

Ecología de los bosques de Tierra del Fuego

Jorge L. Frangi ¹, Marcelo D. Barrera ¹, Juan Puigdefábregas ², Pablo F. Yapura ¹, Angélica M. Arambarri ³ y Laura L. Richter ¹

1. LISEA, Facultad de Ciencias Naturales y Museo - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, CC 31, 1900 La Plata, Argentina. E-mail: lisea@ceres.agro.unlp.edu.ar
2. Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Calle Gral Segura 1, Almería, España.
3. Instituto Spegazzini, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Calle 53 N° 477, B1900AVJ La Plata, Argentina.

Resumen

Este capítulo trata sobre la ecología de los ecosistemas forestales de la Tierra del Fuego, donde dominan los bosques de 3 especies de *Nothofagus*, el ñire (*N. antarctica* (Forst.) Oerst.), la lenga (*N. pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) y el guindo o coigüe de Magallanes (*N. betuloides* (Mirb.) Oerst.). Ofrece una visión panorámica del conocimiento ecológico de los ecosistemas de bosque fueguinos resaltando aspectos de interés para su gestión y manejo. El enfoque empleado en la consideración de los ecosistemas forestales fueguinos es aquel que enfatiza en el procesamiento de la materia y la energía o aproximación proceso-funcional. Se describe la distribución de las especies de *Nothofagus* y las características de sus ciclos de vida. Así también, se destaca el papel de los hongos presentes en los bosques, sus asociaciones simbióticas y su papel en la pudrición de la madera. Se detallan diferentes aspectos estructurales de las distintas fases de desarrollo como también de los bosques maduros ubicados a distinta elevación. Se sintetiza la acción de factores de disturbio y se discuten aspectos de la dinámica de estos bosques, en particular los efectos de los aludes de turba y el viento, como modeladores del paisaje forestal. Se desarrollan aspectos funcionales de estos bosques, con especial énfasis en la descomposición de los distintos materiales del piso forestal, del ciclo hidrológico, de la productividad primaria, del contenido de nutrientes y del ciclo del N, P, K y Ca en bosques de baja elevación. Por último, se discuten las características de los bosques de lenga, su manejo hasta el presente y los nuevos paradigmas del manejo ecosistémico para la sustentabilidad.

Introduccion

La Tierra del Fuego o Fueguia, archipiélago ubicado al sur del estrecho de Magallanes, entre 52° 25' a 56°S y 63° 47' a 74° 45'O, ocupa unos 66000 km². La isla principal es la Grande, con 48000 km² representa el 70% de

la superficie del archipiélago, correspondiendo a la Argentina 21263 km² (Fig. 1).



Fig. 1: Imagen satelital (NASA) del sur de Sudamérica. Pueden observarse el archipiélago fueguino y parte de la Patagonia. Se distinguen los bosques subantárticos sobre el sector cordillerano (tonos verdosos) y la estepa patagónica (amarillentos y ocres) en la Patagonia extra-andina. Se indica la ubicación aproximada de algunas de las localidades y rasgos principales citados en el texto. No se indican divisiones políticas.

La vegetación principal está constituida por (1) la estepa patagónica: integrada por pastizales, arbustales y matorrales enanos, ocupa el norte de la isla; (2) el bosque subantártico: integrado por bosques deciduos y perennifolios de latifoliadas, y en menor proporción por arbustales, turberas, matorrales enanos y pastizales, localizados en el centro y sur de la isla Grande y el norte de las islas al sur del Beagle, extendiéndose hacia el continente siguiendo la trayectoria de la cordillera de los Andes; (3) los turbales o tundra magallánica: predomina en el extremo sur y occidental del archipiélago; y (4) la vegetación altoandina: prados, plantas en placa y cojín, superficies de rocas con escasas plantas superiores y predominio de líquenes por encima del límite del bosque (*timberline*) (Fig. 2).



Fig 2: Mapa de zonas de vegetación de Tierra del Fuego. Tomado de Moore (1983).

Los bosques fueguinos cubren unas 620.000 ha en territorio argentino y, dominados por especies del género *Nothofagus*, son los bosques de hoja ancha más australes del

mundo. El género se extiende en Sudamérica entre los 33°S y los 56°S. En Fuegoia se hallan el ñire (*N. antarctica* (Forst.) Oerst.), la lenga (*N. pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) y el guindo o coigüe de Magallanes (*N. betuloides* (Mirb.) Oerst.) (Fig. 3). El límite altitudinal de los *Nothofagus* en éste subcontinente desciende desde los 2000 m, cerca de su límite norte continental, a 600–700 m en Tierra del Fuego. En el contexto sudamericano los bosques fueguinos son los bosques subantárticos más pobres en especies arbóreas, cuya mayor diversidad biológica y complejidad estructural se encuentra en la selva Valdiviana (40° a 42°S).

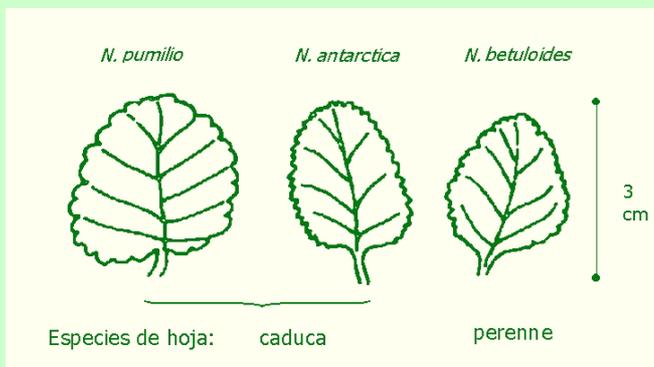


Fig. 3: hojas de las especies de *Nothofagus* presentes en la Tierra del Fuego. El tamaño foliar es aproximado y varía con las condiciones ambientales. Los tipos de borde pueden verse en los detalles.

La flora de los bosques templados del sur de Sudamérica tiene un origen y desarrollo ligado a los principales eventos geológicos y paleoclimáticos que ocurrieron durante el Cretácico tardío y el Terciario (Veblen *et al.*, 1996a; Aizen y Ezcurra, 1998). Los bosques de *Nothofagus* de Argentina y Chile reflejan la conexión de Sudamérica a la región Pacífica sudoeste, a través de la Antártida, durante el Cretácico y Terciario temprano.

El objeto de este capítulo es dar una visión panorámica de nuestro conocimiento ecológico de los ecosistemas de bosque fueguinos poniendo en evidencia algunos aspectos de interés para su gestión y manejo.

La perspectiva elegida en este capítulo acerca de los ecosistemas forestales fueguinos es aquella que enfatiza en el procesamiento de la materia y la energía o aproximación proceso-funcional (O'Neill *et al.*, 1986). A partir de esa consideración se discuten también las

características de los bosques de lenga, su manejo hasta el presente y los nuevos paradigmas del manejo ecosistémico para la sustentabilidad (Vogt *et al.*, 1997; Khom y Franklin, 1997; Lugo *et al.*, 1999). Las definiciones introducidas tratan de facilitar la lectura a quienes no poseen un suficiente conocimiento de los temas tratados.

El ambiente

Cuatro componentes ambientales de gran importancia para la composición, distribución, fisonomía y dinámica de la vegetación son la geomorfología, el clima, los suelos, y las perturbaciones. La geomorfología es considerada en otro capítulo de éste libro (véase Rabassa *et al.*) por lo cual se tratarán los restantes. La relación entre algunos de estos aspectos del entorno y la distribución de bosques de *Nothofagus* en la Tierra del Fuego se presenta en la Fig. 4.

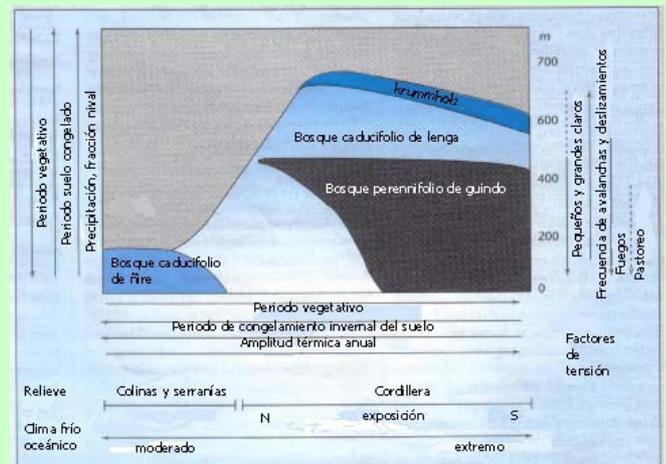


Fig. 4: Clima general, relieve, factores de tensión crónicos y agudos, y procesos que influyen la distribución, estructura y función de los bosques. El viento, no representado en la Fig. es de importancia en toda la isla. Modificado de Frangi y Richter (1992).

Clima

El clima de la Tierra del Fuego está relacionado con las características de la circulación de la atmósfera y las corrientes oceánicas a las latitudes involucradas, la influencia de la masa de hielo antártico, la naturaleza insular del territorio y la localización de la cordillera de los Andes.

La isla se encuentra ubicada en la faja latitudinal de los vientos del oeste que soplan fuerte y persistentemente

todo el año ([Prohaska](#), 1976). La relativa cercanía al hielo antártico influye en las bajas temperaturas reinantes y la expone a ocasionales penetraciones de masas de aire frío, especialmente en invierno, que se desplazan hacia el norte. La condición insular, con escasa influencia de la masa continental y corrientes oceánicas en tres de sus flancos, junto a las bajas temperaturas y gran capacidad termorreguladora del mar favorecen bajas amplitudes térmicas; asimismo en invierno, el agua de mar se congela solamente en zonas costeras de algunas bahías protegidas. Los vientos predominantes intensos de la primavera y verano ayudan a mantener bajas temperaturas, y definen las condiciones climáticas más significativas de la estación de crecimiento. La cordillera constituye un rasgo geomórfico con enorme influencia en la expresión espacial de distintos climas y en la distribución de los ecosistemas de Sudamérica ([Morello](#), 1985). En la Patagonia, la cordillera es una barrera para los vientos occidentales semipermanentes emitidos por el anticiclón del Pacífico Sur, que son obligados a ascender, enfriándose y precipitando su humedad mayormente sobre los flancos occidentales de los Andes y provocando fuertes gradientes descendientes de precipitaciones hacia la Patagonia extraandina. En la región sur de la Tierra del Fuego, la cordillera toma una dirección oeste-este, paralela a los vientos dominantes occidentales, pero transversal a los frentes polares que avanzan desde los mares australes. La cordillera y su dirección en relación a la circulación atmosférica influyen en la expresión zonal y local del clima, afectando la intensidad y dirección de los vientos, y la distribución y magnitud de las precipitaciones y temperaturas. Los vientos más fuertes ocurren en el oeste y sudoeste. Al este de las montañas las velocidades son menores en la cercanía y aumentan al alejarse de ellas. En Ushuaia la velocidad media anual del periodo 1981-1988 fue de 13.5 km.h^{-1} y con máximas horarias extremas de hasta 124 km.h^{-1} ([SMN](#), 1992). En Río Grande la velocidad media anual en igual periodo fue de 23.2 km.h^{-1} y la máxima horaria extrema de 120 km.h^{-1} .

La radiación solar media anual para el trienio 1986-1988 fue de 89 kcal.cm^{-2} ; la media para el periodo octubre-

marzo fue de $0.38 \text{ kcal.cm}^2.\text{día}^{-1}$ y la del periodo abril-setiembre de $0.10 \text{ kcal.cm}^2.\text{día}^{-1}$ (calculadas con datos de [Iturraspe et al.](#), 1989). La temperatura media anual en la isla, a nivel del mar, se encuentra entre los 5.5 °C (Río Grande) y los 5.9 °C (Ushuaia). El interior de la Isla Grande constituye el núcleo de mayor amplitud térmica, con mínimas temperaturas causantes de heladas, debidas a las condiciones nocturnas de relativa calma y baja humedad atmosférica; en él, se observan temperaturas medias bajo cero a mediados del invierno ([Tukhanen](#), 1992). Por el contrario, las bajas temperaturas del mar (4 °C en invierno y primavera) ejercen una gran influencia en las condiciones térmicas costeras que muestran medias sobre cero durante los meses fríos del año; las temperaturas más altas se registran en el oeste del archipiélago. Los veranos son más frescos hacia el sudoeste y sur con temperaturas medias estivales de $8-9 \text{ °C}$ denotando la influencia del mar (7 °C). Las temperaturas medias estivales son mayores en las estepas del norte de la isla (11 °C). De ello resulta que la duración de la estación térmica de crecimiento (número de días con temperaturas medias superiores a 5 °C) a nivel del mar es prolongada, pero tibia, reduciéndose de cerca de 8 meses a cerca de 5 meses en el núcleo frío del interior de la Isla Grande. Durante dicha estación las heladas son frecuentes incluso en el medio del estío, particularmente hacia el centro de la isla, restando en cambio 2 a 3 meses libres de heladas en localidades costeras. En bosques de las tres especies de *Nothofagus* localizados en zonas a baja elevación características para cada especie, uno ubicado al NE del Lago Fagnano (ñirantal), otro en la cordillera al sur de la isla (lengal) y al borde del canal Beagle (guindal) se pueden observar las diferencias en las temperaturas registradas en el aire y suelo en el interior de cada bosque (Tabla 1).

Sobre las montañas las temperaturas decrecen con el aumento de elevación, con gradientes térmicos entre $0.43-0.7 \text{ °C}$ cada 100 m en julio y diciembre, respectivamente, y una media anual de $0.55 \text{ °C.}100 \text{ m}^{-1}$ ([Iturraspe et al.](#), 1989); estos gradientes determinan temperaturas medias bajo cero

durante el invierno y reducción de la estación de crecimiento con el aumento de elevación (Puigdefábregas *et al.*, 1988; Barrera *et al.*, 2000) (Fig. 5). De acuerdo con esto, en el sur de la isla Grande, el límite altitudinal del bosque, localizado entre 600 y 700 m snm, tendría una temperatura media del mes más frío de -1.5 a -2 °C, del mes más cálido de 5 a 6 °C, una media anual de 2.5-3 °C y un período de crecimiento de entre 4 a 5 meses con heladas (Tukhanen, 1992; Barrera *et al.*, 2000). Las amplitudes térmicas anuales son muy bajas: de 4 a 5 °C en el oeste, de 7 a 8 °C en el sur y de cerca de 11 a 13 °C en el interior, norte y este de Fuegoia, lo que denota un grado de oceaneidad extremo más marcado hacia el oeste y sur.

Parámetro	Ñirantal	Lengal	Guindal
Sitio	Ea. María Cristina	Laguna Victoria	Estancia Moat
Latitud	54° 30' S	54° 47' S	54° 54' S
Longitud	67° 05' O	67° 41' O	66° 55' O
Topografía	Loma baja	Montaña	Montaña
Pendiente (%) y exposición	< 5	20 N	19 S
Precipitaciones	489	731	779
Temperatura del aire a 1.5 m (°C)			
Media anual	4.3	5.1	6.0
Mínima media mes más frío	-2.9	-0.2	1.3
Máxima media mes más cálido	10.4	11.0	8.9
Máxima absoluta anual	20.0	20.5	20.0
Mínima absoluta anual	-13.0	-8.5	-4.0
Temperatura del suelo a -10 cm (°C)			
Media anual	3.7	4.8	5.8
Máxima absoluta anual	12.1	9.1	7.9
Mínima absoluta anual	-1.3	-0.7	1.4

Tabla 1: Condiciones del medio físico de localidades típicas de bosques fueguinos. Modificado de Frangi *et al.* (1997)

A menos de 100 m snm las temperaturas del suelo (-10 cm) en bosques maduros en el periodo 1997-1999 mostraron claras diferencias entre bosques denotando una mayor amplitud térmica con mayores temperaturas máximas y mayores posibilidades de congelamiento del suelo en la secuencia ñirantal - lengal – guindal para zonas de la isla dominadas por cada especie (Tabla 1).

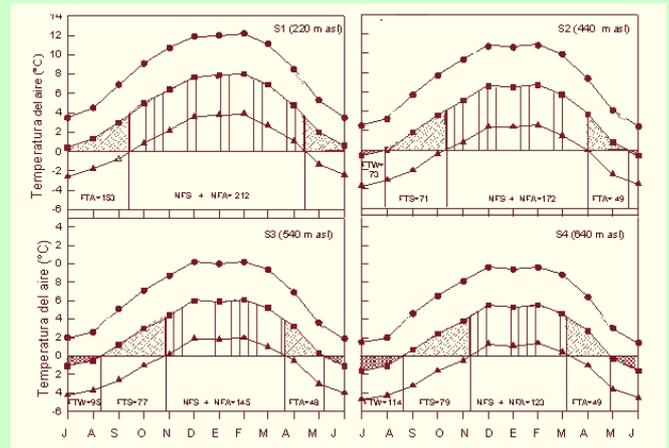


Fig. 5: Estacionalidad térmica (temperaturas del aire a 1.5 m sobre el suelo) en los sitios de estudio a distinta elevación en la ladera sur del Valle de Andorra. FTS = congelamiento-descongelamiento otoñal; FTA = congelamiento-descongelamiento primaveral; FTW = congelamiento-descongelamiento invernal; NFS = primavera sin congelamiento; NFA = otoño sin congelamiento; _ = máxima media; = = media; == mínima media. Fuente: Barrera *et al.* (2000).

En bosques de lenga, las temperaturas del suelo (-10 cm) desde 200 a 640 m snm, en un faldeo de exposición sur en el valle de Andorra, estuvieron en el rango de 6.5 a -2 °C y decrecieron con el aumento de la elevación (Fig. 6). Los valores diurnos de la temperatura edáfica incluyeron valores por debajo de 0 °C hasta mitad de la primavera, con una duración adicional de un mes del congelamiento de suelos en el *timberline* durante dicha estación. En marzo el suelo en el límite superior del bosque ya se observaron temperaturas bajo cero, en tanto a menor altura se registraron a partir de abril.

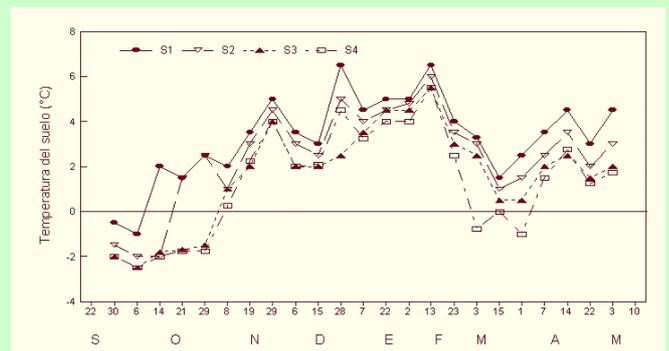


Fig. 6: Temperaturas del suelo a -10 cm en los sitios de estudio a distinta elevación sobre el nivel del mar (S1= 220 m; S2= 440 m; S3= 540 m; S4= 640 m) en la ladera sur del Valle de Andorra. Fuente: Barrera *et al.* (2000).

Las precipitaciones muestran un fuerte gradiente, y caen mayormente en forma de lluvias en las tierras bajas y de nieve en las elevaciones montañosas. Las lluvias se distribuyen más o menos regularmente a través del

año, con un máximo en otoño o verano. Las precipitaciones se incrementan en la cordillera central como consecuencia de la influencia orográfica sobre los vientos. Posteriormente, las masas de aire transportadas, descargadas de su contenido de agua, dan lugar a menores precipitaciones sobre las tierras bajas al E y N de la cordillera fueguina que resultan más secas (Tabla 2). Las mayores precipitaciones anuales a nivel del mar se encuentran en islas chilenas más occidentales; son de 4000 a 5000 mm en las islas más norteñas (Isla Desolación), descendiendo en dirección a las islas del cabo de Hornos hasta 1500 mm. En territorio argentino de la isla Grande, el canal Beagle y la Isla de los Estados, a nivel del mar las mayores precipitaciones se encuentran al SO, el extremo oriental de la Península Mitre y la Isla de los Estados. Las precipitaciones decrecen hacia el centro y N del territorio de la Isla Grande llegando a valores inferiores a los 300 mm al N de la Bahía San Sebastián. Las precipitaciones anuales también muestran un fuerte gradiente con la elevación, por ejemplo, en las inmediaciones de Ushuaia (ca. 600 mm) alcanzan > 1100 mm a 550 m snm. La cantidad de precipitaciones se asocia directamente con el número de días con precipitaciones y la fracción nival se incrementa con la elevación. La precipitación aumenta con la elevación, a una tasa media de ca. 120 mm/100 m (Barrera *et al.*, 2000). En Ushuaia el porcentaje de nieve es de cerca del 33% *versus* ca. 68-70% en el *timberline*. A baja altitud se observan nevadas aún en verano. La permanencia en el terreno de la nieve invernal aumenta desde un mínimo en las zonas costeras a nivel del mar hacia el centro de la isla y las mayores elevaciones. La altitud inferior de la nieve permanente varía según la topografía y localización entre 700 y 1100 m snm.

La humedad relativa atmosférica (HR) es elevada con escasa variación estacional en la costa del océano Pacífico. La HR media anual de Ushuaia es de 80 % y en Río Grande 76 % (periodo 1981-1990). El congelamiento del suelo en zonas costeras es superficial y raramente permanece todo el invierno. Sin embargo el congelamiento invernal se hace más profundo y perdurable en la estepa. La nubosidad es muy alta y decrece desde el Pacífico hacia el N

de la isla Grande desde un 80-90 % hasta un 60-65 %. Esta nubosidad reduce la duración del brillo solar, en particular durante el estío. La media anual del brillo solar es de 4.4 h.día⁻¹.

Ubicación	Localidad	Altitud	Precipitación	Fuente
Isla Grande				
Norte, estepa	Estancia Cullen	20	360	Iturraspe <i>et al.</i> , 1989
Centro, estepa	Estancias varias	< 80	310-410	Iturraspe <i>et al.</i> , 1989; IDIA, 1977; SMN, 1986.
Centro, bosque	Ea. María Cristina	100	489	Frangi y Richter, 1994.
Oeste, Chile	Bahía Morris		1748	Pisano, 1972.
Sur, Chile	Fiordo Parry		1060	Pisano, 1971.
Sur, Canal de Beagle	Estancia Moat	30	779	Frangi y Richter, 1994.
	Laguna Victoria	100	731	Frangi y Richter, 1994.
	El Martial	535	1190	Iturraspe <i>et al.</i> , 1989.
	Ushuaia	8	517	SMN, 1992.
	SJ Salvamento,			De Fina,
Isla de los Estados	Fa Le Maire, Isla Año Nuevo	12	1000-1700	1972; IDIA, 1977; Walter <i>et al.</i> , 1975.

Tabla 2: Precipitaciones anuales en localidades de la Tierra del Fuego.

Con respecto a la evapotranspiración potencial según Holdridge (1978) esta es de 345 mm.año⁻¹ en Ushuaia y unos 326 mm.año⁻¹ en Río Grande (sin bosques). La necesidad de agua anual según Köppen (Patton *et al.*, 1974) es de 199 mm en Ushuaia y 259 mm en Río Grande.

El clima dominante, que incluye a la zona de bosques, según la clasificación de Köppen es de tipo Cfc, mesotermal marino de latitudes medias (Patton *et al.*, 1974). En la parte más occidental y austral del archipiélago el clima es de tipo polar ET, tundra, demasiado frío para el crecimiento de árboles. Considerando las condiciones de biotemperatura y precipitación correspondientes al nivel del mar, límite inferior de los bosques, ellos se ubican en una franja que incluye la frontera entre las zonas de vida de bosques templado fríos y boreales húmedos, muy húmedos y lluviosos de Holdridge (1978) (Fig. 7). Su *timberline* altitudinal superior alcanza biotemperaturas y precipitaciones pertenecientes a zonas de vida de la tundra alpina muy húmeda y lluviosa. Estas condiciones los ubica

entre aquellos bajo condiciones de biotemperatura más bajas del planeta.

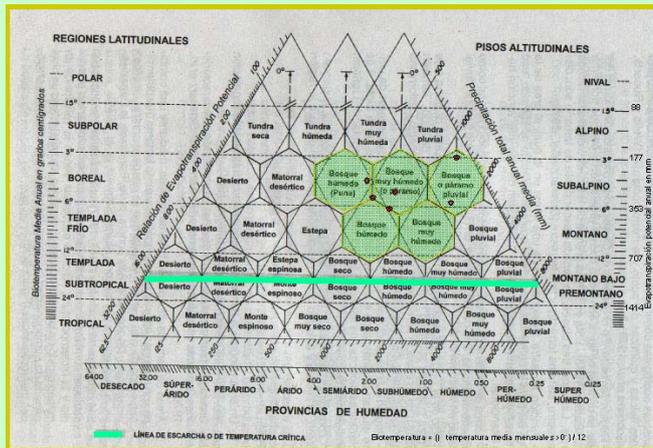


Fig. 7: Zonas de vida (Holdridge, 1978) de los bosques de Tierra del Fuego. Localidades representadas (círculos) de izquierda a derecha: Ea María Cristina, Ushuaia, Estancia Moat, Laguna Victoria, Isla de los Estados, El Martial.

En comparación con las condiciones en otros bosques subantárticos de Sudamérica, la biotemperatura, y también la pauciespecificidad arbórea de los bosques fueguinos se corresponde mejor con aquellas de los bosques de pisos de vegetación de mayor altitud en la zona norte de su distribución continental. Asimismo difiere de las condiciones de baja altitud de los otros bosques subantárticos no sudamericanos (Richter y Frangi, 1992).

Los suelos del bosque y sus implicaciones ecológicas

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

De los principales factores que determinan las características y la evolución de los suelos, el relieve en

Tierra del Fuego varía de forma aproximadamente paralela al gradiente climático, presentando una morfología alpina en el sur, sobre todo en el suroeste, con valles escarpados en U y otras huellas de glaciario, mientras que en el sector nordeste está constituido por llanuras, de carácter sedimentario. La litología es muy variada, pero su influencia en la evolución de los suelos se debe, sobre todo, a la textura arenosa o limosa de sus productos de meteorización.

En las zonas “perhúmedas” y “húmedas” (sensu Holdridge, 1978) que predominan en el sector suroeste y en el extremo este de la isla Grande (península Mitre) existe un exceso de precipitación sobre la demanda evaporante de la atmósfera que ocasiona una tendencia a la paludificación generalizada. En estas zonas, los turbales abundan en los relieves llanos, tanto en el fondo de los valles, como en situaciones culminales. En ambas condiciones, se forman suelos hidromorfos, con grandes acumulaciones de materia orgánica, sobre todo a base de musgos (*Sphagnum* sp.). La paludificación se ve favorecida en sustratos limosos, poco permeables, respecto a los arenosos, donde el drenaje interno facilita la evacuación del agua.

El bosque perennifolio de *N. betuloides*, de raíces muy superficiales, no puede instalarse en los turbales llanos, debido a la potencia de sus capas orgánicas, y se restringe a las laderas. Estas últimas facilitan el drenaje, tanto por la pendiente como por la evapotranspiración del propio bosque. Con frecuencia, persiste una delgada capa turbosa, pero la hidromorfia tiende a ser reemplazada por la podsolización.

La podsolización (Righi, 1990) comporta un proceso biogeoquímico de alteración que supone el ataque de los minerales primarios por parte de soluciones ricas en compuestos orgánicos ácidos. La consecuencia es la eliminación del aluminio, del hierro y de todos los demás cationes (calcio, magnesio, sodio, potasio, etc) y la consiguiente formación de un horizonte residual, de eluviación (E) esencialmente formado por cuarzo. El drenaje interno facilita la migración de compuestos organo-minerales de aluminio y de hierro, eliminados del horizonte

E y su posterior acumulación en el horizonte B, formando el llamado horizonte espódico.

El horizonte superior (A) de los bosques de guindo suele ser muy rico en materia orgánica ($\approx 50\%$) poco evolucionada (humus tipo *mor*) pobre en nitrógeno ($C/N \approx 30-40$) con la mayor parte de su capacidad de intercambio catiónico (CIC) ocupada por iones H^+ , y por tanto, pH muy ácido, con frecuencia entre 2 y 3. Los fenómenos de podsolización (Fig. 8), indicados en el párrafo anterior, se encuentran muy enmascarados por la movilidad del sustrato y el aporte o pérdida lateral de materiales, debido a la fuerte pendiente de las laderas. Se trata, en definitiva, de suelos pobres en nutrientes, debido a la escasa saturación de su CIC y a la inmovilización, sobre todo del fósforo, como consecuencia de su acidez y del alto contenido en geles de aluminio y de hierro (Cabaneiro *et al.*, *en prensa*).



Fig. 8: suelo de tipo podzólico con horizontes albeos y espódicos morfológicamente bien definidos, y un horizonte orgánico superficial de tipo mor. Bajo bosque de guindo en la estancia Moat.

En los bosques de guindo, son frecuentes las coladas de turba en las laderas (Fig. 9). Un estudio de las mismas, realizado en la bahía de Buen Suceso, en el extremo oriental de la isla (Gallart *et al.*, 1994) muestra que el fenómeno puede alcanzar considerable importancia erosiva e impacto sobre la dinámica del bosque. El fenómeno se comporta como un flujo líquido rápido que involucra al

horizonte orgánico, arrastra a todos los árboles que éste soporta y deja al descubierto el sustrato mineral a lo largo de enormes corredores que se prolongan hasta la base de las laderas e incluso pueden ascender por la vertiente opuesta. La colada supone la pérdida del horizonte orgánico superficial que constituye el principal almacén de nutrientes, y por tanto, compromete seriamente la supervivencia de la regeneración.



Fig. 9: Perspectiva de un ladera afectada por coladas de turba en la bahía de Buen Suceso (bosque de guindo).

Cuando el espesor de la capa turbosa rebasa un cierto umbral, menor cuanto mayor sea la pendiente, adquiere el riesgo de que se fluidifique e inicie una colada. La datación de una muestra de coladas en Buen Suceso, muestra que el fenómeno no ocurre de forma aleatoria en el tiempo, sino que se concentra en determinados períodos. No se sabe qué agentes son los que desencadenan las coladas, pero a modo de especulación, pueden señalarse las precipitaciones prolongadas que causan la saturación de la turba, o la ocurrencia de sismos.

Más al norte, en la provincia de humedad “húmeda” (*sensu* Holdridge, 1978), la paludificación sólo tiene lugar en el fondo de los valles que reciben aportes de escorrentía, además de la precipitación directa. En las laderas, domina el bosque de *N. pumilio* (lenga) cuyos suelos presentan una materia orgánica más evolucionada, de tipo *moder*, en su horizonte superficial ($C/N \approx 25$). Su acidez es menor y la saturación de su CIC puede alcanzar el 24% (Frederiksen, 1988), lo que da idea de la importancia del

reciclado de bases. Con todo, se detectan aún fenómenos de podsolización ([Cabaneiro et al.](#), en prensa) (Fig. 10), enmascarados por los procesos de erosión/sedimentación en las laderas y, en ocasiones, por hidromorfía temporal. Esta última suele estar motivada por la acumulación subsuperficial de arcillas, materiales finos o incluso, cementaciones férricas facilitadas por migración lateral de iones Fe^{2+} ([Frederiksen](#), 1988).



Fig. 10: Suelo de características podzólicas con horizontes álbico y espódico poco definidos y horizonte orgánico de tipo moder. Bajo bosque de lenga en la estancia Laguna Victoria.

La transición del bosque a la estepa, está ocupada por formaciones poco densas de *N. antarctica* (ñire). Aquí la precipitación anual es similar o inferior a la evapotranspiración potencial. La hidromorfía y los turbales se restringen a las áreas cóncavas y desaparecen los signos de podsolización. El horizonte superficial es rico en materia orgánica, pero menos que los anteriores ($\approx 25\%$) y ésta es de tipo *mull* ácido ($C/N \approx 12-15$), presenta un mayor grado de humificación, siendo menos móvil y agresiva. En consecuencia, no existen redistribuciones de hierro ni de aluminio en el interior del perfil (Fig. 11) y su disponibilidad de nutrientes es mayor que en las anteriores condiciones climáticas. La estructura de estos suelos presenta características criogénicas ([Cabaneiro et al.](#), en prensa) debido a los inviernos más fríos y los frecuentes ciclos de hielo-deshielo en el horizonte superficial.

En general, los suelos forestales de Tierra del Fuego son poco profundos y pobres en bases. La mayor parte de los nutrientes se concentra en los horizontes orgánicos, por lo que deficiencias en el reciclado, motivadas por lixiviación excesiva u otras causas, o su erosión por escorrentía, coladas de turba o volteo de árboles, tienen un impacto inmediato sobre la vegetación que soportan.



Fig. 11: Suelo ácido sin signos de podsolización y horizonte orgánico de tipo *mull* ácido. Bajo bosque de ñire en la estancia Mª Cristina.

Composición y distribución de los bosques

Arboles y bosques

Los *Nothofagus* presentes en Fueguia forman parte de un conjunto de especies de dicho género, cuya amplia distribución y diversidad de habitats ocupados, muestra una alta variabilidad natural que expresa plasticidad fenotípica y diferencias genéticas ([Donoso](#), 1987; [Veblen et al.](#), 1996b).

Nothofagus betuloides (nv guindo)

N. betuloides vive en Chile desde 40° 40' a 56°S y en Argentina, principalmente entre 43° y 56°S ([Tortorelli](#), 1956; [Moore](#), 1983; [Donoso Zegers](#), 1993; [Veblen et al.](#), 1996b), desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1200 m en su límite norte ([Veblen et al.](#), 1977). Se presenta bajo condiciones más frescas y húmedas, y bajo suelos más anegadizos que *N. dombeyi*. En Fueguia alcanza un tamaño

máximo de ca. 35 m de alto y más de 1.2 m de diámetro, y es importante en zonas con > 800-850 mm de precipitación. Se la considera, junto a *N. dombeyi*, una de las especies de *Nothofagus* sudamericanas más longevas ya que puede alcanzar 500 a 600 años de edad (Veblen *et al.*, 1996b). La composición de sus bosques varía con la distancia a la costa y la altitud. En Fuegoia *N. betuloides* se asocia con *N. pumilio*, formando un bosque mixto deciduo-siempreverde, denominado Bosque Magallánico Mixto (Pisano 1973a, b, 1974) considerado ecotonal (Pisano 1977, Moore 1978). Es una comunidad transicional entre los bosques siempreverdes costeros, occidentales, puros, de *N. betuloides*, de las zonas más lluviosas al sur y oeste, y los bosques deciduos orientales, interiores, puros de *N. pumilio*, con menores precipitaciones.

En la Tierra del Fuego, *N. betuloides* ocupa suelos menos fértiles y más pobres en nitrógeno disponible que los de *N. pumilio* (Gutiérrez *et al.*, 1989). Moore (1983) señala que los bosques más puros de *N. betuloides* se desarrollan alejados de la costa, en suelos usualmente más bien someros, turbosos, que debido a las pendientes del terreno o al sustrato parcialmente permeable, no acumula agua en forma excesiva. Según Moore (1983) un buen drenaje edáfico resulta por ello importante para la presencia del *guindo*, tanto en las zonas con precipitación elevada de la costa como de los faldeos con suelos sometidos a procesos de podsolización. Esos bosques se extienden hasta 350 m de elevación si bien por encima de los 200 m tienden a seguir los valles glaciales, los bordes de los arroyos y lugares protegidos (Moore, 1983). En los valles cordilleranos fueguinos *N. betuloides* forma una faja localizada en una posición altitudinal intermedia entre los bosques de *N. pumilio*. En los bosques lluviosos costeros *N. betuloides* forma un dosel de 15 a 20 m de alto sobre un estrato denso de 5 a 8 m de *Drymis winteri* (canelo) sobre suelos muy húmedos de buen drenaje (Fig. 12). Sin embargo, *N. betuloides* también ocupa suelos hidromórficos anegadizos hasta turbosos en faldeos donde la topografía local es más suave (Gutiérrez *et al.*, 1989). Asimismo *N. betuloides* adopta formas arbustivas, enanas, a veces prostradas, tanto

cerca del *timberline* altitudinal o en lugares muy turbosos a baja elevación (Moore, 1983).



Fig. 12: *Nothofagus betuloides* (nv guindo) junto a *N. pumilio*, vista invernal en el Valle El Martial (izquierda); bosque de guindo puro en ladera (centro); bosque de guindo y *Drymis winteri* en la costa del canal Beagle, Ea Moat (derecha).

Ejemplares aislados de *Pilgerodendron uviferum* se presentan junto a los anteriores en condiciones turbosas; aunque es más frecuente en el S y O del Archipiélago, formado bosquetes bajos a matorrales sobre turberas de *Sphagnum* (Moore, 1983). En sitios mejor drenados a lo largo de cursos de agua pueden ser importantes *Maytenus magellanica* (Lam.) Hook.f (leñadura) y *Embothrium coccineum* J.R. et G. Forster (ciruelillo). La leñadura es polinizada por insectos y dispersada por animales; en tanto el *ciruelillo* es polinizado por aves y dispersado por el viento (Aizen y Ezeurra, 1998).

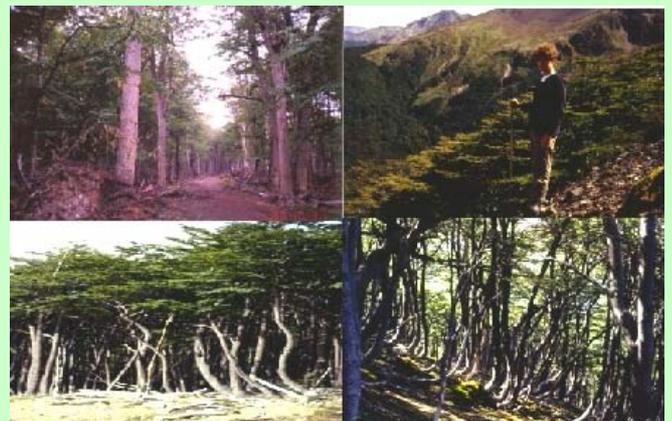


Fig. 13 *Nothofagus pumilio* (nv lenga). Vista de distintos morfotipos: árboles altos a baja elevación (arriba izquierda), árboles erectos sobre faldeos de mediana altura a unos 500 m snm elevados (abajo izquierda), árboles erectos de 3 a 8 m de alto con troncos arqueados en su base (*buttsweep*), 580 m snm (abajo derecha) y lengas achaparradas de 1 m de alto a 640 m snm (arriba derecha).

Nothofagus pumilio (nv lenga)

N. pumilio se encuentra entre 35° 35' a 55°S, desde el nivel del mar hasta los 2000 m (Tortorelli, 1956; Donoso Zegers, 1993). En el continente se halla en sitios con menos de 800 a 5000 mm de precipitación anual. En la Tierra del Fuego vive con precipitaciones anuales >ca. 400 mm, en sitios con mayor amplitud térmica y mínimas más bajas, en suelos menos húmedos que los ocupados por *N. betuloides*. Tiende a formar rodales puros, con la excepción de las fajas mixtas altitudinales compartidas con *N. betuloides* (Fig. 13 y 14). En Fueguia sus individuos alcanzan un máximo de 30 m de alto y más de 1 m de DAP (diámetro a la altura del pecho). Los bosques deciduos de *N. pumilio* de mayor altura, diámetro y cobertura se encuentran a baja elevación sobre suelos bien desarrollados y drenados de tipo podsol pardo forestal, con estratos inferiores pobres en especies, cobertura y biomasa (Moore, 1983; Richter y Frangi, 1992). Su edad máxima se encuentra cerca de los 350 años (Veblen et al., 1996b). A medida que se asciende en las montañas, su altura decrece hasta tener de 8 a 5 m, y formar bosques enanos con árboles de tallos curvados en la base (*butsweep*); finalmente, constituye el *timberline* altitudinal, de forma más o menos continua, sea con forma de árbol enano o bien achaparrada y postrada (Barrera et al., 2000); en esa ubicación suele convivir con *N. antarctica* (Fig. 15).



Fig. 14: Vista de un valle fueguino en el sector cordillerano cercano a Ushuaia. En el fondo se ubican turberas y, en los faldeos, bosques de lenga dominando el gradiente; las zonas intermedias de elevación poseen fajas de bosques de lenga y guindo. Se distingue también el límite del bosque con la vegetación herbácea altoandina a unos 600 m snm.

Nothofagus antarctica (nv ñire)

Nothofagus antarctica se encuentra en la zona cordillerana entre los 36°30' a 56°S, y desde el nivel del mar hasta los 2000 m en la zona norte de distribución (Moore, 1983; Donoso Zegers, 1993; Veblen et al., 1996b). Ocupa



Fig. 15: Perfil de bosques de *N. pumilio* a lo largo del gradiente altitudinal en el Valle de Andorra. Fuente: Barrera et al. (2000).

las condiciones más extremas y el rango más amplio de habitats de todos los *Nothofagus* sudamericanos. Se lo encuentra en sitios turbosos de mal drenaje, en lugares expuestos con sustrato inestable en el *timberline* térmico altitudinal, en depresiones topográficas con circulación de aire frío, pendientes abruptas con suelos someros, costas archipelágicas con suelo ripioso, y en el ecotono con la estepa formando un *timberline* seco. El ñire exhibe la mayor variación morfológica de los *Nothofagus* sudamericanos (Ramirez et al., 1985; Premoli, 1991). Los árboles más viejos alcanzan edades cercanas a los 200 años, aunque en general presentan pudriciones centrales en el tronco que dificultan la estimación de la edad. Adopta distintos morfotipos, tales como el de árbol de 10 a 15 m de alto en sitios óptimos, de pequeño arbusto de <1 m de alto en pantanos, y de árbol arbustiforme sobre suelos secos, rocosos, expuestos, difiriendo en distintas características foliares, de ramas y de la semilla. En la Tierra del Fuego, predomina en su forma arbórea en el ecotono con la estepa fueguina y los bordes de los turbales y arroyuelos, con alturas de 6 a 15 m, tallos con DAP máximos de ca. 80 cm a veces algo tortuosos y copas en general con abundancia de líquenes del género *Usnea* (Fig. 16). Hacia el límite con la estepa el bosque se hace más abierto y los arbolitos reducen su porte a formas enanas muchas veces deformadas por los vientos. En el *timberline* altitudinal adopta forma

achaparrada. Si bien se encuentran plantas con formas foliares intermedias entre los *N. pumilio* y *N. antarctica*, no se sabe nada formal sobre la hibridación entre ellas (Donoso, 1987).

Ciclo de vida

Los *Nothofagus* sudamericanos son monoicos y florecen en primavera, el polen es dispersado por el viento antes que se abran las flores femeninas del mismo árbol, sus semillas maduran durante el verano y se dispersan de febrero a mayo. La producción de semillas varía entre sitios similares y de año a año. El viento y la gravedad son los factores principales de dispersión de semillas en la mayoría de las especies, y no desarrollan bancos persistentes en el suelo (Veblen *et al.*, 1996b). Por ejemplo, la lenga produce semillas abundantes de elevada viabilidad en años pico (similar a los *mast years* de *Nothofagus* no sudamericanos, cf. Poole, 1948; Wardle, 1970; Howard, 1973; Hickey *et al.*, 1982), alternando con años de baja producción y baja viabilidad, que van desde medio millón a 12 millones de semillas por hectárea (Schmidt, 1989). Martínez Pastur *et al.* (1997) realizaron experiencias de laboratorio en las que encontraron algunos cambios significativos en la forma, tamaño y germinación de la semilla de lenga procedentes de bosques a distinta elevación. Las más pequeñas, livianas y de menor capacidad germinativa procedían del bosque achaparrado en el límite altitudinal del árbol.



Fig. 16: *Nothofagus antarctica* (nv ñire). Vista de un ejemplar arbóreo con líquenes del género *Usnea* sobre las ramas (izquierda); paisaje al N del Lago Fagnano con vegetación herbácea en los bajos y bosques de ñire sobre las colinas (derecha arriba); bosque de ñire con ejemplares con numerosas ramas muertas cubiertas de *Usnea*.

La dispersión en general es a corta distancia y en la práctica silvicultural se considera que esta es de una a dos veces la altura del árbol (Donoso Zegers, 1993). Las semillas de *N. pumilio* son consumidas mayormente por insectos y en menor medida por roedores y fauna del mantillo (Rusch, 1987) y mínimo por aves (Veblen *et al.*, 1996b). En Fuegoia hemos observado en dos oportunidades (veranos 1987-1988, 1996-1997), una notable coincidencia entre la gran abundancia de producción de semillas y la visible abundancia de pequeños roedores.



Fig. 17: regeneración de *Nothofagus*. Claro en ñirantal con ñires jóvenes (izquierda arriba); claro en fustal de lenga a 330 m snm con regeneración en claro (derecha arriba), piso de lengal con hierbas y plántulas de menos de 10 cm en mantillo fino (izquierda abajo); regeneración de menos de 1 m en troncos en estado de descomposición 3 que actúan como "guarderías" (*nurseries*). Plántulas de lenga, del año (centro).

Las plántulas (< 1m de alto) de *N. pumilio* y *N. betuloides* frecuentemente se hallan en densidades superiores a los 100.000 ind.ha⁻¹ (Rebertus y Veblen 1993b). Donoso (1990) señala que las plántulas de las especies americanas de *Nothofagus* aparentemente pueden mantenerse en estado de semilatenencia durante años a la sombra de los árboles o del sotobosque, y reaccionan muy bien ante la corta o raleo de los árboles. El crecimiento avanzado de *N. pumilio* es más bien de vida corta y plántulas de hasta 10 cm de alto pueden ser abundantes en sotobosques no perturbados y responder rápido a la creación de claros (Veblen *et al.*, 1981; Rebertus y Veblen, 1993b) (Fig. 17). Rebertus y Veblen (1993b) consideran que *N. betuloides* parece ser más tolerante a la sombra que *N. pumilio*, se establece abundantemente en claros pequeños y

es la única especie capaz de mantener un banco persistente de plántulas, renuevos y hasta regeneración avanzada por hasta 50 a 100 años, en especial a alta elevación o latitud donde hay escasa competencia de las especies del sotobosque. Sin embargo, individuos de ambas especies pueden ser liberados por la creación de claros y llegar al dosel forestal (Veblen *et al.*, 1996b). En general las plántulas de los *Nothofagus* se establecen mejor bajo condiciones moderadamente altas de luz y suelo mineral expuesto (Veblen *et al.*, 1996b) pero su reclutamiento puede verse impedido en las condiciones ventosas y desecantes de los grandes espacios abiertos (Kalela, 1941; Schmidt y Urzúa, 1982). En zonas costeras húmedas el sotobosque de *Drymis winteri* parece restringir pero no impedir la regeneración de *N. betuloides* en los claros (Gutiérrez *et al.*, 1989; Rebertus y Veblen, 1993b). En los bosques costeros lluviosos, la regeneración de *N. betuloides* es mayor en claros de más de 1000 m² derivados del volteo por el viento; en cambio más lejos de la costa, ya sin canelo, la regeneración del guindo es abundante en los claros del dosel. En bosques maduros de *Nothofagus* una gran proporción de plántulas se halla sobre troncos caídos en descomposición y algunas de estas sobreviven hasta la madurez (Veblen *et al.*, 1981).



Fig. 18: Ramas de lenga con raíces surgidas del contacto con el suelo en acodos naturales a 640 m snm. Obsérvese el cascajo de falda de la zona del *timberline* en la foto de la izquierda.

Veblen *et al.* (1996b) mencionan que todas las especies deciduas de *Nothofagus* en alguna medida se multiplican vegetativamente. Martínez Pastur *et al.* (1997) sintetizan las observaciones de diversos autores quienes destacan que si bien la mayor multiplicación es de semilla, también se observa multiplicación vegetativa mediante acodos en lenga y ñire; de rebrotes, sean estos de tocones en árboles adultos de ñire y en renovales de lenga y guindo, o

de esferoblastos o raíz en ñire (Fig. 18). La multiplicación vegetativa es la forma aparentemente predominante en el límite altitudinal del árbol (*timberline*) ya que en el bosque achaparrado la presencia de plántulas es nula (Barrera *et al.*, 2000) o muy rara (Martínez Pastur *et al.*, 1997). En el *timberline* Gutiérrez *et al.* (1991) han observado *krummholz* de *N. betuloides* con reproducción vegetativa basal. La multiplicación vegetativa es la forma de regeneración dominante en el *timberline* con posterioridad a los volteos por el viento (Veblen *et al.*, 1996b). Se considera que *N. antarctica* es la especie sudamericana del género *Nothofagus* que más depende de la reproducción vegetativa (Veblen *et al.*, 1996b).

En la zona de la costa Pacífica, dentro del Complejo de la Tundra Magallánica, se encuentran bosques siempreverdes (a veces matorrales) en general de baja cobertura y porte bajo, distribuidos en mosaico, dominados por *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin, el ciprés de las Guaitecas, que alcanza los 54°S, en suelos pobremente drenados con *Sphagnum*. *P. uviferum* es polinizada, y sus semillas dispersadas, por el viento (Aizen y Ezcurra, 1998). Esta especie también está frecuentemente asociada con *N. betuloides* y *Drymis winteri*, y especies herbáceas de turberas (Pisano, 1997).

En áreas protegidas a lo largo del lado norte de la Bahía Inútil (Chile), en la Isla Grande, se hallan especímenes de *Drymis winteri* (Moore, 1983), polinizados por insectos y de dispersión zoocora (Aizen y Ezcurra, 1998). Estos son remanentes de bosques perennifolios dominados por canelo y leñadura explotados por europeos a partir de los años 1880-1890, cuando se inicia su destrucción para la extracción de leña empleada como combustible y en la fabricación de carbón en las explotaciones de oro (Pisano, 1977). En ellos posiblemente ha estado presente *Embothrium coccineum*, que forma rodales de bosque perennifolio de hasta 5-8 m de alto, en la costa oeste de la isla Grande (Moore, 1983).

Los bosques fueguinos se incluyen en las zonas de vegetación del bosque magallánico (los bosques perennifolios) y templado frío (los bosques caducifolios)

([Veblen et al.](#), 1996b). Poseen una menor biodiversidad general (Godley, 1960) y estructural ([Pisano](#), 1991) que los bosques subantárticos a menor latitud. Ello se ha asociado a las menores temperaturas ([Zamora y Santana](#), 1979) aunque otros parámetros de naturaleza ecológica y biogeográfica puedan estar involucrados en la reducción de la riqueza específica ([Pisano](#), 1997). La menor riqueza de especies hace presumir en una baja redundancia funcional dentro de los tipos biológicos. [Aizen y Ezcurra](#) (1998) han demostrado, en los bosques subantárticos, la importancia de las relaciones mutualistas entre la fauna y un gran número de plantas de distintos tipos funcionales dependientes de la fauna para su polinización y la dispersión de semillas. Estos autores destacaron que la baja redundancia de especies mutualistas asociadas, hace sumamente vulnerables a aquellas plantas ante la pérdida de, a veces, una única especie animal socia. Esto adquiere relevancia en relación con el impacto de las actividades humanas sobre el bosque y la necesidad de la conservación de especies.

Con el aumento de la latitud se reducen la tasa de crecimiento arbóreo en diámetro y altura; con frecuencia también disminuye la duración de la vida y la inmunidad congénita a diversos agentes y enfermedades, lo que se ha considerado consecuencia del estrés climático. Estos elementos han llevado a señalar que estos bosques se encuentran en hábitats cuyo mesoambiente es peor para el desarrollo forestal que aquellos de localidades más meridionales, continentales, con bosques subantárticos ([Pisano](#), 1997).

La importancia de los hongos

El descubrimiento y reconocimiento de la complejidad de la naturaleza ha sido particularmente dramático en el estudio de los procesos y principios ecológicos. Por ejemplo los invertebrados y los hongos tradicionalmente han sido tratados como plagas y patógenos; sin embargo cumplen importantes funciones de reciclado, captura de nutrientes, raleo y control biológico ([Khom y](#)

[Franklin](#), 1997). Los hongos realizan otras funciones como el aporte de materia orgánica al suelo y los organismos en él, a través de las hifas vivas, sus exudados y las hifas muertas, ayudando al mantenimiento de las cadenas tróficas, la formación de microagregados, la porosidad, la aereación del suelo y la retención de humedad ([Amaranthus et al.](#), 1989 *fide* [Schowalter et al.](#), 1997; [Perry et al.](#), 1987). Una de las cuestiones fundamentales para la silvicultura del siglo 21 consiste en comprender las interdependencias entre estas especies y tratar de manejar el delicado equilibrio entre sus efectos positivos y negativos, en lugar de simplemente erradicarlos ([Khom y Franklin](#), 1997; [Schowalter et al.](#), 1997). Su variada utilidad como alimento (son ricos en proteínas y carbohidratos), fermentos, antibióticos, alcaloides, hormonas del crecimiento (giberelinas) ([Gamundí y Horak](#), 2002), hacen asimismo de ellos un grupo de interés para la obtención de productos no madereros del bosque. Dada la importancia de los hongos en los bosques fueguinos se desarrollarán algunos puntos de interés.

Estos organismos heterótrofos se encuentran colonizando todos los ambientes debido a su plasticidad y capacidad de utilización de los sustratos vinculada con sus enzimas degradativas. Las hifas, formadoras del micelio, se desarrollan dentro o sobre los diferentes sustratos, y son las responsables de la nutrición y crecimiento del hongo. Es esa parte vegetativa la que realiza una intensa actividad de descomposición y alteración de los sustratos. El potencial reproductivo y la dispersión de estos organismos es enorme, como asimismo su capacidad de producir nuevos genotipos; poseen también reproducción asexual ([Schowalter et al.](#), 1997). Los hongos, como los insectos, son a menudo protegidos del ambiente adverso por su árbol hospedador, pero durante los períodos críticos de reproducción y dispersión están expuestos y son vulnerables. Las condiciones ambientales y de sus hospederos limitan las oportunidades de crecimiento rápido a micrositios particulares o años especialmente favorables ([Schowalter et al.](#), 1997).

La diversidad morfológica y de comportamiento de los hongos se refleja en su espectacular éxito en términos de biomasa, número de especies, variedad de habitats ocupados y capacidad para hacer simbiosis con otros microorganismos, plantas y animales ([Hawksworth](#), 1991). En Tierra del Fuego la variedad de hongos sorprende, ya que a la fecha hay citadas más de 620 especies (la mayoría mencionadas en [Guarrera et al.](#), 1975-1998); esto contrasta con la baja diversidad de especies arbóreas. Estos números dan una idea de que los hongos, junto a los artrópodos y bacterias comprenden la mayor parte de la diversidad biológica de muchos bosques ([Schowalter et al.](#), 1997).



Fig. 19: Hongos. *Russula nothofaginea* Singer, formador de micorrizas ectotróficas con *Nothofagus* (arriba izquierda). *Cortinarius magellanicus* Spegazzini, hongo sobre suelo, varias especies de este género son micorrízicas (arriba medio). *Cyttaria darwinii* sobre guindo: tumores producidos en el árbol por el hongo parásito y, sobre ellos las fructificaciones del hongo de forma esférica y aspecto parecido al de una pelota de golf (arriba derecha). *Heterotextus* sp, Basidiomicete gelatinoso que degrada la lignina y celulosa en ramas gruesas de lenga (centro izquierda). *Chlorociboria aeruginosa* (Pers) Seaver ex Ramam. et al., hongo Discomicete que descompone la madera y la tiñe de color verde azulado (centro medio). *Mycena pura* (Fries) Kummer, saprótrofo sobre hojarasca de lenga, tóxico (abajo izquierda); *Trametes versicolor* (L.:Fr.) Pilát, poliporo lignívoro y polífago que causa pudrición blanca y esponjosa en la albura (abajo medio); *Fistulina hepatica* (Schaeffer:Fries) var. *antarctica* parásita sobre tronco, causa pudrición de la madera.

Tipos nutricionales de hongos

Se pueden reconocer tres modos nutricionales de acuerdo a la naturaleza de la fuente de carbono externo que son capaces de utilizar ([Thrower](#), 1966): hongos biótrofos (simbiontes y parásitos), necrótrofos y saprótrofos.

Los biótrofos simbiontes incluyen hongos asociados con las algas formando líquenes (por ejemplo *Usnea* sp. y otras especies frecuentes en los bosques de

Nothofagus) y con las plantas vasculares en las micorrizas (“hongo-raíz”).

La presencia de micorrizas ectotróficas en bosques de *Nothofagus* de Argentina y su particular valor bajo condiciones húmedas y frías heterotérmicas han sido señaladas por [Singer y Morello](#) (1960), como también se ha reconocido su importancia a través de la amplia distribución geográfica de dicho género en el hemisferio sur (cf. [Veblen et al.](#), 1996a). En las ectomicorrizas los hongos son Ascomicetes, Basidiomicetes y hongos imperfectos ([Grant y Long](#), 1981; [Miller](#), 1982). Las ectomicorrizas parecerían estar muy difundidas en Tierra del Fuego, no obstante estas asociaciones no están probadas experimentalmente. De acuerdo con [Horak](#) (1979) las *Russulaceae* forman micorrizas ectotróficas, estando representada esta familia en Tierra del Fuego por el género *Russula* S.F.Gray (Fig. 19). Varias especies de *Cortinarius* se consideran micorrízicas con especies de *Nothofagus* ([Gamundí y Horak](#), 2002). En general, muchos Agaricales forman micorrizas. Las ectomicorrizas están en la mayoría de los bosques templados del hemisferio norte ya que son comunes en las *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Tiliaceae*, etc. ([Orozco](#), 1996; [Schowalter et al.](#), 1997). También son importantes en las *Myrtaceae* (ej. en *Eucalyptus* spp). Las ectomicorrizas predominarían según [Read](#) (1991) en ecosistemas forestales con acumulaciones superficiales importantes de mantillo orgánico correspondiente a latitudes y altitudes intermedias; no obstante ésta y otras generalizaciones sobre la distribución geográfica de los tipos de micorrizas presentan importantes excepciones ([Guerrero Forero](#), 1996). Asimismo las ectomicorrizas parecen estar asociadas a bosques de baja diversidad (monoespecíficos) y por tanto a especies que en la naturaleza crecen en rodales puros ([Orozco](#), 1996).

La absorción de fósforo especialmente, potasio y nitrógeno es una función crítica de las micorrizas y pueden liberar formas ligadas de estos nutrientes que de otra manera estarían indisponibles para las plantas ([Harley y Smith](#), 1983; [Clarkson](#), 1985; [Chalot et al.](#), 1988; [Schowalter et al.](#), 1997). Se ha comprobado por ejemplo la capacidad de

ciertos hongos micorrízicos de Ericáceas, de descomponer sustratos orgánicos nitrogenados (Read, 1992). De esa familia Moore (1983) cita para Tierra del Fuego a *Gaultheria antarctica* Hook. (en pantanos y turbales), *Pernettya pumila* (L.F.) Hook. (de amplia distribución, presente en bosques muy húmedos y abiertos de *Nothofagus* y en el *timberline*) y *P. mucronata* (L.F.) Gaudich. ex G. Don (en bosques abiertos muy húmedos de *Nothofagus* y *Drymis*, en matorrales y cercanías de pantanos y turberas). En las ectomicorrizas el manto de hifas almacena P, constituye un sumidero temporario que limita pérdidas por lixiviación, podría amortiguar las variaciones en su disponibilidad, y sirve a su posterior liberación (Harley y Mac Cready, 1952; Harley y Smith, 1983; Janos, 1980, 1985; Moyersoen, 1996). Las micorrizas ectotróficas parecen tener cierta aptitud saprotrofica ayudando a cerrar el ciclo de nutrientes (Janos, 1983); la capacidad de absorber amonio y/o moléculas simples de N orgánico tales como aminoácidos (Melin y Nilsson, 1952); de obtener P mediante el empleo de enzimas externas (Ho y Zak, 1979); de proteger a las raicillas de la desecación (Trappe, 1962) y de organismos patógenos (Marx, 1962) aumentando la vida media de las raicillas. En definitiva, estas asociaciones otorgan una ventaja nutritiva a la planta en suelos pobres, pero también beneficios adicionales como el control de patógenos, regulación del balance hídrico y tolerancia a estreses ambientales (Guerrero Forero, 1996).

El costo energético de la asociación micorrízica para las plantas es elevado ya que una importante fracción de los fotosintatos es derivada a los hongos y la asociación se justifica energéticamente sólo en condiciones de escasez de nutrientes que reduce notoriamente la productividad neta en ausencia de la simbiosis. El costo de la micorriza ectotrófica a su planta anfitriona puede ser entre 6 y 36% del carbono fijado (Tinker *et al.*, 1994). En bosques de *Abies amabilis* Vogt *et al.* (1982) estimaron que las micorrizas consumen el 15% de la producción primaria neta y, en un bosque de *Pseudotsuga menziesii*, Fogel y Hunt (1983) calcularon que el 28% del flujo de materia orgánica fue destinado a los hongos. Debido al mayor costo energético de

las micorrizas ectotróficas respecto de las arbusculares, Janos (1980, 1985) encuentra que los árboles ectotróficos tienen ventajas comparativas en hábitats donde existen (Moyersoen, 1996): (1) fluctuaciones de nutrientes minerales y agua, (2) nitrificación inhibida, (3) limitada capacidad de abastecimiento y/o retención de nutrientes en el suelo, y (4) lenta tasa de descomposición de la materia orgánica. Asimismo, en los trópicos, la gran capacidad de propagación de los hongos formadores de ectomicorrizas, respecto de los formadores de endomicorrizas, podría favorecer a la colonización de plantas de etapas sucesionales tempranas.

En los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego diferentes especies de *Cyttaria* representan los biótrosos más ampliamente distribuidos (Fig. 19). Estos hongos son parásitos obligados de las especies de *Nothofagus*. *Cyttaria darwinii* Berk. emend. Espinosa crece sobre lenga y ñire, de nombre vulgar "pan del indio", ha sido una fuente importante de carbohidratos para los indígenas Yaganes; produce con toda probabilidad tumores globosos en ramas y troncos, aunque no se ha comprobado experimentalmente debido a que no se ha logrado inocular plantas nuevas. Con *Cyttaria hariotti* Fisch los araucanos fabricaban un aguardiente similar a la chicha de maíz; para ello utilizaban los estromas de dicho hongo sobre los que se encuentran *Saccharomyces* spp. que producen su fermentación. *C. hariotti*, llamada "llau-llau", también probablemente produzca los tumores sobre los que crece. Estos hongos no afectan negativamente de manera importante a las plantas que parasitan; no obstante, muchos parásitos pueden dañarlas al atacar la celulosa o la lignina o ambas según sus capacidades enzimáticas, causando la pudrición de zonas del árbol en pie y originando áreas necrosadas posteriormente colonizadas por los necrótrofos que aumentan el deterioro arbóreo.

En los bosques de Tierra del Fuego los biótrosos y necrótrofos son particularmente importantes entre los políporos. Entre ellos se pueden citar a los siguientes: (1) *Piptoporus portentosus* (Berk.) G.H. Cunningham, necrótrofo que produce una pudrición castaña cúbica del

duramen, (2) *Spongipellis chubutensis* Wright & Deschamps, que [Wright y Deschamps](#) (1975) consideran uno de los políporos biótrofos más conspicuos de la isla, siendo polífago y atacante de árboles vivos en los que ocasiona un tipo de pudrición muy particular; (3) *Coriolus versicolor* (L.ex Fr) Quélet, especie biótrofa altamente polífaga, lignívora que en las latifoliadas parece atacar tanto la albura como el duramen originando una pudrición blanca.

Los saprótrofos en el bosque pueden crecer sobre madera de diferentes tamaños (ramitas, ramas, troncos), sobre hojarasca o directamente sobre el suelo. Aquellos que viven sobre madera producen pudriciones. En este sustrato se pueden encontrar diferentes Basidiomycetes desde Agaricales como diferentes especies de *Hohenbuelia* Schulzer, *Pluteus* Fr., *Armillariella* (Karst.) Karst., *Crepidotus* (Fr.) Staude, a Aphylophorales como *Poria* Pers. ex S.F.Gray. También es frecuente encontrar Ascomycetes, en diferentes ambientes, sobre ramitas en descomposición ([Gamundí](#), 1975, 1986) y muchos hongos imperfectos que tienen un papel importante en la descomposición de estos sustratos. En la hojarasca y el suelo se encuentra un gran número de hongos que descomponen la materia orgánica e intervienen en el proceso de formación de los componentes húmicos del suelo; entre ellos es de destacar a las Agaricales, y especialmente al género *Cortinarius* Fr. con 71 especies en Tierra del Fuego ([Horak](#), 1979).

Los tipos de pudriciones de la madera

En referencia a las pudriciones de la madera causadas por los hongos, estas se clasifican según el color y/o la consistencia del sustrato fúngico atacado.

En el caso de la pudrición blanca, los hongos causantes de la misma son capaces de degradar todos los componentes de la madera: celulosa, hemicelulosas, pectinas y lignina hasta CO₂ y H₂O. La utilización de todos los componentes de la madera, responde a la capacidad fúngica para utilizar lignina, polímero recalcitrante que se incrusta en la matriz de la pared celular vegetal. Este tipo de

pudrición se caracteriza por los remanentes de celulosa pura, de color blanquecino, en los sustratos lignocelulósicos atacados ([Buswell](#), 1991).

En la pudrición parda y blanda, los hongos utilizan principalmente los carbohidratos de los sustratos lignocelulósicos con sólo leves modificaciones de la lignina asociada, y así con sólo débiles disminuciones en los tenores de lignina, dando lugar a un sustrato atacado de consistencia blanda. La tonalidad característica de las pudriciones pardas responde a la oxidación de la lignina, y su consecuente incremento relativo en color (formación de grupos cromóforos), pues los carbohidratos del sustrato (principalmente celulosa y hemicelulosas) son degradados en el proceso.

Tomando como criterio al aspecto macroscópico del sustrato atacado por acción fúngica, las pudriciones se dividen en pudriciones alveolares, cúbicas, o fibrosas. Las pudriciones cúbicas se caracterizan por la presencia de clivaje en los sustratos atacados donde las rupturas se producen en forma perpendicular ([Deschamps et al.](#), 1997) (Fig. 20).

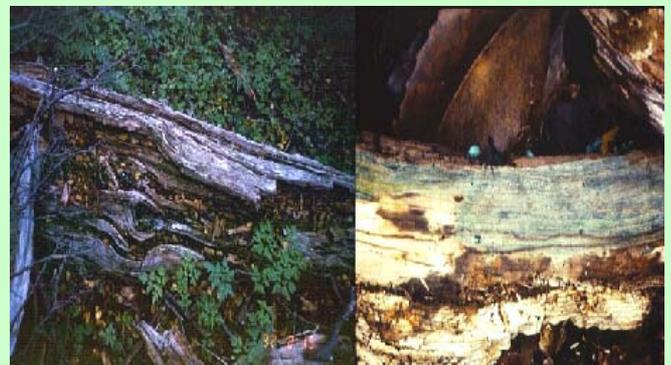


Fig. 20: Tronco de lenga con descomposición parda cúbica (arriba izquierda). Rama con pudrición blanca, en parte con color verde-azulado por la acción del hongo *Chlorociboria aeruginosa* que no es el agente causante de la pudrición blanca (abajo derecha). Fotos JL Frangi, H Spinedi.

Fisonomía y estructura de los bosques

Los árboles son los vegetales que han logrado un mayor grado de control sobre su ambiente, una mayor capacidad para organizarlo ([Terradas](#), 2001). Los árboles han interiorizado una fracción significativa del transporte de

materiales, forman los estratos superiores controlando el flujo de energía solar al interior del bosque, regulan el endoclima y crean nuevos habitats, exploran el espacio aéreo y subterráneo adecuando sus estructuras para la obtención de los recursos en la atmósfera y el suelo. Su carácter modular ayuda a su supervivencia adoptando diversas formas en respuesta a la acción de los factores del ambiente, y les permite recuperarse de las pérdidas de biomasa por perturbaciones naturales, competencia, depredación y manejo. Algunos tienen capacidad de multiplicarse vegetativamente, pueden asociarse entre sí a través de enlaces de raíces (*grasps*) o con otros organismos (hongos, bacterias) mejorando su desempeño en condiciones desfavorables.

La definición de árbol no es única (Hallé *et al.*, 1978). Se conviene en que es una planta de gran tamaño con un eje principal o tronco. Esto incluye desde grandes bambúes, helechos y palmeras hasta angiospermas y gimnospermas con crecimiento secundario; sin embargo no logra englobar todas las posibilidades. Por otra parte, en el campo forestal la definición de árbol considera al mismo como fuente de madera comercial. Por ejemplo Little (1953) define a los árboles como plantas leñosas que tienen un tallo erecto perenne o tronco de al menos 7.5 cm DAP, una copa (follaje) de forma más o menos definida, y una altura de al menos 4 m. Con ésta definición algunos ecosistemas fueguinos de *Nothofagus* no resultan bosques ya que es frecuente hacia el *timberline* altitudinal la presencia de ejemplares leñosos erectos de baja altura (árboles “enanos”) con la parte inferior del tronco curvada (*buttsweep*) hasta ejemplares achaparrados arbustiformes y en cojín denominados *krumholz* (Fig.s 13, 15, 21, 22).



Fig. 21: lenga achaparrada en el ecotono con la estepa altoandina a unos 650 m snm en el Valle de Andorra, verano (arriba izquierda); lenga en cojín entre la vegetación altoandina en el Valle del Martial en invierno, parado Harald Schmidt (arriba derecha).

El concepto de *krumholz* en sentido estricto refiere a ejemplares de especies arbóreas de porte y forma arbustiva cuya morfología y tamaño tienen una base genética. Este término suele aplicarse asimismo en sentido amplio incluyendo también a ejemplares de aspecto similar debido a la influencia del ambiente. Los *krumholz* más comunes en el *timberline* altitudinal fueguino son de los tipos decurrente y postrado de Norton y Schönenberger (1984) descriptos para Nueva Zelanda. Cabe destacar que muchos de estos ejemplares tienen gruesos troncos de posición horizontal apoyados sobre el suelo o enterrados en él.



Fig. 22: Factores ecológicos y sus consecuencias. Troncos de *Nothofagus pumilio* arqueados en su base (*buttsweep*) por efecto de la deformación causada por los mantos de nieve durante su crecimiento, 540 m snm (arriba izquierda); copas de árboles altos a baja elevación, en zonas de vientos fuertes, mostrando el efecto de roce entre copas derivado de la agitación eólica que las modela evitando su entrecruzamiento (*wind shyness*) (abajo izquierda); árbol bandera (*flag-tree*) con copas excéntricas por efecto de los vientos occidentales dominantes que dañan las yemas y afectan el crecimiento del lado expuesto al viento, costa del canal Beagle (abajo derecha); árbol achaparrado de 1 m de alto, exhibiendo ramas entrecruzadas de posición horizontal y numerosas deformaciones en forma de “rodillas” (*knees*) consecuencia del daño causado por la nieve y el cascajo de falda en el *timberline*, 640 m snm (arriba derecha); vista invernal de un gradiente de bosques de lenga desde el bosque alto de media ladera hasta el *krumholz* observándose como el dosel adquiere un aspecto más liso, de “tejado”, a mayor altitud (centro). . Fotos JL Frangi

En Tierra del Fuego los tipos fisonómicos principales dominados por angiospermas arbóreas constituyen bosques planifolios deciduos, bosques planifolios siempreverdes y bosques planifolios mixtos deciduo-siempreverdes. El aspecto de la vegetación está fuertemente influenciado por el ambiente y por ello su estructura es variable en función de las condiciones ecológicas rigurosas más o menos permanentes y los disturbios en los distintos habitats. Por ejemplo, un rasgo visible de muchos rodales forestales es que las copas de los árboles tienen una altura similar y sus copas no se entrecruzan; asimismo hacia la parte superior de las montañas van adoptando cierto aspecto de tejado lo que en ambos casos da lugar a superficies superiores planas del dosel ofreciendo menor resistencia al viento (Fig. 22). Por otra parte los rodales pueden llegar a tener características estructurales que los predisponen o los hacen más vulnerables a la acción de factores de disturbio como se ha destacado al hablar de ondas de viento. Un mal manejo silvicultural que ignore la existencia de umbrales estructurales del bosque de mayor sensibilidad al viento puede favorecer el volteo. Esto, tratado cuando se consideraron los disturbios, se complementa más adelante.

Los bosques de Tierra del Fuego son en su mayoría bosques monoespecíficos puros (> 90% de los individuos de una sola especie) o mixtos biespecíficos (dos especies codominantes). Cuando son puros o pauciespecíficos se suelen asignar denominaciones fisonómico-florísticas, como por ejemplo bosque deciduo de *N. pumilio*, bosque siempreverde de *N. betuloides*, bosque mixto de lenga-guindo.

[Donoso Zegers](#) (1981) ha clasificado a bosques subantárticos chilenos en tipos forestales, reconociendo el tipo *Lenga*, con sus subtipos de *Lenga achaparrada* y *Krummholz de Lenga*, de *Lenga puro*, y de *Lenga-Coigüe*, el tipo *Ciprés de las Guaitecas*, y el tipo *Coigüe de Magallanes*. El tipo forestal ([Cajander](#), 1926), tiene en cuenta únicamente a la composición de la cubierta arbórea para identificar y clasificar a las comunidades vegetales. Un

tipo forestal corresponde a una superficie relativamente extensa de bosques caracterizados por una o más especies forestales que pueden o no estar en condiciones iguales (homogéneas) de sitio. La clasificación en tipos forestales es más bien artificial y responde a conveniencias de orden silvicultural, comercial o de política forestal ([Donoso Zegers](#), 1993).

Dinámica de rodales

Se han propuesto diversos modelos generales de desarrollo de rodales que siguen a grandes disturbios ([Bormann y Likens](#), 1979; [Oliver](#), 1981; [Oliver y Larson](#), 1990; [Peet](#), 1981,1992; [Peet y Christensen](#), 1987; [Spies y Franklin](#), 1995).

[Spies](#) (1997) sintetiza esas ideas y señala que pueden identificarse cuatro fases de desarrollo forestal que son estados idealizados de rodales que van desde fracciones de una hectárea a cientos de ellas: (1) establecimiento o iniciación del rodal, (2) raleo o fase de exclusión, (3) transición y (4) mosaico cambiante. La fase de establecimiento (*establishment phase*), se caracteriza por el ingreso de nuevos individuos después de un disturbio, la liberación de plántulas y renovales, y la multiplicación vegetativa a partir de estructuras subterráneas en el caso de plantas dañadas. La fase de autoraleo (*thinning phase*) o exclusión se caracteriza por el cierre del dosel arbóreo que intensifica las relaciones de competencia por luz y agua dando lugar a una fuerte mortalidad de ejemplares arbóreos y una reducción del sotobosque. Las dos últimas fases están menos comprendidas y presentan distintas variantes o subfases y en general la presencia de nuevas cohortes con especies tolerantes que pueden conducir a estadios denominados de bosque maduro verdadero (*true old-growth phase*, [Oliver y Larson](#), 1990), de estado estable (*steady state*, [Peet y Christensen](#), 1987), mosaico cambiante (*shifting mosaic*, [Bormann y Likens](#), 1979) o claro cambiante (*shifting gap*, [Spies y Franklin](#), 1995).

Tipo de bosque	Densidad	Área basal	DAP _m	DAP _{max}	ALT _m	ALT _{max}	IC	IAF
<i>N. antarctica</i>	1352	51.7	22.1	66.8	8.9	14	7.1	2.1
<i>N. pumilio</i>	407	57.3	42.3	84.0	24.5	27	5.8	1.7
<i>N. betuloides</i>	489	92.8	49.2	93.2	27.5	32	26.9	6.5

Tabla 3: Características estructurales de los tres rodales en crecimiento óptimo de bosques de *Nothofagus* spp. Las localidades son Estancia María Cristina (ñire), Laguna Victoria (lenga) y Estancia Moat (guindo). Densidad (árboles.ha⁻¹), área basal (m².ha⁻¹), DAP_m: diámetro medio de los árboles a la altura del pecho (cm), DAP_{max}: diámetro máximo (cm), ALT_m: altura media del dosel (m), ALT_{max}: altura media de los tres árboles más altos (m), IC: índice de complejidad de Holdridge, IAF: índice de área foliar.

Los bosques fueguinos como se ha señalado desarrollan en distintos ambientes dando lugar a toposecuencias; asimismo están sometidos a diferentes tipos



Fig. 23: Fases de desarrollo del bosque de *Nothofagus pumilio*. Regeneración inicial o brinzal, vista del interior del bosque y detalle de árboles cosechados para ser medidos y cosechados para calcular su biomasa, MD Barrera y LL Richter junto a alumnos (arriba izquierda); regeneración avanzada o latizal (arriba derecha); crecimiento óptimo (abajo izquierda); desmoronamiento con regeneración avanzada vista del dosel y del interior (abajo derecha). Fotos G Caballé, G Martínez Pastur, JL Frangi.

de disturbios lo que permite distinguir mosaicos de rodales de distinta edad y características estructurales (fases), constituyendo distintas cronosecuencias. La particularidad de los bosques australes es que estas fases corresponden a cambios ligados a una única especie arbórea dominante. Schmidt y Urzúa (1982) mencionan que el mosaico de rodales que constituye el bosque de lenga en la región de Magallanes, Chile, es producto de distintos tipos de

estructura, de fases de desarrollo y de los sitios en los que crecen. Dichos autores mencionan que esas fases son etapas de duración variable dentro de un ciclo de desarrollo natural, que es continuo y se repite, definiéndose sobre la base de la presencia de árboles pertenecientes a generaciones distintas. Pueden describirse diferentes categorías o fases como: regeneración inicial (RI), regeneración avanzada (RA), crecimiento óptimo (CO), envejecimiento (EN) y desmoronamiento (DE), desmoronamiento con regeneración (Fig. 23). Algunas de estas categorías pueden asimilarse a las sintetizadas por Spies (1997) como por ejemplo la regeneración inicial presenta las características de la fase de establecimiento, en tanto la regeneración avanzada tiene similitud con la de exclusión.

Densidad, área basal, altura, índice de complejidad y morfología arbórea

Pisano y Dimitri (1973) han encontrado que el área basal de bosques de *N. betuloides*–*N. pumilio* puede alcanzar valores tan elevados como 124 m².ha⁻¹. De manera similar Schmidt y Urzúa (1982) reportan que los bosques puros de *N. pumilio*, ubicados aproximadamente entre 50 y 54°S, varían entre 48 y 103m².ha⁻¹ con un volumen de

Altitud	Plántulas	Renuevos		Árboles		Área basal	DAP	Altura	Edad
		Vivos	Muertos	Vivos	Muertos				
220	2.3 ± 0.7	222 ± 141	1607 ± 972	360 ± 40	20 ± 13	80	53	26	180
440	61.6 ± 7.2	28100 ± 10220	900 ± 458	780 ± 113	150 ± 40	67	33	18	158
540	30.5 ± 4.6	694 ± 390	88 ± 37	2125 ± 144	1088 ± 137	39	15	8	128
640	0	1200 ± 180	0	7520 ± 1670 [#]	0	56	10	2	137

[#] densidad de tallos

Tabla 4: Estructura de rodales de crecimiento óptimo de *Nothofagus pumilio* en un gradiente altitudinal (m sm) en el valle de Andorra, Tierra del Fuego. Media ± error estándar de plántulas, renuevos y árboles (individuos.ha⁻¹). Medias del área basal (m².ha⁻¹), DAP: diámetro a la altura del pecho (cm), altura (m) y edad (años). Modificado de Barrera et al. (2000).

madera de 400 a 600 m³.ha⁻¹. En localidades argentinas bosques de esas especies en la fase de crecimiento óptimo, completamente poblados, hasta aproximadamente 200 m snm presentan áreas basales en los rangos indicados (Tablas 3 y 4). El rodal de *N. antarctica* reportado tuvo valores similares a inferiores del rango de lenga (Tabla 3).

Las características estructurales de los bosques varían entre aquellos de edad comparable dominados por distintas especies, entre bosques de la misma especie de acuerdo con la edad del rodal y con la elevación.

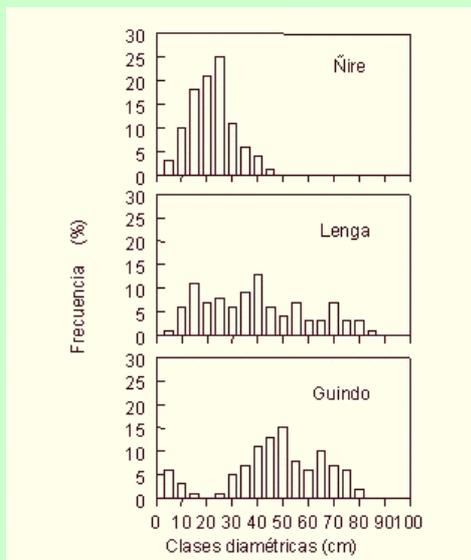


Fig. 24 : Distribución de clases diamétricas en bosques basales en crecimiento óptimo de *Nothofagus* spp.

Bosques basales

En la Tabla 3 se observa que bosques de crecimiento óptimo a baja elevación en localidades donde cada especie es dominante expresan diferencias estructurales. Los bosques de ñire se distinguen notoriamente de los bosques de lenga y de guindo. El bosque de ñire es un bosque bajo que en el caso estudiado alcanza una altura media de casi 9 m y una densidad de 1350 ind.ha⁻¹, con árboles cuyos DAP se concentran en las clases 20-30 cm y 30-40 cm; los árboles de mayor DAP se encuentran en la clase 60-70 cm, y son muy escasos (Fig. 24). Los árboles presentan un aspecto sinuoso, a veces arbustiforme, con ramificación desde la parte inferior del tronco, poseen abundantes líquenes del género *Usnea*, y también un subarbusto hemiparásito del género

Misodendrum. Los hongos del género *Cyttaria* son también frecuentes sobre ésta y las demás especies de *Nothofagus*. El estrato arbustivo es muy ralo y el herbáceo es graminoso, está bien desarrollado y su composición florística difiere de los otros bosques (Collantes *et al.*, 1989). Sobre el suelo puede haber un estrato muscinal (Fig. 25).

Los rodales de lenga y guindo comparten una mayor altura media del dosel (24,5 y 27,5 m respectivamente), una menor densidad (400-500 ind.ha⁻¹), una distribución diamétrica de los árboles más amplia, la escasez de ejemplares de gran DAP (84 y 93 cm), y fustes rectos con fuerte desrreme inferior más notable en el guindo. El nivel superior del dosel es muy uniforme, con copas que no se cruzan. Difieren en el tamaño medio mayor de los árboles de guindo por sobre los de lenga (que sumados a un 20% más de ejemplares resulta en un área basal 62 %



Fig. 25: Bosques basales crecimiento óptimo de Ñire (Ea María Cristina) (arriba), lenga (Laguna Victoria) (centro) y guindo (Ea Moat) (abajo). También puede verse instrumental de medición de caída fina (canastos), trascolación (pluviómetros y embudos plásticos para coleccionar agua para análisis de nutrientes), y flujo caular (anillos con botellas).

mayor), en una mayor abundancia de ejemplares de DAP menor en el bosque de lenga, en la presencia de un estrato arbustivo ralo (lenga) o ausente (guindo), en la presencia (guindo) o ausencia (lenga) de árboles de menor porte de *Drymis winteri* (canelo) relacionado a su proximidad al mar. Tienen en común un estrato herbáceo bajo y ralo donde predominan dicotiledóneas y helechos, y un estrato muscinal sobre porciones del suelo y la necromasa leñosa gruesa caída.

[Holdridge](#) (1978) desarrolló un índice de complejidad de la vegetación que presenta la particularidad de incluir tanto la riqueza de especies arbóreas como parámetros estructurales de interés fisonómico significativos. Este Índice de Complejidad es igual a: $IC = 10^{-3} h \cdot b \cdot d \cdot s$; donde h = altura del rodal en m, b = área basal en m^2 , d = densidad de árboles, s = número de especies de árboles. Todos estos parámetros son estimados para individuos de > 10 cm de DAP y en una parcela de 0.1 ha. El mismo muestra que los bosques caducifolios, con valores muy similares y bajos, son los menos complejos de todos los bosques a baja altitud. Los valores de éstos bosques (5,8 para el lengal y 7,1 para el ñirantal) se aproximan al estimado para la zona de vida bosque muy húmedo boreal (5,6); el ñirantal es mayor al esperado para la zona bosque húmedo boreal (1.25) donde también se localizan sus masas forestales. En el caso del bosque de guindo, su IC (=26,9) se desvía positivamente de los valores de la zona de vida bosque boreal muy húmedo. [Holdridge](#) (1978) menciona que dicho índice puede variar dentro de una zona de vida en caso de tratarse de asociaciones más favorables o desfavorables o bien procedentes de condiciones limitrofes entre zonas de vida donde los valores son el promedio de las zonas colindantes; en este caso los datos provienen de áreas con condiciones bioclimáticas cercanas a los límites entre zonas de bosque muy húmedo boreal, y bosques húmedo (IC=15) y muy húmedo templado fríos (IC=45). El bosque de guindo constituye una asociación atmosférica húmeda, favorecida por las mayores precipitaciones y una fuerte influencia marítima que reduce los riesgos de congelamiento

edáfico. Ambos argumentos de Holdridge podrían explicar lo observado.

Bosques en distintas fases de desarrollo

En la Tabla 5 se presentan algunos datos estructurales de 4 fases de desarrollo para un bosque de lenga en Tierra del Fuego. En la regeneración inicial (RI) el rodal está formado por un solo estrato, con una alta densidad, con individuos con un DAP menor a 10 cm y con una edad de hasta 40 años. Luego continua hacia una etapa de Regeneración Avanzada (RA), etapa de crecimiento vigoroso (60 años), donde la densidad disminuye por mortalidad como producto de una alta competencia. La fase de Crecimiento Óptimo (CO) caracterizada por individuos con un DAP promedio de 53 cm y una edad de 180 años y por último una fase de Desmoronamiento con Regeneración (DE) constituida por dos estratos, uno superior con árboles sobremaduros y uno inferior con individuos pertenecientes a una regeneración inicial.

Fase	Densidad		Área basal	DAP	Altura
	Vivos	Muertos	Vivos		
Regeneración inicial	11500	0	36	7	8
Regeneración avanzada	1638	1000	51	20	23
Crecimiento óptimo	360	20	80	53	26
Desmoronamiento con regeneración	1449	619	52	21	20

Tabla 5: Datos estructurales de diferentes fases de desarrollo de un bosque de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. Densidad de árboles > 5 cm de DAP (árboles.ha⁻¹), área basal (m².ha⁻¹), DAP: diámetro a la altura del pecho (cm), altura (m).

Bosques a lo largo del gradiente altitudinal

[Barrera et al.](#) (2000) estudiaron los cambios estructurales y funcionales en rodales de bosque maduro ubicados a lo largo de laderas de exposición sur en el valle de Andorra, los que sumados a la información de otros autores (datos de [Frangi y Richter](#) no publicados, y [Gutiérrez et al.](#), 1989, [Gutiérrez et al.](#) en [Veblen et al.](#), 1996b) permiten extraer ciertas conclusiones preliminares sobre las características de los bosques en relación con la elevación.

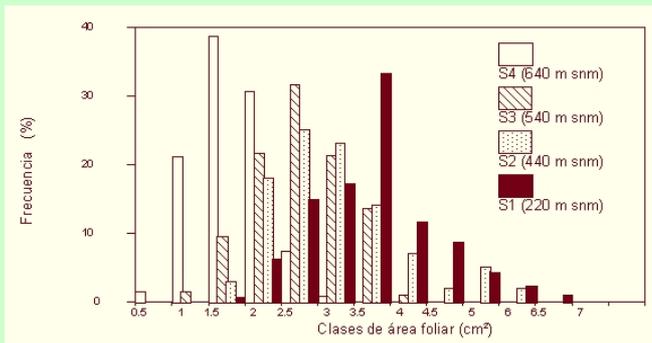


Fig. 26: Frecuencia de hojas de cada clase de tamaño (expresado en área foliar) en cuatro rodales maduros de *Nothofagus pumilio* ubicados a distinta elevación a lo largo del gradiente altitudinal en el valle de Andorra. Fuente: Barrera *et al.* (2000).

Los bosques erectos de *N. pumilio* tienen una densidad variable de plántulas, pero no se encuentran plántulas en el *krummholz* (Barrera *et al.*, 2000) (Tabla 4). La densidad de renuevos muestra gran variación entre bosques y en general es mayor en los bosques de la zona media de los faldeos. En el *krummholz* los renuevos son ramas enraizadas emergiendo de troncos y ramas principales enterradas. Los renuevos muertos decrecen exponencialmente con el aumento de elevación y están ausentes en el *krummholz*. El cociente renuevos vivos/muertos es muy bajo a 220 m, pero >0.87 en los otros sitios.

La densidad de tallos se incrementa hacia arriba de la ladera, excepto para tallos muertos que están ausentes en el *krummholz*. Para tallos, el cociente vivo/muerto decrece con el aumento de elevación en los bosques erectos (220 a 540 m snm), en tanto en el *krummholz* todos los tallos se encuentran vivos. El área basal de los bosques disminuye desde el bosque erecto inferior al superior pero se incrementa en el *krummholz*. El DAP medio y la altura disminuyen exponencialmente con la elevación.

Varios estudios muestran que las variables forestales cambian a lo largo de gradientes altitudinales en varias formas. Sin embargo las comparaciones son difíciles porque: (1) la elevación provee un gradiente complejo donde los factores ecológicos varían en diferentes patrones espaciales, (2) las plantas responden a diferentes combinaciones de factores ecológicos, (3) la extensión altitudinal de los gradientes analizados varían en los distintos estudios entre menos de doscientos a miles de

metros, y (4) las secuencias de bosques involucrada puede incluir o no una faja de *krummholz*.

Martinez Pastur *et al.* (1994) no encontraron diferencias significativas en el área basal de bosques maduros de *N. pumilio* entre 1000 y 1300 m snm en la Argentina continental. En Nueva Zelanda, el área basal de *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* aumenta de 40.9 a 51.8 m²/ha a lo largo de un gradiente de elevación de 800 a >2000 m snm (Wardle, 1984), en una tendencia opuesta a lo observado en Tierra del Fuego por Barrera *et al.* (2000) lo que sugiere que la influencia de los factores de sitio sobre el área basal es variable. Por lo tanto es posible que, dada la escasez de estudios respectivos sobre gradientes altitudinales con distintas calidades de sitio en Tierra del Fuego, puedan encontrarse otros patrones al observado en la ladera sur del valle de Andorra.

La clase de tamaño foliar dominante disminuye con el aumento de la elevación de 3.5 cm² (220 m snm), 2.5 cm² (440 y 540 m snm) a 1.5 cm² (640 m snm) (Fig. 26). El AFE (área foliar específica = superficie foliar/ masa foliar) es mayor en los bosques erectos (aunque la menor ha sido observada a baja elevación) que en el *krummholz*.

El cociente entre el área foliar (m²) y el área basal de la albura (cm²) de un rodal es considerado un índice aridez, un valor alto indicaría un ambiente húmedo, un valor bajo aridez (Waring y Running, 1998). En los bosques situados sobre el gradiente altitudinal estudiado este índice fue de 0.23, 0.21, 0.11 y 0.09, decreciendo a lo largo de la toposecuencia, con un cambio abrupto entre 440 y 540 m snm. Estos valores son similares a los encontrados en bosques montanos (0.12) y alpinos (0.07) de *Nothofagus solandri* en Nueva Zelanda por Benecke y Nordmayer (1982).

Estas características sugieren que la producción de hojas de lenga mantiene una relación del área de éstas con el área de suministro de agua y nutrientes, ajustadas a condiciones térmicas y posiblemente de disponibilidad hídrica limitada por las bajas temperaturas que se hacen extremas en el límite altitudinal del bosque.

En cuanto a la forma de los troncos estos son erectos desde su base en los rodales hasta cerca de 440 m snm, en cambio es frecuente la existencia de rodales cuyos árboles poseen el tramo inferior del tronco decumbente en la faja superior del bosque erecto cercana a 540 m. Las secciones de la base y tronco muestran que los árboles retoman su posición vertical mediante el crecimiento de madera de tensión. La edad de los árboles más viejos decrece desde los sitios inferiores a los superiores sugiriendo que las condiciones ecológicas más rigurosas hacia el *timberline* frío decrecen la probabilidad de alcanzar las mayores edades potenciales de estas especies.

Tipo de bosque	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>
Biomasa aérea	217.1	431.9	700.9
Biomasa subterránea	30.5	66.3	166.9
Total	247.6	498.2	867.8
Edad	200	230	250

Tabla 6: Biomasa (Mg.ha⁻¹) en bosques maduros de Tierra del Fuego ubicados en Estancia María Cristina (ñire), Laguna Victoria (lenga) y Estancia Moat (guindo). Se indica la edad (años) de los árboles más viejos de cada rodal

Biomasa

La biomasa es la masa de materia viva por unidad de área de terreno. En los bosques la enorme mayoría de la biomasa corresponde a las plantas. En Tierra del Fuego se han realizado estudios de la biomasa de bosques de *Nothofagus* aplicando análisis dimensional y métodos de cosecha (Barrera *et al.*, 2000; Frangi y Richter, datos inéditos).

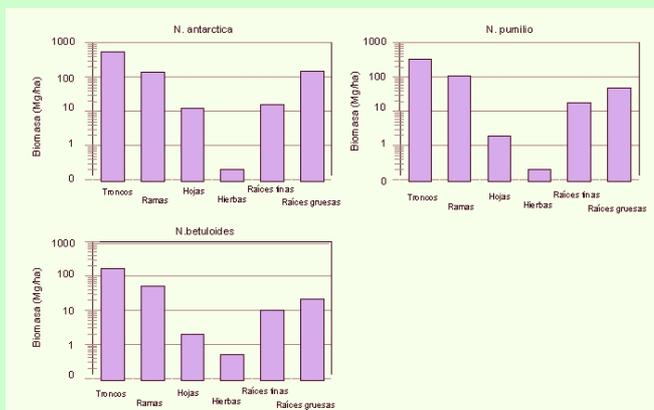


Fig. 27: Biomasa por compartimento de tres rodales de bosques basales de crecimiento óptimo de *Nothofagus* spp. de la Tierra del Fuego.

Bosques basales

Se ha observado que la biomasa total en bosques maduros basales es de 248 a 868 Mg.ha⁻¹ (Tabla 6). Si bien la información disponible es limitada, preliminarmente se puede indicar que las biomásas mayores se encuentran en los bosques de lenga y guindo maduros y las menores en los bosques de ñire, lo cual es consistente con los valores de área basal y altura de los bosques. La distribución de esa biomasa en los distintos compartimentos vegetales es indicada en la Fig. 27. El porcentaje correspondiente a la biomasa aérea y subterránea es similar en los bosques deciduos con ca. 86-88 % y 12-14 %, respectivamente. En los bosques perennifolios la fracción radical asciende a ca. 19% de la biomasa total. La mayor biomasa de raíces totales en el bosque de guindo se debe a las raíces gruesas (90% de la biomasa radical), ya que en términos absolutos la biomasa de raíces finas de los bosques de lenga y guindo no difieren, esto sugiere que los bosques perennifolios basales poseen un sistema de fijación más desarrollado tal vez para resistir mejor el efecto mecánico de los vientos en copas siempreverdes con mayor área foliar. Schulze *et al.*, (1996) han observado que tanto en bosques de *N. pumilio* como en matorrales, pastizales y desierto ubicados a lo largo de una transecta de precipitaciones decrecientes en la Patagonia, la mayoría de las raíces están concentradas en la parte superior del suelo y dependen de las lluvias recientes; asimismo si bien la biomasa de raíces disminuye con el decrecimiento de las precipitaciones, la relación biomasa subterránea/aérea aumenta con la disminución de las precipitaciones. Por otra parte, en esos bosques, cerca del 50% de la biomasa de raíces se localiza en los primeros 20 cm de profundidad, y el 90% en aproximadamente los primeros 60 cm del suelo (Schulze *et al.*, 1996). La mayor parte de la absorción de agua y nutrientes la realizan las raíces finas, la cual se debe a su gran superficie absorbente más que a su biomasa (Kozłowski *et al.*, 1991). La distribución de raíces finas en el perfil del suelo de los tres bosques fueguinos estudiados muestra una concentración de entre 47-52 % en los primeros 10 cm de profundidad; sin embargo, el descenso de la contribución porcentual con la profundidad es mayor en el

bosque de ñire y guindo, que en el de lenga que presenta raíces finas a más de 60 cm. En el bosque de ñire más del 99 %, y en el de guindo el 98% de las raíces finas vivas se encuentran en los primeros 30 cm del suelo; ese porcentaje fue del 78% en el bosque de lenga. La biomasa foliar en el rodal de bosque perennifolio es un orden de magnitud mayor que en los rodales de los bosques deciduos (en éstos la biomasa foliar fue estimada mediante la caída foliar corregida por pérdida de peso). Las hojas constituyen sólo el 0.5-1.1% de la biomasa aérea en el caso de los bosques deciduos y un 1.8 % en el bosque perennifolio, el resto corresponde a las estructuras leñosas las que representan > 98 % de la biomasa aérea de la cual el 77-80 % es troncos.

No disponiendo del área de raíces finas, se puede estimar el cociente biomasa de raíces finas/índice de área foliar (IAF), como indicador de la inversión radical requerida para absorber el agua necesaria para satisfacer la demanda transpiratoria por unidad de área foliar. Este sugiere que el guindo es el que invierte menos fotosintatos en raíces ya que posee el índice más bajo de las tres especies, 2.4 Mg/ha.IAF contra 3.7 y 8.5 Mg/ha.IAF de los bosques caducifolios (ñire y lenga, respectivamente).

La contribución herbácea a la biomasa total de estos bosques es insignificante (0.2-0.02 %) si bien su biomasa es el doble (ca. 0.5 Mg.ha⁻¹) bajo los ñires que en los otros bosques (0.2 Mg.ha⁻¹).

Biomasa y altitud

Por otra parte, la biomasa aérea de los bosques fueguinos disminuye fuertemente con el aumento de la elevación, desde los bosques erectos al *krummholz* (Fig. 28). La pequeña fracción foliar de la biomasa aérea en los bosques en crecimiento óptimo de *N. pumilio* aumenta con la elevación. En aquellos ubicados a 100, 220, 440, 540 y 640 m snm el porcentaje de biomasa foliar respecto a la biomasa aérea total es de 0.5, 0.9, 1.9, 2.0 y 10%.

El aumento del índice de área foliar (IAF = área foliar/área de terreno) en *N. pumilio* varía entre 2.1 y 2.9 para bosques de baja y media elevación y entre 3.1 y 3.3

para el bosque bajo erecto y el *krummholz* del segmento superior boscoso de los faldeos (Frangi y Richter, datos

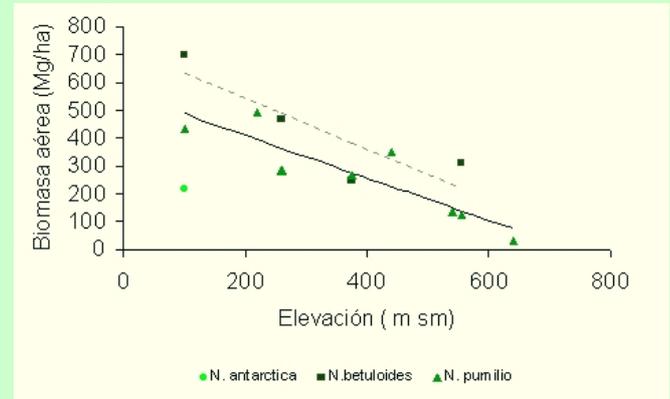


Fig. 28: Biomasa aérea en relación con la elevación en bosque de *Nothofagus*. Se indican las rectas de regresión para lenga (—; $y = 562.3 - 0.76x$, $r^2 = 0.80$) y guindo (---; $y = 723.8 - 0.91x$, $r^2 = 0.74$). Fuentes: Frangi y Richter, y Gutiérrez *et al.*, ambos en Veblen *et al.* (1996); Barrera *et al.* (2000).

inéditos; [Barrera *et al.*, 2000](#)).

Para *N. antarctica* se han medido índices de 2.6 (Frangi y Richter, datos inéditos) y para *N. betuloides* de 2.5 a 6.5 ([Gutiérrez *et al.*, 1991](#); Frangi y Richter, datos inéditos). Esto muestra la tendencia de los bosques perennifolios a poseer los mayores IAF.

Con excepción de los bosques que ocurren por debajo de 220 m snm, los musgos del suelo son más importantes que las hierbas, se incrementan con la altitud en los bosques erectos. Su mayor abundancia es notoria a 540 m snm con más de 3.5 Mg.ha⁻¹ y luego decrece a la mitad de ese valor en el *krummholz*. La biomasa de hierbas es escasa (< 0.2 Mg.ha⁻¹) en todo el gradiente altitudinal. Los arbustos no son importantes o están ausentes.

[Röhrig](#) (1991) menciona que con excepciones los rodales de bosques latifoliados templados del hemisferio norte, de más de 100 años de edad, poseen un rango de biomasa aérea entre 150 a 400 Mg.ha⁻¹ (sin considerar su estrato herbáceo). Su proporción de troncos es de 75 a 85% y la de ramas fluctúa entre 10 y 36% de acuerdo a varias causas entre las que se encuentra el propio límite de tamaño entre ambas categorías. La masa foliar es sorprendentemente constante alrededor de 3 Mg.ha⁻¹, con raras valores sobre 4 o menores de 2 Mg.ha⁻¹. La biomasa herbácea es dependiente de las condiciones edáficas y de la luz que

alcanza ese estrato y su rango es de 0.1 a 1.0 Mg.ha⁻¹ en bosques cerrados maduros (Röhrig, 1991). Estos valores permiten notar que los valores de los bosques deciduos fueguinos, con excepción del *krummholz*, corresponden aproximadamente a los rangos citados. Asimismo Vogt *et al.* (1996) estimaron que la relación fitomasa subterránea: total es de 0.13 a 0.19 para los bosques deciduos templado fríos, y de 0.14 a 0.28 para los bosques siempreverdes aciculifolios templado fríos los cuales son similares a los bosques de Tierra del Fuego.

Necromasa

La necromasa es la cantidad de materia orgánica muerta por unidad de área. Sus componentes pueden distinguirse en función de su tamaño en detritos finos y gruesos, y también de su posición en el ecosistema (ver en éste libro Frangi *et al.*). Los restos orgánicos reconocibles de plantas y animales sobre la superficie o dentro del suelo se denomina mantillo (en inglés *litter*). Otros materiales orgánicos están muertos adheridos a las plantas vivas (por ejemplo ramas secas) y un tercer grupo corresponde a árboles muertos en pie (en inglés *snags*) (Fig.s 29).



Fig. 29: Necromasa. Árboles jóvenes muertos en pie en un bosque de lenga (arriba izquierda); árboles muertos en pie (*snags*) erectos e inclinados y troncos caídos (*logs*) (arriba centro); árbol en pie quebrado y troncos caídos en un lengal de ladera (arriba derecha); ramas secas en un ñire (abajo izquierda); detritos finos junto a restos de un tronco en descomposición avanzada que opera como *nursery* en un lengal (abajo centro) y detritos finos en el suelo del *krummholz*.

Los detritos finos de los bosques fueguinos constituyen la fracción menor de la necromasa del piso forestal. Ellos están integrados por partes enteras y

fracciones de hojas, flores, frutos, fracciones menores de tejidos leñosos y corteza, restos de hongos, misodendráceas y líquenes, y otros. En sitios basales maduros de ñire y lenga se han medido masas entre 4.5 y 5.1 Mg.ha⁻¹ de detritos finos, en tanto para bosques de guindo de la costa de Moat se obtuvieron valores más elevados: 8.3 Mg.ha⁻¹. La principal importancia de los detritos finos en el piso forestal se asocia con el ciclado de nutrientes y el aporte de materia orgánica lábil al suelo debido a su mayor concentración de nutrientes y mayor tasa de descomposición como se verá más adelante.

Los detritos leñosos gruesos influyen procesos físicos y ecológicos en los ecosistemas acuáticos y terrestres (Maser *et al.*, 1988). Son una fuente de energía y nutrientes y proveen el habitat a productores y consumidores. Por ejemplo es frecuente la presencia de troncos en descomposición (*logs*) que sirven de “vivero” para las plántulas (entre ellas las de *Nothofagus* spp.) y la presencia en ellos de hongos micorrízicos afecta la supervivencia de las plántulas. Las ectomicorrizas de los árboles invaden la madera enterrada en descomposición (Harvey *et al.*, 1991); insectos y otros artrópodos viven en la madera, encuentran allí su alimento, ayudan a su fraccionamiento y consumo y facilitan la infestación con microorganismos. Hongos ectomicorrízicos, bacterias de vida libre fijadoras de N, cianofíceas y líquenes con capacidad de fijar nitrógeno atmosférico prefieren la madera gruesa caída en especial aquella en estado avanzado de descomposición (Silvester *et al.*, 1982; Schowalter *et al.*, 1992). Por ello la contribución de la fijación de nitrógeno es mayor en la necromasa gruesa más descompuesta que en la poco descompuesta y el suelo (Schowalter *et al.*, 1997). Los detritos leñosos gruesos han sido mencionados como un producto de disturbios (Spies *et al.*, 1988). En Tierra del Fuego su acumulación en el piso forestal es evidente en las zonas que han sufrido aludes, deslizamientos, volteo por el viento y como muertos en pie y troncos caídos en zonas quemadas. Una fracción de la necromasa del piso forestal que se observa en la actualidad procede de bosques del pasado; constituye parte del legado de organismos sobrevivientes y estructuras orgánicas

derivadas como muertos en pie, troncos caídos y horizontes orgánicos del suelo (Franklin *et al.*, 1997). Las características físicas, químicas y bióticas de la necromasa inmediatamente después del disturbio que le dio origen son de interés para el bosque en regeneración. Su acumulación ha sido relacionada al desarrollo forestal (Harmon y Chen, 1991) y como un rasgo que afecta al microrrelieve y los suelos, la frecuencia y transporte de sedimentos por incidir en el escurrimiento superficial y la erosión, y la distribución y severidad de los fuegos e infestaciones de insectos (Furniss y Carolin, 1977; Harmon *et al.*, 1986; Agee y Huff, 1987). La importancia de la necromasa correspondiente a los árboles muertos en pie de los bosques de lenga es evidente entre fases de desarrollo del bosque y a lo largo del gradiente altitudinal como ya se ha indicado (Tabla 4). Si bien no existen datos sobre el comportamiento de la necromasa en pie en los bosques fueguinos, observaciones de campo permiten señalar que perdura por años y decenios esa situación fraccionándose y mineralizándose lentamente como se observa en bosques quemados hace varias décadas.

La diferenciación en detritos finos y gruesos resulta de gran interés en la necromasa del piso forestal. Ambos compartimentos se distinguen por sus características físico-químicas y velocidad de descomposición. Los detritos finos tienen mayores concentraciones de nutrientes y se descomponen más rápido. La masa de un determinado compartimento del mantillo depende del balance entre los aportes (principalmente la caída) y las pérdidas (principalmente la descomposición).

En bosques maduros basales de *Nothofagus* la mayor necromasa del piso forestal corresponde a los detritos leñosos gruesos (86 a 94% del total), el resto corresponde a hojas, detritos leñosos pequeños y otras estructuras vegetales que forman un horizonte orgánico de 2 a 3 cm de espesor (Tabla 7) (Richter y Frangi, 1992). La importancia del mantillo en cada bosque maduro puede vislumbrarse del porcentaje de su necromasa respecto de la biomasa aérea; aquella es el 38, 14 y 9% de la biomasa aérea para el bosque de ñire, lenga y guindo, respectivamente.

Detrito	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>
Grueso	78.3	58.1	51.9
Fino	5.1	4.5	8.3
Total	83.4	62.6	60.1

Tabla 7: Materia seca ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) del mantillo de bosques de *Nothofagus* spp. El mantillo fino es el promedio de dos muestreos (marzo y mayo).

Los detritos gruesos en el suelo mantillo pueden a su vez subdividirse en categorías en función del aspecto, características físicas y forma de los trozos de madera, presencia de corteza, etc. Por lo general estas categorías se corresponden con distinto grado de descomposición y, por ende, dentro de un cierto tamaño, generalmente con la antigüedad de la madera en el suelo. En los bosques fueguinos la madera en el piso forestal ha sido clasificada en tres categorías que por su numeración creciente indican un mayor grado de deterioro desde maderas sólidas con corteza adherida y formas cilíndricas (estado 1) hasta tablas o formas ahuecadas con maderas pulverulentas (en seco) a plásticas (en húmedo) (estado 3) coincidentes con una reducción de la densidad (Richter y Frangi, datos no publicados). El mayor volumen de madera gruesa en el piso de los bosques corresponde al estadio 3, sin embargo la masa de madera puede estar en distintos estadios debido a la pérdida de masa por descomposición (Fig. 30). El mayor volumen de madera de estadio 3 sugiere que predomina leño caído o muerto en pie mucho tiempo atrás, en parte parcialmente descompuesto en pie, que se acumula en categorías de descomposición avanzadas.

La acumulación de detritos leñosos gruesos en el piso del bosque es común en los bosques templados y boreales del Hemisferio Norte y Sur (Maser y Trappe, 1984; Harmon *et al.*, 1986; Turnbull y Madden, 1986; Vogt *et al.*, 1986; Spies *et al.*, 1988; Stewart y Burroughs, 1994; Krankina y Harmon, 1995). Los 52 a 78 Mg.ha⁻¹ de detritos leñosos gruesos (>10 cm) del piso de los bosques fueguinos resultan superiores a la necromasa de los bosques deciduos templados (11-38 Mg.ha⁻¹) y son comparables al rango inferior de valores hallados en bosques de coníferas (10-511



Fig. 31: Embalses creados por castores mediante el represado de arroyos usando madera como material de construcción, obsérvense los árboles muertos en pie (*snags*) y caídos (*logs*), en el dique y las inmediaciones por la actividad directa de los castores y el anegamiento de las márgenes (arriba). Abajo, árbol roído por los castores (derecha), y un dique abandonado, seco, con renuevos de lenga en su periferia (derecha). Mg.ha⁻¹) (Harmon *et al.*, 1986; Means *et al.*, 1992).

Dinámica y perturbaciones naturales

Veblen *et al.* (1996) resumen la opinión de diversos autores que han estudiado los bosques de *Nothofagus* sp. Ellos coinciden en señalar que dichos bosques ocupan áreas sometidas a severas restricciones ambientales, a perturbaciones intensas y recurrentes que causan daño y muerte a árboles y rodales, y a factores que ocasionan *dieback*. Este último es un proceso de desmejoramiento progresivo de los árboles iniciado con la mortalidad parcial de la copa y su avance gradual hacia la base del árbol.

La persistencia del bosque fueguino de *Nothofagus* está asegurada por la coexistencia de dos condiciones que limitan el acceso de otras especies, sean estas especies herbáceas como las cañas que compiten en las fases tempranas de reclutamiento de la lenga, o especies forestales

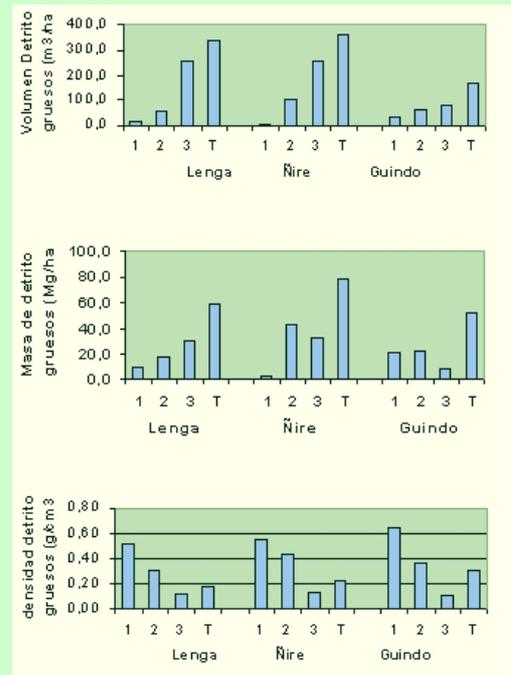


Fig. 30: Volumen, masa y densidad de cada estadio (1, 2 y 3) y total de detritos gruesos en el piso forestal de tres rodales maduros de bosques fueguinos de *Nothofagus*.

tolerantes sucesionalmente tardías como ocurre en territorio continental (Richter y Frangi, 1992). Por una parte, existen restricciones crónicas, principalmente las derivadas de las bajas temperaturas. Por otra, existen factores de recurrencia variable que producen roturas en el vuelo forestal (Tabla 8). La influencia de los factores de tensión crónicos y agudos sobre la composición y estructura de los bosques fueguinos se refleja en rasgos de aparente simplicidad que se corresponden con los denominados sistemas físicamente controlados (Sanders, 1969) y sistemas bajo estrés (Lugo, 1978). Esa simplicidad en la composición y estratificación vertical de cada rodal desaparece si se considera, como se ha señalado previamente, a otros grupos de organismos como los hongos, y a la materia orgánica muerta, o se cambia de paisajes fueguinos escala y se considera el mosaico de rodales que integran los.

La importancia de las perturbaciones físicas no excluye la existencia de perturbaciones bióticas. Destacaremos las debidas al castor (*Beaver canadensis*). A partir de su introducción con fines pilíferos en el año 1946 se extendieron hasta tener, 50 años después, una población estimada entre 35.000 y 50.000 individuos en el sector argentino de la Isla Grande donde ha colonizado el 90% de su sistema hidrográfico (Lizarralde *et al.*, 1996; Lizarralde y Escobar, 2000). Los castores construyen diques en los cursos de agua y causan el anegamiento de sus márgenes lo que ocasiona la mortalidad del bosque que asimismo sufre el daño directo de los animales que anillan y cortan los árboles en las inmediaciones (Fig. 31). También provocó efectos de paludificación, en lo que concierne a la expansión o contracción de las áreas turbosas rodeadas de bosque. La expansión de los castores asimismo causó cambios importantes en los ambientes acuáticos afectados (Lizarralde, 1993; Lizarralde *et al.*, 1996). Los castores prefieren ríos ubicados en valles y no colonizan aquellos que drenan frentes de ladera; la superficie de los embalses y los cambios en el ambiente se relacionan con diferencias en las características del valle (Coronato *et al.*, 2003). Cabe destacar que la fauna de mamíferos silvestres tiene un 65%



Fig. 32: Área quemada 17 años antes de la toma fotográfica (arriba), obsérvese la necromasa remanente en pie y caída, y la ausencia de regeneración de lenga; bosques de lenga explotados en la década de 1970 mediante tala rasa cercanos al Lago Yehuin sometidos a pastoreo ovino muestran, 30 años después, las consecuencias de esa combinación de usos: una carpeta herbácea, escasa regeneración de lenga y necromasa remanente del bosque intervenido consistente en tocones, trozas posiblemente dejadas en el terreno por tener podredumbres y forma no aprovechable, y en general material leñoso grueso de lenta descomposición (abajo) de componentes exóticos de carácter fuertemente invasor, con sus poblaciones en expansión en el archipiélago (Deferrari *et al.*, 1996; Lizarralde y Escobar, 2000). Dentro

Disturbio (cita)	Disparadores, facilitadores, causales	Impacto causado, características o respuesta del ecosistema
Glaciaciones (12)	Cambios climáticos de periodicidad geológica	Denudación y cobertura con hielo de grandes superficies, bosques en refugios, afectan distribución geográfica de los bosques
Terremotos (9)	Daño en raíces, menor disponibilidad de agua	Aumento tasa de mortalidad y caída de árboles; retardo, luego aumento del crecimiento de árboles supervivientes por menor competencia
Inundación litoral (1)	Subsidencia por terremotos	Muerte de bosques litorales de lagos
Remoción en masa (7)	Terremotos	Remoción del suelo y exposición del subsuelo; colonización por lenga o guindo según sitio
Coladas de turba (11)	Pendientes fuertes, saturación hídrica y fluidificación de la turba	Discontinuidad de la masa forestal con formas semicirculares; arrastre y pérdida del suelo superficial orgánico y de la masa forestal
Aludes o avalanchas de nieve (9, 13)	Topografía (pendiente, elevación, exposición), innivación	Volteo de fajas de bosque de distinta extensión; las más largas en forma de lengua de hasta 300 m con acumulación de necromasa al pie de la faja; dosel uniforme y árboles con <i>butsweep</i>
Vientos fuertes (9)	Tormentas de viento, suelos húmedos que facilitan desenraizamiento, la existencia de claros acelera el proceso de caída	Caída de árboles y rodales; rodales posteriores de estructura uniforme, aparentemente coetáneos, microrelieve de domos y depresiones
Vientos fuertes (4, 6, 7, 9, 10, 11)	Altura del rodal, suelos someros, orientación y posición topográfica respecto de la dirección del viento, sinergismo con guanacos	Ondas de viento en los faldeos; islas de árboles bajos, morfológicamente adaptados a los vientos muy fuertes cerca del <i>timberline</i> ; posible descenso del <i>timberline</i>
Fuegos (3, 9)	Naturales (poco frecuentes), antrópicos (indígenas y pobladores actuales) más frecuentes	Reducción de la biomasa, necromasa gruesa en pie y en el piso forestal, presencia de carbón en el suelo; posteriormente crecimiento de árboles coetáneos
Fuego + pastoreo (5)	Fuegos antrópicos sumado al pastoreo y pisoteo del ganado doméstico (ovejas principalmente)	Sucesión detenida en prado, regeneración impedida por el ganado, abundante legado forestal de necromasa gruesa en pie y en suelo
Caída de grandes árboles (2, 9)	Edad avanzada, enfermedad, competencia, agentes físicos	Regeneración en claros; si estos son muy grandes puede comprometerse la regeneración por la acción desecante del viento
Castores (8)	Introducción de especies exóticas y abandono, ausencia de enemigos naturales, abundancia de hábitats favorables	Formación de diques y represas en ríos y arroyos, muerte de árboles por paludificación y anegamiento de márgenes, anillado y corta de árboles, cambios en el hábitat acuático
Conejos, guanacos (9, 10)	Introducción de especies exóticas, aumento poblacional de herbívoros nativos	Daño o impedimento de la regeneración

Tabla 8: Disturbios que afectan los bosques de la Tierra del Fuego.

Fuentes: (1) Proser Goodall, 1979; (2) Roig *et al.*, 1985; (3) Heusser, 1987; (4) Gallart, 1990; (5) Richter y Frangi, 1992; (6) Rebertus y Veblen, 1993a; (7) Rebertus y Veblen, 1993b; (8) Lizarralde *et al.*, 1993, 1996; (9) Veblen *et al.*, 1996b; (10) Rebertus *et al.*, 1997; (11) Puigdefábregas *et al.*, 1999; (12) Rabassa *et al.*, este volumen; (13) Allogia *et al.*, en prensa.

de las especies silvestres nativas el guanaco (*Lama guanicoe*) ramonea la regeneración del bosque, crea parches abiertos persistentes aún en el *timberline* donde se concentran en el verano (Rebertus *et al.*, 1997). Tampoco son despreciables las contribuciones humanas a la modificación y pérdida de superficies forestales (Fig.s 32 y 33).

La importancia de las perturbaciones naturales como factor modelador del bosque subantártico se percibe inmediatamente al entrar en contacto con el paisaje fueguino. Esta circunstancia otorga a este fenómeno un atractivo especial para el investigador, ya que le ofrece la oportunidad, por una parte, de contrastar con la realidad conceptos teóricos sobre la función de los cambios exógenos en los ecosistemas y por otra, de comprender mejor los factores que regulan su dinámica natural.

El bosque fueguino llama la atención por la extensión que ocupan sus masas sobremaduras, de manera que el papel de las perturbaciones como factor dinamizador y rejuvenecedor, resulta particularmente intrigante. Entre 1984 y 1988 se estudiaron los tres tipos de perturbaciones más frecuentes en el bosque fueguino: los aludes, el viento y las coladas de turba. A continuación, se resumen los resultados obtenidos para los aludes y el viento, mientras que los referidos a las coladas de turba ya se mencionaron en la sección de suelos del bosque fueguino.

Efecto de los aludes sobre la dinámica del bosque

Las avalanchas de nieve constituyen una perturbación de primera magnitud que regula la estructura demográfica del bosque a nivel de ladera. Sus efectos se manifiestan a simple vista, por la homogeneidad de la textura del dosel de copas, en todas las montañas con

altitudes superiores al límite altitudinal del bosque (700 m) y son tanto más frecuentes cuanto más al sur y oeste de la isla, debido a la mayor innivación. Su estudio permite interpretar mejor la dinámica de las masas a escala de ladera y reproducir, hasta cierto punto, las cortas a mata rasa en



Fig. 33: Vista general de Ushuaia y el Valle del Martial sobre la cordillera fueguina. El crecimiento urbano en las últimas dos décadas del siglo XX significó una expansión en gran parte descontrolada sobre el bosque nativo y las turberas; la instalación o expansión de viviendas, las facilidades turísticas tales como grandes hoteles, pistas de ski, aerossillas y caminos, los depósitos de residuos, etc están cambiando rápidamente el paisaje de la zona.

condiciones naturales.

Mediante el análisis de las huellas de avalanchas (Fig. 34) en el valle de Andorra, cerca de Ushuaia (Allogia *et al.*, en prensa) se detectaron eventos de tres magnitudes, en términos de longitud recorrida. Las mayores alcanzan la base de las laderas y ocurren a intervalos próximos al siglo, las moderadas se detienen a media ladera y su recurrencia es de 30-50 años, mientras que las pequeñas interesan sólo al borde superior del bosque y ocurren a intervalos inferiores a los 20 años. Las dos primeras tienden a sincronizar la masa forestal, dando lugar a estructuras más homogéneas que los rodales libres de aludes. Las últimas inducen adaptaciones al paso de la nieve, tales como crecimiento postrado. Las aberturas producidas por los aludes en la cubierta arbórea son inmediatamente ocupadas por el renuevo de la misma especie que a los 10-15 años alcanza ya el área basimétrica de los rodales maduros ($50-60 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$).

Efecto del viento sobre la dinámica del bosque

En Tierra del Fuego, los efectos del viento son perceptibles por doquier debido a la frecuencia de la circulación zonal del O y SO. En el bosque son frecuentes los árboles volteados, aislados o en rodales, sin embargo, una de las huellas más llamativas es el bandeado de árboles muertos, perpendicular a la dirección predominante del viento (Figs 35 y 36). El frente está formado por los árboles más altos y de mayor edad; siguiendo la dirección del viento, a sotavento, se van encontrando árboles más jóvenes, protegidos por los anteriores, hasta llegar al renuevo que crece entre los ejemplares muertos en pie del frente siguiente. Se forman así, conjuntos regulares, parecidos a los *ripple marks* o a las olas marinas. Se trata de un fenómeno descrito en zonas subalpinas de los Apalaches



Fig. 34: Claro de alud reciente en el faldeo de la cordillera, E Rapoport en el camino (arriba izquierda). Huellas de aludes en el valle de Andorra, cerca de Ushuaia, sobre bosque de lenga (abajo derecha), nótese el efecto homogeneizador de las edades y copas de los árboles en los dos corredores de aludes en la izquierda de la imagen.

(Sprugel y Bormann, 1981) y de Japón (Sato e Iwasa, 1993).



Fig. 35: Guindo caído por efecto del viento con su masa de raíces de escasa profundidad, formando un plato, indicada por Ariel Lugo, cuyo desenraizado ha sido facilitado por las condiciones de elevada humedad del suelo y vista lateral del plato de raíces de una lenga con otro árbol caído apoyado sobre él (arriba izquierda y centro); una gran lenga en Río Valdéz junto a otros árboles inclinados, regeneración establecida y mayor cubierta herbácea en el claro (derecha arriba); numerosos árboles en el suelo alineados con la pendiente, árboles maduros con el eje ramificado en bayoneta y ejemplares inclinados más jóvenes denotan la acción del viento y efectos secundarios en distintos eventos recientes y más antiguos (derecha abajo).

Los deslizamientos de terreno también son frecuentes, sobre todo en zonas turbosas. Sus huellas se manifiestan en forma de nichos semicirculares, alojados en la parte alta de las laderas, que se prolongan hacia abajo en corredores decamétricos, en los que la turba ha sido desmantelada.

En el sector argentino de la isla, tanto los bosques bandeados como las coladas de turba ocurren con mayor frecuencia en el sector oriental, caracterizado por un clima oceánico y ventoso. Para el estudio de ambos fenómenos se seleccionó la bahía de Buen Suceso, situada en la costa atlántica, frente a la isla de los Estados. Se trata de una penillanura cubierta de turba, profundamente disecada por la red de drenaje. El bosque de *Nothofagus betuloides* se localiza en las laderas que forman el encajamiento de los cauces fluviales. Debido a la dirección NO-SE de la red fluvial aproximadamente coincidente con la de los vientos predominantes, la mayor parte de las laderas boscosas presentan patrones bandeados en sentido de la pendiente. Alternando con sistemas de bandas, también, son frecuentes las coladas de turba, las cuales, por coalescencia lateral, pueden desmantelar amplios sectores de las laderas.



Fig. 36: Perspectiva del bosque de guindo bandeado en la ladera estudiada del la Bahía de Buen Suceso (Tierra del Fuego, Argentina). Las bandas se desplazan en sentido del viento dominante, de derecha a izquierda de la imagen.

La observación preliminar de este paisaje sugirió la hipótesis de que las coladas de turba eran precursores de las bandas, al generar discontinuidades en la masa forestal, sobre las cuales, el viento actuaría posteriormente propagando el patrón bandeado. Tras realizar mediciones detalladas de ambos fenómenos ([Puigdefábregas et al., 1999](#)), incluyendo edades de árboles, cartografías, determinaciones dasométricas, descripción de perfiles de suelo y determinación de propiedades del horizonte edáfico superficial, la primera hipótesis tuvo que ser desechada. Bandas y coladas ocurrían de forma independiente.

El patrón bandeado, comparado con el bosque no perturbado (Tabla 9) presenta una reducción del 50% en el área basimétrica y de sólo un 11% en la edad de los árboles. La velocidad de propagación de las bandas disminuye desde 1 m.año^{-1} en la base de las laderas hasta 0.4 m.año^{-1} en el sector superior de las mismas. Recorriendo el patrón en dirección perpendicular a las bandas, cara al viento dominante, se observa una disminución de densidad y un aumento de área basimétrica y de altura de los árboles. Paralelamente, la concentración de nitrógeno en el horizonte mineral superior (A_h) disminuye a una tasa de $-0.0016\%.\text{año}^{-1}$, mientras que la relación C/N aumenta de 22 a 30 y el potencial redox (rH) pasa de 271 mV a 355 mV.

<i>Nothofagus betuloides</i>	BNP	SS	SM	SI
AB (m ² / ha)	97	45	52	44
DENS (n / ha)	700	1623	600	541
DAPm (cm)	42	19	33	32
ALT DOM/COD(m)	19 (0.28)	7.4 (0.27)	21 (2.3)	18 (1.47)
ABMUERTOS (m ² / ha)	8	24	27	32
DENSMUERTOS (n / ha)	255	1560	650	987
EDADm (1.3 m) (año)	Sd	168 (17)	192 (33)	184 (24)
EDADPLOT (año)	165**	137	147	153
ANCHOBANDA (m)	-	60	125	150
TAS PROP BAND (m. año ⁻¹)	-	0.4	0.8	1

Tabla 9. Estructura de rodales maduros de guindo en la Bahía de Buen Suceso (Tierra del Fuego, Argentina). BNP, bosque no perturbado; SS, sector superior de la ladera; SM, sector medio de la ladera; SI, sector inferior de la ladera; AB, área basimétrica; DENS, densidad de árboles vivos; DAPm, diámetro normal del árbol promedio; ALT DOM/COD, altura de árboles dominantes/codominantes; ABMUERTOS, área basimétrica, en la base, de árboles muertos; DENSMUERTOS, densidad de árboles muertos; EDADm, edad media de árboles dominantes/codominantes; EDADPLOT, tiempo transcurrido desde el último frente de árboles muertos; ANCHOBANDA, anchura de la banda; TASA PROP BAND, velocidad de propagación del bandeo; sd, sin datos; paréntesis, 1 error estándar; **, estimado a partir de curvas DAPm-EDADPLOT. Fuente: Puigdefábregas *et al* (1999).

Estos resultados indican que el bandeo supone la ordenación espacial de los procesos de regeneración y maduración de la masa forestal, con el consiguiente auto-aclareo, incorporación de nutrientes a la biomasa, a costa de los disponibles en el suelo y drenaje del horizonte superficial, por evapotranspiración, y paralelo aumento de las condiciones de oxidación (rH).

La comprensión de las causas del bandeo requiere distinguir las que originan la mortalidad de los árboles y las que conducen a la estructura espacial en bandas. Respecto a las primeras, debe señalarse que se trata de un *dieback* que afecta a los árboles adultos avanzando desde la parte alta de la copa hacia abajo. El factor más frecuentemente invocado es la sequía fisiológica invernal (Sato e Iwasa, 1993). Esto explica la localización subalpina de los casos descritos: en invierno, la demanda evaporante de la atmósfera no puede ser satisfecha por el agua absorbida por las raíces, debido a que el suelo está helado. Como se ha dicho anteriormente en el caso de Tierra del

Fuego, el suelo cerca de la costa se hiela raras veces pero las temperaturas entre 0°C y 1°C persisten durante largos períodos. Se sabe (Hinckley *et al.*, 1985) que en esas condiciones, la conductancia del flujo de agua en las raíces disminuye drásticamente y, por tanto, también lo hace su suministro a las hojas perennes de *Nothofagus betuloides*.

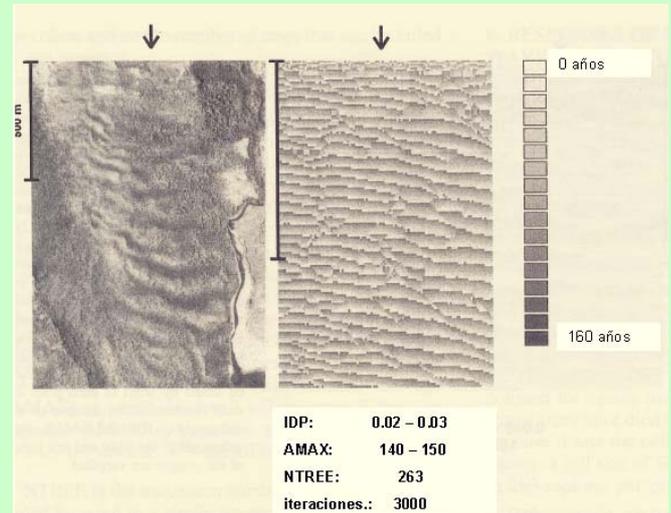


Fig. 37: Comparación de campo (izquierda) y simulación (derecha) del efecto de ladera sobre el bandeo del bosque. El sistema se propaga en sentido del viento dominante, de arriba abajo. En ambos casos la parte alta de la ladera está a la izquierda y la baja, a la derecha. Los valores de los parámetros se indican debajo de la imagen de simulación. IDP (probabilidad intrínseca de muerte) y AMAX (edad, a partir de la cual, los árboles pueden ser eliminados por el viento) aumentan de izquierda a derecha y pueden considerarse asociadas a la productividad local y a la morbilidad del viento respectivamente. La escala de tonos grises representa las edades de las cohortes en cada pixel. La imagen de la izquierda es una fotografía aérea de la ladera estudiada, orientada al norte, en la Bahía de Buen Suceso (Tierra del Fuego, Argentina). Fuente: Puigdefábregas *et al* (1999).

Los factores que controlan la estructura espacial del bandeo apenas han sido estudiados. En el caso fueguino estudiado, una vez descartado el papel desencadenante de los deslizamientos de tierra, hizo pensar en una hipótesis alternativa que ya había sido propuesta por Sato e Iwasa (1993): el bandeo puede generarse por el efecto del viento sobre un bosque inicialmente heterogéneo.

Esta hipótesis supone que los árboles, una vez rebasado un umbral de altura, experimentan mayor probabilidad de muerte, debido a la falta de protección de sus vecinos a barlovento. Un árbol o rodal, produce, a sotavento, una sombra de viento cónica que protege a un rodal más extenso. Este proceso, repetido en el tiempo, sería capaz de producir bandas.

A fin de contrastar esta hipótesis [Puigdefábregas et al.](#) (1999), empleando un modelo de autómatas celulares, simularon el comportamiento de una masa heterogénea, sometida al efecto del viento, y examinaron cualitativamente la coherencia de los resultados con los patrones en las fotografías aéreas de la misma ladera de bahía Buen Suceso. Los resultados mostraron que el modelo reproduce bastante bien el bandeo observado (Fig. 37). Las bandas son más anchas y viajan a mayor velocidad en el sector inferior de la ladera que en el superior.

La imagen real, muestra además dos características importantes que revelan aspectos no considerados por el modelo. Las bandas no alcanzan la parte más alta de la ladera ni el sector más a barlovento (a la izquierda y arriba de la Fig., respectivamente). En el primer caso, la velocidad del viento aumenta y se hace más persistente, de forma que los árboles desarrollan arquitecturas adaptativas que aumentan su probabilidad de supervivencia. En estas condiciones, más que bandas tienden a formarse islas, bajo la protección de los ejemplares adaptados. El segundo caso muestra el efecto de una antigua colada de turba, cuyas huellas aparecen en la parte superior de la Fig.. A sotavento de la colada, el bandeo aparece una vez rebasada cierta distancia (*fetch*). La existencia de un *fetch* confirma la hipótesis propuesta, indicando que el patrón se forma progresivamente y no puede consolidarse hasta que se ha formado una banda lo bastante continua como para transmitirlo a sotavento.

Los resultados obtenidos en Buen Suceso indican que el bosque bandeado por el viento representa una estructura espacial de resonancia entre los ciclos temporales de regeneración y senescencia de la masa forestal y la morbilidad asociada al viento. El fenómeno puede generarse en masas inicialmente heterogéneas y sugiere el interés de investigaciones más formales acerca de cómo pueden generarse anisotropías a partir de interacciones entre un proceso vectorial (efecto del viento) operando sobre un sistema isotrópico.

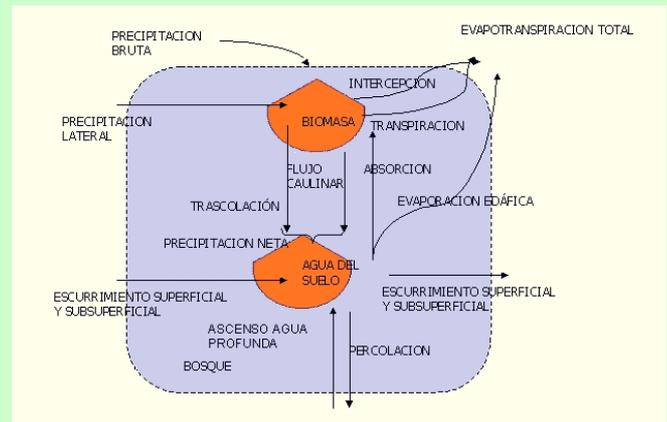


Fig. 38: Modelo gráfico general de balance hídrico de un bosque.

Ciclos del agua, carbono y minerales en bosques basales

Balances hídricos

El agua cumple un papel crucial en todos los procesos fisiológicos de las plantas y es requerida en importantes volúmenes ([Lambers et al.](#), 1998). Es un integrante de la materia viva (hasta 80 a 95% de la biomasa de tejidos no leñosos como hojas y raíces finas), es el medio principal para el transporte de iones y metabolitos orgánicos polares como azúcares, aminoácidos y proteínas, y a nivel de la planta completa transporta de un órgano a otro los nutrientes, los hidratos de carbono y las fitohormonas necesarios para el crecimiento y desarrollo. Si bien éstas incorporan en sus tejidos más del 90% del N, P y K absorbido y del 10 al 70% del C fijado por fotosíntesis, menos del 1% del agua absorbida es retenida en la biomasa ([Lambers et al.](#), 1998).

El agua circula en, hacia y desde los ecosistemas forestales por vías características (Fig. 38). Los ecosistemas forestales afectan la circulación del agua interceptándola en la biomasa y necromasa, redistribuyéndola en su interior, regulando su almacenamiento en el suelo, influyendo en la fracción devuelta a la atmósfera en estado de vapor, y en la velocidad con que la misma fluye en estado líquido por el interior del bosque y los suelos y sale del ecosistema. Los flujos hídricos cambian su composición química al entrar en contacto e interacción con las distintas componentes bióticas y edáficas del bosque. Mediante la regulación del movimiento

del agua los bosques reducen la erosión y las pérdidas de elementos químicos y contribuyen a mejorar la calidad hídrica y su disponibilidad temporal en los arroyos y ríos que drenan los terrenos forestales.



Fig. 39: Equipamiento de medición de balance hídrico. Casilla meteorológica con termohigrógrafos a 1.5 m en el interior del bosque, y collares de flujo caular (izquierda); estación a cielo abierto, con pluviómetro con protector de viento, pluviógrafo y anemómetro totalizador en un claro en Laguna Victoria (abajo izquierda); parcela de escurrimiento, red de pluviómetros, y también una canasta de caída fina (arriba derecha); liisímetros de tensión cero a -0.40 cm en el suelo del interior del bosque (abajo derecha).

En los bosques de Tierra del Fuego se realizaron estudios de balances hidrológicos empleando un modelo conceptual simplificado y definiciones de los flujos adecuadas a ese fin (Frangi y Richter, 1994) (Fig. 39). El balance de agua es un balance de masas y para el modelo empleado es:

$$P_g = I + EV_{Te} + Esc + Per + \Delta S$$

donde,

P_g = precipitación bruta

I = intercepción dosel, calculada como $I = P_g - (\text{Trascolación} + \text{Flujo caular})$

EV_{Te} = evapotranspiración edáfica, calculada como $EV_{Te} = (\text{Trascolación} + \text{Flujo caular}) - (\text{Esc} + \text{Per})$

Esc = escurrimiento superficial

Per = percolación

ΔS = variación del almacenaje de agua del suelo, considerada =0 debido a las condiciones de inicio y fin del estudio.

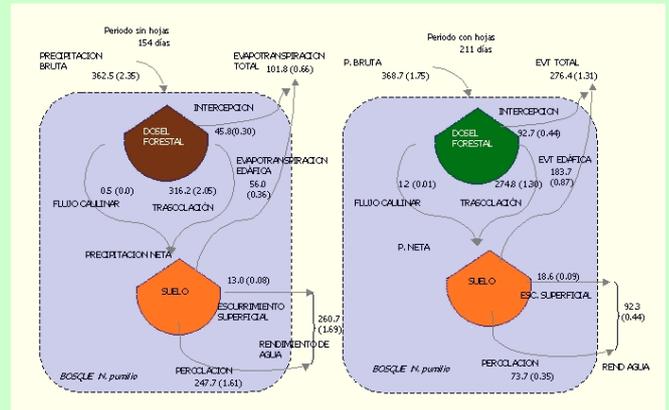


Fig. 40: Balance hidrológico del Bosque de *N. pumilio* de Laguna Victoria. Valores totales por flujo (mm) en el periodo y, entre paréntesis valores medios diarios (mm/día) en el periodo. Modificado de Frangi y Richter (1994).

El porcentaje de la precipitación bruta interceptada por las copas y pérdida por evaporación es elevada lo que parece estar asociado con la baja densidad de lluvias (1.28 a 2.1 mm.día⁻¹ según el bosque y estación) y favorecida por los vientos (Figs 40, 41 y 42). Los bosques caducifolios presentan diferencias estacionales marcadas en la intercepción asociadas a la presencia o ausencia de hojas; eso resulta en una mayor precipitación neta invernal (Figs 40y 41).

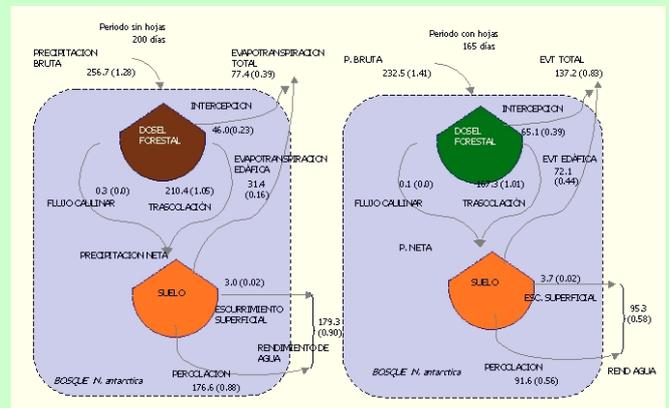


Fig. 41: Balance hidrológico del Bosque de *N. antarctica* de Estancia María Cristina. Valores totales por flujo (mm) en el periodo y, entre paréntesis valores medios diarios (mm/día) en el periodo. Modificado de Frangi y Richter (1994).

La intercepción anual de los bosques caducifolios es muy similar (19 a 23 %) y es inferior a la del bosque perennifolio (41%), denotando las diferencias en el índice del área foliar y en la duración del periodo con hojas en ambos tipos de bosques (Fig. 43). En todos los bosques fueguinos a baja elevación el agua alcanza el piso forestal mayormente por trascolación ya que es despreciable el flujo caular de agua.

La disposición espacial de ramas y hojas y el régimen pluviométrico de alta frecuencia y baja intensidad resultan

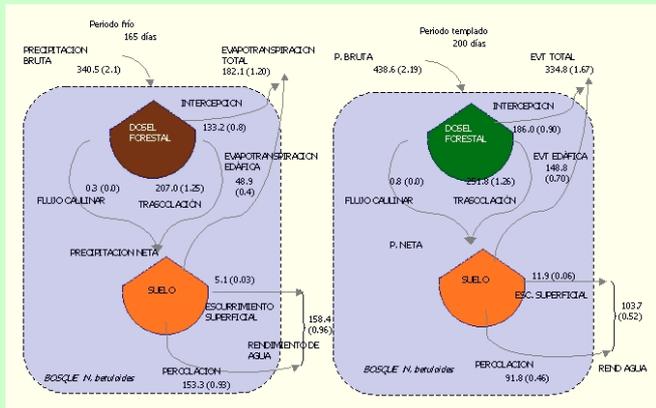


Fig. 42: Balance hidrológico del Bosque de *N. betuloides* de Estancia Moat. Valores totales por flujo (mm) en el periodo y, entre paréntesis valores medios diarios (mm/día) en el periodo. Modificado de Frangi y Richter (1994).

poco favorables a un elevado descenso de agua por los tallos. La baja intercepción del bosque de lenga también tiene que ver con su mayor trascolación absoluta respecto del bosque de guindo ubicado también en la zona cordillerana basal más lluviosa. El escurrimiento superficial (2 al 5% de la precipitación neta) es muy bajo en los tres bosques lo que

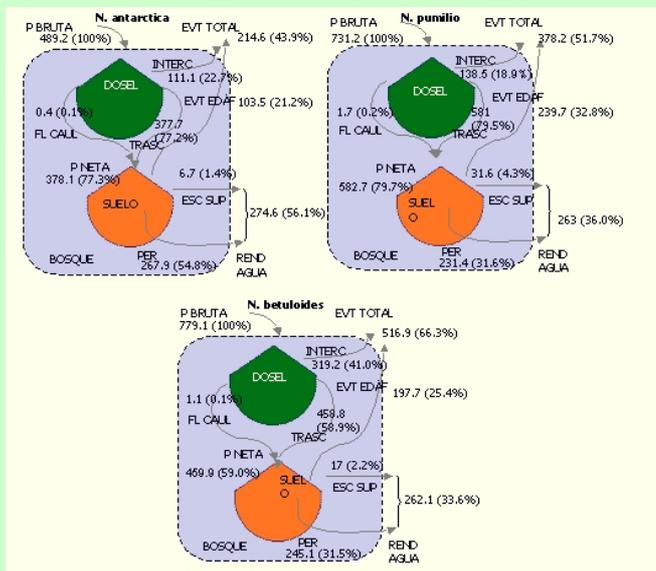


Fig. 43: Balance hidrológico anual de bosques basales de *Nothofagus*. Los flujos son en mm/año. Los valores entre paréntesis son porcentajes del flujo en relación a la precipitación bruta. Modificado de Frangi y Richter (1994).

puede asociarse al régimen pluviométrico; las diferencias entre bosques pueden explicarse por un aumento del escurrimiento relacionado positivamente con el aumento de la precipitación neta y la pendiente. El mayor espesor y masa de

detritos del bosque de guindo contribuye a la mayor infiltración y el bajo escurrimiento en este bosque. Por otra parte, las precipitaciones nivales se asocian con un menor escurrimiento superficial durante el invierno, en tanto las lluvias dan lugar a un mayor escurrimiento durante el verano. La evapotranspiración edáfica que estima la transpiración de las plantas y la evaporación desde el suelo es mayor en el lengal, similar al guindo, ambos el doble que en el ñirantal. En el periodo en que todas las especies están con hojas el lengal presenta las tasas diarias más elevadas seguida del guindal y por último el ñirantal. En el período frío –con las especies caducifolias sin hojas- las pérdidas desde la superficie del suelo son significativas y el doble en el lengal que en el ñirantal lo cual parece asociarse con mayores precipitaciones y temperaturas en el interior del bosque de lenga y una más corta estación con temperaturas muy bajas en la exposición norte. Durante el período frío el lengal (sin hojas) y guindal (con hojas) poseen tasas evapotranspiratorias edáficas semejantes lo que reflejaría el efecto opuesto IAF-termoplumiometría invernal en la exposición sur (guindo). La estimación por diferencia de la evapotranspiración es muy dependiente de las mediciones de percolación realizadas en lisímetros. Las medidas de percolación en zonas de pendiente pueden estar afectadas por otros flujos del suelo además del propio de la percolación, lo cual podría estar sobreestimando a ésta y subestimando la evapotranspiración edáfica y por ende la evapotranspiración total (Frangi y Richter, 1994). Los bosques cordilleranos (lengal y guindal) resultan con mayor rendimiento de agua anual que los bosques de ñire del paisaje ondulado del centro insular.

El agua no parece ser limitante para los bosques de baja elevación, en particular para los bosques cordilleranos. Las prácticas silviculturales que impliquen una reducción significativa de la cubierta arbórea tales como talas rasas o cortas intensas con distintos fines es de esperar que en los primeros años ocasionen aumentos notorios de la precipitación neta y cambios en el escurrimiento superficial del agua con posibles consecuencias erosivas. Los cambios microclimáticos a nivel del suelo asociados con la remoción del bosque (tales como extremos térmicos más marcados)

pueden asociarse con mayor riesgo de congelamiento nocturno de la superficie del suelo y tendencia a mantener una vegetación herbácea especialmente en fondos de valle.

Productividad primaria y descomposición

Productividad primaria

La mayoría de los estudios realizados se han centrado en el estudio de la Productividad Primaria Neta (PPN) aérea, sin embargo en las últimas dos décadas se ha incrementado el estudio de la PPN subterránea ya que se ha advertido la importancia de la productividad neta de raíces, en particular las finas o delgadas, para el funcionamiento de los ecosistemas. Es recomendable obtener estimaciones de la productividad aérea (especialmente hojas) y subterránea (especialmente raíces finas) porque ambas son indicadores de cómo la planta responde a su ambiente y porque cada fracción es sensible a un diferente conjunto de variables (Vogt *et al.*, 1997).

Una de las formas más frecuentemente usadas de medición de la PPN es mediante la estimación de los flujos de la siguiente fórmula:

$$PPN = \Delta B + C + H$$

Donde,

ΔB = cambio en la biomasa vegetal

C = caída de detritos

H = consumo por animales

La PPN resulta igual al cambio anual de la biomasa vegetal más las pérdidas durante el ciclo anual por caída de detritos al mantillo (en inglés, *litterfall*) y el consumo herbívoro. Objetivamente existen otras pérdidas que integran la PPN tales como exudados foliares y de raíces, ácidos orgánicos y el consumo de las micorrizas, pero estas habitualmente no se estiman a nivel ecosistémico. El consumo por herbívoros en general se ha demostrado que es inferior al 10% y éste valor entra en el rango de error de estimación de la biomasa por lo

que puede ignorarse (Bray y Gorham, 1964). La mayor parte de la PPN del bosque ocurre mediante la caída de detritos (Vogt *et al.*, 1997). Kimmins (1987) ha señalado que la caída de hojarasca es entre el 57 y 85 % de la PPN aérea.

El silvicultor convencional efectúa prácticas de manejo sobre la estructura forestal para aumentar la PPN del bosque, en particular de la fracción aérea de su interés. La cosecha en pie (en inglés, *standing-crop*) es la biomasa acumulada hasta el momento de medirse la cual depende de la tasa de acumulación neta que es una fracción de la PPN. La parte útil de la biomasa producida, vista desde la silvicultura, depende del objetivo de manejo y se la suele designar como volumen útil o rendimiento. Por ejemplo el *standing-crop*/ha en un bosque de 700-800 años de *Pseudotsuga menziesii* del Pacífico Noroeste de los EEUU tiene unos 2000 m³.ha⁻¹ de madera en su standing crop, sin embargo su tasa de acumulación neta es de 2.5-3 m³/ha.año en ese intervalo. Un ecosistema implantado de eucalipto o pino de rápido crecimiento en el NE de Argentina de 14 a 20 años de edad sin embargo, puede tener sólo una fracción (cerca 1/5) de la biomasa del ecosistema de la *Pseudotsuga*, pero a su vez, tiene una tasa de acumulación neta muchas veces superior (25-30 m³/ha.año). En resumen, la cosecha en pie no es una medida de la PPN ni de la tasa de acumulación neta de una masa o sitio forestal, a menos que se conozca la edad o tiempo de crecimiento del bosque.

El cociente de *standing-crop* (SC) o biomasa (B) con la productividad primaria neta (SC/PPN o B/PPN) es normalmente inferior en los bosques jóvenes, donde la mayor parte de la energía se usa para el crecimiento, y mayor en los bosques maduros, donde la mayor parte de la energía se utiliza para mantener la alta biomasa existente. Cuando el sistema tiene su biomasa en estado estable ese cociente es el tiempo de recambio o residencia de la biomasa.

A nivel del ecosistema se puede calcular una Producción Neta del Ecosistema (PNE) según $PNE = PB - (R_a + R_h)$, donde R_h es igual a la respiración heterotrófica. Como se ha destacado gran parte de esa respiración se realiza durante la descomposición de los detritos finos y gruesos. Cuando la PNE es positiva, los ecosistemas crecen, se

Tipo de bosque (Ubicación)	n	MS	N	P	K	Ca	Mg	Fuente
Boreal deciduo	1	2.6	20.2	5.2	9.8	35.5	9.7	Cole y Rapp, 1981.
Templado Coníferas	13	4.4	36.6	4.4	26.1	37.3	5.6	Cole y Rapp, 1981.
Templado deciduo	14	5.4	61.4	4.0	41.6	67.7	11.0	Cole y Rapp, 1981.
Bosques de <i>Nothofagus</i> spp. [#]								
Perennifolios								
<i>N. cunninghami</i> (site 2, T)	1	4.7	sd	sd	sd	sd	sd	Turnbull y Madden, 1986.
<i>N. solandri</i> (N.Z.) ¹	1	4.5	sd	sd	sd	sd	sd	Bagnall, 1972.
<i>N. solandri</i> (N.Z.) ¹	1	5.3	sd	sd	sd	sd	sd	Bagnall, 1972.
<i>N. truncata</i> (N.Z., Is.N.)	1	6.0	34.0	2.3	9.0	68.0	10.0	Miller, 1968.
<i>N. truncata</i> (N.Z., Is.S.)	1	7.3	40.1	2.8	10.4	62.4	9.6	Levett <i>et al.</i> , 1985.
Media		5.7	37.1	2.5	9.7	65.2	9.8	
Error estándar		1.2	4.3	0.3	1.0	4.0	0.3	
<i>N. betuloides</i> (T.F.)	1	2.7	16.2	1.9	8.6	23.8	3.7	Este trabajo
Deciduos								
<i>N. antarctica</i> (T.F.)	1	3.0	29.4	4.7	12.5	29.2	6.6	Este trabajo
<i>N. pumilio</i> (T.F.)	1	3.7	33.0	7.2	22.4	53.1	12.5	Este trabajo
Media		3.4	31.2	6.0	17.5	41.2	9.6	
Error estándar		0.5	2.5	1.8	7.0	16.9	4.2	

Tabla 11: Caída promedio de hojarasca fina (MS en Mg.ha⁻¹.año⁻¹) y retorno de nutrientes (N, P, K, Ca y Mg en kg.ha⁻¹.año⁻¹) en sitios del Programa Biológico Internacional (IBP) (Hemisferio Norte) y bosques de *Nothofagus* spp (Hemisferio Sur). MS= materia seca; n= número de sitios.

diversifican o intercambian energía con otros sistemas (Odum y Odum, 1981).

En Tierra del Fuego se han medido el cambio de biomasa aérea, la caída de detritos finos y gruesos al mantillo y la PPN subterránea en bosques basales de ñire, lenga y guindo (Frangi, Barrera y Richter, datos no publicados). También se han medido la biomasa aérea y la caída de detritos finos a lo largo de un gradiente de elevación de exposición sur en el valle de Andorra (Barrera *et al.*, 2000). Cabe señalar que debido a la pérdida de masa previa a la caída fina, en especial foliar por reabsorción, la

Compartimiento	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>
Aéreo			
Caída detritos finos	2.9	3.5	2.6
Caída detritos gruesos	0.2	1.9	2.7
Cambio biomasa	2.3	3.1	0.2
Subtotal	5.5	8.5	5.6
Subterráneo			
Raíces finas [#]	3.8	5.0	1.7
Total	9.3	13.5	7.3

[#] 0-30 cm profundidad

Tabla 10: Componentes de la Productividad Primaria Neta (Mg.ha⁻¹.año⁻¹) en bosques basales de *Nothofagus* spp.

caída fina subestima la producción de las estructuras anuales de la planta. Debido a que normalmente la productividad no se corrige por esa pérdida en ésta sección se discute la caída sin corrección, aunque también se informa la caída fina corregida.

El lengal resultó el más productivo de los tres bosques maduros estudiados con 13.5 Mg/ha.año sobre los 9.3 Mg/ha.año del ñirantal y los 7.3 Mg/ha.año del bosque de guindo (Tabla 10). La PPN aérea constituyó el 59, 63 y 77% de la PPN total de los bosques de ñire, lenga y guindo respectivamente, y por ende el 41, 37 y 23% correspondió a las raíces finas. La caída fina total (material arbóreo, líquenes, *Cyttaria* spp. y *Misodendrum* spp.) en los bosques de ñire, lenga y guindo fue el 53, 42 y 47% respectivamente de la PPN aérea. Aún estando ausente perturbaciones fuertes, la caída gruesa suele ser temporalmente más irregular ya que varios factores ambientales y características de las plantas como la edad, tamaño y estado sanitario, influyen en ella. La caída total medida en esos bosques fue de 3.2, 3.9 y 5.4 Mg/ha.año; a pesar que la masa caída aumenta con la biomasa del bosque, el porcentaje de la biomasa aérea que representa esa caída se reduce a medida que es mayor la biomasa forestal (de 1.5% en el ñire a 0.8% en el guindo). La caída total fue el 57, 64 y 96% de la PPN aérea, lo que muestra que para el año estudiado sólo los bosques deciduos tuvieron un incremento relativo importante de biomasa. El aumento de biomasa aérea se ve afectado especialmente por la caída de los componentes leñosos mayores de los árboles.

La caída de detritos finos de los bosques fueguinos de *Nothofagus* resultan inferiores a las de bosques templados del Hemisferio Norte y a las de *Nothofagus* perennifolios de Tasmania y Nueva Zelanda (Tabla 11). Estos últimos están ubicados en latitudes más bajas que los bosques de Tierra del Fuego.

La biomasa total tiene un tiempo de recambio (B/PPN) de 25-27, 35-37 y 114-119 años para los bosques de ñire, lenga y guindo respectivamente. Los tiempos de recambio de la biomasa aérea se han estimado en 35-39, 48-51 y 119-125 años para bosques de ñire, lenga y guindo maduros de baja elevación, respectivamente. La biomasa de raíces finas (Brf) tiene un cociente Brf/PPNrf de 2.6, 3.6 y 9.4 años para esos bosques respectivamente, que muestran la alta velocidad con que se recambian las raíces finas. La tasa de recambio de las raíces finas (PPNrf/Brf) de los bosques deciduos fueguinos resulta ser menor (0.4 y 0.3 año^{-1} , para ñire y lenga respectivamente) que los estimados para bosques deciduos del hemisferio norte (0.94 a 2.2 año^{-1}) por [Nadelhoffer et al.](#) (1985); no obstante las categorías diamétricas de raíces asignadas como finas por distintos autores, las dificultades en determinar cuales son vivas y las diferentes metodologías para calcular la productividad radical dificultan el análisis de esas diferencias.

[Vogt et al.](#) (1997) resaltan la importancia de la PPN total de los bosques templados de acuerdo con la información de las últimas dos décadas, anteriormente informada como inferior a los bosques tropicales en base a la PPN aérea. En ello influye también el conocimiento actual de la PPN de raíces finas, que en el caso de los bosques deciduos latifoliados templado fríos representan un 21-22 % de la PPN total. El rango de PPN aérea de esos bosques es de 9.7 a 12.4 Mg/ha.año y el de la PPN total es de 12.3 a 15.8 Mg/ha.año ([Vogt et al.](#), 1996; [Vogt et al.](#), 1997). Los bosques maduros de lenga a baja elevación se encuentran en el rango de la PPN total mencionado aunque tanto éstos como los bosques de ñire, de inferior PPN total al rango citado, muestran una mayor fracción correspondiente a la PPN subterránea, con cocientes parecidos a los de bosques

deciduos latifoliados boreales (41%, con datos de [Vogt et al.](#), 1997).

La marcha anual de la caída fina de origen arbóreo muestra que en los bosques deciduos la misma se concentra a mediados de otoño (abril–mayo) coincidente con la caída de las hojas senescentes de fines de la estación de crecimiento, y un pequeño pico a mediados de la primavera vinculado con el periodo de apertura de yemas (Fig. 44). La baja caída durante gran parte del periodo vegetativo incluye hojas verdes. La caída fina en el bosque perennifolio es más o menos regular durante todo el período térmicamente favorable del año, reduciéndose en el invierno. La producción de raíces finas está concentrada entre los meses de octubre y mayo en los tres bosques.

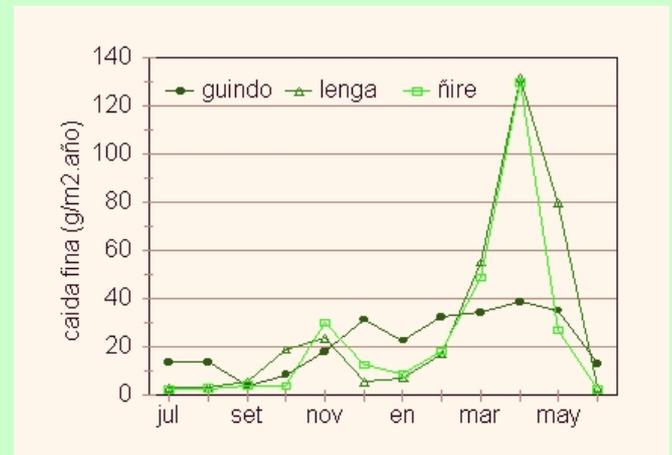


Fig. 44: Caída mensual de detritos finos de origen arbóreo (hojas, leño fino, material reproductivo y miscelánea) en bosques basales de *N. betuloides* en Ea Moat, *N. pumilio* en Laguna Victoria y *N. antarctica* en Ea María Cristina (julio 1987 - junio 1988).

En bosques de lenga situados sobre el gradiente altitudinal del valle de Andorra, la caída total de hojarasca fina disminuye con la elevación en los bosques erectos (358 , 276 y 270 g.m^{-2}) y aumenta en el bosque achaparrado (336 g.m^{-2}) ([Barrera et al.](#), 2000). Las hojas son el principal componente, variando desde un 83 % en el bosque basal hasta un 69 % en el bosque achaparrado.

El incremento corriente anual en área basal estimado a través de los anillos de crecimiento (Fig. 45), y según el método de proyección de tablas de rodal (Barrera, datos no publicados) fue $0.707 \text{ m}^2/\text{ha.año}$ en el bosque de

ñire, 0.387 m²/ha.año en el de lenga y 0.433 m²/ha.año en el de guindo.



Fig. 45: Uso de barreno forestal para obtener tarugos del tronco del árbol, en éste caso un ñire, y estimar su edad y tasas de crecimiento en diámetro; en la foto MD Barrera.

Descomposición

La descomposición es el proceso complejo por el cual la materia orgánica muerta es partida a partículas más pequeñas y a formas solubles de nutrientes que quedan disponibles para la absorción vegetal y en parte inmobilizadas en la biomasa microbiana. Esa desintegración gradual es efectuada por agentes físicos y biológicos (bacterias, hongos e invertebrados) que realizan la fragmentación (reducción de tamaño), lixiviación (salida de materiales solubles por acción del agua) y mineralización (conversión de una forma orgánica a una inorgánica) de los detritos orgánicos y su transporte. La descomposición es un proceso aeróbico que, además de la mineralización de los elementos esenciales, contribuye a la formación de la materia orgánica del suelo (acumulación de la fracción celular y formación de humus mediante resíntesis o transformación directa de compuestos alimenticios) (Swift *et al.*, 1979). Es una vía fundamental en el ciclo de nutrientes por medio de la trama trófica de los detritos o subsistema descomponedor que probablemente canaliza más del 90 % de la PPN de los bosques, ya que la mayoría de los nutrientes disponibles del suelo derivan de la descomposición de la materia fresca de los detritos vegetales y de los microbios asociados.

La descomposición depende de la calidad del sustrato (la composición química y características físicas del recurso), el ambiente físico (como la temperatura, humedad y disponibilidad de oxígeno) y la biota saprotrofa (Swift *et al.*, 1979).

En sentido estricto la descomposición ocurre en los distintos compartimentos de la necromasa y no sólo en el mantillo edáfico. En lo referente a la parte aérea, los componentes vegetales vivos, senescentes y muertos están expuestos a la lixiviación, fragmentación y ataque de hongos. Habitualmente aquellos materiales orgánicos llegan al mantillo, parcialmente descompuestos e invadidos por organismos. Por lo tanto, el material de la superficie del suelo es heterogéneo, en parte estratificado, derivado de la caída a través del tiempo de fragmentos de tejidos vegetales en distintos estados de senescencia y descomposición. Los hongos saprotrofos juegan un papel relevante en la descomposición en suelos ácidos como también en aquella de la necromasa leñosa en pie (véase sección de hongos).



Fig. 46: Bolsas de red plástica para un ensayo de descomposición de hojas de ñire instalado en la Ea. María Cristina. Obsérvese la cubierta gramínea del suelo.

En Tierra del Fuego se han realizado mediciones de descomposición de acuerdo al modelo de Olson (1963) y liberación de nutrientes en materiales finos (hojas y ramas finas) y gruesos (ramas gruesas y troncos) del mantillo (Richter y Frangi, 1992; Frangi *et al.* 1997; Frangi y Richter, datos no publicados) (Fig. 46).

Especie	k^* (año ⁻¹)	$0.693/k$ (años)	$1/k$ (años)	$3/k$ (años)
Ñire	0.23 a	3	4	2
Lenga	0.17 a	4	6	18
Guindo	0.47 b	1	2	6

No incluyen trascolación ni flujo caular, excepto ¹ con trascolación. La caída fina de bosques fueguinos incluye los compartimientos arbóreos, *Cyttaria* spp, líquenes y *Misodendrum* spp. T: Tasmania, N.Z.: Nueva Zelanda, Is.N.: Isla Norte, Is.S.: Isla Sur, T.F.: Tierra del Fuego, sd: sin datos.

Tabla 12: Descomposición foliar en tres rodales de *Nothofagus* spp. ubicados a ca. 100 msn. k : tasa de descomposición (año⁻¹), $0.693/k$: vida media (años), $1/k$: tiempo de recambio (años), $3/k$: tiempo para descomponer el 95% del peso seco (años), k_i : tasa de descomposición (cociente caída/mantillo foliar)(año⁻¹) y $1/k_i$: tiempo de recambio según k_i (años). El período de incubación a campo fue de 935 (guindo y ñire) y 729 (lenga) días, desde mayo de 1987 hasta noviembre 1989.

La descomposición de las hojas del mantillo de bosques basales muestra que las de especies caducifolias lo hacen más rápido que las de la especie perennifolia (Tabla 12). Las hojas caídas durante el mes de máximo desfronde tienen una mayor concentración de nutrientes, principalmente N (4.8 a 6.6 mg.g⁻¹) y P (1.6 a 2.4 vs 0.8 mg.g⁻¹) y una relación C/N más baja (66 a 79 vs 92) que favorecen una más rápida descomposición. Asimismo bajos contenidos de lignina y del cociente lignina/N, indicadores de la calidad de los compuestos carbonados y de la abundancia relativa de nitrógeno mineralizable, influyen también positivamente en la tasa de descomposición. [Mazzarino et al.](#) (1998) reportan para bosques de Tierra del Fuego, que las hojas senescentes de lenga y ñire tienen concentraciones de 24.9 y 21.1% de lignina, respectivamente y cocientes lignina/N de 33 y 21, respectivamente; mientras que en Bariloche *N. dombeyi* (especie siempreverde vicariante de *N. betuloides*) tiene 18.3% de lignina y 37 de Lignina/N. Además existen características físicas que favorecen una más rápida descomposición. Por ejemplo la densidad foliar, utilizada como indicador de escleromorfismo ([Weinberger et al.](#), 1973), es cerca de la mitad en la lenga y ñire (11 y 9 mg.cm⁻²) que en el guindo (19 mg.cm⁻²), lo que supone una mayor cantidad de estructuras de soporte y protección en las hojas ([Miller y Mooney](#), 1974) de éste último que hacen más lenta su descomposición. Proporciones parecidas entre las hojas perennes de *N. dombeyi* y las caducas de lenga y ñire han

sido indicadas para bosques subantárticos continentales ([Gómez et al.](#), 1987).

Es de destacar que [Mazzarino et al.](#) (1998) realizaron experiencias de laboratorio donde midieron tasas de mineralización potencial de N mediante incubaciones de suelos, observando que la tasa de mineralización potencial era mayor, bajo los bosques deciduos que en los bosques perennifolios. El desfronde con alto C/N en general tiene baja tasa de mineralización de N, la nitrificación es mínima u ocurre con retraso, predominando la amonificación ([Vitousek et al.](#), 1982; [Adams y Attiwill](#), 1986). Por ello [Mazzarino et al.](#) (1998) sugieren que los ecosistemas con desfrondes de alto C/N podrían mostrar alta resistencia a las pérdidas de N después de los disturbios ya que al haber menos nitratos ocurriría menos lixiviación y denitrificación; asimismo habría menos N disponible, lo que ocasionaría una respuesta lenta del nuevo crecimiento (baja resiliencia).

Comparado con los valores de k , la k_i o cociente entre la caída y la necromasa foliar del mantillo en los bosques a baja elevación estudiados, ha dado valores de descomposición más elevados y tiempos de recambio menores. Esto puede deberse a que en condiciones naturales las pérdidas por descomposición son mayores, lo que resulta en una escasa acumulación de hojas especialmente en los bosques deciduos; sin embargo también puede deberse a cuestiones de muestreo y a la dificultad en tener una estimación confiable de la masa foliar del mantillo que varía en forma marcada en espacio y tiempo.

A lo largo del gradiente altitudinal la tasa de descomposición foliar anual decrece con el aumento de la elevación desde $k= 0.84$ (a 100 m snm) hasta $k= 0.40$ (a 640 m snm), aumentando en esa dirección el tiempo de recambio (Fig. 47).

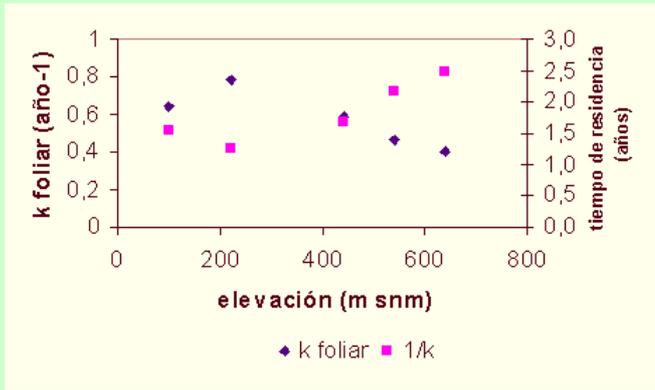


Fig. 47: Tasa de descomposición foliar (k) y tiempo de residencia o recambio ($1/k$) en el mantillo de bosques de *Nothofagus pumilio* ubicados a distinta elevación sobre el nivel del mar en Tierra del Fuego. Datos: Richter y Frangi (no publicado) y Barrera *et al.* (2000).

El rango de la k foliar anual de los bosques deciduos fueguinos (0.40 a 0.84) mayormente coincide con el amplio rango de k correspondiente a los bosques deciduos templados (rango ca. 0.7 a 0.25, k medio= 0.50) (Swift *et al.*, 1979) y valores cercanos a la media han sido medidos en lenga en Neuquén, a 40° S y 1300 m snm, por Godeas *et al.* (1985). La k anual del bosque siempreverde de guindo es poco mayor a la media de los bosques boreales de coníferas ($k=0.13$) reportados por Swift *et al.* (1979).

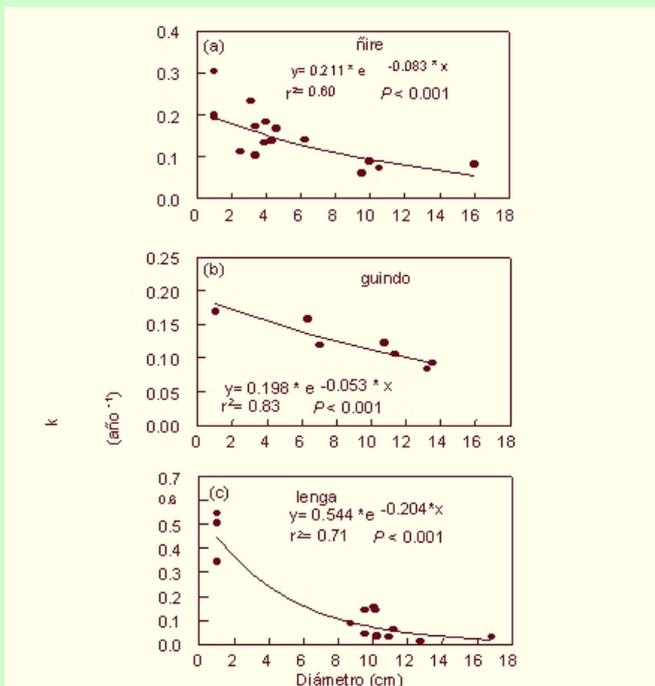


Fig. 48: Tasa de descomposición (k) en función del diámetro de ramas de las tres especies de *Nothofagus* presentes en Tierra del Fuego. Fuente: Frangi *et al.* (1997).

Con respecto a la descomposición de detritos gruesos del mantillo se han constatado diferencias en los

valores k de las ramas finas (<1 cm diámetro) entre las distintas especies (Tabla 13). La lenga es la especie de

Especie	r^2	k	$0.693/k$	$1/k$	$3/k$	k_1	$1/k_1$
<i>N. antarctica</i>	0.95	0.59	1.2	1.7	5.1	0.89	1.1
<i>N. pumilio</i>	0.74	0.64	0.8	1.1	4.7	0.99	1.0
<i>N. betuloides</i>	0.95	0.16	4.3	6.3	18.8	0.57	1.8

* Valores seguidos de igual letra no difieren significativamente ($P < 0.05$)

Tabla 13: Tasas de descomposición (k), vida media ($0.693/k$), tiempo de recambio ($1/k$) y tiempo para descomponer el 95% del peso seco ($3/k$) para ramas pequeñas (<1 cm de diámetro) de *Nothofagus* spp en bosques a baja elevación. Fuente: Frangi *et al.* (1997).

mayor descomposición con un tiempo de recambio de 2.1 años, siendo los de ñire y guindo dos a tres veces mayor. Esas diferencias coinciden con diferencias ambientales entre sitios que pueden afectar en gran medida a fracciones pequeñas en contacto directo con el suelo mineral. El rodal de lenga se halla en suelos húmedos a muy húmedos bien drenados, con temperaturas estivales relativamente altas, y un período breve invernal con temperaturas edáficas bajo cero (Tabla 1). Las condiciones limitantes para la descomposición parecen diferentes en los sitios de ñire y guindo. En el ñirantal los suelos están congelados durante un período invernal más prolongado, en el guindal hay condiciones oceánicas extremas con menores temperaturas durante la estación de crecimiento y condiciones de suelos saturados todo el año que reducen la aireación del material en contacto. Esta condición afecta negativamente la acción de descomponedores, principalmente hongos, que son aerobios obligados (Griffin, 1977).

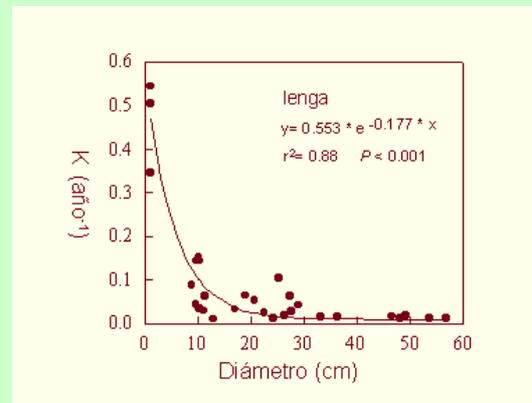


Fig. 49: Tasas de descomposición (k) en función del diámetro de madera caída de *N. pumilio*. Fuente: Frangi *et al.* (1997).

La k anual de las ramas hasta 17 cm de diámetro de las tres especies decrece con el aumento del diámetro (Fig.

48) (Frangi *et al.*, 1997). Las ramas más gruesas (8-17 cm) y los troncos (19 a 60 cm de diámetro) de lenga tienen un k anual de 0.019 y 0.010, respectivamente, lo que indica que para perder el 95 % de su peso ($3/k$) tardan 158 y 300 años respectivamente. En lenga se observa que el valor de k para los materiales leñosos desciende rápidamente desde las ramas más finas hasta las ramas de ca. 10 cm para luego hacerlo menos y en forma más variable hasta los 30 cm de diámetro y, posteriormente, mantenerse relativamente constante entre 30 y 60 cm con la pérdida anual de peso indicada de 1% (Fig. 49). Con respecto al tamaño de la madera, la relación superficie/volumen, la concentración de nitrógeno y el contenido total de cenizas de la madera recién caída mostró una tendencia similar a la tasa de descomposición, lo que sugiere que tanto el tamaño como la concentración de nutrientes están afectando a la velocidad de descomposición. Además las mayores tasas de descomposición observadas en maderas de similar diámetro con menor número de años descomponiéndose, en comparación con aquellas con mayor tiempo de descomposición, sugiere que no existe período de retraso en el inicio de la descomposición (Frangi *et al.*, 1997).

Las tasas de descomposición de la madera de *N. pumilio* son menores que las de especies de hoja ancha de América del Norte a latitudes menores de 49° N. En cambio esas tasas en lenga son similares o levemente superiores a las de varias especies de los bosques costeros del Pacífico Noroeste y de los bosques de hoja ancha del Norte (*sensu* Duffield 1991).

La descomposición de la madera en el contexto de la dinámica de rodales y el funcionamiento de los ecosistemas tiene interés silvicultural y ecológico. Según Pesutic (1978 *vide* Schmidt y Urzúa, 1982) las pudriciones de la biomasa de madera alcanzan porcentajes elevados y resultan mayores (43 % del volumen maderable bruto) en los bosques multietáneos que en los bosques de estructura simple, y en la fase de desmoronamiento respecto de las otras fases. Estos datos muestran que una fracción importante de árboles en pie se va descomponiendo mucho antes de morir, sin que esto cause aparentes inconvenientes

en la continuidad del crecimiento de árboles adultos. Esta descomposición “anticipada” de parte de la madera en pie transforma a los fustes y ramas gruesas caídas en contenedores de nutrientes que estarán disponibles en el suelo tal vez más rápido de lo esperado, reduciéndose el tiempo efectivo de permanencia de los detritos gruesos en el piso forestal (Richter y Frangi, 1992). La mayor frecuencia de pudriciones fúngicas en los árboles maduros y sobremaduros de bosques multietáneos y fases en desmoronamiento es de interés para advertir las características del legado de necromasa gruesa al bosque futuro. Este legado de árboles y bosque en desmoronamiento semidescompuesto acelera el aporte de nutrientes al suelo acoplándolo a la nueva cohorte en fase de establecimiento que acumula nutrientes en la biomasa.

Carbono en los bosques fueguinos

Los flujos y depósitos de carbono, en especial de los bosques, han adquirido una importancia ecológica, adicional, en relación con el ciclo global del carbono y el cambio climático. Los depósitos de C en los bosques del mundo son de 359 Gt en la biomasa y 787 Gt en los suelos (Watson *et al.*, 2000). Ello representa el 77% del C de la biomasa, el 39% del C de los suelos y el 46% del C total de los ecosistemas terrestres. Las funciones de los bosques pueden verse afectadas por cambios en las temperaturas y precipitaciones derivadas del aumento de los gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera, y, en consecuencia, esto puede implicar cambios en los depósitos de carbono en la vegetación, los suelos y la propia atmósfera. De igual manera la deforestación, el manejo forestal y el abandono a la sucesión de tierras forestales desmontadas modifican los flujos y depósitos de C. Por otra parte, la proporción del C total ecosistémico en la biomasa y los suelos (hasta 1m de profundidad) es de 37 y 63% respectivamente, en los bosques templados, y de 16 y 84% respectivamente, en los bosques boreales (Watson *et al.*, 2000).

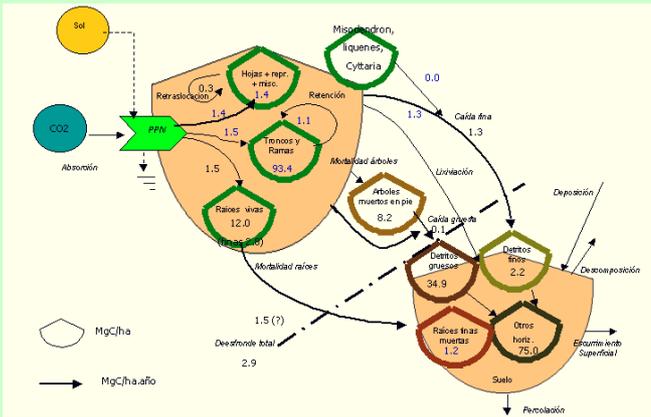


Fig. 50: Ciclo del C en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina

El contenido de C ecosistémico de los tres bosques basales maduros de *Nothofagus* estudiados varió entre 228 Mg.ha⁻¹ para el bosque de ñire, 314 Mg.ha⁻¹ para la lenga y 656 Mg.ha⁻¹ para el guindo (Fig.s 50, 51 y 52). La proporción en la biomasa fue de 47, 70 y 60 % de los respectivos totales de C ecosistémico de cada bosque; los árboles muertos en pie contuvieron un 4% en los tres bosques y, la fracción edáfica (hasta 45 cm de profundidad) fue del 50, 26 y 36% respectivamente en el bosque de ñire, lenga y guindo. Considerando los porcentajes de C ecosistémico aéreo y subterráneo estos fueron respectivamente del 45 y 55% para el bosque de ñire, el 65 y 35% para el de lenga y el 53 y 47% para el de guindo. Los flujos de carbono representados en los modelos de las Fig.s 50, 51 y 52 correspondientes a la producción, retención y caída siguen las tendencias de la materia seca ya que la fracción carbónica de la misma presenta sólo pequeñas variaciones entre compartimentos vegetales.

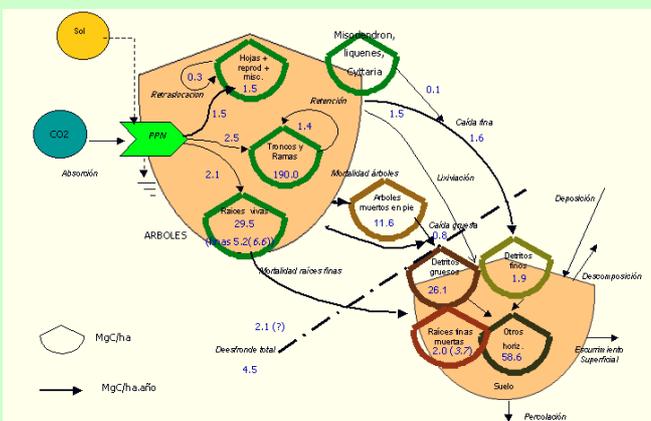


Fig. 51: Ciclo del C en Bosque basal de Lenga de Laguna Victoria

Los valores para bosques maduros son el resultado de la acumulación neta de Carbono orgánico en el ecosistema a través del tiempo. La dinámica de los rodales de bosques fueguinos hace esperar que tras los disturbios grandes masas de carbono en la biomasa pasen a formar parte de la necromasa, y su liberación mediante la descomposición actuará como una fuente de C a la atmósfera. Asimismo el nuevo bosque en crecimiento llevará a la agradación de carbono en la biomasa haciendo de las primeras fases de desarrollo del bosque verdaderos sumideros de C atmosférico. El proceso de acumulación de C en la biomasa aérea, es más lento y lleva más tiempo, maximizándose cerca de los 100 años en los bosques templados húmedos respecto de los tropicales húmedos, que maximizan la remoción de C en, posiblemente, unos 40 años de sucesión (Lugo y Brown, 1991).

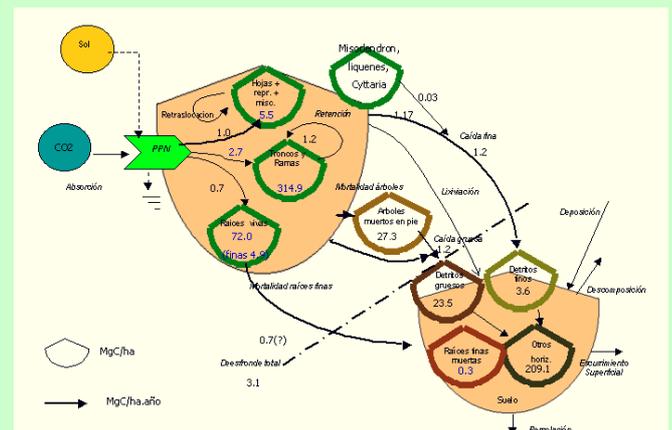


Fig. 52: Ciclo del C en Bosque basal de Guindo de Estancia Moat

Concentración y contenido de nutrientes

Concentración y contenido de nutrientes en la biomasa

Las plantas difieren en la concentración de nutrientes en sus tejidos dependiendo del ambiente, su destino en tejidos leñosos y herbáceos, el estadio de desarrollo y las especies. Influyen asimismo las dimensiones, longevidad y funciones de los órganos. Los de menor tamaño y de renovación más rápida como las hojas y raíces finas tienen mayor concentración de nutrientes, en particular N, P y K. Asimismo las hojas muestran una

relación inversa entre su concentración y su tiempo de vida, con las especies caducifolias presentando mayores concentraciones (en especial de N) respecto de las especies perennifolias.

Nutriente	Bosques deciduos	
	Fueguinos	Hemisferio Norte
N	22.5-22.8	21.3-25.1
P	2.8-4.3	1.1-2.1
K	7.9-9.8	0.9-11.8
Ca	7.3-13.9	4.2-17.4
Mg	2.2-3.4	0.8-2.5

Tabla 14: Comparación de los rangos de las medias de concentración de nutrientes (mg.g⁻¹) en hojas de bosques deciduos del Hemisferio Norte (condensado de Khanna y Ulrich, 1991) y de bosques a baja elevación de Tierra del Fuego (Frangi y Richter, datos no publicados).

Las concentraciones de elementos como el N, P, K y Mg descienden inicialmente (hojas jóvenes) al diluirse los nutrientes debido al aumento del material de la pared celular; luego, los cambios son débiles a nulos durante el periodo de maduración foliar (hojas adultas) y, por último hacia el final del ciclo de la misma. Es frecuente la reducción de la concentración de los elementos metabólicos debido a la reabsorción o traslocación por vía floemática durante la senescencia foliar evidenciada por los cambios de color durante el cual parte de los nutrientes es trasladada a los tejidos recién formados y a los de almacenamiento. Por el contrario el Ca, integrante de las paredes celulares no es reabsorbido y suele aumentar su concentración desde la apertura de las yemas hasta la senescencia. Las ramas y troncos tienen una concentración que decrece con el aumento del diámetro. La corteza, un sumidero de nutrientes, tiene una concentración mayor que la albura y el duramen de los órganos leñosos, por ello la proporción de corteza resulta de importancia en el contenido total de nutrientes del material leñoso. El Ca suele estar más concentrado en los tejidos leñosos que en las hojas. Las raíces tienen concentraciones intermedias entre las estructuras leñosas aéreas y las foliares (Lambers *et al.*, 1998). Varias de las tendencias en la concentración de nutrientes en compartimentos de la biomasa arbórea se verifican en los bosques fueguinos (Fig. 53).

En la Tabla 14 se comparan los rangos de las medias medidas en hojas de especies caducifolias, en distintos bosques del hemisferio norte (Khanna y Ulrich, 1991) con los valores de lenga y ñire de Tierra del Fuego. La amplitud de condiciones ecológicas representadas en los estudios efectuados en aquel hemisferio dan un rango amplio de concentraciones de la mayoría de los nutrientes en las hojas de sus especies deciduas, quedando los escasos valores de los bosques deciduos fueguinos comprendidos en la mayoría de los rangos citados; se destaca la elevada concentración de P en éstos últimos si bien existen especies caducifolias en el hemisferio norte con concentraciones de P aún superiores (véase Tabla 11 de Duvigneaud y Denaeyer De Smet, 1964).

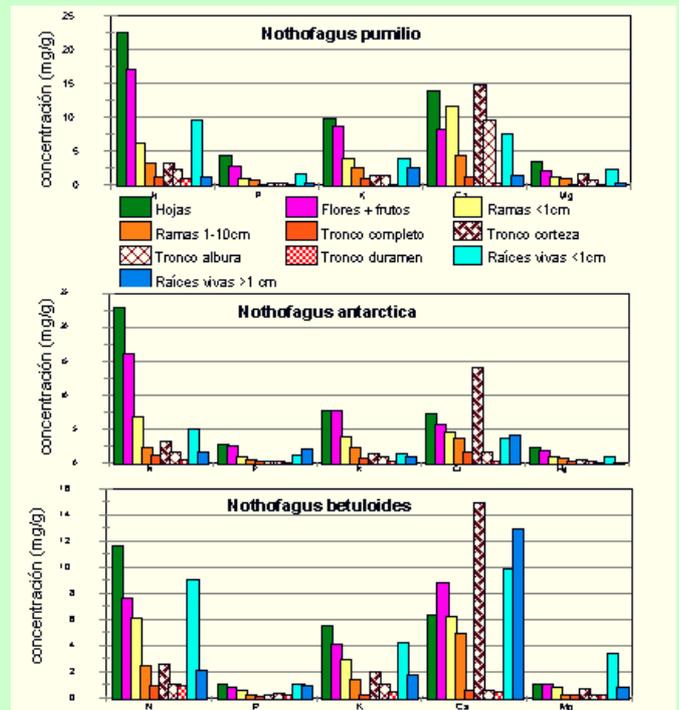


Fig. 53: concentración de macronutrientes en la biomasa de especies de *Nothofagus* en bosques de Tierra del Fuego. Frangi y Richter, datos inéditos

La relación C/N en las hojas de las especies caducifolias de Fueguia es de 19 ± 1 en tanto que en el guindo de 39 ± 2 . La diferencia se debe a las bajas concentraciones de N en el guindo (11.6 vs $22.5-22.8$ mg.g⁻¹ en ñire y lenga), ya que las concentraciones de C en las especies caducifolias de *Nothofagus* presentan escasa diferencia con la especie perennifolia ($427 \pm 2 - 440 \pm 1$ vs 447 ± 1 mg.g⁻¹). Gutiérrez *et al.* (1991) encontraron valores

semejantes de N y C/N para la lenga (23 mg.g⁻¹; C/N= 20) y el guindo (12.5 mg.g⁻¹; C/N=40) en otros bosques de la isla. En el guindo, la concentración de N foliar y la relación C/N son respectivamente inferior y similar a las de *N. dombeyi* (16.1 mg.g⁻¹ y C/N=40) cerca de Bariloche, reportada por [Mazzarino et al.](#) (1998). A los fines comparativos, valores de C/N > 40 se encuentran en hojas de coníferas perennifolias ([Duvigneaud y Denaeyer De Smet](#), 1964).

Las hojas de lenga muestran una secuencia decreciente de concentración (mg.g⁻¹) de macronutrientes N>Ca>K>P>Mg; las de ñire N>K≈Ca>P>Mg y las de guindo N >Ca >K >Mg ≈P. Los troncos de lenga y ñire presentan una concentración decreciente según Ca >N >K >Mg >P en tanto en el guindo cambia el orden inicial según N >Ca >K >Mg >P.

El ambiente afecta la concentración de nutrientes, en especial de aquellos asociados con el metabolismo, cambiando su distribución entre órganos como la composición de los tejidos individuales ([Lambers et al.](#), 1998). [Khanna y Ulrich](#) (1991) destacan que las concentraciones promedio de nutrientes de un determinado compartimento vegetal en bosques templados deciduos varían escasamente para un sitio determinado cuando se la compara con la variación entre sitios diferentes; las

según el bosque y tejido entre la secuencia indicada, y las dos siguientes N >K >Ca >Mg y N >K≈Ca >Mg.

Las plantas presentan altas concentraciones de N, P y K cuando el suministro de agua y nutrientes es adecuado. Además de las concentraciones de los nutrientes es importante la abundancia relativa entre nutrientes para establecer el balance nutricional de la planta. [Ingestad y Agren](#) (1988) indicaron que el cociente N/P es constante (8 a 10) cuando las plantas reciben estos nutrientes en un cociente similar a aquel en sus tejidos independientemente de si los nutrientes o la luz limitan el crecimiento ([Lambers et al.](#), 1998). En las plantas terrestres el cociente N/P es ca. 10, y cuando se desvía de ese valor generalmente indica un desbalance nutricional causado por la absorción restringida del nutriente limitante del crecimiento ([Koerselman y Meuleman](#), 1996; [Verhoeven et al.](#), 1996). Cuando es >10 el P sería el limitante y si es <10 lo sería el N. De acuerdo con este indicador aplicado a las concentraciones de nutrientes en las hojas, los bosques maduros de lenga y de ñire estudiados estarían limitados por N (N/P= 5 y 8, respectivamente) y el de guindo (N/P= 12) estaría limitado principalmente por P. Si se consideran las concentraciones ponderadas de macronutrientes en la biomasa aérea (nutrientes en la biomasa aérea/biomasa aérea) se observa

Bosques	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al	Cenizas	C	C:N	N:P	Ca:Mg	N:K
<i>N. antarctica</i>	1.79	0.43	1.29	2.22	0.33	0.04	0.02	0.01	6.43	456	254	4	7	1.4
<i>N. pumilio</i>	1.83	0.29	1.46	2.31	0.38	0.09	0.03	0.01	6.75	457	249	6	6	1.3
<i>N. betuloides</i>	1.50	0.14	0.64	1.62	0.23	0.05	0.07	0.01	6.05	457	305	11	7	2.3
Deciduos HN	2.96	0.21	1.80	4.82	0.41							14	12	1.6

Tabla 15: Concentraciones ponderadas de nutrientes, carbono y cenizas totales (mg.g⁻¹) en la biomasa aérea (nutrientes en la biomasa/biomasa) y cocientes de concentración entre nutrientes en bosques maduros de baja elevación de Tierra del Fuego comparados con bosques deciduos del hemisferio norte (HN) compilados por [Khanna y Ulrich](#) (1991).

variaciones entre sitios puede deberse a la composición química de los suelos.

[Khanna y Ulrich](#) (1991) utilizando concentraciones expresadas en moles (moles nutriente.kg⁻¹MS) han señalado que en los bosques deciduos templados la secuencia de nutrientes decrece en el sentido N >Ca >K >Mg, con la excepción de los bosques ubicados sobre materiales rocosos ricos en calcio. En los bosques deciduos fueguinos las concentraciones (en moles) de nutrientes en los tejidos varía

que las concentraciones ponderadas en el bosque perennifolio son inferiores a las de los bosques deciduos, notablemente menos de la mitad en P y K. Si se comparan los bosques deciduos fueguinos con los bosques deciduos del hemisferio norte compilados por [Khanna y Ulrich](#) (1991) (Tabla 15) puede notarse que las concentraciones ponderadas de N, Ca y K son notoriamente inferiores en los bosques fueguinos y las de P son superiores.

Asimismo los cocientes de N/P en la biomasa aérea de bosques fueguinos son inferiores a los bosques

muestra un mayor contenido aéreo de N y K pero menos contrastante con el porcentaje subterráneo que en los

Bosque	MS	Cenizas	C	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al
<i>N. antarctica</i>											
Aérea	217	1.4	99	390	92	281	481	73	9	4	2
Subterránea	31	0.5	13	93	86	106	97	43	46	5	33
Total	248	1.9	112	482	178	387	578	116	56	9	34
<i>N. pumilio</i>											
Aérea	432	2.9	197	791	126	629	997	163	38	11	5
Subterránea	66	2.1	29	218	40	176	238	53	10	60	55
Total	498	5.0	227	1009	166	806	1235	217	48	71	60
<i>N. betuloides</i>											
Aérea	701	4.2	320	1050	96	450	1132	160	32	51	6
Subterránea	167	7.8	73	458	156	333	2110	166	21	68	128
Total	868	12.0	394	1508	252	783	3242	326	53	119	134

Tabla 16: Biomasa (MS) y mineralomasa aérea y subterránea de tres rodales de bosque maduro de *Nothofagus* spp. en Tierra del Fuego. MS, cenizas y C en Mg.ha⁻¹; N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe y Al en kg.ha⁻¹.

deciduos del hemisferio norte y confirman las conclusiones respecto al balance nutricional indicadas por el mismo cociente en las hojas. El cociente Ca/Mg sugiere un menor uso de Ca por cada Mg empleado. La Mineralomasa es el contenido de nutrientes en la biomasa; ella resulta del producto de la concentración de nutrientes por la masa de materia seca en cada compartimento vegetal (Tabla 16). Como consecuencia de las diferencias de concentración de nutrientes y biomasa de cada compartimento las proporciones de la mineralomasa de un nutriente en las partes aéreas y subterráneas no suelen ser similares a las de las respectivas biomásas. El mayor porcentaje del contenido total de macronutrientes y de Mn en el bosque caducifolio de lenga se encuentra en la biomasa aérea, en general con una menor proporción que aquella correspondiente a la materia seca; en éste aspecto es similar a lo observado en bosques de *Fagus sylvatica* (Khanna y Ulrich, 1991). Por el contrario el Fe y Al se encuentra porcentualmente en su mayoría en las raíces, también de manera similar a lo observado en *Fagus sylvatica* en la cual, hay una proporción menos desigual en el contenido de ambos compartimentos vegetales. El bosque de ñire tiene un contenido porcentual de nutrientes entre partes aéreas y subterráneas similar a la lenga en lo referente al N, K, Ca y Al; pero su fracción subterránea de P, Mg y Mn es mayor y la de Fe es menor. El contenido de macronutrientes en el bosque de guindo

bosques caducifolios. El contenido porcentual aéreo de P y Ca es menor al subterráneo y el de Mg se encuentra equilibrado entre ambos compartimentos; la diferencia entre los porcentajes aéreos y subterráneos de Fe es también menor pero el contenido de Al es, como en los bosques deciduos, esencialmente subterráneo.

Asimismo dado que los compartimentos de menor tamaño tienen las mayores concentraciones de nutrientes, la copa y la corteza suelen contener proporciones elevadas del contenido de nutrientes en la biomasa aérea. Por ejemplo la copa fina (hojas, ramas finas, tejidos reproductivos) de lenga representa el 4% de la biomasa aérea, sin embargo ella contiene el 17 % del N y del P, el 12 % del K y el 20 % del Ca de la mineralomasa aérea. Estas proporciones varían con el tipo de bosque, en guindo con el 5 % de la biomasa aérea, la copa fina contiene el 26 % del N y del P, el 29 % del K y el 19 % del Ca. En términos de manejo esto implica que una cosecha de biomasa aérea que deje las fracciones más pequeñas (copas y corteza) en el terreno implicará una extracción de nutrientes del sistema forestal inferior al que aparenta la escasa magnitud representada por su materia seca.

Concentraciones de nutrientes en los flujos de agua

El ingreso de nutrientes a los bosques desde la atmósfera puede ocurrir por varias vías donde se destacan la deposición húmeda (con las precipitaciones) y seca (en los intervalos sin lluvias), y la fijación biológica (CO₂, nitrógeno). Los muestreos de flujos hídricos efectuados se han realizado con mediciones periódicas. En el caso de las precipitaciones los ingresos de nutrientes con ellas en zonas con un gran número de días lluviosos como es el caso de Tierra del Fuego, permiten estimar los ingresos por deposición húmeda y seca, dado que los dispositivos instalados no permitieron separar ambos

consecuencia de esas variaciones es que en general las medias de los flujos, a pesar de mostrar ciertas tendencias, no presentan diferencias estadísticamente significativas.

En las precipitaciones, la magnitud de los eventos individuales y el número de días previos sin lluvia resultan de gran influencia en la concentración de nutrientes; a su vez esas intensidades influyen en los flujos derivados. Los valores de concentración de nutrientes en la precipitación, por ejemplo de N-nitratos (soluble) y fósforo total (finamente particulado + soluble) muestran valores muy

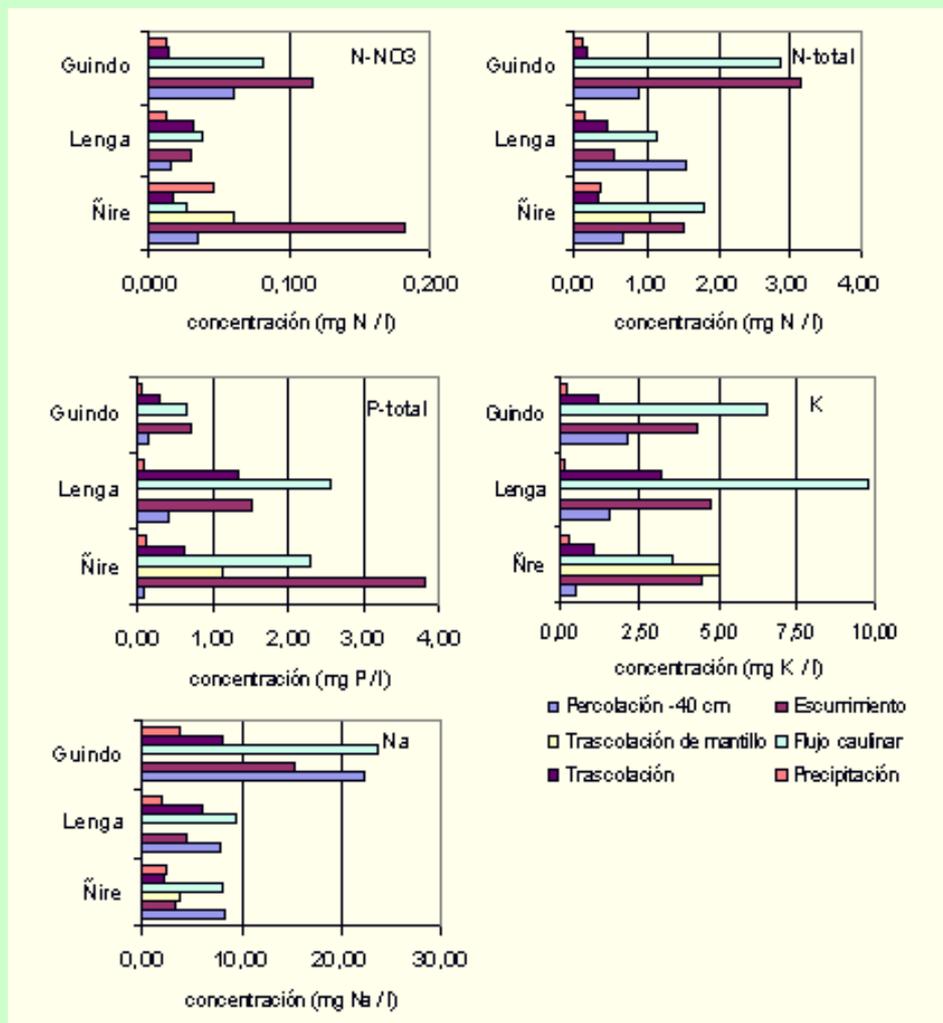


Fig. 54: Concentración promedio de nutrientes en flujos hídricos de bosques de tierras bajas ubicados en Ea María Cristina (*N. antarctica*), Laguna Victoria (*N. pumilio*) y Ea Moat (*N. betuloides*) en el periodo 1987-1988. Frangi y Richter, datos inéditos.

tipos de ingresos. A continuación se destacan las concentraciones medias no ponderadas observadas en los distintos flujos en intervalos aproximadamente mensuales durante un ciclo anual que incluye el verano 1987-1988.

Habitualmente los valores de los distintos flujos muestran rangos muy amplios de variación. Una

bajos de concentración.

Las tendencias con los distintos nutrientes a medida que el agua desciende hasta la superficie del suelo mineral de los tres bosques es a un aumento de la concentración de nutrientes (Fig. 54).

El flujo caulinar y el agua de trascolación aumentan su concentración debido a la pérdida de una fracción de agua interceptada por el dosel que es evaporada y en parte por enriquecimiento con aerosoles y partículas que llegan por deposición seca o son atrapados desde las nubes y nieblas (precipitación lateral), y por lixiviación del dosel arbóreo. El flujo caulinar es quien mayor concentración presenta de estos dos flujos.

Al entrar en contacto con el piso forestal el lavado de la hojarasca en descomposición y cierta evaporación adicional aumentan su concentración con respecto al agua de trascolación (que es la mayor parte de la contribución de agua al suelo) por lo cual el agua que trascola el mantillo e infiltra en los horizontes minerales como también aquella fracción que escurre superficialmente poseen una mayor concentración de nutrientes. Por ejemplo, la concentración de nitratos en el agua de trascolación del mantillo del bosque de ñire, evidencia que a pesar que los restos orgánicos en descomposición del piso forestal suelen manifestar inmovilización de nitrógeno (ausencia de mineralización neta) existe un flujo de nitratos hacia los horizontes minerales.

Para la mayoría de los solutos el agua de percolación por debajo de la zona de mayor biomasa de raíces finas tiene concentraciones notoriamente más bajas que las observadas en el piso forestal, destacando la eficacia del sistema de raíces y micorrizas en la retención y recuperación de los nutrientes limitantes. Entre las excepciones se halla el Na^+ , el cual aumenta o mantiene su concentración en la percolación respecto de los flujos por encima del suelo mineral, y en algún bosque el N-total debido probablemente a la salida de N-orgánico. [Lizarralde et al.](#) (1996) reportan concentraciones de nutrientes para arroyos no perturbados de cuencas ocupadas por bosques de lenga cuyas concentraciones de nitratos y Na no difieren de los valores observados en el agua de percolación del bosque de lenga aquí informados.

El bosque de lenga presenta las mayores concentraciones medias no ponderadas en la trascolación

para el P-total, el K^+ , N-total y N-nitratos. La concentración de P-total, N-total y N-nitratos en la trascolación del bosque de guindo es la más baja, y comparte con el bosque de ñire la menor concentración de K^+ en ese flujo. La concentración de Na^+ en las precipitaciones y flujos de la precipitación neta es mayor en los rodales de bosque cordilleranos fueguinos destacándose el guindo frente a la costa del Canal Beagle por sobre el rodal de lenga en exposición norte; esto denota la influencia de la cercanía al mar que es más marcada en laderas directamente expuestas a los vientos procedentes del mismo.

En el sur de Chile, se han efectuado estudios químicos de las precipitaciones que muestran que la atmósfera se hallaría en condiciones cercanas a las preindustriales ([Likens et al.](#), 1987; [Galloway et al.](#), 1996). Los valores medios de N-nitrato en las precipitaciones de los bosques fueguinos se hallan en el rango medido en bosques subantárticos chilenos. En diversas zonas boscosas chilenas desde los 40° a los 51°S , con precipitaciones anuales que van de ca. 500 a > 6000 mm, distintos estudios encontraron valores que se encuentran en los siguientes rangos de concentración de N: 7.0 a $43.2 \mu\text{gN-NO}_3 \text{ L}^{-1}$ y 8.4 a $52.5 \mu\text{gN-NH}_4 \text{ L}^{-1}$ ([Oyarzún et al.](#), 2002). Los menores valores se midieron en Torres del Paine ($51^\circ 10' \text{ S}$, ca. 500 mm de precipitación anual, [Weathers y Likens](#), 1997). Un punto de interés es la concentración de N-inorgánico en las nubes y neblinas que contribuyen en áreas montañas a la precipitación lateral que interceptan los bosques. [Oyarzún et al.](#) (2002) midieron en el Parque Nacional Puyehue neblinas con concentraciones de nitrato 5 veces la del agua de lluvia (87.1 vs $16.7 \mu\text{g. L}^{-1}$, respectivamente). [Weathers y Likens](#) (1997) encontraron también mayores concentraciones en las nieblas en Torres del Paine y sugirieron que estas podrían ser una fuente de N en sistemas deficitarios en nitrógeno. Los valores de concentración de nutrientes en la precipitación resultan muy bajos comparados con zonas de fuerte actividad humana de Europa, donde en la precipitación se han medido valores de nitratos de hasta 5 mg. L^{-1} , y de amonio de $1-3 \text{ mg. L}^{-1}$ ([De Schrijver et al.](#), 2000; [Fangmeier et al.](#), 1994).

sus ciclos no se produjeron perturbaciones que afectaran la biomasa de las parcelas estudiadas, se ha supuesto que la biomasa está estable y por lo tanto la mortalidad y retorno de raíces finas es igual a la productividad neta. La *absorción* es igual al retorno más la retención. El *reciclado* es igual a los requerimientos menos la absorción.

Un estudio del ciclo de nutrientes que permitiera un conocimiento detallado del mismo, debería realizarse durante periodos prolongados que comprendan la variabilidad de los factores ecológicos y las respuestas de los bosques. Asimismo debería contemplarse la heterogeneidad de sitios y fases de desarrollo de los bosques. Estas cuestiones exceden la disponibilidad de recursos que habitualmente subsidian la investigación científica en el país. Por lo tanto los datos que se presentan corresponden a tres sitios de localidades características para cada tipo de bosque en un periodo anual que sólo dan pistas de cómo funcionan estos bosques en determinada fase de desarrollo y localidad. Más aún existen vías de flujo (como la fijación microbiana de nitrógeno) que no han sido estimadas en estos ciclos.

Los tres tipos de bosques fueguinos muestran ingresos atmosféricos anuales muy bajos de N (1.1-1.3 kg.ha⁻¹), P (0.2-0.4 kg.ha⁻¹), K (0.7-1.5 kg.ha⁻¹) y casi nulos para el Ca (0.0 kg.ha⁻¹) (Fig.s 56 a 67). La baja concentración de elementos químicos en la precipitación directa y el bajo aporte total se vinculan con un régimen pluviométrico que mantiene el suelo húmedo y hace escasa a la deposición seca, y con la circulación atmosférica de una región escasamente poblada e industrializada.

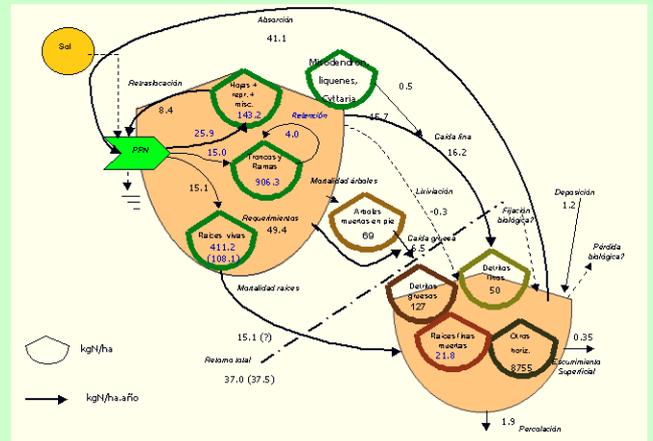


Fig 58 : Ciclo del N en Bosque basal de Guindo de Estancia Moat

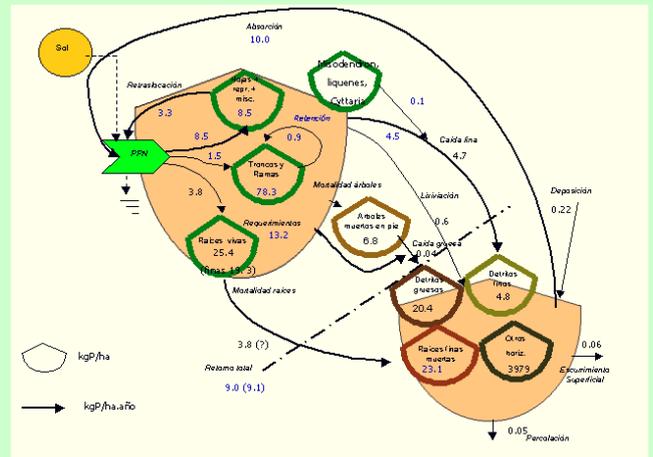


Fig 59: Ciclo del P en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina

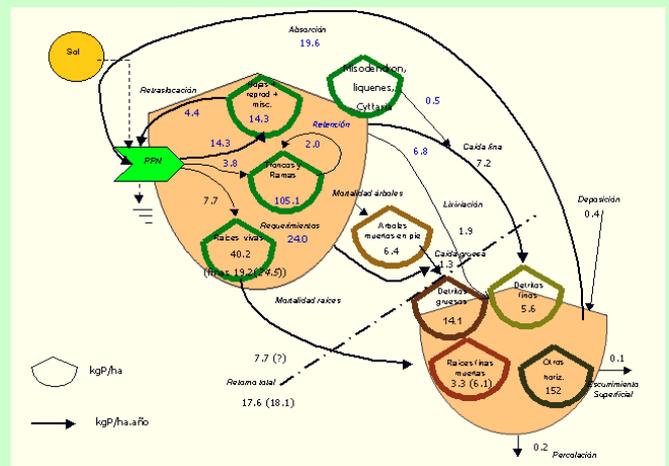


Fig 60: Ciclo del P en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

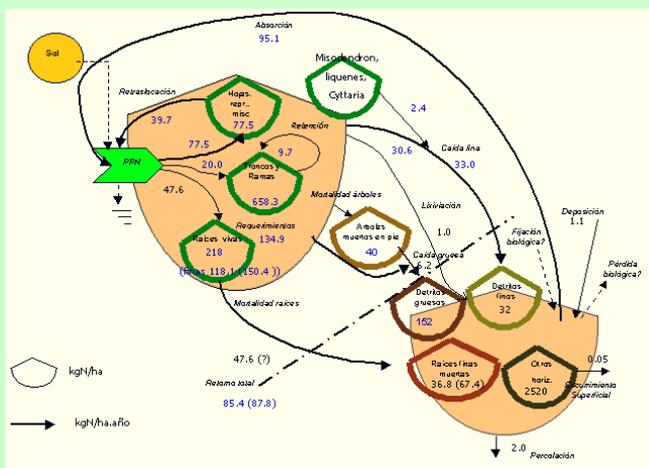


Fig 57 : Ciclo del N en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

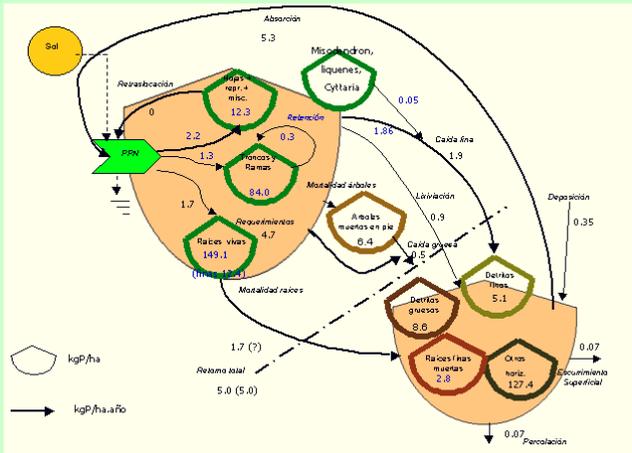


Fig 61: Ciclo del P en Bosque basal de Guindo de Estancia MoatFigura

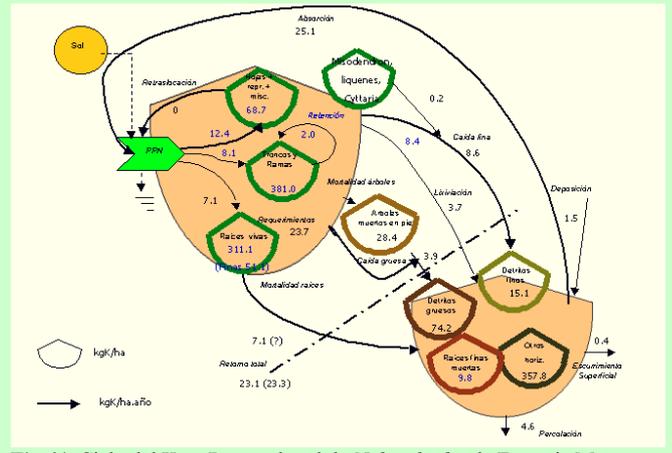


Fig 64: Ciclo del K en Bosque basal de *N. betuloides* de Estancia Moat

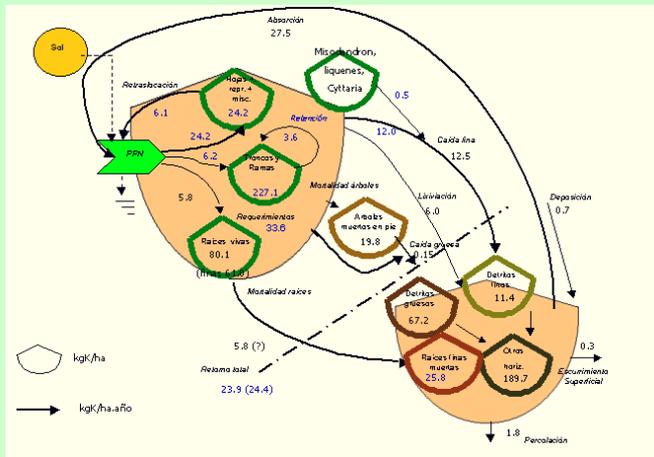


Fig 62: Ciclo del K en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina

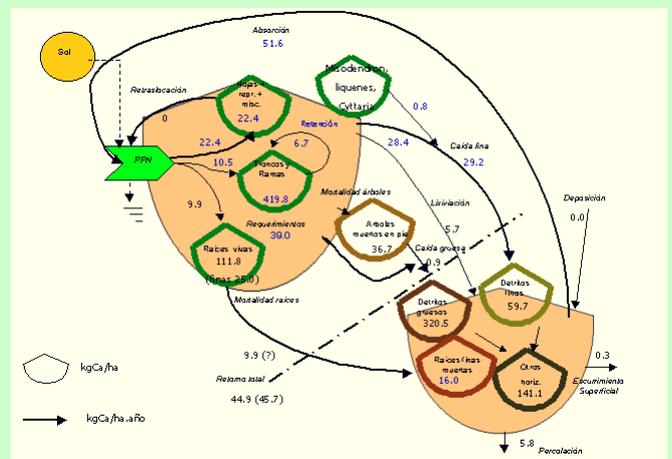


Fig 65 : Ciclo del Ca en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina

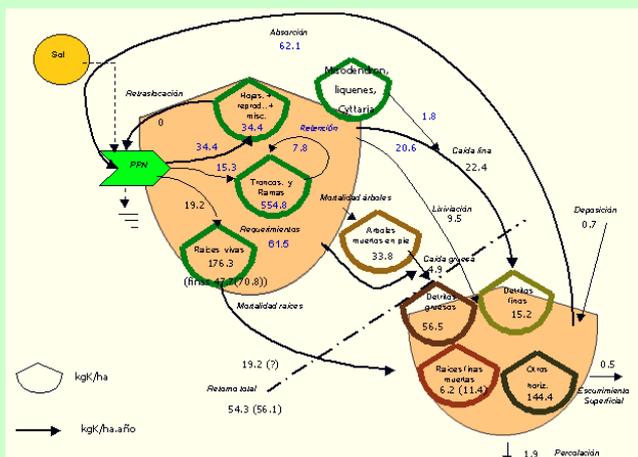


Fig 63: Ciclo del K en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

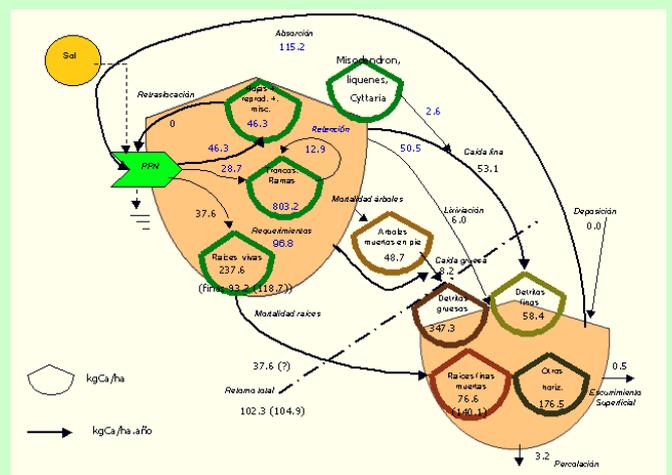


Fig 66: Ciclo del Ca en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

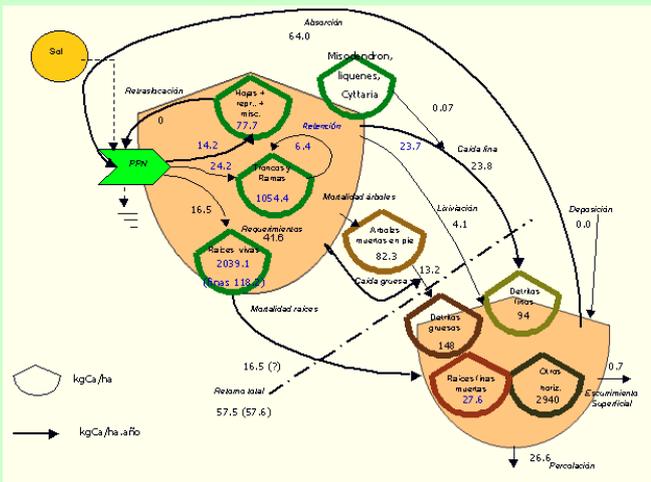


Fig 67: Ciclo del Ca en Bosque basal de Guindo de Estancia Moat

En la cordillera de la costa chilena entre 40°- 42°S se estimaron aportes de N inorgánico (N-NO₃+N-NH₄) inferiores a 1 kg/ha.año (Hedin *et al.*, 1995; Oyarzún *et al.*, 1998; Pérez *et al.*, 1998). En el Parque Puyehue (40° 46'S y 72° 11' O, 1120 m snm, Chile), zona de las menos contaminadas del mundo, la deposición de N con la precipitación (3130 a 6800 mm.año⁻¹) en tres bosques de *Nothofagus* desde 430 a 1210 m snm (cerca del *timberline*) fue estimada entre ca. 1.3 y 3.3 kg/ha.año (Fig. 4 A de Oyarzún *et al.*, 2002). En un bosque de *N. betuloides* cercano cerca del *timberline* se midieron ingresos de N 3.6 de kg/ha.año lo que se atribuyó a contaminantes provenientes del valle donde hay concentración de redes viales, centros urbanos y actividad agropecuaria y forestal (Godoy *et al.*, 2001; Oyarzún *et al.*, 2002).

Cerca del *timberline* se han estimado aportes adicionales de N por precipitación lateral a los bosques de *Nothofagus* de 0.9 y 1.4 kg/ha.año de N-NO₃ y N-NH₄, respectivamente (Oyarzún *et al.*, 2002). Si bien no se ha medido este aporte es posible que contribuya con nutrientes a los bosques fueguinos y tal vez parte de ellos aporten a la mayor concentración, no obstante baja, en la trascolación y flujo caulinar, por lo que la lixiviación calculada se debería en parte al lavado de los elementos depositados sobre la superficie arbórea. Si fuera de esa manera y los aportes por precipitación lateral fueron semejantes a los medidos en bosques de Chile, sumados a algún aporte por fijación microbiológica, los bosques fueguinos podrían no tener pérdidas netas de N. Asimismo si como se ha expresado en la sección del balance

hidrológico, de haberse sobreestimado la percolación (subestimado la evapotranspiración) las pérdidas de nutrientes serían inferiores a las informadas.

La lixiviación de los bosques deciduos constituye menos del 3 % del N, entre el 12 y 19 % del P, entre el 27 y 33 % del K, y entre 6 y 12% del Ca en el retorno aéreo. El bosque perennifolio en cambio tiene un 0 % del N, 27 % del P, 23 % del K y 7% del Ca en el retorno aéreo. Estos valores son en el caso del N, K y Ca, inferiores a los porcentajes calculados por Chapin (1991) en bosques deciduos (15±3 % N, 48±4 % K y 24±5 % Ca) y siempreverdes (14±3 % N, 59±6 % K y 27±6 % Ca) del hemisferio norte (Cole y Rapp, 1981). Respecto de estos últimos los bosques deciduos fueguinos promedian un porcentaje semejante de contribución de P al retorno aéreo que en los deciduos septentrionales (15±3 %), pero el bosque de guindo tiene un porcentaje mayor que los siempreverdes (27 vs 15 ±3 %). Estos aspectos indican, cualquiera sea la fuente mayor de nutrientes a la lixiviación neta (el dosel arbóreo o la precipitación lateral), que su aporte al retorno al suelo es proporcionalmente muy escaso en el caso del N y Ca, inferior en el caso del K, e igual o mayor a las proporciones en otros bosques comparables en el caso del P.

Los bosques deciduos fueguinos estudiados tienen requerimientos anuales de nutrientes que duplican a triplican aquellos del bosque siempreverde en los casos del N (99-135 vs 49 kg.ha⁻¹) y K (34-61 vs 24 kg.ha⁻¹), y lo triplican a quintuplican en el caso del P (13-24 vs 5 kg.ha⁻¹). En el caso del Ca el bosque de lenga tiene (97 kg.ha⁻¹) más del doble de los requerimientos que los bosques de ñire (39 kg.ha⁻¹) y de guindo (42 kg.ha⁻¹) que son similares entre sí. La retraslocación de nutrientes móviles adquiere gran importancia porque disminuye la dependencia del bosque respecto del suelo. La retraslocación de N del componente arbóreo es del 69, 42 y 20% de los requerimientos en los bosques de ñire, lenga y guindo respectivamente. La retraslocación de P de ese componente fue evidente en los bosques deciduos con 33 y 46% para los bosques de ñire y de lenga, respectivamente. La retraslocación de K fue aparente sólo en el bosque de ñire con el 18% de los requerimientos. Como resultado, la absorción de N desde el suelo se ve reducida, comparada con los

requerimientos, en los tres bosques con 58, 95 y 41 kg/ha.año para el ñire, lenga y guindo respectivamente; reduciéndose la diferencia de absorción de N entre el bosque de guindo y el de ñire, respecto de aquella en los requerimientos. En la misma secuencia de bosques la absorción de P es de 10, 20 y 5 kg/ha.año y de K 27, 62 y 25 kg/ha.año; lo que muestra el mantenimiento de diferencias de absorción comparables a la de los requerimientos de P y K, entre bosques deciduos y siempreverdes de *Nothofagus*. No obstante el bosque de ñire muestra tener un suministro de nutrientes más cercano a los menores valores del guindo, en especial de K. En el caso del Ca, la ausencia de retraslocación determina que las relaciones entre bosques de la absorción anual de ese nutriente (115, 52 y 64 kg.ha⁻¹ para lenga, ñire y guindo, respectivamente) sea similar a la observada entre los requerimientos. Estas cuestiones relacionadas con la absorción muestran que la lenga es la especie con mayor requerimiento y absorción de nutrientes.

El ñire a pesar de estar en los suelos más provistos de nutrientes, posee requerimientos y una absorción que es la menor de los bosques deciduos, debido a la existencia de otros factores limitantes como la extensión del periodo de temperaturas bajas que reduce el periodo de crecimiento vegetativo. Por otra parte el guindo con sus menores requerimientos y absorción, en particular de P, estaría expresando las condiciones que le permiten habitar suelos hidromórficos, muy ácidos, con baja saturación de bases y escasa disponibilidad de P.

encuentran en el rango de 50 a 115 kg/ha.año correspondiente a diversos bosques del hemisferio norte ([Melillo](#), 1981; [Khanna y Ulrich](#), 1991). Asimismo la mineralización neta en suelos de cinco bosques deciduos de Europa central es del orden de los 110 kg/ha.año ([Melillo](#) 1981), lo que equipara a la absorción de ese nutriente. Como se dijera previamente se ha demostrado a su vez que la mineralización potencial de N es mayor, y por ende es mayor su disponibilidad, bajo los bosques deciduos que bajo el perennifolio, que mostraría mecanismos conservadores de N ([Mazzarino et al.](#), 1998).

El retorno total de nutrientes rara vez se ha medido debido a las dificultades en la medición de los procesos de producción y mortalidad de raíces; en cambio hay numerosos estudios sobre el retorno aéreo de los bosques (ej. [Cole y Rapp](#), 1981). Los bosques deciduos maduros típicos retornan anualmente al suelo mediante desfronde entre el 8 y 10 % de los almacenajes aéreos de nutrientes (Rodin y Bazilevich, 1967). Los bosques jóvenes como los de Hubbard Brook voltean anualmente entre el 10 y 15% de los nutrientes (N, P, K, Ca y Mg) en la biomasa aérea ([Likens et al.](#), 1977). Para los bosques deciduos fueguinos esas proporciones (para N, P, K, Ca) son del 4 al 8 % en los bosques deciduos, pero de sólo 2 a 3 % en el bosque siempreverde. Estos valores indicarían que se trata de bosques maduros cercanos a la sobremadurez. Considerando la fracción fina del desfronde que integra el retorno aéreo, se observa que los bosques deciduos fueguinos retornan materia seca y nutrientes en el rango de los valores en que lo hacen bosques deciduos del hemisferio norte (n=24) de

Detrito	N		P		K		Ca		C/N	
	Fino	Grueso								
Ñire	7.8	3.6	0.9	0.3	2.2	0.9	11.6	4.1	56	123
Lenga	7.2	2.6	1.2	0.2	3.4	1.0	13.0	6.0	57	172
Guindo	6.0	2.5	0.6	0.2	1.8	1.4	11.3	2.9	72	184

Tabla 17: Concentración ponderada (mg.g⁻¹) de nutrientes y relación C/N en los detritos finos y gruesos del piso forestal en tres rodales de bosques fueguinos de baja elevación. *N. antarctica* (Estancia María Cristina), *N. pumilio* (Laguna Victoria) y *N. betuloides* (Estancia Moat).

Para Chile, [Armesto et al.](#) (1992) han sugerido que la mayor habilidad colonizadora del guindo respecto a la lenga, en depósitos glaciares de Chile estaría vinculada con su mayor tolerancia a la escasez de N. Por otra parte los valores de absorción de N de los bosques fueguinos deciduos se

un amplio espectro de suelos sintetizados por [Khanna y Ulrich](#) (1991), pero con promedios menores a la media de dichos bosques. La única excepción es el P que los detritos finos de los bosques deciduos fueguinos retornan en mayor medida. De igual forma el bosque siempreverde fueguino retorna menor

masa seca y nutrientes en el desfronde que los bosques siempreverdes de *Nothofagus* de Nueva Zelanda que se hallan a menor latitud; no obstante, se puede observar que la reducción es menor en el P y K que en la masa seca y el N, lo que sugiere que la concentración de nutrientes en los compartimentos finos del desfronde es mayor en los bosques fueguinos (Tabla 17). Por otra parte, en éste trabajo, como se ha mencionado, se ha asumido que las raíces finas están en estado estable y por ende que la mortalidad es similar a la producción neta medida. Debido a la ausencia de mediciones directas de mortalidad de raíces no se hacen mayores comentarios sobre el retorno total.

El cociente entre la necromasa del piso forestal sobre el retorno aéreo anual es el tiempo de residencia o tiempo de recambio del piso forestal. Este cálculo asume que ambos compartimentos están en estado estable, lo cual no es necesariamente cierto. Aún así este cociente es de interés para comparar entre bosques. Los tiempos de recambio del piso forestal total (detritos gruesos más detritos finos) tanto en la materia seca (MS) como en los nutrientes es generalmente mayor en el bosque de ñire (Tabla 18). Los tiempos de recambio del total de la MS y del Ca del piso forestal del

tiempos de residencia de los detritos finos, con más probabilidad de hallarse en condiciones relativamente estables, son mucho menores (Tabla 18). Los tiempos de residencia de la materia seca y nutrientes en los detritos finos del bosque de guindo son los más prolongados de todos los bosques; comparado con el otro bosque cordillerano son, el doble o más, mayores que los del bosque de lenga. Estas observaciones muestran que los bosques siempreverdes que producen detritos de baja concentración en nutrientes muestran tasas más bajas de descomposición y ciclan más lentamente los nutrientes limitantes como el N y el P en el piso forestal. Tanto para los detritos finos como los totales del piso forestal, los tiempos de recambio en los bosques deciduos son más cortos en el bosque de lenga que en el de ñire. Los resultados de los tiempos de residencia de detritos finos más bajos en el piso del bosque de lenga sería el resultado de una rica composición química de los detritos y comparativamente mejores condiciones de humedad, aireación y térmicas del suelo (véase clima y balances hidrológicos), que favorecen más la descomposición (equiparable a la caída si el compartimento está estable) en dicho bosque comparado con los de ñire y guindo. Por otra parte, en relación con los detritos totales, resulta de interés destacar que en los sistemas cordilleranos el recambio de la MS

Detrito	MS		N		P		K		Ca	
	Fino	Total								
Ñire	1.8	26.6	1.4	11.0	1.1	4.8	1.0	4.3	2.1	10.9
Lenga	1.3	11.6	1.1	4.9	0.8	2.0	0.7	2.0	1.2	6.3
Guindo	3.2	11.2	2.7	8.1	1.8	4.2	3.9	5.6	3.1	5.9

Tabla 18: Tiempos de residencia (años) de materia seca (MS) y nutrientes en los detritos finos y total (finos + gruesos) del piso forestal, en tres rodales de bosques fueguinos de baja elevación: *N. antarctica* (Estancia María Cristina), *N. pumilio* (Laguna Victoria) y *N. betuloides* (Estancia Moat).

ñirantal son aproximadamente el doble al de los bosques cordilleranos de lenga y guindo que muestran valores similares entre sí. Estas relaciones entre bosques cordilleranos cambian cuando se consideran los tiempos de residencia del N, P y K; para éstos el piso forestal del bosque de guindo manifiesta tiempos de residencia mayores al del bosque de lenga. Asimismo los tiempos de residencia de los detritos totales pueden variar significativamente debido a la dinámica de cada bosque relacionada con las perturbaciones y su efecto sobre la caída de árboles completos y su almacenaje en el suelo. Los

es similar, esto parece asociarse a menores diferencias entre las composiciones químicas de la necromasa leñosa gruesa de ambos bosques y a que ese material, que constituye gran parte de la necromasa edáfica total, se encuentra en buena medida más sujeto a las condiciones microclimáticas del aire cercano al suelo que a las condiciones en éste último; no obstante es evidente el ciclado más lento de los nutrientes en el detrito leñosos grueso del bosque de guindo.

La absorción de nutrientes representa una pequeña fracción del depósito total del suelo. Esa fracción de nutrientes del suelo (hasta 45 cm de profundidad absorbida anualmente en los bosques deciduos es siempre inferior en los bosques de ñire que en los de lenga. El bosque de guindo, con la excepción del P, tienen las menores absorciones porcentuales de los contenidos del suelo. Por ejemplo para el N los bosques deciduos absorben anualmente entre el 1 y 4% del N total en el suelo (horizontes orgánicos y minerales); entre el 0.2 y 11% del P disponible, entre el 10 y 29 % del K intercambiable y el 10 y 20% del Ca intercambiable. El bosque de guindo absorbe menos del 1% del N, el 4% del P, el 6% del K y el 2% del Ca. En relación con los bosques deciduos, aquellos del hemisferio norte absorben <1 % del N, y 12 a 27 % del K de intercambio ([Khanna y Ulrich](#), 1991), valores semejantes a los aquí reportados para los bosques fueguinos deciduos.

Como resulta obvio, las fracciones son dependientes de la magnitud de la absorción de cada bosque y de la fracción disponible de nutrientes en los suelos. La mayor parte del N total está en forma de N orgánico y sólo una muy pequeña fracción está en formas inorgánicas accesibles a las plantas. Para el caso de los nutrientes en que se han estimado sus fracciones intercambiables o disponibles, las fracciones absorbidas anualmente son porcentualmente mayores respecto del contenido en el suelo. En el caso del bosque de guindo se muestra que, a pesar de la menor absorción anual en kilogramos por hectárea, la baja disponibilidad de P en el suelo que ocupa determina una mayor proporción absorbida anualmente que en el bosque de ñire con mayor demanda y mejores suelos. Debe destacarse que de acuerdo con esto, el bosque de interés maderero tiene menores tiempos de residencia de nutrientes en el suelo como consecuencia de mayores demandas y suelos con escasos nutrientes de intercambio lo que sugiere la necesidad de un adecuado manejo del suelo, en particular de sus horizontes O.

Los escasos ingresos de nutrientes por vía atmosférica muestran que estos bosques dependen en gran medida del retorno y descomposición de nutrientes en los detritos, y de la reabsorción para la atención de sus requerimientos. Las entradas por precipitación directa son bajas y en el caso del N y

K las pérdidas por percolación y escurrimiento superficial resultan, en principio, superiores a aquellos ingresos. Respecto del N, la magnitud de esas diferencias es inferior o cercana a 1 kg/ha.año; considerando posibles sobrestimaciones del agua de percolación, que no se han tenido en cuenta los intercambios con la atmósfera en los que intervienen microorganismos, y que se trata de N total (orgánico e inorgánico) ya que, como se dijera anteriormente, la concentración de nitratos desciende en la percolación sugiriendo que las formas disponibles son absorbidas por la masa de raíces, es posible que esa diferencia no sea significativa o al menos más baja. En el caso del P en ningún bosque las pérdidas hídricas superan a los ingresos con las precipitaciones lo que evidenciaría la importancia del sistema de raíces y micorrizas en la absorción de P. Tanto el bosque de guindo, sometido a un mayor riesgo de lixiviación edáfica como el bosque de ñire, en el otro extremo de la abundancia de precipitaciones, concentran su masa de raíces finas en los primeros 30 cm del suelo.

Tiempos de recambio y eficiencias

[Ewel y Hiremath](#) (1998) sostienen que la eficiencia en el uso de nutrientes (EUN) es un indicador de la efectividad con la cual los nutrientes esenciales facilitan la productividad; es una medida de la productividad por unidad de nutriente disponible. Esa revisión del tema constituye una parte conceptual sustantiva útil a este capítulo. El análisis de la EUN se aplica desde hojas individuales hasta comunidades y ecosistemas; también a distintas escalas temporales, desde medidas instantáneas hasta aquellas que integran el resultado de procesos que ocurren durante muchos años. Para evaluarla se han usado numerosos índices, varios de los cuales comparten propiedades a lo largo de las escalas de tiempo y tamaño; no obstante debe evitarse la comparación entre índices ya que las determinaciones de productividad y la disponibilidad de nutrientes varían mucho ([Ewel y Hiremath](#), 1998). La fertilidad de los suelos con frecuencia es una limitación a la agricultura sustentable y la restauración y rehabilitación de los bosques en tierras degradadas en especial en los países tropicales en desarrollo y en las zonas

subtropicales húmedas de Argentina (véase en éste libro [Frangi et al.](#)). La necesidad de seleccionar cultivares eficientes en la absorción y el uso de nutrientes en suelos fértiles, pobres o con bajo suministro externo, tolerantes a deficiencias de micronutrientes, será más acuciantes en la medida que continúen aplicándose técnicas de plantación, cosecha y manejo de residuos que son ineficientes y desperdiciadores de los nutrientes del ecosistema o que se desee recuperar tierras degradadas, mejorar o mantener las condiciones de sustentabilidad. A ello deberá sumarse un manejo adecuado de las plantaciones y bosques nativos y de las condiciones fisicoquímicas del suelo forestal.

[Ewel y Hiremath](#) (1998) han sugerido como mediciones apropiadas de la EUN al cociente entre la productividad total y los nutrientes disponibles para lograr esa productividad. Por eso a nivel foliar la EUN es la tasa fotosintética máxima potencial para un cierto contenido de nutriente en la hoja ([Field y Mooney](#), 1986); a nivel de la planta la EUN es el cociente entre la biomasa producida y los nutrientes absorbidos ([Hirose](#), 1975) y, de manera comparable, a nivel de comunidad la EUN es el cociente entre la producción total de biomasa y el suministro total de nutrientes desde el suelo.

La tasa de fotosíntesis máxima potencial aumenta linealmente con la concentración de nutrientes en la hoja ([Field y Money](#), 1986). Altas tasas de fotosíntesis máxima se han asociado con hojas de vida breve ([Reich et al.](#), 1992). Las altas tasas de recambio foliar son necesarias para evitar el autosombreado y mantener las altas tasas de fotosíntesis ([Field](#), 1983; [Field y Mooney](#), 1986; [Schmid y Bazzaz](#), 1994). Las hojas de vida larga pueden compensar las bajas tasas de fotosíntesis mediante una mayor ganancia acumulada de carbono por unidad de nutriente foliar a lo largo de la vida de la hoja ([Chabot y Hicks](#), 1982).

También a nivel foliar se emplean índices relacionados con la reabsorción, retraslación o redistribución de nutrientes (los más estudiados han sido el N y el P) antes y durante la abscisión foliar. La retraslación permite retener en el interior de la planta a nutrientes críticos; esos nutrientes son trasladados a sitios en activo crecimiento o a sitios de reserva o

sumideros. Cuanto mayor es la retraslación más conservador del nutriente es el sistema. No obstante debe resaltarse que la retraslación no es necesariamente mayor en plantas de sitios infértiles que fértiles; la capacidad de dominar en suelos infértiles parece estar asociada a la mayor longevidad foliar, a la demanda reducida de nutrientes y a menores pérdidas por lixiviación, características que suelen reunir las plantas siemprevivas ([Chapin](#), 1980; [Schlesinger](#), 1991; [Aerts](#), 1996). [Shaver y Melillo](#) (1984) calculan una eficiencia de recuperación (*recovery efficiency*) que es equivalente al cociente entre, la diferencia entre las masas de nutriente (N o P) por unidad de área en las hojas maduras vivas y en las hojas senescentes o caídas recientemente, sobre la masa del nutriente considerado en las hojas maduras vivas. Este es un coeficiente de retraslación instantáneo. Si bien lo más recomendable es calcularlo sobre la base de la misma área foliar, este índice suele calcularse empleando las concentraciones de nutrientes en la masa seca foliar. En éste último caso el cálculo resulta inexacto debido a la pérdida de compuestos orgánicos solubles, de los que forman parte nutrientes móviles, que son retraslados por el floema; una corrección posible es atendiendo a la concentración de Ca en ambos tipos de hojas ([Cuevas y Medina](#), 1998). Este nutriente es considerado no retraslable pues integra la estructura de la pared celular.

Relacionado con la reabsorción [Killingbeck](#) (1996) propuso un índice de eficiencia de uso de nutrientes, que es la concentración de nutrientes en las hojas senescentes o recién caídas, que denominó proficiencia de reabsorción de nutrientes. Dicho autor señaló que la reabsorción de nutrientes de las hojas tiene límites por debajo de los cuales esta es bioquímicamente imposible de continuar (la reabsorción potencial extrema). Así estableció valores indicadores de concentración de N y P en las hojas senescentes que permiten evaluar si las hojas han realizado una reabsorción completa (alta proficiencia), intermedia, o incompleta (baja proficiencia). Los valores límites de contenido de nutrientes se han expresado tanto sobre la base del área como de la masa seca foliar ([Killingbeck](#), 1996; Fig. 68).

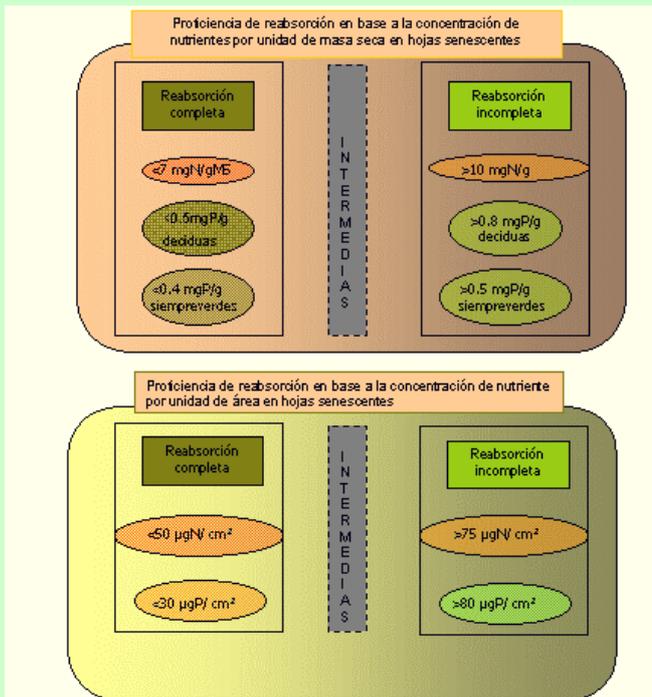


Fig 68: Rangos de concentraciones de nitrógeno y fósforo por unidad de masa seca y por unidad de área en hojas senescentes de especies deciduas y caducifolias, que permiten establecer la proficiencia de reabsorción, un índice del grado de eficiencia en el uso de nutrientes a nivel foliar. Modificado de Killingbeck (1996).

A nivel de la planta la EUN depende por un lado de la eficiencia con que usa los nutrientes tomados; y por otro, de la eficiencia con que los nutrientes absorbidos son conservados en aquella.

Berendse y Aerts (1987) propusieron que la EUN sea considerada el producto de la productividad de nutriente y el tiempo medio de residencia de nutrientes en la planta. Esta expresión de la EUN resulta de desagregar el índice de Hirose (1975) e identificar la contribución de cada componente (Hiremath *et al.*, 2002, 2003 com. pers). El índice de Hirose es un índice instantáneo y no asume la condición de estado estable. El de Berendse y Aerts asume condiciones de estado estable.

La productividad de nutriente a nivel de la planta es el incremento de biomasa dividido el contenido total del nutriente en la planta (Agren, 1983). Si el periodo considerado es la vida de la planta este es el cociente entre la biomasa y la mineralomasa. La productividad de nutriente depende de la eficiencia con la que los nutrientes foliares son usados en la fotosíntesis (Garnier *et al.*, 1995), y de la biomasa y destino de nutrientes a los tejidos fotosintéticos; es una medida

instantánea de la EUN (Hiremath *et al.*, 2002). El tiempo medio de residencia está relacionado con la longevidad de la planta o de una de sus partes, y a la eficiencia con la que los nutrientes son retenidos (mediante la reabsorción) al momento de la abscisión de tejidos (Shaver y Melillo, 1984; Birk y Vitousek, 1986). Si bien no es inevitable, puede haber compromisos evolutivos entre la selección de rasgos que conducen a una mayor productividad de nutriente y aquellas que lo hacen a mayores tiempos de residencia (Aerts, 1990; Hiremath *et al.*, 2002). Esto último indica que iguales EUN pueden lograrse de más de una manera (Ewel y Hiremath, 1998). Aerts (1990) sugirió que los ambientes de alta fertilidad seleccionan para alta productividad de nutriente a expensas de una baja retención; en cambio, ambientes de baja fertilidad seleccionan para alta retención a expensas de una baja productividad. Extensos tiempos medios de residencia, indicadores del comportamiento conservador de nutrientes de la planta, pueden ser ventajosos en condiciones de baja fertilidad, aún cuando las plantas con mayores productividades de nutrientes presenten un crecimiento inicial más rápido (Aerts y van der Pijl, 1993). Se ha demostrado que el tiempo de residencia puede ser una característica inherente de la especie en tanto que la productividad de nutriente es una respuesta fenológica a los cambios en la disponibilidad de nutriente (Aerts y de Caluwe, 1994; Vázquez de Aldana y Berendse, 1997).

A nivel comunitario, tal vez el índice EUN más usado ha sido el de Vitousek (1982). El mismo es el cociente entre la masa seca del desfronde (*litterfall*) y el contenido (masa) de nutrientes en ella. El índice se ha calculado empleando la caída de detritos finos, y es la inversa de la concentración de nutrientes en esa caída. Si el bosque tiene en estado estable su biomasa, se puede asumir que la caída es equivalente a la productividad neta y que su contenido de nutrientes refleja su absorción neta. Una mayor masa seca caída por unidad de masa de nutriente caído estaría indicando un uso más conservador y una menor pérdida potencial de nutrientes del sistema (por ej. por lixiviación) (Ewel y Hiremath, 1998). Los árboles siempreverdes suelen retornar más masa seca por unidad de nutriente retornado, especialmente N, que los árboles

deciduos, por lo cual suelen ser dominantes en suelos pobres en nutrientes (Gosz, 1981; Nadelhoffer *et al.*, 1985; Aerts, 1996). No obstante el uso generalizado del índice de Vitousek, el mismo presenta varias desventajas y está afectado por diversos factores no relacionados con la productividad (Chapin, 1980; Grubb, 1989; Aerts y de Caluwe, 1994). En su reemplazo se ha sugerido emplear como índice comunitario de EUN al cociente entre la producción total de biomasa y el suministro total de nutrientes, esto es considerar a la contribución de la totalidad de las especies de la comunidad.

Nivel/índice	N	P	K	Ca	MS	C
- Eficiencia de reabsorción (%) (Cuevas y Medina, 1998)#						
($\{1 - [(\text{conc nutriente}/\text{conc Ca en hojas caídas}) / (\text{conc nutriente}/\text{conc Ca en hojas adultas vivas})]\} \times 100$)						
<i>N. antarctica</i>	69	52	60			28
<i>N. pumilio</i>	79	62	51			21
<i>N. betuloides</i>	62	35	47			21
- REI (Cuevas y Medina, 1998)						
(cantidad de nutriente foliar retraslocado / cantidad de nutriente en caída foliar)						
<i>N. antarctica</i>	2.3	1.1	1.5			
<i>N. pumilio</i>	3.9	1.6	1.0			
<i>N. betuloides</i>	1.7	0.5	0.9			
- Proficiencia de reabsorción (mg nutriente.g-1 MS) (Killingbeck, 1996)°						
(concentración de nutrientes en hojas recién caídas)						
<i>N. antarctica</i>	6.6	1.6	3.5			
<i>N. pumilio</i>	5.0	2.0	5.6			
<i>N. betuloides</i>	4.7	0.8	3			
- Cociente de Vitousek (g MS.g-1 nutriente)(Vitousek, 1982) !						
(materia seca en desfronde / nutrientes en desfronde)						
Desfronde total fino						
<i>N. antarctica</i>	102	643	242	102		
<i>N. pumilio</i>	115	522	172	70		
<i>N. betuloides</i>	168	1417	315	111		
Caída foliar						
<i>N. antarctica</i>	103	540	227	98		
<i>N. pumilio</i>	175	499	167	58		
<i>N. betuloides</i>	184	1234	271	128		
- Tiempo de residencia (años)						
(Almacenaje en la biomasa/ Retorno anual)						
Aéreo						
<i>N. antarctica</i>	11.8	16.7	13.9	12.6	66.0	
<i>N. pumilio</i>	19.5	12.1	16.8	13.1	77.6	
<i>N. betuloides</i>	47.8	29.5	28.2	27.6	130.4	
Total						
<i>N. antarctica</i>	7.8	12.5	13.9	12.3	42.9	
<i>N. pumilio</i>	11.2	9.1	14.1	10.6	46.7	
<i>N. betuloides</i>	39.5	49.2	32.9	55.1	122.2	
- Utilidad del recurso (gMS.g nutriente-1)(Hirose, 1975)						
(biomasa/mineralomasa)						
Aéreo						
<i>N. antarctica</i>	593	2387	825	469		
<i>N. pumilio</i>	569	3508	711	493		
<i>N. betuloides</i>	668	7276	1558	619		
Total						
<i>N. antarctica</i>	560	2092	708	424		
<i>N. pumilio</i>	509	3040	634	446		
<i>N. betuloides</i>	590	3509	1132	272		

Tabla 19 : Índices de eficiencia de bosques maduros de *Nothofagus* a baja elevación en la Tierra del Fuego.

Nivel/índice	N	P	K	Ca	MS	C
- Eficiencia Uso de Nutriente (g MS.g-1 nutriente) (Berendse y Aerts, 1987) &						
(Eficiencia de producción por nutriente * Tiempo de residencia del nutriente en la planta)						
Aérea						
<i>N. antarctica</i>	184 (18.0x10.2)	1022 (72.4x14.1)	289 (25.0x11.6)	151 (14.2x10.6)		
<i>N. pumilio</i>	194 (12.5x15.5)	778 (77.3x10.1)	215 (15.7x13.8)	119 (10.9x10.9)		
<i>N. betuloides</i>	347 (8.6x40.4)	2500 (93.7x26.7)	501 (20.1x25.0)	190 (8.0x23.8)		
Total						
<i>N. antarctica</i>	177 (22.7x 7.8)	1058 (84.9x12.5)	398 (28.7x13.9)	212 (17.2x12.3)		
<i>N. pumilio</i>	150 (14.9x10.0)	726 (89.2 x 8.1)	229 (18.6x12.3)	124 (13.1 x 9.4)		
<i>N. betuloides</i>	261 (7.3x35.6)	2003 (43.6x46.0)	426 (14.1x30.3)	167 (3.4 x49.6)		
- Tasa de recambio relativa (Gray, 1983)						
[(Absorción/Mineralomasa)/(Productividad neta/Biomasa)]						
Aérea						
<i>N. antarctica</i>	3.2	2.3	2.9	3.1		
<i>N. pumilio</i>	2.9	4.5	3.3	4.1		
<i>N. betuloides</i>	1.9	2.9	3.1	3.3		
Total						
<i>N. antarctica</i>	3.4	2.2	2.0	2.3		
<i>N. pumilio</i>	3.4	4.2	2.8	3.6		
	2.3	1.8	2.7	1.6		
- Índice de lixiviación anual (%)						
(lixiviación anual / mineralomasa foliar)						
<i>N. antarctica</i>	0.8	9.6	31.7	32.2		
<i>N. pumilio</i>	1.9	8.6	12.4	3.0		
<i>N. betuloides</i>	-0.2	7.1	5.3	5.3		

Tabla 19: Continuación

retraslocacion foliar instantánea calculada con la concentración de nutrientes en hojas vivas y la concentración de hojas recién caídas ponderadas por su masa mensual.

° concentraciones de nutrientes en hojas recién caídas en la época de mayor desfronde (verano-otoño para guindo, otoño para ñire y lenga).

! inversa de las concentraciones promedio anual de nutrientes en hojas recién caídas ponderadas por la masa mensual caída.

& Eficiencia de uso de nutriente= [(PPAN/Mineralomasa)*(Mineralomasa/Absorción)]

Otro índice de interés a nivel comunitario es el cociente entre la tasa de circulación de nutrientes y la tasa de circulación de la biomasa (Gray, 1983). La tasa de circulación o tasa de recambio (*turnover rate*) es la fracción de un depósito que se renueva en un periodo (por ej. un año). La tasa de circulación de nutrientes es el cociente entre el retorno de nutrientes y la mineralomasa; la tasa de circulación de la biomasa es el cociente entre la productividad neta y la biomasa. El cociente entre ambos es una tasa de circulación relativa de los nutrientes a la biomasa que permite comparar sistemas ecológicos con diferente biomasa y mineralomasa. Valores altos indican flujos relativos rápidos de nutrientes, y si valores

bajos indica flujos lentos y mayor conservación del nutriente por el ecosistema (Gray, 1983).

Se puede calcular como índice de lixiviación de un nutriente al cociente entre la lixiviación anual de éste y su contenido en el follaje. Esta relación expresada como porcentaje permite comparar la importancia de las pérdidas de los distintos nutrientes en las hojas de distintas especies. En relación con la eficiencia de las plantas, una menor lixiviación porcentual representa una mayor capacidad conservadora y, como se ha destacado se considera que las pérdidas reducidas integran las capacidades de las plantas para dominar sitios pobres en nutrientes (Chapin, 1980; Schlesinger, 1991).

En el caso de los bosques fueguinos se han calculado varios de los índices mencionados (Tabla 19). En éstos bosques los índices a nivel de planta pueden aplicarse al estrato arbóreo por ser monoespecífico y representativo de la comunidad ya que la biomasa del sotobosque es despreciable. La selección de índices apunta a lograr una caracterización adecuada de la EUN, a poder comparar los tres bosques basales en lo que se refiere al uso de minerales, y también en relación con otros tipos de bosques.

La eficiencia de reabsorción o retraslocación foliar instantánea de N adquiere porcentajes elevados (> 60%) en las tres especies; para el P solo en los deciduos, en tanto los valores más altos de retraslocación de K se observaron en el ñire. No obstante, para el K debe tenerse en cuenta que una fracción importante es perdida por lixiviación, especialmente en el ñire, lo que sugiere que la fracción efectivamente retraslocada de este nutriente es inferior a la informada. El N es el nutriente más retraslocado en las tres especies de *Nothofagus*. El bosque perennifolio presenta los menores porcentajes de retraslocación instantánea. Cabe destacar que entre el 21 y 28 % del C foliar es redistribuido durante la senescencia foliar.

De acuerdo con [Cuevas y Medina](#) (1998) los valores del REI sugieren que las hojas de todos los bosques son más conservadoras del N que de otros nutrientes en la medida que una mayor fracción es retraslocada que ciclada biogeoquímicamente. Los bosques deciduos son, desde ese punto de vista, conservadores de los tres nutrientes; se destaca la lenga respecto del N y P, y el ñire en relación a la retraslocación de K. El bosque perennifolio únicamente presenta una elevada fracción retraslocada para el N.

En relación con la proficiencia de reabsorción, las concentraciones en las hojas caídas durante los meses de máximo desfronde denotan que los tres bosques poseen una reabsorción completa de N, pero una incompleta reabsorción de P (Tabla 19, Fig. 68). De las tres especies el guindo es aquella para la que la concentración de N en la caída (4.7 mg.g^{-1}) más se acercó al valor de reabsorción potencial extrema (3 mg.g^{-1}). En otras palabras si bien las hojas de guindo retraslocan porcentualmente algo menos de N que

las especies deciduas de *Nothofagus* en la isla, ella se acerca más al máximo que se podría extraer de la hoja.

Las conclusiones de [Mazzarino et al.](#) (1998) sobre la menor conservación de N de las especies deciduas, indicada por la menor proficiencia de reabsorción de *N. pumilio* y *N. antarctica*, respecto a la especie siempreverde *N. betuloides* es avalada por los resultados aquí reportados si bien el grado de proficiencia indicado por éste trabajo es mayor a aquellos de los autores mencionados probablemente por los diferentes tipos de hojas empleados en su estimación; no obstante si se calcula la proficiencia sobre el promedio ponderado de concentración en las hojas en el desfronde total anual, los valores de proficiencia de N y P son similares a los reportados en el mencionado trabajo para hojas senescentes de bosques fueguinos.

Los valores de proficiencia foliar de P ($1.6 - 2.0 \text{ mg.g}^{-1}$) de las especies deciduas son bajos y comparables a las de especies del hemisferio norte como *Betula*, *Fraxinus* y *Quercus* reportadas por [Killingbeck](#) (1996). La proficiencia de P del guindo (0.8 mg.g^{-1}) también baja sugiere que, a pesar de la baja disponibilidad y posible retención de P en los suelos, no es un limitante de los bosques fueguinos. Con relación al P-soluble, [Gutiérrez et al.](#) (1991) encontraron 80 mgP.kg^{-1} de suelo en la capa H, cantidad superior a los requerimientos promedio anuales de bosques en distintos ambientes, lo que asocian con la gran importancia de las micorrizas. Para los suelos saturados de agua de bosques de *N. betuloides* los valores de P-soluble (46 mg.kg^{-1}) resultaron casi la mitad de los anteriores y estuvieron vinculados con una menor abundancia de micorrizas. La proficiencia de K es indicada pero no evaluada por carecerse de valores de referencia y como se ha dicho, porque es posible que una fracción significativa del contenido foliar de K sea perdida por lixiviación.

El guindo resultó la especie con mayor EUN de acuerdo con el índice de [Vitousek](#) (1982) aplicado a las hojas y detritos finos. El ñire fue la especie decidua más eficaz en el uso de P, K y Ca, y la lenga para el N. Como señalaran [Mazzarino et al.](#) (1998), los bosques de ñire y lenga tienen eficiencias de uso de N ($102-115 \text{ g.g}^{-1}$, respectivamente) que se

halla en el rango de plantas leñosas deciduas y siempreverdes de la zona templada del hemisferio norte (98 -137 g/g), como también de bosques tropicales de suelos infértiles (110-150 g.g⁻¹). El guindo en cambio tiene eficiencias de N (268 g.g⁻¹), mayores que las de esos grupos de plantas y aún mayor que las de especies siempreverdes (*Austrocedrus chilensis* y *N. dombeyi*, 200 g.g⁻¹) de bosques subantárticos norpatagónicos reportados por [Mazzarino et al.](#) (1998). Dichos autores sugirieron que esa especie podría estar entre las más proficientes y eficientes en el uso de nutrientes *sensu* [Vitousek](#) (1982). Para el P las eficiencias de los bosques fueguinos son inferiores (los deciduos, 522-643 g.g⁻¹) o se encuentran entre los valores más bajos (guindo, 1417 g.g⁻¹) del rango correspondiente a las especies leñosas templadas del hemisferio norte (1260 - 2017 g.g⁻¹).

La utilidad del recurso ([Hirose](#), 1975) muestra la mayor eficiencia de uso de nutriente de las plantas de guindo, notoriamente para el P y K. En la biomasa total la eficiencia de uso de nutrientes del guindo es baja para el Ca en comparación con las otras especies de *Nothofagus* fueguinos, lo que está afectado por el elevado contenido de Ca en las raíces respecto de su mineralomasa aérea. De los caducifolios, a nivel de la planta, el ñire se destaca por la mayor eficiencia de utilización de N y K, y la lenga por la mayor eficiencia de utilización de P y Ca. Estos resultados sugieren que los bosques en lugares pantanosos (guindo) son muy eficientes en el uso de los nutrientes; y que en los sitios más lluviosos con humus de tipo moder, los árboles caducifolios de lenga tienen mayor eficiencia de uso del P y Ca que los de ñire de zonas húmedas-subhúmedas y suelos con humus tipo mull y mayor disponibilidad de nutrientes.

El índice de [Berendse y Aerts](#) (1987) permite advertir algunas diferencias entre especies arbóreas en relación con las tendencias evidenciadas en los resultados de los árboles caducifolios del índice de [Hirose](#) (1975) (Tabla 19). La mayor eficiencia de uso de nutrientes del guindo para las partes aéreas se debe principalmente al largo tiempo de residencia de todos los nutrientes o, de una combinación de ese tiempo con alta eficiencia de producción por nutriente (P y K). Esta última combinación corresponde a especies con habilidad para tolerar

suelos infértiles como se ha observado en el género *Hyeronima* en Costa Rica ([Hiremath et al.](#), 2002). En los árboles caducifolios, la similitud de valores del índice para la parte aérea y total se logran mediante compromisos (*trade-offs*) de ambos componentes (por ej. nitrógeno). El ñire se destaca como el árbol caducifolio más eficiente en el uso de nutrientes. Para el total de las plantas el guindo resulta ser el más eficiente de los *Nothofagus* fueguinos. [Gutiérrez et al.](#) (1991) mencionan que el guindo es muy conservador de nutrientes atendiendo a su baja concentración de N (y alto C/N) en las hojas maduras y su gran longevidad foliar; su mayor adaptación a ambientes pantanosos con escaso N disponible indican que en parte es debida a las características foliares mencionadas, la mayor concentración de raíces en la parte superior del horizonte orgánico con condiciones oxidantes y a menores requerimientos N. Estos resultados y sugerencias son confirmados por nuestros análisis de contenido de nutrientes en las hojas, los cálculos de requerimientos y absorción del estrato arbóreo, el análisis de la distribución de la biomasa de raíces finas en el suelo, y entre otros, el valor del índice de [Berendse y Aerts](#) (1987) para la biomasa aérea y total.

La tasa de circulación de [Gray](#) (1983) para los tejidos aéreos muestra que el bosque de guindo se destaca por ser el más conservador de N de todos los bosques; para los otros nutrientes resultó ser algo menos conservador que el más conservador de los bosques caducifolios (el ñire). Si se consideran la totalidad de los compartimentos aéreos y subterráneos se observan tendencias comparadas similares con la excepción del Ca, al cual el ñire circula, en relación a la materia seca, más despacio que los otros bosques.

Por último el índice de lixiviación (Tabla 19) muestra que las copas de guindo son más conservadoras de nutrientes ya que es menor la proporción de nutrientes lixiviados de las hojas que en las otras especies bajo un régimen pluviométrico con mayores precipitaciones.

En síntesis los resultados de éstos índices muestran que los *Nothofagus* presentes en la Tierra del Fuego correspondientes a dos tipos funcionales distintos (árboles deciduos y siempreverdes) poseen una gran eficiencia en el uso del N y tienden a ser muy conservadores del mismo,

destacándose a éste como el nutriente limitante principal. El comportamiento de los bosques respecto del P indicaría que éste elemento químico sería el segundo factor limitante ya que no obstante que hay reabsorción incompleta existe retraslocación a nivel foliar; las altas concentraciones en las plantas aún en suelos pobres o con retención de P sugieren que las asociaciones micorrízicas y la disposición superficial de la masa radical fina son eficaces en su absorción. [Walker y Syers](#) (1976) en Nueva Zelanda, señalaron que debido a que los sedimentos recientemente depositados tienen la mayoría de los nutrientes integrantes de rocas que como máximo podrían contener, los suelos desarrollados sobre ellos pueden suministrar muchos de esos nutrientes a las plantas ([Vitousek y Farrington](#), 1997). El nitrógeno, normalmente ausente en las rocas, puede ser suministrado desde la atmósfera por fijación biológica o, a través de la deposición la cual es muy baja en Tierra del Fuego. La vegetación ha acumulado apreciables contenidos de nitrógeno orgánico en los suelos como puede verse en los modelos. Sin embargo, en la mayoría de los suelos solo ca. 2-5% del N total es liberado anualmente en forma de N inorgánico como un producto intermedio de la oxidación microbiana de la materia orgánica ([Binkley y Vitousek](#), 1991), y el 50-99% de él puede ser inmobilizado por microbios ([Rosswall](#), 1976, 1982). Como consecuencia el crecimiento vegetal en los suelos jóvenes forestales, como los formados en la Tierra del Fuego ([Rabassa et al.](#), este volumen) o aún recientemente en áreas profundamente perturbadas, se espera que no esté restringido por P, K, Ca, Mg, S y otros nutrientes derivados de las rocas pero sí por el N inorgánico disponible a despecho que el N total pueda ser elevado. Comparando los tres bosques, los bosques perennifolios muestran la más elevada eficiencia en el uso de los nutrientes y la mayor capacidad para ocupar suelos pobres en nutrientes. El guindo muestra un conjunto de síndromes y mecanismos, algunos que se pueden tipificar como claramente ligados y otros como concurrentes de las plantas capaces de dominar en suelos infértiles: hojas longevas con baja concentración de nutrientes, en especial N, y alta C/N, retraslocación de nutrientes y muy alta

proficiencia de N, prolongados tiempos de residencia y circulaciones relativas bajas en la planta, bajo índice de lixiviación, mantillo fino pobre en nutrientes de comparativamente largos tiempos de residencia, baja tasa de descomposición foliar, baja absorción y requerimientos de nutrientes del suelo. Los bosques deciduos estudiados ocupan los suelos de moderada (lenga) y mayor fertilidad química (ñire) comparada. Poseen hojas con una longevidad de poco más de 7 meses como máximo, manifiestan las más altas retraslocaciones instantáneas, producen una hojarasca fina rica en nutrientes, las tasas de descomposición del mantillo foliar son relativamente rápidas, y tienen menores tiempos de residencia del mantillo fino que los bosques siempreverdes lo que sugiere una mayor mineralización para satisfacer una absorción más elevada. El ñire aparece como la especie más eficiente en el uso de nutrientes de ambos bosques deciduos lo que le permitiría su desempeño en un rango amplio de ambientes y habitats. La capacidad de la lenga para desenvolverse en suelos ácidos resultaría de su eficiencia en el uso no sólo del N sino del P, para lo cual podrían estar cumpliendo un papel fundamental las asociaciones micorrízicas. Los aportes de nutrientes por las precipitaciones son escasos debido a la pureza notable exhibida por la atmósfera austral y los bosques de mayor edad obtienen sus minerales fundamentalmente de la absorción de nutrientes derivados de la descomposición de los materiales retornados al piso forestal (ciclo biogeoquímico) y la retraslocación (ciclo bioquímico).

Uso y manejo de los bosques de la tierra del fuego

La tradición forestal en Tierra del Fuego: pasado y presente del uso del bosque

El comienzo del uso intenso de las tierras forestales de la Tierra del Fuego, se ubica en las últimas dos décadas del siglo 19. En 1881 se inicia la colonización del sector septentrional de la Isla Grande, compuesta principalmente por ganaderos y mineros provenientes de la ciudad chilena de Punta Arenas ([Martinić](#), 1973). Casi simultáneamente, en el año 1886 se establece Harberton, la primera estancia

fueguina de Argentina, sobre las costas del canal Beagle en tierras cedidas por el gobierno nacional. En los años siguientes se instalan otras estancias y algunos aserraderos, siempre en las proximidades de la costa por las dificultades que imponía el terreno para la apertura y mantenimiento de caminos.

La conversión de bosques a pastizales fue adoptada en estas estancias próximas al canal Beagle debido a la escasez de pasturas aptas para la cría del ganado ([Prosser Godall](#), 1979). Esto se efectuó mediante la práctica del *capado*, nombre asignado localmente a la eliminación del bosque mediante el anillado de los árboles, seguido por su quema. El *capado* fue practicado con igual finalidad en tierras forestales ubicadas al norte de la cordillera, a pesar del mayor predominio de pastizales naturales y de una topografía levemente ondulada que imponían menos limitaciones. Estas conversiones duraron unos 40 años y prácticamente cesaron en la década del 1930 (Hlopec R., 1997, com. pers.).

Otras actividades que determinaron pérdidas de superficie forestal fueron la tala rasa de los bosques que rodeaban a Ushuaia, realizada por reclusos del Presidio de la ciudad, argumentando razones de seguridad y algunos incendios que alcanzaron grandes proporciones. La mayoría de estas tierras fue sometida al pastoreo luego de la eliminación de la cubierta arbórea, de modo que la pérdida del bosque se ha mantenido hasta el presente. Si se agregan a estos desmontes las superficies dañadas por los castores y los *capados*, el total de tierras forestales perdidas desde fines del siglo 19 hasta el presente alcanza *ca.* 20.000 ha ([Collado](#), 2001).

La actividad extractiva de madera se difundió desde Ushuaia hacia el norte, por los valles que recorre la Ruta Nacional 3. Ya en la década del 1940 los aserraderos estaban mayormente concentrados en las proximidades de las márgenes argentinas del Lago Fagnano, consolidando una actividad que se intensificó en la segunda mitad del siglo 20, llegando a contar con una veintena de establecimientos hacia mediados de la década del 1990. Adicionalmente, esta actividad fue la principal responsable

de la generación de una red caminera en el sector cordillerano de la isla que es usada con múltiples propósitos, aunque originalmente fue desarrollada para transportar la producción forestal hacia las ciudades de Ushuaia y Río Grande.

Estrato Forestal	Fiscales			Totales
	Fiscales	Uso Restringido	Privado	
Bosques de Producción	54.302	62.144	97.391	213.836
Bosques de Protección	90.118	76.462	33.926	200.507
Bosques de Ñire	724	6.179	171.762	178.665
Otros bosques	362	27.036	131	27.530
Totales	145.507	171.821	303.210	620.538

Tabla 20: Distribución de superficies (ha) de los estratos forestales en Tierra del Fuego de acuerdo con el dominio de la tierra. Adaptado de [Collado](#) (1999).

La lenga es la especie que mayor interés ha merecido para la producción de madera en la Tierra del Fuego. En la [Tabla 20](#) se presenta la distribución actual de las tierras forestales en el sector argentino. En esta tabla, con excepción del estrato de ñire, todos los demás corresponden a formaciones de lenga, guindo y canelo. De acuerdo con [Collado](#) (1999), la clasificación de los bosques en el estrato productivo se ha hecho de manera conservadora, considerando la técnica utilizada para su determinación. El estrato denominado “Otros bosques” consolida las tierras forestales tipificadas en la legislación provincial como bosques experimentales, permanentes (los del Parque Nacional) y especiales (los comprendidos en los ejidos municipales). En cuanto al dominio, las tierras forestales detalladas en la categoría de fiscales con uso restringido corresponden a aquellas comprendidas en jurisdicción de Parques Nacionales y de los municipios, junto con las reservas provinciales existentes y proyectadas a la fecha del estudio, tal como se detallan en [Collado](#) (1999). Consecuentemente, los bosques de lenga y guindo ocupan unas 440.000 ha, de los que poco menos de la mitad se consideran bosques productivos. Con alrededor de 180.000 ha constituidas por bosques de ñire, el total del área forestal alcanza 620.000 ha, lo que implica que un 37% de las tierras

fueguinas están cubiertas por bosques. Este total de tierras forestales se distribuye por partes iguales entre propietarios privados y el dominio público, nacional o provincial.

Tradicionalmente, la explotación del bosque de lenga con fines de extracción de madera para aserrío se ha basado en una corta selectiva de los mejores árboles comerciales. Esta corta localmente conocida como *floreo* se efectuó en áreas concesionadas por el gobierno, nacional hasta 1991 y provincial a partir de ese año, a los aserraderos (Fig. 69). Dado que el modelo de explotación se describe en otro trabajo de este libro (Bava y Rechene, este volumen), sólo se mencionarán sus motivaciones y se enfatizarán aspectos relacionados con la utilización espacial y temporal del recurso forestal en la isla.



Fig 69: Cortas de protección en bosques de lenga del lote 93 vista 5 años después de efectuada la corta (arriba). Sitio aprovechado mediante floreo unos 25 años antes de la foto donde se observan árboles remanentes en pie y la regeneración natural (abajo izquierda). Playa de trozas de lenga (acanchadero) en un bosque aprovechado (abajo derecha). Fotos PF Yapura.

El floreo deja en el bosque una gran parte de la biomasa forestal ya que los árboles con fustes de alto valor comercial son escasos. Schmidt y Urzúa (1982) indican un aprovechamiento menor al 20% de las existencias de madera en rodales de Magallanes en Chile, adjudicando a los ataques de hongos una gran parte de la causa de esa baja proporción de madera útil. En Tierra del Fuego, el volumen de trozas extraídas en los floreos con relación a las existencias es de *ca.* 15%, verificándose en los aserraderos un volumen de madera aserrada del 25-35% de lo cortado, o sea *ca.* 5% de las existencias (Aloggia M., 1990 com. pers.). También es notable que la tasa de extracción de madera no haya cambiado significativamente a lo largo de los últimos

40 años, fenómeno que también se puede verificar en otros parámetros estructurales que describen el tipo de bosques elegidos para el aprovechamiento al igual que los descriptores de la intervención (Gea Izquierdo *et al.*, 2003). Esto es indicativo de la relativa permanencia del modelo de explotación, el que se ha mostrado casi impermeable a distintas políticas forestales impulsadas desde el estado. El modelo está basado en el aprovechamiento de los bosques más accesibles y fáciles de aprovechar (*i.e.* sin pendientes), y en ellos únicamente se cortan aquellos árboles que sin dudas darán rollizos aserrables de alta calidad.

En consecuencia, el uso maderero de estos bosques a lo largo de los años se ha caracterizado por cubrir las demandas de madera principalmente ajustando las superficies de cosecha en función de las necesidades. Consolidando diferentes fuentes de información se puede reconstruir la extracción de madera rolliza para casi toda la segunda mitad del siglo 20 (Fig. 70). Las extracciones documentadas promedian *ca.* 39.500 (± 22.900) $m^3 \cdot a\tilde{no}^{-1}$, lo que permite estimar (asumiendo que las estadísticas constituyen una realización de una variable aleatoria) que el total extraído en los últimos 50 años pudo ir de 1.59 hasta 2.36 millones de m^3 ($p = 0.95$).

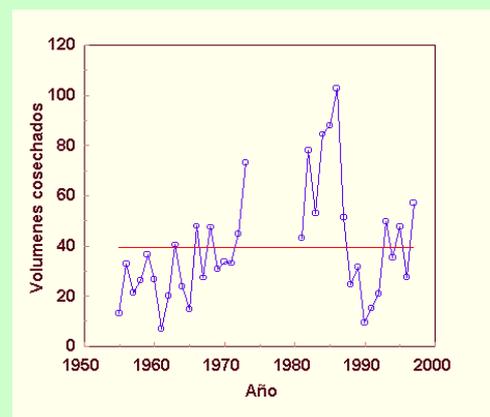


Fig 70: Evolución histórica de los volúmenes de rollizos (expresados en miles de m^3) cosechados durante la segunda mitad del siglo 20 en Tierra del Fuego. La línea roja indica el promedio de todos los años con registro. Fuente: estadísticas de la Dirección de Bosques de la Provincia y de la Dirección de Recursos Forestales Nativos de la Nación.

También resulta interesante la distribución actual de las tierras forestales clasificadas como productivas. En la Tabla 21 se presenta la composición específica del estrato

Estrato Forestal Productivo	Fiscales			Total
	Fiscales	Uso Restringido	Privado	
Lenga aprovechados	11.991	15.215	11.194	38.400
Lenga vírgenes	35.662	43.415	84.873	163.951
Lenga productivos	47.653	58.630	96.067	202.350
Mixtos aprovechados	546	448	78	1.071
Mixtos vírgenes	6.103	3.066	1.246	10.415
Mixtos productivos	6.649	3.514	1.324	11.486
Totales	54.302	62.144	97.391	213.836

Tabla 21: Distribución de superficies (ha) de los estratos forestales productivos en Tierra del Fuego de acuerdo con el dominio de la tierra. Adaptado de Collado (1999).

productivo, destacándose que los bosques mixtos están constituidos por bosques puros de lenga, de guindo y mixtos de ambas especies que, dada la escala del análisis, no pudieron ser separados con precisión (Collado, 1999). Prácticamente el 95% de los bosques de producción son bosques puros de lenga y su dominio se reparte, al igual que para todos los bosques, en partes prácticamente iguales entre privados y públicos. Del total de bosques de producción de lenga, alrededor de 40.000 ha (1/5 del total) ya ha sido aprovechado. Pero la distribución de estas tierras es desigual entre el dominio público, donde la proporción supera al 25%, y las del dominio privado, en las que la proporción es apenas del 12%, indicando que, en el pasado, la mayor parte de la oferta de madera de estos bosques provino de las tierras públicas.

Advirtiendo que el modelo de uso tiende a considerar como retiradas de la base de tierra productiva a las áreas aprovechadas por un largo, y virtualmente indeterminado, período de tiempo, la situación es más preocupante para las tierras públicas por dos razones. Una, que las tierras que se podían explotar más fácilmente, en general ya fueron aprovechadas. Dos, que más de la mitad de las tierras productivas han sido, o serán, colocadas por la provincia en categorías especiales de uso (cf. Tabla 21). Esto seguramente limitará aún más desde el punto de vista económico las opciones futuras de manejo para estas tierras.

Como otras especies que regeneran con facilidad, los bosques de lenga pueden ser regenerados con cualquiera de los métodos tradicionales; y hace tiempo que se han dado evidencias empíricas de ello (Mutarelli y Orfila, 1973). Incluso se puede demostrar que, si se aprovecha el total del volumen cortado de todas las calidades aserrables, cualquiera de los métodos de regeneración puede ser

rentable (Cellini *et al.*, 2002). Desde hace una década, el gobierno provincial auspicia una silvicultura basada en las cortas de protección, dirigido a establecer más fácil y racionalmente la regeneración. Puesto que el mecanismo autosucesional es tan favorable, la viabilidad técnica del método dependía de sus posibilidades económicas, lo que requería mejoras en el nivel de aprovechamiento de la oferta de madera ya que se producen mayores volúmenes de productos madereros de menor calidad (principalmente por su menor tamaño). Aunque estos productos pueden ser aprovechados tecnológicamente (e.g. para elaborar tableros, vigas multilaminadas, parquet y muebles), el comportamiento predominante ha sido y sigue siendo la extracción exclusiva de las mejores trozas del bosque. Si se combinan la superficie aprovechada con el volumen para aserrío cosechado en los últimos 50 años, se puede estimar que las tasas de extracción para todo el período fueron desde 39 hasta 57 m³.ha⁻¹, aprovechamiento de muy baja intensidad y fuertemente orientado a la extracción del material de más alta calidad.

En 1996, la empresa Lenga Patagonia SA presentó al gobierno el plan de manejo de los bosques fueguinos que crecen en tierras de su propiedad. El proyecto, denominado Río Grande, representaba un punto de inflexión, no sólo por las características técnicas de la propuesta, que merecieron apoyos y objeciones de distinta índole, sino también por las repercusiones sociales y las consecuencias institucionales de la misma. El plan contiene tratamientos silviculturales de Cortas de Protección (Bureau Véritas, 1996). La empresa se ha referido al conjunto de tratamientos posibles como un Sistema de Cortas Sucesivas de Protección, que contempla las fases de regeneración y la de conducción de la nueva masa forestal con la finalidad de mejorar y aumentar su producción (Elizondo,

1997). Sus particularidades contenían elementos de lo que actualmente se conoce como Sistemas de Cosecha con Retenciones Variables (Franklin *et al.*, 1997). El plan de manejo del bosque de lenga tuvo como objetivos la persistencia, rentabilidad y máximo rendimiento (Elizondo, 1997).

La corta de protección, también conocida como aclareos sucesivos, es uno de los cuatro métodos tradicionales que combinan la realización de la cosecha con el establecimiento de la regeneración (Smith, 1986). Tres de ellos, tala rasa, árbol semillero y aclareos sucesivos, son parte de los sistemas de manejo de bosques coetáneos. El cuarto, conocido como método de selección, se aplica para alcanzar y mantener bosques discetáneos. Todos apuntan a lograr un rápido y libre establecimiento de la regeneración del bosque de reemplazo junto con la cosecha segura y eficiente del rodal maduro. Las cosechas con retenciones variables son métodos distintos de los anteriores, ya que surgen de paradigmas ecológicos y de manejo diferentes que influyen decisivamente en el manejo de la regeneración como en la conducción de los rodales (véase DeBell *et al.*, 1997; Franklin *et al.*, 1997; Tappeiner *et al.*, 1997).

Con esta propuesta de Lenga Patagonia, quizás por primera vez se presentaba un plan de manejo del bosque de lenga que tenía el propósito de ser sustentable. Esta propuesta voluntariamente se comprometía a respetar y cumplir un conjunto explícito de Principios de Manejo Responsable del Bosque (*Stewardship Principles*), diseñados para asegurar el equilibrio entre las dimensiones económicas, ambientales y sociales de la sustentabilidad. Proponía la designación de un Responsable de la Tierra (*Land Steward*), Fig. reconocida del ámbito forestal y ajena a la empresa, encargada de seguir y verificar el cumplimiento de dichos principios, informando al público, al gobierno y a la empresa.

La experimentación adaptativa fue propuesta como un medio idóneo para mejorar permanentemente el manejo del bosque. El proyecto original también incluyó una evaluación de impacto ambiental (EIA) y medidas de mitigación para las actividades de cosecha, los caminos, aserradero, etc. Esta EIA se consideró un filtro importante de las ideas planteadas antes

de tomar decisiones de manejo, que permitirían aceptarlas, adaptarlas o rechazarlas (Elizondo, 1997). En lo referente a la conservación de la biodiversidad se proponía establecer reservas en sus propiedades y sugería al gobierno que sumara áreas públicas a igual fin. El manejo también propuso el establecimiento de “retenciones agregadas” (pequeñas parcelas de bosque no disturbadas por el hombre) y “retenciones dispersas” (árboles maduros y sobremaduros dispersos o *perching trees*), distribuidos en la matriz de bosques manejados para permitir la evolución de los procesos naturales. Adicionalmente se establecían fajas de bosque de protección y zonas de amortiguación exentas de cortas de acuerdo con la legislación vigente.

No obstante la mejora cualitativa que implicaba esta propuesta respecto del floreo tradicional, un panel de expertos convocados por las autoridades provinciales con apoyo de la Nación, consideró que existía un conjunto de aspectos (entre los que se incluían la estimación de la capacidad productiva de los bosques, la respuesta de los distintos estadios del bosque a las perturbaciones, en particular a los vientos, y propuestas de reforestación con ejemplares de vivero) que requerían una revisión del proyecto original (Frangi, 1999).

Las recomendaciones del panel en lo referido a la silvicultura sugerían cambios en los planes de manejo al nivel de rodal y de paisaje con el propósito de:

- i. Reducir la homogeneización del paisaje que provocaría el plan de ordenación, el cual secuenciaba el manejo de parcelas vecinas en intervalos de tiempo insuficientes para permitir la diferenciación estructural y fisonómica entre ellas.
- ii. Garantizar la conservación de la biodiversidad en todos sus niveles, *i.e.* genético, taxonómico y ecosistémico.
- iii. Evitar daños innecesarios a los árboles y al resto de la biota, la erosión de suelos en bosques y humedales por el uso inadecuado de maquinaria pesada y por cortas en pendientes fuertes, las fallas en el control de herbívoros, la construcción de caminos a través de ecosistemas frágiles, o el trabajo en condiciones meteorológicas o estacionales inapropiadas.

- iv. Asegurar que las medidas de rehabilitación de tierras degradadas o no forestadas fueran coherentes con la conservación de variabilidad genética intraespecífica de la lenga. Por ejemplo, se recomendó limitar la reforestación artificial de tierras con ejemplares de vivero a sitios extensos abandonados mucho tiempo atrás, donde la dispersión natural o la propia condición existente no permitiera la regeneración con material genético del lugar en el horizonte temporal de planificación.

Favorables	Desfavorables
Bosques con estrato arbóreo mono (bi) específico	Estación de crecimiento limitada, bajas temperaturas durante la estación de crecimiento
Mosaico de "parches" de distinta edad	Gran heterogeneidad ambiental: relieve, suelos y clima
Parches de estructura uniforme o coetáneos	Rodales de estructura irregular, discetáneos
Baja concentración de nutrientes en la madera gruesa	Pudriciones fúngicas de la madera frecuentes
Micorrizas, alta reabsorción de nutrientes, alta proficiencia de N, conservación de nutrientes críticos en suelos ácidos	Baja producción neta e incremento diamétrico
Elevada necromasa en el piso forestal, producto de legados y desfondes del bosque	Baja tasa de descomposición de la madera
Elevada producción de semillas de alta viabilidad en años pico (<i>mast years</i>)	Intervalos de 3-5 años con muy baja producción de semillas
Heliófila (intolerante a semi-intolerante). Abundante regeneración en claros	Daño, deformación y mortalidad de renovales por herbívoros nativos e introducidos
Fustes rectos a baja elevación	Perturbaciones de distinta índole. Susceptibilidad al volteo por el viento, derrumbes y coladas de nieve, dependiendo de la ubicación
Sucesiones simples, predecibles, escasas etapas serales; autosucesión	Sucesiones detenidas por pastoreo continuo de herbívoros domésticos
Baja histéresis y baja maleabilidad	Baja elasticidad y baja redundancia
Interés social en la protección y uso sustentable del bosque y sus recursos	Escaso conocimiento biológico y genecológico de la especie, como de la ecología del bosque.

Tabla 22: Características que influyen en el manejo y rehabilitación de los ecosistemas forestales de lenga de la Tierra del Fuego. Modificado de Frangi y Richter (1992).

Asimismo se recomendó al gobierno que aprovechara la experiencia adquirida en el tratamiento del Proyecto Río Grande, capitalizándola técnica, legal y socialmente para mejorar el manejo de la totalidad de los bosques fueguinos productivos de lenga. Para contextualizar esta última recomendación se debe considerar que la superficie anualmente concesionada por la provincia, aproximadamente de 700 a 1.000 ha en su mayoría para su floreo, puede más que

duplicar la recomendada para ser aprovechada anualmente por Lengua Patagonia, si se atiende a una primera rotación de 110 años.

Lineamientos para el manejo sustentable de los bosques: apuntando al futuro

Teniendo en cuenta la relativamente breve historia de uso de los bosques fueguinos que se describió, en este apartado se presentarán algunas propuestas vinculadas con nuevas tendencias para el manejo forestal en el siglo 21. Estas se formulan con el objeto de advertir los paradigmas ecológicos y forestales actualmente convergentes, definiendo un marco para la interpretación aplicada de la información ecológica y forestal disponible y con el propósito de estimular la reflexión acerca de posibles alternativas locales de manejo forestal sustentable.

Los bosques de lenga poseen un conjunto de características que pueden considerarse favorables para el manejo, mientras que también deben reconocerse restricciones que exigen una planificación cuidadosa ya que decisiones inadecuadas pueden afectar a varias generaciones humanas (Tabla 22). La consideración de algunas características como favorables o desfavorables no es absoluta puesto que, en buena medida, ello depende tanto de los objetivos del manejo como del sistema silvicultural, y de los paradigmas subyacentes a los mismos. Asimismo debe notarse que el reconocimiento de las características particulares de la especie, como de sus bosques al nivel de ecosistema comunitario y de mosaico (*sensu* Lugo y Morris, 1982), resulta de interés no sólo para el manejo al nivel de rodal o bosque, sino también para la clasificación y uso de las tierras con otros destinos.

Las actuales concepciones del manejo de los recursos naturales apuntan a mantener ecosistemas sostenibles, enfatizando en el manejo total de los sistemas para una variedad de propósitos más que en simplemente atender la producción de un único *commodity*. El cambio hacia esta nueva aproximación, que ha sido denominada manejo ecosistémico, procede rápidamente y viene a reemplazar los paradigmas pasados del rendimiento sostenido máximo y la propia meta del uso múltiple (Vogt *et al.*, 1997). Aunque el

manejo forestal suele tener como objetivo primordial la producción de madera, el nuevo paradigma indica que no se puede escapar a la consideración de otras demandas que se imponen sobre un territorio común. En la Tierra del Fuego, por ejemplo, las oportunidades para el turismo y la recreación están fuertemente ligadas tanto a la belleza escénica natural, la vida silvestre y los deportes de invierno, en especial del sur insular y los canales fueguinos, como también a las prestaciones urbanas. Todos estos usos quedan así ligados a la conservación de ecosistemas a distinta escala, desde los comunitarios más o menos pequeños hasta los mosaicos y gradientes, como a la de sistemas altamente artificializados no autosuficientes, como las ciudades. En el medio rural la producción de *commodities* debe ser compatibilizada con los beneficios de los valores de uso pasivo; en el medio urbano se debe aumentar la eficiencia en el uso de los recursos y reducir acciones que deterioren el ambiente. Resulta así relevante estimar la contribución a la sustentabilidad de los valores que no participan del mercado.

Los sistemas insulares pequeños y medianos son particularmente vulnerables al mal uso ambiental y la importancia para el hombre de los servicios ambientales, como la provisión de agua dulce de calidad o el control de la erosión, resulta mayúscula. Las condiciones físicas fueguinas y los procesos biológicos de baja velocidad resultan asimismo un desafío para la mayor dinámica de crecimiento urbano, ocupación de las tierras y la disposición de residuos. La competencia ciudad-bosque en Ushuaia es claramente asimétrica. Va en desmedro del bosque a través de la degradación y deforestación, pero también de la propia calidad de vida urbana a causa de la casi ausencia de espacios verdes urbanos, el aumento de la erosión y escurrimiento superficial, la contaminación de arroyos y aguas costeras y la falta de sitios adecuados para la disposición de residuos urbanos.

Las características de distintas localidades de la isla requieren de la aplicación de diversas estrategias de manejo: transformación del bosque con fines de producción de madera, delimitación cuidadosa de los bosques de protección, zonificación para distintas actividades (atendiendo la compatibilidad entre oferta ambiental, demandas y prioridades sociales en materia de uso de la tierra y valoración integral de

los recursos), preservación de ecosistemas frágiles, rehabilitación de tierras degradadas, gestión de las interfases entre ecosistemas (ciudad-bosque, bosque-turbera, bosque-pastizal, *inter alia*).

El manejo sustentable de los bosques adquiere particular connotación cuando se trata de bosques como los fueguinos, con rotaciones del orden de un siglo, que crecen en un marco de fuertes restricciones ambientales permanentes, sometidos a perturbaciones de distinta índole y expresión espacio-temporal, en un escenario de cambio global y bajo la influencia de una sociedad que no termina de encontrar su propio camino. El manejo sustentable se funda en un criterio ético de uso, conservación y recuperación de los recursos naturales en el marco de la resiliencia de los ecosistemas, para atender a la generación y distribución de la riqueza con justicia y equidad social para sostener una elevada calidad de vida. El manejo del entorno humano se constituye en un componente primordial de la sustentabilidad y es altamente dependiente de la biodiversidad específica y ecosistémica de la isla, requiriendo entonces de la conservación de la estructura y función básica de la naturaleza.

En un ambiente como el insular, con múltiples demandas y diversos conflictos sobre sus distintos ecosistemas terrestres y acuáticos, resulta imprescindible que la planificación se haga con la participación y compromiso de los diferentes sectores sociales y compatibilice de manera viable la multiplicidad de intereses con las posibilidades ecológicas fueguinas.

Recientemente, [Lugo et al.](#) (1999) presentaron un conjunto de paradigmas ecológicos para el manejo de los ecosistemas fundados en las ideas actuales sobre la estructura y dinámica de la naturaleza. Junto al paradigma que reemplazan entre paréntesis, ellos son:

- v. Considerar que los ecosistemas no se encuentran en estado estable (como opuesto a centrarse sobre ecosistemas climáticos o balanceados).
- vi. Realizar el manejo desde la perspectiva del mantenimiento de la resiliencia de los ecosistemas (en contraposición con la estabilidad).

- vii. Considerar los disturbios como parte integrante de los ecosistemas y necesarios para su mantenimiento (como opuesto a ignorar o suprimir factores catastróficos).
- viii. Considerar los legados del uso pasado de la tierra, todas las especies y la necromasa de los ecosistemas (como contrario a enfocar solamente el estado presente del sitio, pocas especies y poblaciones de la componente viva).
- ix. Prestar mayor atención a las conexiones dentro y entre ecosistemas, particularmente en las interfases de la tierra, el agua y la atmósfera (como opuesto a focalizar solamente el sitio bajo manejo).
- x. Considerar todas las escalas de tiempo y espacio (como contrario a enfocar solamente el corto plazo y pequeñas superficies).
- xi. Mantener una perspectiva global y de largo plazo, aún cuando se maneja a escalas detalladas (como opuesto a una escala local y de corto plazo).
- xii. Restaurar ecosistemas completos (en lugar de rehabilitar solamente la productividad de la tierra y el agua).

La consideración de estos paradigmas permite planificar el uso de la misma compatibilizando producción con conservación. Se definen a partir de ellos un conjunto de criterios, aplicables a la situación fueguina, a considerar para el manejo de los bosques:

- xiii. El cambio es la norma en la naturaleza, y no el equilibrio.
- xiv. La sucesión es un proceso complejo de colonización y extinción espontáneo de especies que sucede en un área a través del tiempo ([Begon et al.](#), 1996). Mientras la sucesión no sea interrumpida por disturbios, el ecosistema autotrófico se desarrollará hacia estados más maduros donde los cambios de estructura y función son menos aparentes ([Lugo et al.](#), 1999).
- xv. El ambiente físico regula la velocidad de los procesos biológicos y pone límites a la complejidad estructural y de composición de los ecosistemas.
- xvi. Las perturbaciones -dependiendo de sus características de frecuencia, duración, severidad, escala de acción y punto de interacción en el ecosistema- afectan y modelan la

estructura del ecosistema, cambian los ingresos de materia y energía y los flujos internos del mismo. Pueden retraer la sucesión a etapas más tempranas rejuveneciéndolos, y también alterar la trayectoria, velocidad y características de la sucesión.

- xvii. Las plantas tienen atributos fisiológicos que determinan cuando podrán estar presentes en diferentes estadios sucesionales ([Egler](#), 1954).
- xviii. Las especies y tipos biológicos cumplen papeles particulares en el funcionamiento del ecosistema. Sin embargo se sospecha que existe cierto grado de redundancia en el papel funcional de las especies (las que asignamos a tipos funcionales), lo que sugiere que la pérdida de especies de un tipo biológico o funcional puede no tener importancia, en tanto se mantengan especies de dicho tipo funcional ([Ewel y Bigelow](#), 1996).
- xix. Los ecosistemas forestales monoespecíficos y naturalmente estresados suelen presentar sucesiones cíclicas. Es decir que luego de muertes arbóreas masivas, si las catástrofes ambientales no han cambiado sustancialmente las características del espacio ecológico, la recolonización será protagonizada por la misma especie arbórea preexistente al disturbio, en un proceso que se conoce como autosucesión ([Lugo et al.](#), 1999).
- xx. La monoespecificidad, o más generalmente, la simplicidad estructural observada en la componente arbórea de los rodales de lenga contrasta con la mayor complejidad estructural del piso forestal y el suelo superficial (abundancia, tipos y estados de la necromasa, por ejemplo). Esta complejidad también se verifica en la composición biótica de otros organismos (líquenes, hongos, musgos y artrópodos, por ejemplo).
- xxi. Los organismos poseen adaptaciones para responder al estrés y las perturbaciones, contribuyendo así a la resiliencia de los ecosistemas que forman. La resiliencia, o capacidad de respuesta a las perturbaciones, procederá siempre que los cambios causados por las perturbaciones no excedan la capacidad biológica de restablecer las condiciones originales. A la vez, esta capacidad biológica depende de las

- adaptaciones y de la disponibilidad de materia y energía ([Lugo et al.](#), 1999).
- xxii. Los ecosistemas bajo fuerte estrés y grandes perturbaciones presentan menos redundancia específica.
 - xxiii. Los legados de necromasa y biomasa son de importancia crítica para el éxito y desempeño del bosque heredero ([Franklin et al.](#), 1997).
 - xxiv. Los ecosistemas varían estructural y funcionalmente en espacio y tiempo, constituyendo mosaicos y gradientes de ecosistemas. Ellos integran los dinámicos paisajes fueguinos, cada uno con su firma ambiental de factores de tensión crónicos y agudos, en distintas etapas sucesionales y fases de desarrollo.

El manejo de ecosistemas para aumentar la producción primaria neta, como es el caso del manejo forestal, ha implicado la reducción de la diversidad y/o complejidad estructural con el fin de canalizar la mayor parte de los recursos disponibles, y el subsidio con recursos externos, para los organismos cuya producción interesa. Para ello generalmente se aplican o remueven factores de tensión, lo cual es sinónimo de técnicas de manejo ([Lugo et al.](#), 1999). [Franklin et al.](#) (1997) destacan que los objetivos múltiples actuales típicamente incluyen el mantenimiento de niveles específicos de procesos ecosistémicos, incluyendo el hábitat para los elementos de la diversidad biológica.

El reclutamiento y crecimiento de la regeneración siguen siendo objetivos de interés, pero ahora están subordinados a otros objetivos. Las cortas de cosecha pueden incluir finalidades diversas como mantener la firmeza de las raíces arbóreas, proveer niveles adecuados de árboles muertos en pie con determinadas características y cumplir con criterios estéticos especificados. Hoy existe un elevado nivel de comprensión acerca de la importancia de la complejidad estructural para el funcionamiento ecosistémico y el mantenimiento de la diversidad biológica. Son parte de esa complejidad los árboles muertos en pie, los detritos leñosos gruesos del piso forestal, los estratos del bosque, los tamaños y condiciones de los árboles vivos y la presencia de

claros. En Fueguia puede ejemplificarse la importancia de los grandes árboles maduros y sobremaduros para ciertas aves que se alimentan en ellos y anidan en sus huecos como el carpintero negro patagónico (*Campephilus magellanicus*) (Fig. 71). Esta especie tiene una distribución dominante en la región de los bosques subantárticos ([Olrog](#), 1984). También nidifica en huecos de árboles la lechuza bataraz (*Striz rufipes*) que se alimenta de roedores en áreas boscosas y transicionales con la estepa. Entre otras especies de aves que viven en los bosques fueguinos se encuentran el churrín (*Syctalopus magellanicus*) que se alimenta de insectos, como también el rayadito (*Aphrastura spinnicauda*) y el comesebo (*Pygarricas albogularis*) insectívoros que comen en la copa de los árboles. Dado que los bosques fueguinos están mayormente compuestos por una única especie arbórea, la contribución de la misma al mantenimiento de la diversidad específica total de la biota y al funcionamiento del ecosistema resulta resignificada en sentido estructural. Por otra parte la amplia variedad de habitats ocupados por la lenga plantea numerosos interrogantes de interés acerca de su diversidad genética intraespecífica y de otros *Nothofagus*.

Asimismo, se ha tomado una nueva perspectiva en la valoración tanto de las perturbaciones y la posterior recuperación de los ecosistemas, como de los legados orgánicos y su papel en el restablecimiento del ecosistema. De esto resulta que la creación y mantenimiento de rodales estructuralmente complejos se esté desarrollando como el abordaje primario del manejo de bosques con objetivos múltiples y complejos, incluyendo la producción de productos de la madera ([Franklin et al.](#), 1997). Las aproximaciones propuestas para establecer rodales con tales características incluyen el uso de rotaciones largas, la retención de rasgos estructurales al tiempo de la cosecha y el tratamiento silvícola de los rodales para crear condiciones estructurales específicas. Estas medidas no son excluyentes sino que deben emplearse complementariamente. Asimismo, difieren tanto de sus similares en la tradición forestal como entre sí (cf. [Franklin et al.](#), 1997).

La retención tiene como propósitos principales actuar como bote salvavidas para las especies y procesos

inmediatamente después de la cosecha y antes del restablecimiento de la cobertura forestal, enriquecer los rodales de bosque restablecidos, y aumentar la conectividad en el paisaje manejado (Franklin *et al.*, 1997).

La provisión de elementos estructurales que llenan los requerimientos de hábitat de varios organismos, la mejora del microclima (en comparación con claros producto de tala rasa) o la provisión de alimento para el mantenimiento de heterótrofos pueden contribuir a la conservación biológica. Para ello resulta útil la retención de árboles de gran tamaño, troncos muertos en pie o caídos en distinto estado de descomposición que provean de huecos o una arquitectura apta para la nidificación, o sustratos apropiados para refugio y alimentación, junto con grados de cierre del dosel que mantengan un endoclima forestal amortiguado comparado con sitios abiertos. La retención estructural es una técnica para enriquecer la complejidad estructural del rodal manejado durante una rotación completa. La aproximación más usada para aumentar la conectividad en el paisaje ha consistido en reducir la fragmentación y mantener corredores entre unidades ecosistémicas, estrategia posiblemente exitosa para vertebrados. Para otros organismos las condiciones dentro de la matriz del paisaje manejado son importantes para mantener la capacidad de dispersión, migración y otros procesos ligados a la conectividad. Las estrategias favorables para unos organismos pueden ser desfavorables para otros, que pueden verse más expuestos a los predadores al transitar los espacios descubiertos (Franklin *et al.* 1997).

Las retenciones están más vinculadas con las prácticas de cosecha de rodales maduros y viejos, mientras que la silvicultura también debe enfrentar el desafío de elegir las medidas adecuadas para aplicar en rodales jóvenes. Sin ser exhaustivos, algunos de los condicionantes que merecerán atención son las poblaciones de organismos no arbóreos, la susceptibilidad a los vientos y las condiciones de crecimiento, por ejemplo las edáficas donde el manejo debe asegurar una provisión inicial de nutrientes y la existencia de organismos benéficos.

La tradicional concepción de los insectos, hongos, y en general todo organismo no arbóreo, como perjudiciales para la producción debe cambiar por una visión más abarcadora, en la que algunos de ellos deben ser valorados como útiles o indiferentes para la producción.

La susceptibilidad a los vientos debe ser considerada por la mayor fragmentación que este nuevo enfoque implica con relación a los métodos de regeneración más clásicos. Evidentemente, las retenciones implicarían mayores riesgos de caída de árboles por la acción del viento, si se tiene en cuenta que habrá individuos, o bosquetes sin intervención, aislados en una matriz de bosques manejados que deben permanecer por un período de tiempo más prolongado (*i.e.* al menos una rotación). Será necesario considerar este riesgo cuando se adopten criterios de selección de árboles o grupos para favorecer aquellos de menor susceptibilidad, sea por su estabilidad dimensional o por su posición en el paisaje con respecto a los vientos predominantes, además de prever que, por más cuidadosa que sea la selección de retenciones, algunas caídas serán inevitables.

Asimismo los niveles de retención afectan la propia regeneración arbórea, ya que se ha demostrado que en los bosques de lenga la regeneración aumenta con la reducción de la cobertura del dosel lo que indica un aumento de la mortalidad de plántulas con las mayores coberturas. Las plántulas bajo dosel cerrado a su vez parecen menos vigorosas si bien bajo las distintas situaciones se han observado renuevos de más de 1 año formando bancos de plántulas que perduran por 5-8 años que tienen la oportunidad de desarrollar en los claros dejados por la caída de ejemplares adultos o como consecuencia del aprovechamiento (Skrt *et al.*, 1997). Existen distintos efectos sinérgicos a atender, ya que por ejemplo, la menor cobertura arbórea resulta en sitios preferidos por el mayor herbívoro nativo, el guanaco, que ramonea y daña los renuevos. Esto realza la importancia de un enfoque integral en la toma de decisiones de manejo cuando se trata de conservar especies nativas vinculadas en el funcionamiento del bosque.

Por otra parte hoy, Tierra del Fuego no presenta como se ha señalado problemas de contaminación atmosférica. Sin

embargo vale la pena establecer y advertir que los ejemplos de otras regiones muestran que tanto la contaminación atmosférica, especialmente de nitrógeno, como la fertilización planificada reducen el desarrollo de micorrizas, su fructificación y la composición fúngica ([Menge y Grand, 1977, 1978](#); [Arnolds, 1991](#); [Schafer y Schoeneberger, 1994](#)).

Finalmente, en los rodales regenerados siempre será más importante la tasa de acumulación de valor que la propia magnitud del valor requerido (típicamente medido en volumen de madera). Es claro que las nuevas concepciones paradigmáticas presentadas implican un escenario más complejo para toda decisión silvícola que se formule con el propósito de mejorar la productividad. El mayor énfasis deberá ponerse en la predicción y estimación de la dirección y magnitud del cambio, particularmente de aquel que puede ser controlado mediante las intervenciones. La disponibilidad oportuna de tales pronósticos será cada vez más crítica si se considera que las mejores tierras, por sus existencias útiles, topografía plana o fácil accesibilidad, ya han sido aprovechadas. Este condicionante adicional sugiere que la rentabilidad de la actividad forestal no puede fundarse exclusivamente en el valor acumulado en el pasado y que aún no ha sido consumido. La solución a este dilema se puede encontrar considerando como central el problema de la administración de tierras forestales, lo que demanda más opciones silvícolas abiertas para la diversidad y la complejidad, que meros regímenes preocupados por la optimización de las decisiones para un rodal individualmente considerado.

Conclusiones

Los bosques fueguinos presentan una aparente simplicidad composicional arbórea a nivel de ecosistema. Son bosques mono o biespecíficos, de especies heliófilas, formando masas coetáneas o discetáneas, con un estrato bajo de escasa significación en términos de biomasa, que se desarrollan en ciclos autosucesionales con etapas o fases más o menos definidas. La simplicidad composicional del estrato arbóreo resulta principalmente de la rigurosidad del ambiente físico. La

ausencia de una elevada diversidad de especies arbóreas contrasta con la heterogeneidad estructural del conjunto de rodales forestales, ocasionada por la acción de los factores omnipresentes y el efecto modelador a escala de individuo (ejemplo árboles bandera, arqueados en su base, achaparrados, otros), ecosistema (bosque alto basal, bosque enano y achaparrado, fases de desarrollo del bosque, etc.) y paisaje (por ejemplo paisaje bandeado) de perturbaciones de distinta periodicidad y efecto según la combinación de las características del relieve, los suelos, y las condiciones del clima local. Esto resulta en patrones diferentes de fisonomía y estructura (tipos biológicos y funcionales; densidad, DAP promedio, altura media, biomasa, necromasa y estratificación, dimensiones, forma y arreglo espacial) de los ecosistemas, mosaicos y gradientes con dinámicas distintas. Los tipos funcionales mayores de *Nothofagus* (árboles deciduos y siempreverdes) representan estrategias de vida diferentes, evidenciadas en los ciclos de nutrientes de los bosques que conforman. Los bosques deciduos, con mayores requerimientos y absorción, se encuentran en suelos relativamente mejores que el bosque siempreverde. Los aportes nutritivos de atmósferas incontaminadas son muy bajos respecto de la absorción y requerimientos de las plantas, lo que sumado a las eficiencias en el uso de los nutrientes resulta en ciclos casi cerrados en bosques maduros de baja elevación. El N aparece como el nutriente más limitante y para el P la asociación micorrízica puede estar jugando un papel muy importante en satisfacer las demandas de los *Nothofagus* en suelos ácidos. De las especies caducifolias el ñire presenta una mayor eficiencia general en el uso de nutrientes lo que sugiere una mayor capacidad para vivir en un amplio espectro de condiciones ambientales. El guindo manifiesta las mayores eficiencias de uso de nutrientes de los tres bosques. La historia de uso de los bosques fueguinos, que se remonta a fines del siglo 19, permite advertir que sus tierras han sido conducidas con una visión ganadera que ha provocado su reducción, y erradicación en aquellas superficies convertidas en pastizales y, en otros casos como el bosque de lenga, explotados mediante floreos sin atención a consideraciones ecológicas. En la actualidad existe una mayor generalización a emplear cortas de

protección. Sin embargo esta estrategia parece insuficiente para lograr sistemas sustentables ya que apuntan solamente a lograr una adecuada regeneración y producción de la componente arbórea. El mayor conocimiento científico y técnico actual de los bosques fueguinos, como asimismo los nuevos paradigmas ecológicos y de manejo, permiten sugerir nuevos criterios sobre los que se pueden fundar sistemas de manejo sustentable que combinen y potencien las ventajas de asociar la producción del bosque con la conservación de la diversidad biológica y las funciones ecosistémicas.

Agradecimientos

La mayoría de la información original aportada en éste capítulo está vinculada a dos convenios de gran significación científica y académica para sus integrantes. Por un lado el Proyecto *Subantarctis*, desarrollado entre 1984 y 1988, en el marco de una fructífera colaboración entre Argentina (CONICET) y España (CSIC). Entre sus participantes españoles debemos agradecer a Albert Solé y Ana Cabaneiro por facilitarnos datos inéditos de suelos. Para desarrollar éste proyecto se contó con el apoyo logístico e institucional en Ushuaia del CADIC; Jorge Rabassa fue un impulsor permanente de nuestro trabajo. Por otro, el Convenio de colaboración de largo plazo existente entre el LISEA de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina y el International Institute of Tropical Forestry del USDA Forest Service, Puerto Rico, sin cuya cooperación permanente la mayoría de los trabajos que ejecuta el LISEA serían imposibles de realizar. Nuestro especial reconocimiento su director Ariel E. Lugo, a la responsable del laboratorio Químico de IITF Mary J. Sánchez y al personal a su cargo. En el campo la tarea de Claudio Bilos fue fundacional para instalar los diversos sitios de estudio basales. En el laboratorio químico del LISEA colaboraron Gustavo Maselli, Nora Arrieta y Martha Roggiero. A Ankila Hiremath y Jack Ewel por sus detalladas respuestas y comentarios a nuestras preguntas sobre la aplicación de índices de eficiencia de uso de nutrientes. Nuestras gracias a Horacio Spinedi, Ignacio

Mundo, Gonzalo Caballé y Guillermo Martínez Pastur por facilitarnos algunas de las fotos. Asimismo agradecemos a los estudiantes de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo y de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, ambas de la UNLP, que cooperaron en tareas de campo. A Irma Gamundí, Marcelo Perdomo, Mario Aloggia, Ricardo Hlopec, Luis Colombo y Néstor Urquía por su amistad, colaboración y apoyo.

Bibliografía

- ADAMS, M. A. y P. M. ATTIWILL. 1986. Nutrient cycling and nitrogen mineralization in eucalypt forests of south-east Australia. *Plant Soil*, 92:341-362.
- AERTS, R. 1990. Nutrient-use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84:391-397.
- AERTS, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *J. Ecol.*, 84:597-608.
- AERTS, R. y H. DE CALUWE. 1994. Effects of nitrogen supply on canopy structure and leaf nitrogen distribution in *Carex* species. *Ecology*, 75: 1482-1490.
- AERTS, R. y M. J. VAN DER PEIJL. 1993. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient poor habitats. *Oikos*, 66:144-147.
- AGEE, J. K. y M. H. HUFF. 1987. Fuel succession in a western hemlock/Douglas –fir forest. *Can. J. For. Res.*, 17:697-704.
- AGREN, G. I. 1983. Nitrogen productivity of some conifers. *Can. J. For. Res.*, 13: 494-500.
- AIZEN, M. A. y C. EZCURRA. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecol. Aust.*, 8: 217-236.
- ALEXOPOULOUS, C. J. y C. W. MIMS. 1979. *Introductory Mycology*. Wiley, 3ra ed., NY, EEUU.
- ALLOGIA, M., DEL BARRIO, G., BIANCIOTTO, O., FERRÉS, L., GALLART, F. y J. PUIGDEFÁBREGAS. (en prensa). Efectos de los aludes sobre el bosque de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. En: J. Puigdefábregas, F. García-Novo, J.L. Frangi, y A. Vila (eds), *La Tierra del Fuego. Los Sistemas Naturales y su Ocupación Humana*. CSIC. Madrid. España.
- AMARANTHUS, M. P., TRAPPE, J. M. y R. J. MOLINA. 1989. Long-term forest productivity and the living soil. En: D. A. [Perry et al.](#) (eds), *Maintaining the long-term productivity of Pacific Northwest Forest ecosystems*. Timber Press, Portland, OR, EEUU.
- ARMESTO, J. J.; CASASSA, I. y O. DOLLENZ. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio*, 98: 13-22.
- ARNOLDS, F. 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture Ecosystems and Environment* 35:209-244.
- BAGNALL, R. G. 1972. The dry weight and calorific value of litter fall in a New Zealand *Nothofagus* forest. *N. Z. J. Bot.*, 10:27-36.
- BARRERA, M. D.; FRANGI, J. L.; RICHTER, L. L.; PERDOMO, M. H.; y L. B. PINEDO. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.*, 11:179-188.
- BEGON, M.; HARPER, J. L. y C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Omega, S.A., Barcelona.
- BENECKE, U. y A. H. NORDMEYER. 1982. Carbon uptake and allocation by *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole and *Pinus contorta* Douglas ex Loudon ssp. *contorta* at montane and sub-alpine altitudes. Pp 9-21. En: R.H. Waring (ed.), *Carbon Uptake and Allocation in Subalpine Ecosystems as a Key to Management*. Oregon State University, Forest Research Laboratory, Corvallis, Oregon.
- BERENDSE, F. y R. AERTS. 1987. Nitrogen-use efficiency: A biologically meaningful definition? *Funct. Ecol.*, 1: 293-296.
- BINKLEY, D. Y P.VITOUSEK. 1991. Soil nutrient availability. Pp 75-95. En: R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W Rundel (eds), *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall.
- BIRK, E. M. y P. VITOUSEK. 1986. Nitrogen availability and nitrogen-use-efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 67:69-79.

- BORMANN, F. H. y G. E. LIKENS. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York.
- BRAY, J. E. y E. GORHAM. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 2: 101-157.
- BUREAU VERITAS. 1996. Estudio de Impacto Ambiental del Proyecto Rio Grande. Buenos Aires (Argentina). 2 vols + mapas.
- BUSWELL, J. A. 1991. Fungal degradation of lignin. Pp 425-480. En: D. K. Arora, B. Rai, K.G. Mukerji y G. R. Knudsen (eds), *Handbook of Applied Mycology Vol. 1 - Soil and Plants* -. Marcel Dekker, Inc.
- CABANEIRO, A.; SOLÉ, A.; BIANCIOTTO, O. y J. PUIGDEFÁBREGAS (en prensa). Formación y evolución de suelos en los principales ecosistemas forestales del sector oriental de Tierra del Fuego (Argentina). En: J. Puigdefábregas, F. García-Novo, J. L. Frangi y A. Vila (eds), *La Tierra del Fuego. Los Sistemas Naturales y su Ocupación Humana*. CSIC. Madrid.
- CAJANDER, A. K. 1926. The theory of forest types. *Acta For. Fenn.*, 29.
- CELLINI, J. M., G. MARTÍNEZ-PASTUR, R. VICENTE, B. DÍAZ, E. WALTER, M. BROUVER y R. VUKASOVIC. 2002. Rendimiento y calidad de trozas de diferentes sistemas de regeneración con retención dispersa y agregada, floreo, corta de protección y tala rasa aplicados en bosques de *Nothofagus pumilio*. 8 pp. En: *Actas del Primer Congreso Chileno de Ciencias Forestales*. Santiago de Chile, octubre del 2002.
- CHABOT, B. F. y D. J. HICKS. 1982. The ecology of leaf live span. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 11: 233-260.
- CHALOT, M.; BATTUT, P. M.; BOTTON, B.; LE TACON, F. y J. GARBAYE. 1988. Recent advances in physiological and practical aspects of ectomycorrhizal effects on tree development. *Acta Oecologica/Ecologia Applicata*, 9:333-351.
- CHAPIN, F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Sytem.*, 11: 233-260.
- CHAPIN, F. S. III. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. Pp 67-88. En H.A. Mooney, W.E. Winner y E. J. Pell (eds): *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press, San Diego.
- CLARKSON, D. T. 1985. Factors affecting mineral nutrients acquisition by plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 36:77-115.
- COLE, D. W. y M. RAPP. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. En Reichle, C. E. (ed.): *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge: 341-409.
- COLLADO, L. 1999. Estratificación de los bosques de Tierra del Fuego mediante el análisis de imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. Segundo informe de avance. Dirección de Bosques, provincia de Tierra del Fuego. 49 pp + mapas.
- COLLADO, L. 2001. Los bosques de Tierra del Fuego: Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina* 10: 1-15.
- COLLANTES, M. B; ONTIVERO, J. y O. BIANCIOTTO. 1989. Análisis de las comunidades de *Nothofagus* de Tierra del Fuego. *Parodiana*, 6: 185-195.
- CORONATO, A; ESCOBAR, J.; MALLEA, C.; ROIG, C. y M. LIZARRALDE. 2003. Características geomorfológicas de ríos de montaña colonizados por *Castor canadensis* en Tierra del Fuego, Argentina. *Ecología Austral* 13:15-26.
- CUEVAS, E. y E. MEDINA. 1998. The Role of Nutrient Cycling in the Conservation of Soil Fertility in Tropical Forested Ecosystems. Pp 263-278. En: B. Gopal, P. S. Pathak y K.G. Saxena (eds), *Ecology Today: An Anthology of Contemporary Ecological Research*. International Scientific Publications, New Delhi.
- DEBELL, D. S.; CURTIS, R. O.; HARRINGTON, C. A. y J. C. TAPPEINER. 1997. Shaping stand development through silvicultural practices. Pp 141-149. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), *Creating a Forestry for the 21st*

- Century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Washington DC
- DEFERRARI, G.; LIZARRALDE, M.; ESCOBAR, J.; ALVAREZ, S. y M. C. CAMILIÓN. 1996. Situación actual de la población de rata almizclera introducida en Tierra del Fuego y su estudio cromosómico. Lab. Ecogenética Evolutiva (CADIC-CONICET), Ushuaia. Publicación Técnica 3. Ed. Rec.Nat./Lab Eco.
- DE FINA, A. L. 1976. Datos agroclimáticos de la República Argentina. IDIA 337-342 (Enero-Junio): 57-186.
- DE FINA, A. L. 1972. El clima de la región de los bosques andino-patagónicos argentinos. Pp 35-58. En: M. J. Dimitri (ed.), La Región de los Bosques Andino-Patagónicos. Colección Científica del INTA. Buenos Aires.
- DEL VALLE, H. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral*, 8:103-123.
- DESCHAMPS, J.; WRIGHT, J.; BLUMENFELD, S.; COZZO, D.; LAURÍA, H.; PEREDO, H. y J. VISCARRA SÁNCHEZ. 1997. Patología forestal del cono sur de América. Primera Edición. Orientación gráfica Editora. 238 p.
- DE SCHRIJVER, A.; VAN HOYDONCK, G.; NACHTERGALE, L.; DE KEERSMAEKER, L.; MUSCHE, S. y N. LUST. 2000. Comparison of nitrate leaching under silver beech (*Betula pendula*) and corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *Lauricio*) in Flanders (Belgium). *Water, Air & Soil Pollution*, 122:77-91.
- DONOSO ZEGERS, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Doc Trabajo 38, CONAF-PNUD-FAO, Publ FAO-Chile.
- DONOSO, C. 1987. Variación natural en especies de *Nothofagus* en Chile. *Bosque*, 8:85-97.
- DONOSO ZEGERS, C. 1990. *Ecología Forestal. El Bosque y su Medio Ambiente*. Editorial Universitaria, Universidad Austral de Chile, 2ª ed.
- DONOSO ZEGERS, C. 1993. *Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- DUFFIELD, J. W. 1991. Regiones forestales de América del Norte y del mundo. Pp 61-90. En: R. A. Young (ed.), *Introducción a las Ciencias Forestales*. Noriega-Limusa, México.
- DUVIGNEAUD, P. y S. DENAEYER-DE SMET. 1964. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt (forêts tempérées caducifoliées). *Lejeunia*, NS, 28: 1-147.
- ELIZONDO, M. H. 1997. La lenga en Tierra del Fuego y la Ecología. 12 p. En: II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas, Misiones 13-15 de agosto de 1997. Comisión Bosque Nativo y Protección ambiental. Asociación Forestal Argentina.
- EGLER, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4:412-417.
- EWEL, J. J. y S. W. BIGELOW. 1996. Plant life forms and tropical ecosystem functioning. Pp 101-126. En: G. Orians, R. Dirzo y J. H. Cushman (eds), *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Springer Verlag, Berlín.
- EWEL, J. J. y A. J. HIREMATH. 1998. Nutrient use efficiency and the management of degraded lands. Pp 199-215. En: B. Gopal, P. S. Pathak y K. G. Saxena (eds), *Ecology today: an anthology of contemporary ecological research*. Intern. Sci. Publ., New Delhi, India:
- FANGMEIER, A.; HADWIGER FANGMEIER, A.; VAN DER ERDEN, L. y H. J. JÄEGER. 1994. Effects of atmospheric ammonia on vegetation- a review. *Environmental Pollution*, 86:43-82.
- FERRER, J. A. 1981. Geografía y propiedades de los suelos de la Patagonia. Pp 11-58. En: Primeras Jornadas Regionales de suelos de la patagonia. Asociación Argentina de la Ciencia del Suelo. Neuquén - SC de Bariloche.
- FIELD, C. B. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56: 341-347.

- FIELD, C. B. y H. A. MOONEY. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. Pp. 25-55. En: T. J. Givnish (ed.), *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge, Cambridge University Press
- FOGEL, R. y G. HUNT 1983. Contributions of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Can. J. For. Res.*, 13:219-232.
- FRANGI, J. L. 1999. Forest management in Tierra del Fuego: one more threat to the environment or an opportunity for sustainable development? *Industry and Environment*, 22 :75-78.
- FRANGI, J. L. y L. L. RICHTER. 1994. Balances hídricos de bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego. *Rev. Fac. Agron., La Plata*, 70:65-79.
- FRANGI, J. L.; RICHTER, L. L. ; BARRERA, M. M. y M. ALOGGIA. 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Can. J. For. Res.*, 27: 1095-1102.
- FRANKLIN, J. F.; BERG, D. R.; THORNBURGH, D. A. y J. C. TAPPEINER. 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. Pp 111-139. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), *Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management*. Island Press, Washington DC.
- FREDERIKSEN, P. 1988. Soils of Tierra del Fuego. A Satellite-based Land Survey Approach. *Folia Geographica Danica*, 18: 159 p. C.A. Reitzels Forlag. Copenhagen.
- FURNISS, R. L. y V. M. CAROLIN. 1977. Western forest insects. USDA For. Serv. Misc. Publ. No.1339.
- GALLART, F. 1990. Algunos ejemplos de utilización de técnicas de simulación en Geomorfología. Pp 773-782. En: I Reunión Nacional de Geomorfología, Teruel, España.
- GALLART, F., CLOTET-PERARNAU, N., BIANCIOTTO, O. y J. PUIGDEFABREGAS. 1994. Peat soil flows in Bahía del Buen Suceso, Tierra del Fuego (Argentina). *Geomorphology*, 9: 235-241.
- GALLOWAY, J. N.; KEENE, W. C. y G. E. LIKENS. 1996. Processes controlling the composition of precipitation at a remote southern hemisphere location: Torres del Paine National Park, Chile. *J. Geophysical Res.*, 101: 6883-6897.
- GAMUNDÍ, I.J. 1975. Fungi. Ascomycetes, Pezizales. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir.), *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*, X (3), 185p. FECIC, Bs As.
- GAMUNDÍ, I. J. 1986. Fungi. Ascomycetes, Cyttriales, Helotiales: Geoglossaceae, Dermateaceae. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir.), *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*, X (4), 126p. FECIC, Bs As.
- GAMUNDÍ, I. J. y E. HORAK. 2002. Hongos de los Bosques Andino-Patagónicos. Editorial Vazquez Mazzini. 141 pp.
- GARNIER, E.; GOBIN, O. y H. POORTER. 1995. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. *Ann. Bot.*, 76: 667-672.
- GEA IZQUIERDO, G.; MARTÍNEZ PASTUR; G.; CELLINI, J. M.; LENCINAS, M. V.; MUNDO, I.; BURNS, S. y J. BOZZI. 2003. Cuatro décadas de manejo forestal en la provincia de Tierra del Fuego. 9 p. En: *Actas Décimas Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales*. Facultad de Ciencias Forestales (UNaM) - EEA Montecarlo (INTA). Eldorado (Misiones), octubre del 2003.
- GODEAS, A. M.; ARAMBARRI, A M.; GAMUNDÍ, I. J. y H. A. SPINEDI. 1985. Descomposición de la hojarasca en el bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*). *Ciencia del Suelo*, 3: 68-77.
- GODLEY, E. J. 1960. The botany of southern Chile in relation with New Zealand and the Subantarctic. *Proc. Roy. Soc. Bot.*, 152: 457-475
- GODOY, R.; OYARZÚN, C. y V. GERDING. 2001. Precipitation chemistry in deciduous and evergreen *Nothofagus* forests of southern Chile under a low deposition climate. *Basic and Applied Ecology*, 2: 65-72.

- GOMEZ, I.; GALLOPIN, G. C. y M. GROSS. 1987. Predicciones del peso seco y del área foliar en tres especies del género *Nothofagus*. *Ecología (Argentina)*, 8: 69-80.
- GOSZ, J. R. 1981. Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. *Ecol. Bull.*, 33:405-426.
- GRANT, W. D. y P. E. LONG. 1981. *Environmental Microbiology*. Blackie, Glasgow y Londres.
- GRAY, J. T. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. I. Community nutrient cycling and nutrient-use efficiency. *J. Ecology*, 71: 21-41.
- GRIFFIN, D. M. 1977. Water potential and wood-decay fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 15:319-329.
- GRUBB, P. J. 1989. The role of mineral nutrients in the tropics: a plant ecologist's view. Pp 417-436. En: J. Proctor (ed.), *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Special Publication N° 9, British Ecological Society. Blackwell Sci. Public.
- GUARRERA, S. A.; GAMUNDÍ DE AMOS, I. y D. RABINOVICH DE HALPERIN (dir.). 1975-1998. *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*. FECIC, Bs As. Los siguientes tomos y fascículos, ordenados cronológicamente, están dedicados a los hongos: X (3), 185p; II, 107p; XI (3), 62p; X (1), 120p; XI (2), 74p; XI (6), 524p; X (4), 126p; XII (2), 60p; X (5), 131p.
- GUERRERO FORERO, E. 1996. Micorriza: fundamentos biológicos y estado del arte. Pp 3-46. En: E. Guerrero Forero (ed.), *Micorrizas. Recurso biológico del suelo*. Fondo FEN, Bogotá, Colombia.
- GUTIÉRREZ, E.; FONS, J.; ROMANÑA, J. y V. R. VALLEJO. 1989. Soil vegetation relationships in *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego. En: VI PSA International Congress. Valparaiso, Chile.
- GUTIÉRREZ, E.; VALLEJO, V. R.; ROMANÑA, J. y J. FONS. 1991. The subantarctic *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego: distribution, structure and production. *Oecologia Aquatica*, 10: 1-14.
- HALLE, F.; OLDEMAN, R. A. A. y P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer Verlag, New York.
- HARMON, M. E.; FRANKLIN, J. F., SWANSON, F. J.; SOLLINS, P.; GREGORY, S. V.; LATTIN, J. D.; ANDERSON, N. H.; CLINE, S. P.; AUMEN, N. G.; SEDELL, J. R.; LIENKAEMPER, G. W.; CROMACK, K. Jr.; y K. W. CUMMINS. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 15: 133-302.
- HARMON, M. E. y H. CHEN. 1991. Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *BioScience*, 41: 604-610.
- HARTLEY, J. L. y C. C. MACCREADY. 1952. Uptake of phosphate by excised mycorrhizae of the beech. III. The effect of the fungal sheath on the availability of phosphate to the core. *New Phytol.*, 51:343-348.
- HARTLEY, J. L. y S. E. SMITH. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, Londres. 481 p.
- HARVEY, A. E.; PAGE-DUMROESE, D. S.; GRAHAM, R. T. y M. F. JURGENSEN. 1991. Ectomycorrhizal activity and conifer growth interactions in Western-montane forest soils. En: *Proceedings management and productivity of Western-montane forest soils*. USDA-FS General technical report INT 280. Ogden, Utah, EEUU.
- HAWKSWORTH, D. L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 95: 641-655.
- HEDIN, L. O.; ARMESTO, J. y A. H. JOHNSON. 1995. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old growth temperate forest: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology*, 76: 493-509.
- HEUSSER, C. J. 1987. Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 5:93-109.
- HICKEY, J.E., BLAKESLEY, A. J. y B. TURNER. 1982. Seedfall and germination of *Nothofagus cunninghamii* (Hook) Oerst., *Eucryphia lucida* (Labille.) Baill and *Atherosperma moscatum* Labill. Implications for regeneration practice. *Aust. For. Res.*, 13: 21-28.

- HINCKLEY, T. M.; GOLDSTEIN, G. H.; MEINZER, F. y R. O. TESKEY. 1985. Environmental constraints at arctic, temperate-maritime and tropical treelines. Pp 21-30. En: H. Turner y W. Tranquillini (eds), Establishment and Tending of Subalpine Forest : Research and Management. Rapports Institut Federal de Recherches Forestieres 270. Birmensdorf, Switzerland.
- HIREMATH, A. J.; EWEL, J. y T. G. COLE. 2002. Nutrient use efficiency in three fast-growing tropical trees. *For. Sci.*, 48: 662-672.
- HIROSE, T. 1975. Relations between turnover rate, resource utility, and structure of some plant populations: a study in the matter budget. *J. Fac. Scienc. Section III: Botany* 11: 355-407.
- HO, I. y B. ZAK. 1979. Acid phosphatase activity of six ectomycorrhizal fungi. *Can. J. Bot.*, 57:1203-1205.
- HOLDRIDGE, L. R. 1978. Ecología. Basada en zonas de vida. IICA, Costa Rica.
- HORAK, E. 1979. Fungi. Basidiomycetes Agaricales y Gasteromycetes secotioides. 524 p. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir.), Flora Criptogámica de Tierra del Fuego, XI (6). FECIC, Bs As.
- HOWARD, T. M. 1973. Studies in the ecology of *Nothofagus cunninghamii* Oerst. II. Phenology. *Aust. J. Bot.*, 21: 79-92
- INGESTAD, T. y G. I. AGREN. 1988. Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiol. Plant.*, 72: 450-459.
- ITURRASPE, R.; SOTTINI, R.; SCHROEDER, C. y J. ESCOBAR. 1989. Generación de información hidroclimática en Tierra del Fuego. Hidrología y Variables Climáticas del Territorio de Tierra del Fuego, Información básica. CONICET-CADIC, Contribución Científica n° 7: 4-170. Ushuaia, Argentina.
- JANOS, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12 (suppl): 56-64.
- JANOS, D. P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. Pp 327-345. En: S. L. Sutton et al. (eds), Tropical rain forests: ecology and management. Blackwell Sci. Publ. Oxford, UK.
- JANOS, D. P. 1985. Mycorrhizal fungi: agents or symptoms of tropical community composition? Pp 98-103. En: R. Molina (ed.), Proc. 6th North American Conference on Mycorrhizae. Oregon State University, Corvallis, Oregon, EEUU.
- KALELA, E. K. 1941. Über die Holzarten und die durch die klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in der Wäldern Ostpatagoniens. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, Series A* 2: 5-151.
- KHANNA, P. K. y B. ULRICH. 1991. Ecochemistry of temperate deciduous forests. Pp 121-163. En: G. E. Röhrig y B. Ulrich (eds), Temperate deciduous forests. Ecosystems of the World 7. Elsevier.
- KHOM, K. A. y J. F. FRANKLIN. 1997. Introduction. Pp 1-5. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Washington, DC.
- KILLINGBECK, K. T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77: 643-698.
- KIMMINS, J. P. 1987. Forest ecology. MacMillan, NY.
- KOERSELMAN, W. y A. F. M. MEULEMAN. 1996. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J. Appl. Ecol.* 33:1441-1450.
- KOZLOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J. y S. G. PALLARDY. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, Inc. 657p.
- KRANKINA, O. N. y M. E. HARMON. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Water Air Soil Pollut.*, 82:227-238.
- LAMBERS, H.; STUART CHAPIN III, F. y T. L. PONS. 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, NY.
- LANCIOTTI, M. L.; COLMET-DAAGE, F. y H. MORRÁS. 1993. Los suelos de los ñirantales de la Tierra del Fuego. Pp 413-414. En: XIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Mendoza.

- LEVETT, M. P., ADAMS, J. A. y T. W. WALKER. 1985. Nutrient returns in litterfall in two indigenous and two radiata pine forests, Westland, New Zealand. *N. Z. J. Bot.*, 23: 55-64.
- LIKENS, G. E.; BORMANN, F.H.; PIERCE, R. S.; EATON, J. S. y N. M. JOHNSON. 1977. Biogeochemistry of a forested watershed. Springer-Verlag, New York.
- LIKENS, G. E.; KEENE, W. C.; MILLER, J. M. y D. GALLOWAY. 1987. Chemistry of precipitation from remote site in Australia. *J. Geophysical Res.*, 92:13299-13314.
- LITTLE, E. L. 1953. Checklist of native and naturalized trees of the US, including Alaska. USDA-FS, Handbook 41. Washington, DC.
- LIZARRALDE, M. 1993. Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego. *AMBIO*, 22:351-358.
- LIZARRALDE, M.; DEFERRARI, G. A.; ALVAREZ, S. E. y J. M. ESCOBAR. 1996. Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the Southern beech forest of Tierra del Fuego (Argentina). *Ecología Austral*, 6:101-105.
- LIZARRALDE, M. y J. M. ESCOBAR. 2000. Mamíferos exóticos en la Tierra del Fuego. *Ciencia Hoy* 10: 52-63.
- LUGO, A. E. 1978. Stress and Ecosystems. Pp 62-101. En: J. H. Thorpe y J. Whitfield Gibbons (eds), *Energy and Environmental Stress in Aquatic Systems*. Technical Information Center, USDOE Symposium Series 48, Conf-771114.
- LUGO, A.E. Y S. BROWN. 1991. Comparing Tropical and Temperate Forests. Chapter 16: 319-330. En: J. Cole, G. Lovett y S. Findlay (eds), *Comparative analysis of ecosystems: patterns, mechanisms, and theories*. Springer-Verlag, New York.
- LUGO, A. E. y G. L. MORRIS. 1982. Los sistemas ecológicos y la humanidad. Monografía N° 23. OEA.
- LUGO, A. E.; BARON, J. S.; FROST, T. P.; CUNDY, T. W. y P. DITTBERNER. 1999. Ecosystems Processes and Functioning. Pp 219-254. En: R. C. Szaro, N. C. Johnson, W. T. SEXTON y A. J. MALK (eds), *Ecological stewardship: a common reference for ecosystem management*. Volumen 2. Elsevier Science. Oxford, UK.
- MARTÍNEZ PASTUR, G.; M. FERNÁNDEZ y P. L. PERI. 1994. Variación de parámetros estructurales y de composición del sotobosque de *Nothofagus pumilio* en relación a gradiente ambientales indirectos. *Cien. For.*, 9: 11-22.
- MARTINEZ PASTUR, G.; PINEDO L. y C. FERNÁNDEZ. 1997. Germinación de semillas y sistemas de propagación clonal en bosques de lenga de Tierra del Fuego. Pp 1-7. En: II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Asociación Forestal Argentina.
- MARTINIC, M. B. 1973. Panorama de la colonización en Tierra del Fuego entre 1881 y 1900. *Ans. Inst. Pat.* (Punta Arenas, Chile), 4: 5-69.
- MARX, D. H. 1962. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 10: 429-434.
- MASER, C. y J. M. TRAPPE. 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. U.S. For. Serv. Res. Pap. GTR-PNW-164.
- MASER, C.; TARANT, R. F.; TRAPPE, J. M. y J. F. FRANKLIN. 1988. From the forest o to the sea: a story of fallen trees. U.S. For. Serv. Res. Pap. PNW-GTR-229.
- MAZZARINO, M. J.; BERTILLER, M.; SCHLICHTER, T. y M. GOBBI. 1998. Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecología Austral*, 8:167-181.
- MEANS, J. E.; MACMILLAN, P. C. y K. CROMACK Jr. 1992. Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, U.S.A. *Can. J. For. Res.* 22: 1536-1546.
- MELILLO, J. M. 1981. Nitrogen cycling in deciduous forests. Pp 427-442. En: F.E. Clark y T. Rosswall (eds), *Terrestrial nitrogen Cycles-Processes. Ecosystem strategies and management dynamics*. Ecological Bulletin, Stockholm 33.
- MELIN, E. y H. NILSSON. 1952. Transport of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings

- trough mycorrhizal mycelium. *Svensk. Bot.Tidskr.*, 46:281-285.
- MENGE, J. A. y L. F. GRAND. 1977. The effect of fertilization on growth and mycorrhizae numbers in 11-year-old loblolly pine plantation. *For. Sci.*, 23: 37-44.
- MENGE, J. A. y L. F. GRAND. 1978. Effect of fertilization on production of epigeous basidiocarps by mycorrhizal fungi in loblolly pine plantation. *Can. J. Bot.*, 56: 2357-2362.
- MILLER, R. B. 1968. Flows and cycles of macro- and microelements in forest soil and its environment. *Trans. 9th International Congress of Soil Science* 40: 323-331.
- MILLER, O. K. 1982. Taxonomy of ecto- and ectendomycorrhizal fungi. Pp 91-101. En: N. C. Schenck (ed.), *Methods and principles of mycorrhizal research*. The Amer. Phytopathological Soc., St. Paul, Minnesota.
- MILLER, P. C. y H. A. MOONEY. 1974. The origin and structure of american arid-zone ecosystems: interaction between environment, form and function. Pp 201-209. En: *Proc. of the 1st Intern. Cong. of Ecology*, La Haya. PUDOC, Wageningen.
- MORELLO, J. H. 1985. Perfil Ecológico de Sudamérica. Vol 1. Características estructurales de Sudamérica y su relación con espacios semejantes del planeta. ICI, Ediciones Cultura Hispánica.
- MOORE, D. M. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, *Mylodon*. *Bot. J. Linn. Soc. London*, 77:177-202.
- MOORE, D. M. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson, England, and Missouri Botanical Garden, USA.
- MOYERSON, B. 1996. Ectomicorrizas en ecosistemas tropicales. Pp 69-104. En: E. Guerrero Forero (ed.), *Micorrizas. Recurso biológico del suelo*. Fondo FEN, Bogotá, Colombia.
- MUTARELLI, E. y E. ORFILA. 1973. Algunos resultados de las investigaciones de manejo silvicultural que se realizan en los Bosques Andino-patagónicos de Argentina. *Rev. For. Arg.*, 17: 69-75.
- NADELHOFFER, K. J.; ABER, J. D. y J. M. MELILLO. 1985. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology*, 66:1377-1390.
- NORTON, D. A. y W. SCHÖNENBERGER. 1984. The growth forms and ecology of *Nothofagus solandri* at the alpine timberline, Craigieburn range, New Zealand. *Arct. Alp. Res.*, 16: 361-370.
- ODUM, H. T. y E. ODUM. 1981. *Energy basis for man and nature*. 2nd edition. McGraw-Hill, EEUU.
- OLIVER, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *For. Ecol. Manage.*, 3:153-168.
- OLIVER, C. D. y B. C. LARSON. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, NY.
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44: 322-331.
- OLROG, C., 1984. *Las aves argentinas*. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. 352 pp.
- O'NEILL, R. V.; DE ANGELIS, D. L.; WAIDE, J.B. y T. F. H. ALLEN. 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ Press, Princeton, N.J., EEUU.
- OYARZÚN, C. E.; GODOY, R. y A. SEPÚLVEDA. 1998. Water and nutrient fluxes in a cool temperate rainforest at the Cordillera de la Costa in southern Chile. *Hydrol. Proc.*, 12: 1067-1077.
- OYARZÚN, C. E.; GODOY, R. y S. LEIVA. 2002. Deposition atmosférica de nitrógeno en un transecto valle longitudinal-cordillera de Los Andes, centro-sur de Chile. *Rev. Chil. His. Nat.* 75: 233-243.
- OROZCO, C. 1996. Ectomicorrizas en plantaciones forestales. Pp 105-123. En: E. Guerrero Forero (ed.), *Micorrizas. Recurso biológico del suelo*. Fondo FEN, Bogotá, Colombia.
- PATTON, C. P.; ALEXANDER, C. S. y F. L. KRAMER. 1974. *Physical Geography*. 2nd Edition. Duxbury Press, EEUU.
- PEET, R. K. 1981. Changes in biomass and production during secondary forest succession. Pp 324-360. En: D. C. West, H.H. Shugart y D. B. Botkin (eds), *Forest*

- succession: concepts and applications. Springer-Verlag, N.Y, EEUU.
- PEET, R. K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pp 102-151. En: D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet y T. T. Veblen (eds), Plant succession: theory and prediction. Chapman and Hall, NY, EEUU.
- PEET, R. K. y N. L. CHRISTENSEN. 1987. Competition and tree death. *BioScience*, 37: 586-595.
- PÉREZ, C.; L. HEDIN y J. ARMESTO. 1998. Nitrogen mineralization in two unpolluted old growth forest of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems*, 1: 361-373.
- PERRY, D. A.; R. MOLINA y M. P. AMARANTHUS. 1987. Mycorrhizae, mycorrhizospheres and reforestation: current knowledge and research needs. *Can. J. For. Res.*, 17: 929-940.
- PISANO, E. 1971. Comunidades vegetales del área del Fiordo Parry, Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cienc. Nat.*, 2:93-133.
- PISANO, E. 1972. Comunidades vegetales del área de la Bahía Morris, Isla Capitán Aracena, Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 3:103-130.
- PISANO, E. 1973a. Fitogeografía de la Península de Brunswick, Magallanes. I. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 4:141-206.
- PISANO, E. 1973b. La vida en los Parques Nacionales de Magallanes. *Monog. Inst. Patagonia (Punta Arenas, Chile)*, 6:1-64.
- PISANO, E. 1974. Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónica.II. Contribución a la fitogeografía de la zona del Parque Nacional Torres del Paine. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 5: 59-104.
- PISANO, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 8: 95-119.
- PISANO, E. 1991. Sectorización fitogeográfica del archipiélago sudpatagónico-fueguino. IV. Afinidades florísticas y fitogeográficas entre 30 localidades. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 20: 7-34.
- PISANO, E. 1997. Los bosques de la Patagonia Austral y Tierra del Fuego Chilenas. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 25:9-19.
- PISANO, E. y M. DIMITRI. 1973. Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónico. I. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 4:1-3.
- POOLE, A. L. 1948. The flowering of beech. *N. Z. J. For.* 5:442-447.
- PROSSER GODALL, N. R. 1979. Tierra del Fuego. Ediciones Shanamaüm. Buenos Aires.
- SCHMIDT, H. 1989. Evaluación de los ensayos de manejo forestal de la lenga-XII Región. Univ de Chile, Fac. Cs. Agr. y For. – Corp. For. Nac., XII Reg. Chile, 20 p+ tablas.
- PREMOLI, A. C. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Foster) Oerst. del noroeste andino patagónico. *Bosque*, 12: 53-59.
- PROHASKA, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. Pp 13-112. En: W. Schwerdtfeger (ed.), *Climates of Central and South America. Survey of Climatology* 12. Elsevier Sci. Publ. Co.
- PUIGDEFABREGAS, J.; del BARRIO, G.; y R. ITURRASPE. 1988. Régimen térmico estacional de un ambiente montañoso en la Tierra del Fuego, con especial atención al límite superior del bosque. *Pirineos* 132: 37-42.
- PUIGDEFABREGAS, J.; GALLART, F.; BIANCIOTTO, O.; ALLOGIA, M. y G. DEL BARRIO. 1999. Banded vegetation patterning in a subantarctic forest of Tierra del Fuego, as an outcome on the interaction between wind and tree growth. *Acta Oecologica*, 20: 135-146.
- RAMIREZ, C.; CORREA, M.; FIGUEROA, H y J. SAN MARTIN. 1985. Variación del hábito y habitat de

- Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile. Bosque, 6: 55-73.
- READ, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47: 376-391.
- READ, D. H. 1992. The mycorrhizal mycelium. En: M. F. Allen. (ed.), *Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall.
- REBERTUS, A. J.; KITZBERGER, T.; VELEN, T. y L. ROOVERS. 1997. Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. *Ecology*, 78: 678-692.
- REBERTUS, A. J. y T. T. VELEN. 1993a. Partial wave formation in old-growth *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 120: 461-470.
- REBERTUS, A. J. y T. T. VELEN. 1993b. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.* 4:641-654.
- REICH, P.B.; WALTERS, M. B. y D. S. ELLSWORTH. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 62:365-392.
- RIGHI, D. 1990. Podzols. En: I.N.R.A. (ed.), *Référentiel pédologique français*, 3^{ème} proposition. AFES, Plaisir. Francia.
- RICHTER, L. L. y J. L. FRANGI. 1992. Bases ecológicas para el manejo del bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Rev. Fac. Agron., La Plata*, 68: 35-52.
- RODIN, L. E. y N. I. BAZILEVICH. 1967. *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburg. 288 p.
- ROIG, F. A.; ANCHORENA, J.; DOLLENZ, O.; FAGGI, A. M. y E. MÉNDEZ. 1985. Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia austral. Pp 350-519. En: O. Boelcke, D. M. Moore y F. A. Roig (eds), *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET-FECIC, Bs As.
- RÖHRIG, E. 1991. Biomass and productivity. Pp 165-174. En: E. RÖHRIG y B. ULRICH (eds), *Temperate deciduous forests. Ecosystems of the World 7*. Elsevier.
- ROSSWALL, T. 1976. The internal cycle between vegetation, microorganisms and soils. Pp 157-167. En: B.H. Svensson y Soderlund (eds), *Nitrogen, Phosphorus and Sulfur - Global Cycles*. Ecological Bull NFR, 22.
- ROSSWALL, T. 1982. Microbiological regulation of the biogeochemical nitrogen cycle. En: G.P. Robertson, R. Herrera y T. Rosswall (eds), *Nitrogen cycling in Ecosystems of Latin America and the Caribbean*. *Plant and Soil*, 67: 15-34.
- RUSCH, V. 1987. Estudio sobre la regeneración de la lenga en la Cuenca del Río Manso Superior, Río Negro. Informe, no publicado, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Buenos Aires.
- SANDERS, H. L. 1969. Bentic marine diversity and the stability-time hypothesis. Pp 22-28. En G. M. Woodwell y H. H. Smith (eds), *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symposium in Biology, USA BNL.
- SATO, K. y Y. IWASA. 1993. Modeling of wave regeneration in subalpine *Abies* forests: Population dynamics with spatial structure. *Ecology*, 74: 1538-1550.
- SCHAFFER, S. R. y M. M. SCHOENEBERGER. 1994. Air pollution and ecosystems health: the mycorrhizal connection. En: F. L. Pflieger y R. G. Linderman (ed.), *Mycorrhizae and plant health*. American Phytology Press. St Paul MN.
- SCHLESINGER, W. H. 1991. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- SCHMID, B. y F. A. BAZZAZ. 1994. Crown construction, leaf dynamics, and carbon gain in two perennials with contrasting architecture. *Ecol. Mong.*, 64: 177-203.
- SCHMIDT, H. 1989. Evaluación de los ensayos de manejo forestal de la lenga-XII Región. Univ. de Chile, Fac. Ciencias Agrarias y Forestales. Corporación Forestal Nacional. XII Región. Chile.
- SCHMIDT, H. y A. URZÚA. 1982. Transformación y Manejo de los bosques de lenga de Magallanes. Universidad de Chile, Fac. Cs. Agr. y For. - Corp. Nac. For. y Serv. Planif. y Coord., XII Reg. Mag. Ant. Chil., *Cien. Agric.* 11, 62 p.

- SCHOWALTER, T. D.; CALDWELL, B. A.; CARPENTER, S. E.; GRIFFITHS, R. P.; HARMON, M. E.; INGHAM, E. R.; KELSEY, R. G.; LATTIN, J. D. y A. R. MOLDENKE. 1992. Decomposition of fallen trees: effects of initial conditions and heterotroph colonization rates. Pp 373-383. En: K. P. Singh y J. S. Singh (eds), Tropical ecosystems: ecology and management. Wiley Eastern Ltd, New Delhi, India.
- SCHOWALTER, T.; HANSEN, E.; MOLINA, R. y Y. ZHANG. 1997. Integrating the ecological roles of phytofagous insects, plant pathogens, and mycorrhizae in managed forests. Pp 171-189. En K. A. Khom y J. F. Franklin (eds): Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Wash., DC.
- SCHULZE, E-D; MOONEY, H. A.; SALA, O. E.; JOBBAGY, E.; BUCHMANN, N; BAUER, G.; CANADELL, J.; JACKSON, R. B.; LORETI, J.; OESTERHELD, M.; y J.R. EHLERINGER. 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 108: 503-511.
- SHAVER, G. R. y J. M. MELILLO. 1984. Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 65:1491-1510.
- SILVESTER, W. B.; SOLLINS, P.; VERHOEVEN, T. y S. P. CLINE. 1982. Nitrogen fixation and acetylene reduction in decaying conifer boles: effects of incubation time, aeration, and moisture content. *Can. J. For. Res.*, 12: 646-652.
- SINGER, R. y J. H. MORELLO. 1960. Ectotrophic forest tree mycorrhizae and forest communities. *Ecology*, 41: 549-550.
- SKRT, M. V.; STAFFIERI, G.; FERRERE, P.; MARTINEZ PASTUR, G. y P. L. PERI. 1997. Incidencia de la cobertura, el aprovechamiento y el ramoneo de Lama guanicoe sobre la regeneración de un bosque de *Nothofagus pumilio*. 12p. En: II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas, Misiones 13-15 de agosto de 1997. Comisión Bosque Nativo y Protección ambiental. Asociación Forestal Argentina.
- SMITH, D. M. 1986. The practice of silviculture. 8th Ed. John Wiley & Sons, New York. 527 pp.
- SMN (SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL). 1986. Estadísticas Climatológicas. Boletín N° 36. Fuerza Aérea Argentina.
- SMN (SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL). 1992. Estadísticas Climatológicas 1981-1990. Boletín N° 37. Fuerza Aérea Argentina.
- SOIL SURVEY STAFF. 1997. National Soils Handbook. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.
- SPIES, T. 1997. Forest stand structure, composition and function. Pp 11-30. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Washington D.C
- SPIES, T. A. y J. F. FRANKLIN. 1995. The diversity of maintenance of old-growth forests. En: R. C. Szaro y D. W. Johnson (eds), Biodiversity in managed landscapes. Oxford Univ. Press, NY.
- SPIES, T.A.; FRANKLIN, J.F. y T. B. THOMAS. 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 69: 1689-1702.
- SPRUGEL, D. G. y F. H. BORMANN. 1981. Natural disturbance and the steady state in high altitude balsam fir forests. *Science*, 211: 390-393.
- STEWART, G. H. y L. E. BURROWS. 1994. Coarse woody debris in old-growth temperate beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand. *Can. J. For. Res.*, 24: 1989-1996.
- SWIFT, M. J.; HEAL, O. W. y J. M. ANDERSON. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology* 5. Univ. California Press. Berkeley & Los Angeles.
- TAPPEINER, J. C.; LAVENDER, D.; WALSTAD, J.; CURTIS, R. O. y D. S. DE BELL. 1997. Silvicultural Systems and Regeneration Methods: Current Practices and

- New Alternatives. Pp 151-164. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Wash., DC.
- TERRADAS, J. 2001. Ecología de la Vegetación. Editorial Omega, España.
- TINKER, P. B.; DURALL, D. M. y M. D. JONES. 1994. Carbon use efficiency in mycorrhizas: theory and sample calculations. *New Phytol.*, 128: 115-122.
- THROWER, L. B. 1966. Terminology for plant parasites. *Phytopathologische Zeitschrift*, 56: 258-259.
- TORTORELLI, L. A. 1956. Maderas y bosques argentinos. Editorial ACME, Bs As.
- TRAPPE, J. M. 1962. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Bot. Rev.* 28: 538-606.
- TUKHANEN, S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennicae*, 145: 1-64.
- TURNBULL, C. R. A. y J. L. MADDEN. 1986. Litter accession, accumulation and decomposition in cool temperate forests of southern Tasmania. *Austral. For. Res.* 16: 145-153.
- VAZQUEZ DE ALDANA, B. R. y F. BERENDSE. 1997. Nitrogen-use-efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Funct. Ecol.*, 11: 619-626.
- VEBLER, T. T.; ASHTON, D. H.; SCHLEGEL, F. M. y A. T. VEBLER. 1977. Plant succession in a timberline depressed by volcanism in south-central Chile. *J. Biogeography*, 4: 275-294.
- VEBLER, T. T.; DONOSO Z., C.; SCHLEGEL, F. M. y B. ESCOBAR. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *J. Biogeography*, 8:211-247.
- VEBLER, T. T.; HILL, R. S. y J. READ (eds). 1996a. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. Yale University Press. 403 p.
- VEBLER, T. T.; DONOSO, C.; KITZBERGER, T. y A. J. REBERTUS. 1996b. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. Pp 293-353. En: T. T. Veblen, R. S. Hill y J. Read (eds), The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. Yale University Press.
- VERHOEVEN, J. T. A.; KOERSELMAN, W. y A. F. M. MEULEMAN. 1996. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trend. Ecol. Evol.*, 11: 495-497.
- VITOUSEK, P. M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.*:119: 553-572.
- VITOUSEK, P. M. y H. FARRINGTON. 1997. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 37: 63-75.
- VITOUSEK, P. M.; GOSZ, J. R.; GRIER, C. C.; MELILLO, J. M. y W. A. REINERS. 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecol. Monog.*, 52: 155-177.
- VOGT, K. A.; GRIER, C. C.; MEIER, C. E. y R. L. EDMONDS. 1982. Mycorrhizal role in net production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology*, 63:370-380.
- VOGT, K. A., GRIER, C. C. y D. J. VOGT. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above – and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.*, 15 :303-377.
- VOGT, K. A.; VOGT, D. A.; PALMIOTTO, P. A.; BOON, P.; O'HARA, J. y H. ASBJORNSEN. 1996. Factors controlling the contribution of roots to ecosystem carbon cycles in boreal, temperate and tropical forests. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil*, 87:159-219.
- VOGT, K. A.; GORDON, J. C.; WARGO, J. P.; VOGT, D. J.; et al. 1997. Ecosystems. Balancing science with management. Springer-Verlag, NY.
- WALKER, T. W. y J. K. SYERS. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15:1-19.
- WALTER, H.; E. HARNICKELL y D. MUELLER-DUMBOIS. 1975. Climate-Diagram Maps. Springer Verlag, Stuttgart. 9 mapas.

- WARDLE, J. A. 1970. Ecology of *Nothofagus solandri*. 3. Regeneration. N.Z.J. Bot., 8: 571-608.
- WARDLE, J. A. 1984. The New Zealand beeches. Ecology, utilisation and management. New Zealand Forest Service, Christchurch.
- WARING, R. H. y S. W. RUNNING. 1998. Forest ecosystems. Analysis at multiple scales. Academic Press, NY.
- WATSON, R. T.; NOBLE, I. R.; BOLIN, B.; RAVINDRANATH, N. H.; VERARDO, D. J. y D. J. DOKKEN. 2000. Land Use, Land-Use Change, and Forestry. A special Report of the IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. 377 p.
- WEATHERS, K. y G. E. LIKENS. 1997. Clouds in southern Chile: an important source of nitrogen to nitrogen-limited ecosystems? Environm. Sci. Techn., 31:210-213.
- WEINBERGER, P.; ROMERO, M. y M. OLIVA. 1973. Untersuchungen Uber die durrestistenz patagonischer immergruner geholze. Vegetatio, 28: 75-98.
- WRIGHT, J. E. y J. R. DESCHAMPS. 1975. Fungi Basidiomycetes Aphyllorphorales. 62 p. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir), Flora Criptogámica de Tierra del Fuego. XI (3). FECIC, Buenos Aires.
- ZAMORA, E. y A. SANTANA. 1979. Caracterización climática de la costa occidental de la Patagonia entre las latitudes 46° 40' y 56° 30'S. Ans. Inst. Pat. Ser. Cienc. Nat. 10:109-144.