa a través del tiempo, lo que indica que durante la descomposición el proceso que prevalece es la inmovilización (Figura 2). Esto se evidencia por la tendencia a incrementar su concentración en los detritos, en especial hacia el final de los ensayos. Las únicas tasas significativas, para Al y Fe ($P > 0.01$), indican una tendencia a la inmovilización de estos elementos químicos en los detritos foliares, tan alta como la de liberación de los macronutrientes más móviles. Esto resulta en el aumento observado de la concentración de estos elementos a lo largo del tiempo de incubación.

En síntesis, el orden de movilidad de los elementos químicos en el mantillo foliar observado en *Austrocedrus chilensis* fue K ≥ P > Mg > S > Ca > N, Fe, Al, Mn. Esta secuencia es diferente para distintos tipos de bosques, al menos en parte debido al comportamiento variable observado en algunos nutrientes. No obstante, la mayoría de las secuencias reportadas en la literatura muestran que el K es habitualmente el nutriente más móvil y que el Fe se encuentra entre los menos móviles (Lousier & Parkinson 1978).

Baker & Attiwill (1985) agruparon a seis nutrientes en tres grupos basados en sus tasas de pérdida durante la descomposición foliar de *Eucalyptus obliqua* y *Pinus radiata*. El grupo I está conformado por aquellos elementos que son retenidos, relativos a la tasa de pérdida de la materia orgánica, y cuyas concentraciones son mayores con el tiempo (N y P). El grupo II está caracterizado por elementos con tasas de pérdidas rápidas iniciales seguidas de cambios relativamente bajos o no correlacionadas significativamente con la pérdida de materia orgánica (K y Na). El grupo III está caracterizado por nutrientes con pérdidas asociadas en forma relativamente estrecha con las pérdidas de materia orgánica (Ca y Mg). Como se ha mencionado, la movilidad de los nutrientes durante la descomposición puede variar entre especies y bosques; en consecuencia, su ubicación dentro de los grupos de Baker & Attiwill (1985) puede ser distinta. Sin embargo, dichos grupos representan categorías de comportamiento de los elementos químicos y se considera de interés ubicar a los mismos para cada especie, en este caso para *Austrocedrus chilensis*.

El N incrementó su concentración y mostró fluctuaciones del peso remanente, indicando pérdida e inmovilización neta temporarias. Sin embargo, en el total del intervalo no se observó un cambio significativo en el contenido de N y la retención no implicó un ingreso neto externo al material ensayado. Este elemento se comportó como los del primer grupo de acuerdo a la clasificación de Baker & Attiwill (1985). Las bajas concentraciones de N en las hojas senescentes (alta capacidad de reabsorción según Killingbeck 1996) y sus altas relaciones C:N favorecerían el comportamiento microbiano de inmovilización. En cambio, para el P foliar la tendencia en el mantillo fue de una pérdida neta relativamente rápida durante los primeros 4-6 meses. En este aspecto, el P tuvo un comportamiento similar al del K (grupo II). Ambos elementos mostraron una tasa de pérdida mayor que la del C y alcanzaron una concentración final más baja que la inicial. En las hojas, el Mg se comportó de forma intermedia entre el grupo II y III, en tanto el S y el Ca, este último con una notoria baja tasa de liberación, se ubicaron en el Grupo III (Figura 2).

El Mn, el Fe y el Al mostraron una tendencia significativa ($P < 0.01$) a aumentar su concentración en el mantillo, si bien el contenido de los mismos no presentó cambios significativos a través del tiempo. A diferencia de lo observado en este estudio, el Fe y el Al mostraron una tendencia significativa a aumentar su concentración y contenido en hojas en des-

composición de *Nothofagus* spp. en Tierra del Fuego (JL Frangi, datos no publ.) y de *Eucalyptus grandis* en Entre Ríos (JF Goya, datos no publ.), ambos en suelos más ácidos.

El incremento de Fe y Al en la hojarasca en descomposición, como sumidero de estos elementos, ha sido reportado por Rustad & Cronan (1988). Las posibles causas de este incremento se han atribuido, por un lado, al aumento de la humedad del suelo durante el invierno y la primavera que favorecería el aporte al mantillo la forma ferrosa soluble del Fe y del Al en condiciones de suelo húmedo y ácido (Gosz et al. 1973, Rustad & Cronan 1988), o, por el otro, a que sean provistos por el agua de trascolación (Rustad & Cronan 1988). El patrón de cambio poco marcado de Fe y Al observado en *Austrocedrus chilensis* sería explicado por las condiciones débilmente ácidas del suelo superficial, poco favorable a una gran abundancia de Fe y Al disponibles. Esto no permite colocar con certeza a estos elementos en ninguno de los tres grupos anteriores. Tal vez pertenezcan a un Grupo IV de elementos caracterizados por aumentar su concentración y masa a lo largo de la descomposición por causas abióticas, que se expresaría en mayor medida bajo condiciones de suelo ácido.

CONCLUSIONES

Las tasas de descomposición mostraron una relación directa con el tamaño del material en descomposición y, consecuentemente, la velocidad de reposición de nutrientes al suelo será mayor en los compartimentos de menor tamaño. La ausencia de diferencias significativas en las tasas de descomposición del material foliar homogéneo muestra que las diferencias ambientales (microclimáticas y edáficas) y estructurales entre rodales maduros de distinta estructura no influyen significativamente en dichas tasas. El proceso de liberación neta de nutrientes mostró ser más variable que el de descomposición de la materia orgánica.

Los agrupamientos de nutrientes en función de su comportamiento durante la descomposición del mantillo foliar no resultaron totalmente acordes al modelo de Baker & Attiwill (1985). El comportamiento de los nutrientes de acuerdo a los grupos propuestos por estos autores sugiere que la pertenencia a un grupo tiene que ver, además de con la movilidad propia de cada elemento, con su disponibilidad relativa y, en consecuencia, con el comportamiento del ecosistema en cuanto a su liberación o inmovilización en la hojarasca.

La retención del N en las hojas en descomposición debido a la falta de liberación neta aparente se asocia con su baja concentración en las hojas senescentes, con una elevada relación C:N y con la presencia de hojas longevas. La alta capacidad de reabsorción de N foliar muestra también una alta conservación del nutriente en la planta. El N ha sido considerado como el nutriente más limitante del crecimiento para los bosques de suelos jóvenes y de altas latitudes (Tamm 1990; Aber et al. 1995; Vitousek & Farrington 1997; Mazzarino et al. 1998). En caso de perturbación, estas condiciones podrían causar una alta resistencia a las pérdidas de N, pero asimismo representan una baja disponibilidad de N para el nuevo crecimiento (Mazzarino et al. 1998). El P no parece ser limitante atendiendo a la rápida liberación del mismo durante la descomposición, la cual resulta similar a la del muy móvil K y a la capacidad incompleta de reabsorción en las hojas; más aún, la rápida liberación desde la hojarasca puede constituir una fracción significativa del P en suelos arenosos volcánicos (Buamscha et al. 1998). El aumento del Ca y su menor tasa de liberación respecto de la descomposición de materia seca puede llevar a un aumento de la concentración de Ca en la capa F del mantillo. El comportamiento de los microelementos Fe y Al durante la descomposición estaría relacionado con el pH superior a 6 que reduce su disponibilidad en el suelo y, por ende, a un aumento del riesgo tóxico. La tendencia a la inmovilización de Mn sugiere un comportamiento conservador de este micronutriente.

Las tasas de descomposición foliar encontradas están dentro del rango de las de coníferas del hemisferio norte y fueron similares o menores a las de especies del género *Nothofagus*, tanto perennes (*Nothofagus dombeyi*) como caducifolias (*Nothofagus pumilio*) de

América del Sur (Godeas et al. 1985; Godeas 1988; Richter & Frangi 1992). Las tasas de descomposición de detritos gruesos fueron similares o levemente mayores a las de coníferas del hemisferio norte e inferiores a *Nothofagus* spp. en Tierra del Fuego (Frangi et al. 1997).

Agradecimientos

Agradecemos a M. J. Mazzarino por sus comentarios sobre una versión preliminar de este artículo. Este trabajo fue realizado con el apoyo económico de la International Foundation for Science (D/3035-1, Suecia), del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y de la Universidad Nacional de La Plata, y en el marco del acuerdo cooperativo con el Instituto Internacional de Dasonomía Tropical (IITF) del USDA-Forest Service, Puerto Rico.

Bibliografía

Aber, JD; J Melillo & C McClaugherty. 1990. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Can. J. Bot.* **68**:2202-2208.

Aber, JD; A Magill; SG Mcnulty; RD Boone; KJ Nadelhoffer et al. 1995. Forest biogeochemistry and primary production altered by nitrogen saturation. *Water Air Soil Poll.* **85**:1665-1670.

Adams, MA & PM Attiwill. 1986. Nutrient cycling and nitrogen mineralization in eucalypt forests of south-east Australia. *Plant Soil* **92**:341-362.

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

Agren, GI & E Bosatta. 1996. Quality: a bridge between theory and experiment in soil organic matter studies. *Oikos* **76**:522-528.

Alban, DH & J Pastor. 1993. Decomposition of aspen, spruce and pine boles on two sites in Minnesota. *Can. J. Forest Res.* **23**:1744-1749.

Anderson, JM. 1991. The effects of climate change on decomposition processes in grasslands and coniferous forests. *Ecol. Appl.* **1**:326-347.

Baker, TG & PM Attiwill. 1985. Loss of organic matter and elements from decomposing litter of *Eucalyptus oblicua* L'Hérit. and *Pinus radiata* D. Don. *Aust. Forest Res.* **15**:309-319.

Berg, B; M Johansson & V Meentemeyer. 2000. Litter decomposition in a transect of Norway spruce forests: substrate quality and climate control. *Can. J. Forest Res.* **30**:1136-1147.

Bocock, KL; O Gilbert; CK Capstick; DC Twinn; JS Waid et al. 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. I. Losses in dry weight of oak an ash leaf litter. *J. Soil Sci.* **11**:1-9.

Buamscha, G; M Gobbi; MJ Mazzarino & F Laos. 1998. Indicators of nitrogen conservation in *Austrocedrus chilensis* forests along a moisture gradient in Argentina. *Forest Ecol. Manag.* **112**:253-261.

Coûteaux, M; P Bottner & B Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.* **10**:63-66.

Dezzotti, A & L Sancholuz. 1991. Los bosques de *Austrocedrus chilen-sis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bos-ques* **12**:43-47.

Diehl, P; MJ Mazzarino, F Funes; S Fontela; M Gobbi et al. 2003. Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *J. Veg. Sci.* **14**:63-70.

Edmonds, RL. 1987. Decomposition rates and nutrient dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, USA. *Can. J. Forest Res.* **17**:499-509.

Edmonds, RL & TB Thomas. 1995. Decomposition and nutrient release from green needles of western hemlock and Pacific silver fir in an old-growth temperate rain forest, Olympic National Park, Washington, USA. *Can. J. Forest Res.* **25**:1049-1057.

Eijsackers, H & AJB Zehnder. 1990. Litter decomposition: a Russian matriochka doll. *Biogeochemistry* **11**:153-174.

Ferrando, JJ; JF Goya; MD Barrera; PF Yapura & JL Frangi. 2001. Biomasa y productividad aérea de bosques de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en la provincia de Río Negro. *Rev. Fac. Agron., La Plata* **104**:85-95.

Foster, FR & GE Lang. 1982. Decomposition of red spruce and balsam fir boles in the White Mountains of New Hampshire. *Can. J. Forest Res.* **12**:617-626.

Frangi, JL; LL Richter; MD Barrera & M Aloggia. 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Can. J. Forest Res.* **27**:1095-1102.

Godeas, A. 1988. Procesos de descomposición en bosques de *Nothofagus* de la Argentina. *Monografías Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **4**:49-54.

GODEAS, AM; AM ARAMBARRI; IJ GAMUNDI & HA SPINEDI. 1985. Descomposición de la hojarasca en el bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*). *Ciencia del Suelo* **3**:68-77.

GOYA, JF; J FERRANDO; D BOCOS & P YAPURA. 1995. Estructura y desarrollo de un rodal coetáneo de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro, Argentina. *Rev. Fac. Agron., La Plata* **71**:165-171.

GOYA, JF; PF YAPURA; JJ FERRANDO; MD BARRERA & MA ARTURI. 1998. Crecimiento individual y de rodales de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro, Argentina. *Rev. Fac. Agron., La Plata* **103**:149-155.

GOSZ, JR; GE LIKENS & FH BORMANN. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Ecol. Monogr*. **43**:173-191.

GRAHAM, RL. 1982. *Biomass dynamics of dead Douglas-fir and western hemlock boles in mid-elevation forests of the Cascade range.* PhD dissertation, Oregon State University, Corvallis.

GRAHAM, RL & K CROMACK. 1982. Mass, nutrient content and decay rate of dead boles in rain forests of Olympic National Park. *Can. J. Forest Res.* **12**:511-521.

GRIER, CC. 1978. A *Tsuga heterophylla-Picea sitchensis* ecosystem of coastal Oregon: decomposition and nutrient balances of fallen logs. *Can. J. Forest Res.* **8**:198-206.

HARMON, ME; JF FRANKLIN; FJ SWANSON; P SOLLINS; SV GREGORY ET AL. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* **15**:133 302.

HARRIS, WF. 1976. Nutrient release from decaying wood. Pp. 169-170 en: SI Auerbach; DE Reichle & EG Struxness (eds). *Environmental Sciences Division annual progress report.* Oak Ridge National Lab. Oak Ridge.

HOLDRIDGE, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Costa Rica IICA. San José.

HOLMES, RL. 1983. Computerassisted quality control in treering dating and measurement. *Tree Ring Bull*. **43**:6975.

HUSCH, B; C MILLER & T BEERS. 1982. *Forest mensuration.* John Wiley & Sons. New York.

HYVÖNEN, R; BA OLSSON; H LUNDKVIST & H STAAF. 2000. Decomposition and nutrient release from *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus sylvestris* L. logging residues. *Forest Ecol. Manag*. **126**:97-112.

KILLINGBECK, KT. 1996. Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* **77**:1716-1727.

LAMBERT, RC; GE LANG & WA REINERS. 1980. Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. *Ecology* **61**:1460-1473.

LOGUERCIO, GA; P BURSCHEL & MA REY. 1999. *El bosque de ciprés de la cordillera: su conservación y uso*. CIEFAP. Esquel.

LOUSIER, JD & D PARKINSON. 1978. Chemical element dynamics in decomposing leaf litter. *Can. J. Bot.* **56**:2795-2812.

MAZZARINO, MJ; M BERTILLER; T SCHLICHTER & M GOBBI. 1998. Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecología Austral* **8**:167-181.

MEANS, JE; K CROMACK & PC MACMILLAN. 1985. Comparison of decomposition models using wood density of Douglas-fir logs. *Can. J. Forest Res.* **15**:1092-1098.

MEANS, JE; PC MACMILLAN & K CROMACK. 1992. Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, U.S.A. *Can. J. Forest Res.* **22**:1536-1546.

MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control over litter decomposition rates. *Ecology* **59**:465-472.

MELILLO, JM; JD ABER & JF MURATURE. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63**:571-584.

O'CONNELL, AM & KV SANKARAN. 1997. Organic matter accretion, decomposition and mineralisation. Pp. 443-473 en: EKS Nambiar & AG Brown (eds). *Management of soil, nutrient and water in tropical plantation forests*. ACIAR, Canberra.

OLSON, JS. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**:322331.

RICHTER, LL & JL FRANGI. 1992. Bases ecológicas para el manejo del bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Rev. Fac. Agron., La Plata* **68**:35-52.

RUSTAD, LE & CS CRONAN. 1988. Element loss and retention during litter decay in a red spruce stand in Maine. *Can. J. Forest Res.* **18**:947-953.

SCHLESINGER, WH & MM HASEY. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* **62**:762-774.

SEASTEDT, TR; DA CROSSLEY; V MEENTEMEYER & JB WAIDE. 1983. A two-year study of leaf litter decomposition as related to microclimatic factors and microarthropod abundance in the southern Appalachians. *Holarctic Ecol.* **6**:11-16.

SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 1981. *Estadísticas climatológicas 1971-1980*. Serie B. N°35. Servicio Meteorológico Nacional. Buenos Aires.

SMITH, DM; BC LARSON; MJ KELTY & PMS ASHTON. 1997. *The practice of silviculture: applied Ecology*. 9na edn. John Wiley & Sons. New York.

Sokal, RR & FJ Rohlf. 1981. Biometry. 2nd ed. W. H. Freeman, San Francisco.

Swift, MJ; OW Heal & JM Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems.* University of California Press. Berkeley.

Tamm, CO. 1990. *Nitrogen in terrestrial ecosystems: questions of productivity, vegetational change, and ecological stability.* Springer-Verlag. Berlín.

Tortorelli, LA. 1956. Maderas y Bosques de Argentina. ACME, Buenos Aires.

Tyrrell, LE & TR Crow. 1994. Dynamics of dead wood in old-growth hemlock-hardwood for northern Wisconsin and northern Michigan. *Can. J. Forest Res.* **24**:1672-1683.

Vitousek, PM; JR Gosz; CC Grier; JM Melillo & WA Reiners. 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecol. Monogr.* **52**:155-157.

Vitousek, PM & H Farrington. 1997. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* **37**:63-75.

Wilde, SA; RB Corey; JG Iyer & GK Voigt. 1979. Soil and plant analysis for tree culture. Oxford & IBH Publishing. New Delhi & Bombay.