Ecología Austral 17:199-216. Diciembre 2007
Asociación Argentina de Ecología

Ciclos de macronutrientes en pastizales serranos de Sierra de la Ventana

Carolina A Pérez ✉ & Jorge L Frangi

Lab. de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales (LISEA), Univ. Nac. de La Plata, La Plata, Argentina.

Resumen. Los pastizales serranos de Sierra de la Ventana no muestran variaciones en la productividad primaria neta (PPN) a lo largo de un gradiente altitudinal a pesar de que la elevación determine condiciones de clima y suelos menos favorables para el crecimiento. No obstante, a lo largo de ese gradiente aumentan el cociente entre la biomasa subterránea y aérea, y la fracción de la PPN asignada a los tejidos subterráneos. El objetivo de este trabajo consistió en determinar si la falta de variación de la PPN, previamente documentada, se alcanza mediante cambios en la asignación y en las vías de circulación de nutrientes que resultan en cambios en su eficiencia de utilización. Se analizaron los cambios en concentración, mineralomasa, asignación y flujos de nutrientes en los distintos sitios a lo largo de un gradiente altitudinal. Con la mayor elevación aumentó el almacenaje de N, P, Ca y Mg en los tejidos vivos mientras que el K mostró una mayor mineralomasa en el sitio inferior. A mayor elevación aumentó el cociente entre mineralomasa subterránea y mineralomasa aérea. Los requerimientos de nutrientes decrecieron con el aumento de altitud, mientras que la redistribución de N, P y K disminuyó su contribución absoluta y porcentual a los requerimientos. La absorción fue la principal contribución a los requerimientos de N, P, Ca y Mg, pero no de K. El retorno de nutrientes se debió mayormente a la senescencia radical, excepto para el K que dependió de la caída aérea. Los sitios no difirieron en las eficiencias de redistribución de nutrientes. La eficiencia de redistribución de N fue elevada y la de P completa. El cociente foliar N:P y la tasa de circulación relativa de nutrientes sugirieron limitación por P en todo el gradiente estudiado. A mayor elevación hubo mayores eficiencias en el uso de P, K, Ca y Mg, debido a tiempos de residencia mayores y una mayor inversión de biomasa y producción en raíces cuyas concentraciones de nutrientes son más bajas que en los tejidos aéreos. El N no pareció actuar como limitante de la productividad en ninguno de los sitios. Estos resultados sugieren que la PPN similar, en ambientes diferentes, se logró mediante la combinación de cambios en dos componentes estratégicos en la obtención y uso de recursos: (1) las fracciones de carbono fijado asignados a la productividad y biomasa aérea y subterránea, y (2) la concentración, mineralomasa aérea, subterránea y total, requerimientos y vías de suministro de nutrientes, y tasas de renovación de minerales, que causan diferencias en sus eficiencias de utilización. Los cambios resultaron específicos para cada nutriente y evidenciarían su disponibilidad y limitación edáfica en relación a la demanda.

[Palabras clave: almacenaje, nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio, gradiente altitudinal]

Abstract. Macronutrient cycling in mountain grasslands of Sierra de la Ventana, Argentina: Macronutrient cycling was assessed in mountain grassland sites located on a NE slope at 550, 850 and 1025 m asl, in Sierra de la Ventana, Buenos Aires, Argentina. Previous studies showed ecosystem changes with elevation increase: 1) temperature decreased, 2) evaporation increased, 3) clay and base content of soils decreased, 4) net primary productivity (NPP) did not change significantly, 5) the below-above-ground biomass ratio increased and, 6) NPP allocation to aboveground tissues diminished and to belowground tissues increased. The objective was to establish if similar NPP along the environmental gradient is attained through changes in nutrient allocation and cycling

✉ Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales (LISEA), Universidad Nacional de La Plata, Diagonal 113 N° 469, Piso 2, CC 31, 1900 La Plata, Argentina.
talares@ceres.agro.unlp.edu.ar

Recibido: 28 de diciembre de 2005; Fin de arbitraje: 11 de julio de 2007; Revisión recibida: 27 de diciembre de 2006; Segunda revisión recibida: 3 de julio de 2007; Tercera revisión recibida: 7 de agosto de 2007; Aceptado: 11 de agosto de 2007
Este trabajo fue arbitrado durante el proceso editorial de Marcelo Cassini actuando Adriana Abril como co-editora.

pathways resulting in nutrient use efficiency (NUE) changes. Plant biomass and necromass were harvested during one year and separated in compartments. Plant and soil samples were analyzed for N, P, K, Ca and Mg. Mineral mass was calculated as the product of nutrient concentration per dry mass. Nutrient fluxes and NUE were calculated. Aboveground live tissues had the highest concentration, Ca excepted. With elevation increase we noted that: i) the concentration of P, K and Mg in green grasses decreased, ii) the mineral proportion stocked in roots incremented, iii) requirements decreased in the range (kg ha^{-1} y^{-1}) 120 - 107 N, 9 - 6 P, 84 - 44 K, 41 - 34 Ca and 12 - 9 Mg; and iv) Nitrogen, P and K resorption decreased its absolute and percent contribution to requirements. Except for K, absorption was the main pathway contributing to N, P, Ca and Mg requirements. The OM and mineral return input to soil was due mainly to root senescence (55 to 92% of total return, depending on nutrient and site), except for K whose main return was via litter fall. At leaf level, there were not differences in nutrient resorption among sites; the resorption ranges were 70-80 % K, 57-68% P and 42-48% N. Nitrogen resorption proficiency was high and P resorption proficiency was complete. Foliar N:P ratio (=11 to 18) suggested P-limitation at intermediate and upper sites. The Gray's relative turnover rate indicated P-conservative behavior suggesting P was limiting also at the lower site. Nutrients circulated slower than biomass. With the exception of N, NUE was higher at higher elevation. Apparently, N was not limiting in any site. A comparison of grasslands sites located at both environmental - elevation gradient extremes showed that: 1) the grassland in more favourable environment invested more in ANPP, resulting in higher macronutrient requirements; this grassland had high turnover rates (except for K), the NPP was less-dependent on external –absorption- supply and had a more conservative relative circulation of K and P; 2) the grassland in less favourable environment was more P, K, Ca and Mg nutrient-use efficient (higher dry matter production per absorbed nutrient unit), due to higher residence time and a higher biomass and productivity allocation to roots. We concluded that similar NPP in different environments was attained through combined changes in two strategic components involved in nutrient acquisition and use: 1) Carbon fractions allocated to above- and below- ground net productivity and biomass, and 2) Nutrient concentration, total-, above- and below- ground mineralmass, requirements and nutrient supply pathways, and mineral turnover rates, that change NUE. Changes are nutrient specific and may be evidence of soil nutrient availability and limitation with regard to demand.

[Keywords: altitudinal gradient, calcium, magnesium, nitrogen, phosphorus, potassium, stocks]

INTRODUCCIÓN

La nutrición mineral de las plantas y su adaptación a diferentes niveles de disponibilidad es uno de los temas centrales de la ecología (Aerts & Chapin 2000). Entre las respuestas de las plantas a cambios en la disponibilidad de nutrientes se han indicado cambios en la distribución de la biomasa y en la conservación y eficiencia en el uso de los nutrientes (Aerts & van der Peijl 1993; van der Werf & Nagel 1996; Aerts & Chapin 2000). En pastizales templados, los ciclos de N y P y las respuestas de la vegetación a su disponibilidad son los más estudiados ya que suelen ser limitantes de la productividad primaria (Clark & Woodmansee 1992). En la provincia de Buenos Aires, varios autores se han referido a la biomasa y PPN de pastizales de planicies y serranías (Frangi et al. 1980a; Frangi et al. 1980b; Sala et al. 1981; Distel & Fernández 1986; Montani et al. 1989; Soriano 1992; Barrera & Frangi 1994; Pérez & Frangi 2000). Sin embargo, el conocimiento del ciclo de nutrientes está limitado al N y P de pastizales de las planicies (Brevedan et al. 1996; Chaneton et al. 1996; Semmartin et al. 2004).

En Sierra de la Ventana las condiciones climáticas y edáficas locales cambian con la elevación (Kristensen & Frangi 1995, Pérez & Frangi 2000). Las crestas (divisorias de agua primarias) presentan menores temperaturas que el pie de monte, sin embargo los intensos vientos incrementan las pérdidas de agua por evaporación (Kristensen & Frangi 1995). Con el aumento de elevación, los suelos de los faldeos son más someros, hay menor disponibilidad de nutrientes en el complejo de intercambio y la menor capacidad de retención de agua podría hacer que el agua fuera insuficiente para satisfacer la absorción vegetal en la estación de crecimiento (Pérez & Frangi 2000). A medida que aumenta la elevación, la biomasa aérea de los pastizales serranos decrece exponen-

cialmente, mientras que la biomasa subterránea aumenta linealmente (Barrera & Frangi 1994). Si bien la productividad primaria neta (PPN = aérea (PPAN) + subterránea (PPSN)) en los faldeos no varía sustancialmente a lo largo del gradiente altitudinal, el cociente PPSN:PPAN aumenta con la elevación (Pérez & Frangi 2000). Estos aspectos destacan que los cambios en la asignación de carbono ayudan a la obtención de recursos edáficos en distintos ambientes, principalmente minerales y agua para sostener la PPN, y sugiere que los cambios en la concentración, asignación y demanda de nutrientes por las plantas favorecen ese ajuste.

Nuestro objetivo, consistió en identificar si la falta de variación de la PPN similar se alcanza mediante cambios en la asignación y ciclo de nutrientes que aumentan la eficiencia del uso de nutrientes a medida que desmejoran las condiciones de crecimiento. En este contexto, el presente trabajo apunta a responder las siguientes preguntas: ¿Existen diferencias en la concentración y patrón de ciclado de nutrientes entre pastizales localizados a diferente elevación? ¿Cómo es la asignación de carbono y otros nutrientes hacia compartimentos aéreos y subterráneos en esos pastizales? ¿Cambia la eficiencia en el uso de los nutrientes, relativa a la producción primaria neta del pastizal, a lo largo del gradiente de elevación?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los tres sitios de estudio se ubicaron a lo largo de un gradiente de elevación en la ladera NE del Cerro Destierro I (38°10'S; 62° 02'O), a 550, 850 y 1025 m.s.n.m. Los sitios de pastizal fueron denominados pastizal inferior (LS), intermedio (IS) y superior (US), respectivamente. La temperatura media anual en el gradiente de elevación varió entre 12 y 9°C, y la precipitación anual entre 743 y 827 mm. El clima según la clasificación de Thornthwaite (Burgos & Vidal 1951) es subhúmedo mesotermal con pequeño a nulo déficit de agua (C2 B'2 ra'). Las comunidades de pastizal en los sitios fueron *Piptochaetium hackelii* (Arech.) Parodi + *P. napostaense* (Speg.) Hackel - *Briza subaristata* Lamarck (LS) y *Sorghastrum pellitum* (Hack.) Parodi - *Stipa filiculmis* Delile (IS y US) (Frangi & Bottino 1995). Las especies más abundantes (nomenclatura según Cabrera 1963-1970) en LS fueron: *Piptochaetium hackelii, P. napostaense, P. lejopodum, P. montevidense, P. stipoides, Stipa bonariensis, S. neesiana, S. trichotoma, Briza subaristata, B. brizoides, Danthonia cirrata, Bothriochloa laguroides, Melica rigida, Eragrostis lugens, Panicum sp.* En IS y US, las más importantes fueron: *Sorghastrum pellitum*, *Stipa filiculmis, B. brizoides, B. subaristata, P. montevidense, M. rigida, Deyeuxia viridiflavescens, Danthonia cirrata, E. lugens, Aira caryophyllea* (Pérez 1996). Los suelos son Hapludoles Líticos, someros (LS) a muy someros (IS y US), sin horizonte B, apoyados sobre la roca dura subyacente (Frangi & Bottino 1995; Pérez & Frangi 2000). Su profundidad varió entre 20 cm a 30-40 cm y sus características físico-químicas se detallan en la Tabla 1.

Muestreo y análisis químico de compartimientos

Muestreo. La biomasa y necromasa aéreas y subterráneas se obtuvieron por cosecha mediante un diseño estratificado al azar. En cada sitio, las cosechas se realizaron en nueve fechas entre julio de 1988 y julio de 1989, en un área de 0.5 ha, clausurada al pastoreo de grandes herbívoros (Pérez & Frangi 2000). En cada fecha y sitio se cosechó: a) la biomasa y necromasa aérea en 10 pseudo-réplicas (Hulbert 1984) de 0.25 x 1 m; b) la biomasa y necromasa subterránea, con 10 cilindros (6.5 cm diámetro x 10 cm alto), ubicados a dos profundidades: 0-10 cm y 10-20 cm.

El material se separó en compartimientos: biomasa aérea (verde de gramíneas y graminiformes, verde de dicotiledóneas y estructuras reproductivas de gramíneas), biomasa subterránea (raíces vivas finas y raíces vivas gruesas), necromasa aérea (seco en pié y mantillo) y necromasa subterránea (raíces muertas finas y raíces muertas gruesas). Las raíces vivas se diferenciaron de las muertas por su color y flexibilidad. Se estableció 1 mm de diámetro como el límite entre las categorías de raíces finas y gruesas (Pérez & Frangi 2000).

Las muestras de suelo en cada sitio se obtuvieron extrayendo al azar seis a nueve cilin-

Tabla 1: Características físico-químicas de los suelos en los sitios de pastizal inferior (LS, 550 m), intermedio (IS, 850 m) y superior (US, 1025 m). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios (prueba de Tukey, $P < 0.05$). Fuente: Pérez & Frangi (2000), * presente estudio.

Table 1: Physico-chemical characteristics of soils at lower (LS, 550 m asl), intermediate (IS, 850 m asl) and upper (US, 1025 m asl) grassland sites. Different letters indicate significant differences among the three sites (Tukey test, $P < 0.05$). Source: Pérez & Frangi (2000), * this study.

	Sitios		
	Inferior (LS)	Intermedio (IS)	Superior (US)
Densidad aparente (g/cm^3)	0.85 a	0.65 b	0.61 b
pH (suelo/agua 1:1)	5.4-5.9 a	4.3-5.4 a	4.1-5.2 a
Arena (%)	40.50 b	44.40 b	58.40 a
Limo (%)	30.70 a	39.00 a	28.00 a
Arcilla (%)	28.90 a	16.60 b	13.60 b
Carbono Orgánico (%)	4.91 a	5.64 a	5.90 a
Nitrógeno Total (%)	0.44 a	0.48 a	0.55 a
P total (mg/kg)*	760.00 a	497.97 b	543.49 b
P disponible (mg/kg)	12.17 a	10.50 a	11.45 a
Bases ($cmol_c/kg$)			
K total *	8.89 a	4.54 b	3.33 b
Ca total*	33.12 a	12.01 b	8.41 c
Mg total*	29.86 a	13.80 b	13.57 b
K+ intercambiable	0.84 a	0.53 a	0.43 a
Ca^{+2} intercambiable	15.43 a	9.07 b	6.19 c
Mg^{+2} intercambiable	6.56 a	4.31 b	2.78 c
Na^{+} intercambiable	0.44 a	0.29 a	0.28 a

dros (6.5 cm diámetro x 10 cm alto) de suelo, a dos profundidades (0-10 y 10-20 cm), en tres fechas, en un área de 0.5 ha.

Análisis químicos. Se analizaron químicamente muestras compuestas (n =10 por compartimiento) de la vegetación de julio, octubre, noviembre y diciembre de 1988 y febrero, abril y julio de 1989 (siete fechas), excepto para las raíces gruesas muertas, las cuales fueron analizadas en cuatro fechas, correspondientes a los valores máximos y mínimos de su necromasa (julio, octubre y diciembre de 1988 y mayo de 1989).

Las muestras se secaron a 70°C durante 24 horas, molieron y tamizaron (malla 0.85mm) con un molinillo Wiley. El N fue medido mediante un procedimiento semi-micro Kjeldahl (Chapman & Pratt 1979). Para determinar P, K, Ca y Mg, las alícuotas fueron digeridas con H_3NO_3 conc., H_2O_2 al 30% y HCl conc. (Luh Huang & Schulte 1985). En el suelo, P, K, Ca y Mg total se extrajeron mediante digestión ácida. La cuantificación de los minerales en el material vegetal y en el suelo se hizo con un espectrómetro de emisión de plasma Beckman DCP-AES modelo Spectra Span V; la precisión fue verificada mediante muestras estándar certificadas (National Bureau of Standards, USA) de hojas de Citrus, y de suelos, cada 30 análisis. La consistencia de los resultados se verificó analizando un duplicado cada 10 muestras; cuando la diferencia entre duplicados superó el 5%, el grupo de análisis fue repetido. Adicionalmente se supuso que el N absorbido por las plantas refleja gran parte de la disponibilidad de N en el suelo; se estimó así el porcentaje respecto del N total: N disponible (%) = [absorción anual de N / N total del suelo] X 100.

Cálculo de almacenajes y flujos de macronutrientes. Se emplearon datos de biomasa, necromasa y flujos (Tabla 2) publicados en Pérez & Frangi (2000). La masa de nutrientes en cada compartimiento vegetal se obtuvo multiplicando la concentración de nutrientes por el peso seco del compartimiento. En el caso de las fechas en que no se analizaron químicamente las concentraciones de los compartimientos (setiembre y mayo), se uso la concentración promedio entre las correspondientes a la fecha anterior y siguiente. Para las raíces gruesas muertas, se calculó su almacenaje como el producto de la concentración promedio por la necromasa promedio. El contenido de nutrientes totales en el suelo fue estimado como la suma de los contenidos de cada estrato, obtenidos multiplicando la concentración de nutrientes por la masa de suelo del estrato correspondiente.

Tabla 2: Biomasa, necromasa promedio anual (n = 9) y flujos en los sitios de pastizal inferior (LS, 550 m), intermedio (IS, 850 m) y superior (US, 1025 m). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios (prueba de Tukey, $P < 0.05$). Fuente: Pérez & Frangi (2000).

Table 2: Annual mean of biomass and necromass (n = 9), and fluxes at lower (LS, 550 m asl), intermediate (IS, 850 m asl) and upper (US, 1025 m asl) grassland sites. Different letters indicate significant differences among the 3 sites (Tukey test, $P < 0.05$). Source: Pérez & Frangi (2000).

	Sitios		
	Inferior (LS)	Intermedio (IS)	Superior (US)
Materia seca (kg/ha)			
Biomasa aérea	1464 a	1379 a	1310 a
Verde de gramíneas	1375 a	1142 a	1103 a
Verde de dicotiledóneas	89 b	237 a	207 a
Biomasa subterránea	4096 c	6146 b	9040 a
Raíces finas vivas	3144 c	5234 b	7900 a
Raíces gruesas vivas	952 a	911 a	1140 a
Necromasa			
Seco en pie	3912 a	2686 b	2377 b
Mantillo	407 a	564 a	450 a
Raíces Muertas	2319 a	1683 a	2262 a
Flujos (kg ha^{-1}año^{-1})			
Productividad primaria aérea neta	4620	5850	3780
Gramíneas	4460	5480	3450
Dicotiledóneas	160	370	330
Productividad primaria subterránea neta	6690	6950	7790
Raíces finas vivas	6260	6080	7020
Raíces gruesas vivas	430	870	770
Senescencia aérea	4340	3740	3190
Senescencia subterránea	6850	3680	6910
Caída al mantillo	1070	2100	2320
Desaparición	8590	4750	9410
Aérea	1030	2000	2100
Subterránea	7560	2750	7310

Los flujos de nutrientes fueron calculados adaptando las fórmulas de Cole & Rapp (1981).

Requerimiento: cantidad de nutrientes en la PPN. Se calculó según:

1) Requerimiento = $\Sigma P_{ij} * X_{ij}$,

donde P_{ij} = productividad del compartimiento *i* (vg, vd, f, rfv, rgv) en el intervalo *j*; X_{ij}= concentración de nutrientes en el compartimiento *i* al final del intervalo *j*; vg: verde de gramíneas; vd: verde dicotiledóneas; f: frutos; rfv: raíces finas vivas; rgv: raíces gruesas vivas;

La absorción de nutrientes desde el suelo se calculó como la:

2) Absorción = Requerimiento - Redistribución

Redistribución: cantidad de nutrientes recuperada anualmente desde las hojas senescentes (se asume que se traslada a tejidos en activo crecimiento y órganos de reserva).

3) Redistribución = $\Sigma (AB_j * M_j) - (S_j * M_j)$,

donde AB_j = concentración de nutrientes en la biomasa aérea al final del intervalo *j*, M_j = senescencia aérea durante el intervalo *j*; S_j = concentración de nutrientes en el seco en pie al final del intervalo *j*;

Asumiendo que:

Pvd / (Pvd + Pvg) = Mvd / (Mvd + Mvg) ,

entonces:

$AB_j * M_j = \{[vg * 1 – (Pvd / Pvd + Pvg)] + [vd * (Pvd / Pvd + Pvg)]\} * M_j\}$;

Senescencia: Cantidad de nutrientes que ingresa a los compartimientos seco en pié (senescencia aérea) y raíces muertas (senescencia subterránea).

4) Senescencia aérea = $\Sigma (S_j * M_j)$

Senescencia subterránea = retorno subterráneo

Retorno: masa de nutrientes en la caída al mantillo (retorno aéreo) y senescencia de raíces (retorno subterráneo). Se calculó según:

5) Retorno aéreo = $\Sigma C_j * S_j$,

donde C_j = caída al mantillo durante el intervalo *j*; S_j = concentración de nutrientes en el seco en pie al final del intervalo *j*;

6) Retorno subterráneo = $\Sigma \{(Drfm_j * rfv_j) + (Drgm_j * rgv_j)\}$,

donde Drfmj = desaparición de raíces finas muertas en el intervalo *j*,

rfv_j = concentración de nutrientes en raíces finas vivas al final del intervalo *j*,

$Drgm_j$ = desaparición de raíces gruesas muertas en el intervalo *j*,

rgv_j = concentración de nutrientes en raíces gruesas vivas al final del intervalo *j*;

Retorno total = retorno aéreo + retorno subterráneo;

Retención: masa de nutrientes incorporada anualmente a la materia seca. Calculado como:

7) Retención = requerimientos - retorno;

Balance de nutrientes en el suelo, estimado como

8) Balance = retorno - absorción.

Liberación de nutrientes, es la cantidad de nutrientes que anualmente desaparece del mantillo y de las raíces y es liberada al suelo:

9) Liberación de nutrientes aérea = $\Sigma D_j * H_j$,

donde D_j = desaparición del mantillo durante el intervalo *j*; H_j = concentración de nutrientes en el mantillo al final del intervalo *j*.

La liberación subterránea de nutrientes se consideró igual al retorno subterráneo.

Ingreso atmosférico de nutrientes: incluye la deposición húmeda (precipitación) y la deposición seca (sedimentación, impacto de aerosoles, adsorción y/o adsorción de gases). Fue estimada por L. Dascanio y G. Bianchi (*datos no publ.*) en los mismos sitios y en el mismo período en que se realizó el presente estudio, disponiendo en cada sitio cuatro em-

budos colectores adosados a un pluviógrafo. El ingreso anual de elementos químicos se calculó como la suma de los productos de las concentraciones de cada especie química en la muestra semanal de precipitación, por la precipitación caída en dicho período.

Índices de eficiencia. Se estimaron los siguientes índices de eficiencia de redistribución y de uso de los nutrientes: 1) Índices a nivel foliar: a- *Eficiencia de redistribución instantánea*: se calculó para el compartimiento gramíneas como el promedio anual de las diferencias de concentraciones entre las hojas vivas y las hojas senescentes en pie, expresadas como porcentaje de la concentración en las hojas vivas; b) *Eficiencia de redistribución* (= *resorption proficiency*, Killingbeck 1996): concentración promedio anual de N, P y K en hojas del seco en pie de gramíneas. 2) Índices a nivel comunitario calculados con flujos ecosistémicos: c- *Eficiencia de redistribución anual:* es igual a la redistribución/requerimiento; d- *Índice de eficiencia en el uso de los nutrientes*: materia seca producida por unidad de nutriente absorbido a lo largo de un año (Grubb 1989) estimada como PPN/ absorción anual; e- *Tasa de circulación relativa de nutrientes* de Gray (1983): se estimó, para un período anual, como [(cantidad de nutrientes en la senescencia /cantidad de nutrientes en la biomasa) / (PPN / biomasa)].

Tratamiento estadístico de los datos. La concentración de, N, P, K, Ca y Mg entre compartimientos para un mismo sitio, y entre sitios por compartimiento, fueron comparados mediante ANOVA de una vía tomando las fechas como bloques. Las diferencias entre medias se evaluaron mediante la prueba de Tukey para las comparaciones entre sitios y diferencias mínimas significativas (DMS) para las comparaciones entre compartimientos ya que sólo se tomaron algunas de todas las posibles (alfa < 0.05). Se evaluó previamente la homogeneidad de varianzas (Sokal & Rohlf 1979). El cociente N:P fue comparado mediante ANOVA a pesar de la heterogeneidad de las varianzas pero se utilizó un nivel de alfa muy conservador (< 0.001). Los almacenajes y las eficiencias de redistribución a nivel foliar se compararon entre sitios mediante ANOVA de una vía tomando las fechas como bloques y prueba de Tukey (alfa < 0.05). Los flujos e índices a nivel comunitario no tienen estimación del error, por lo tanto, sólo se indican tendencias de cambio entre sitios.

RESULTADOS

Concentración de nutrientes en la vegetación

La concentración de nutrientes en los tejidos vivos fue mayor en los compartimentos aéreos, con excepción del Ca. La biomasa aérea presentó mayores concentraciones que la necromasa aérea. Las concentraciones de nutrientes en las gramíneas y dicotiledóneas fueron similares, excepto el Ca y Mg. La concentración de Ca fue 4-6 veces mayor y la de Mg dos veces mayor en dicotiledóneas que en gramíneas. Las concentraciones de N y Ca en el verde de gramíneas fueron similares en los tres sitios pero las de P, K y Mg en las gramíneas y las de N, P, K, Ca y Mg en dicotiledóneas fueron significativamente mayores en LS ($P < 0.05$, Fig. 1). Las concentraciones en las raíces decrecieron en la secuencia siguiente: finas y gruesas muertas > finas vivas > gruesas vivas ($P < 0.05$, Fig. 2). La concentración en las raíces finas fue similar en los tres sitios, pero las raíces gruesas vivas mostraron mayores concentraciones de P, K, Ca y Mg en LS. El cociente N:P en la biomasa aérea varió con la elevación entre 11 y 18, y fue significativamente menor en el LS que a mayor elevación ($P < 0.001$). En las raíces vivas N:P fue *ca*. 20 en los tres sitios (Fig. 3).

Almacenaje de nutrientes

De los nutrientes ecosistémicos, el 97-99% se encuentra en el suelo (Tabla 3). De aquellos en la biomasa, la proporción de minerales en las raíces en relación con la parte aérea aumentó con el incremento de la elevación (Tabla 3). Las dicotiledóneas representaron del 6% (LS) al 16% (IS y US) de la biomasa aérea de los pastizales y almacenaron similares porcentajes de N y P. En cambio contuvieron del 29 al 47% del Ca y del 15 al 32% del Mg de las respectivas mineralomasas aéreas del pastizal.

Las mineralomasas mostraron dos picos, uno primaveral y otro otoñal (Figura 4). El aumen-

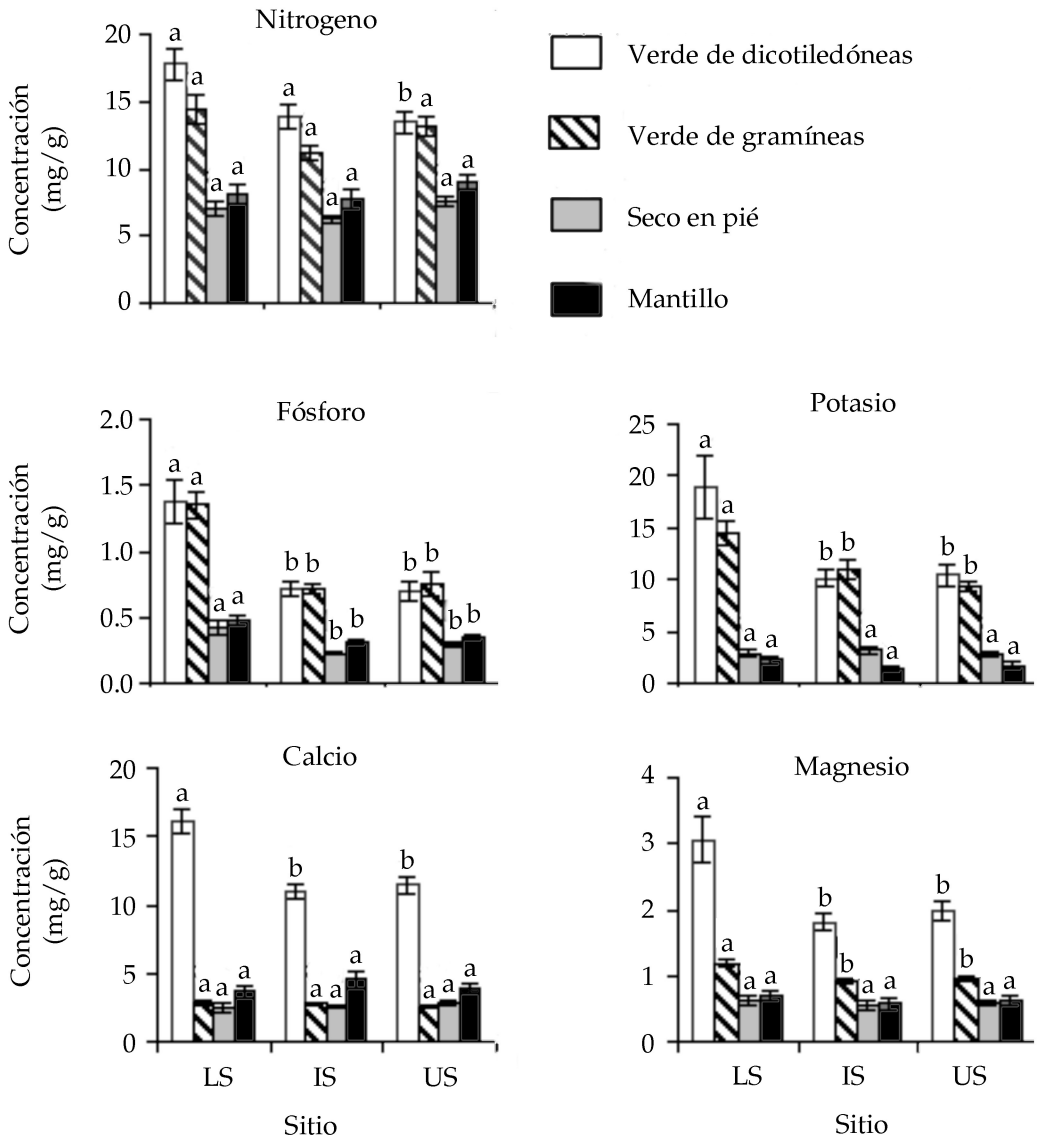

Figura 1. Concentración de nutrientes en los compartimientos aéreos de los sitios de pastizal inferior (LS, 550 m sm), intermedio (IS, 850 m sm) y superior (US, 1025 m sm). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios (Tukey, $P < 0.05$).

Figure 1. Nutrient concentration in aboveground plant compartments of grasslands at lower (LS, 550 m asl), intermediate (IS, 850 m asl) and upper (US, 1025 m asl) site. Different letters indicate significant differences among sites (Tukey test, $P < 0.05$).

to primaveral en las mineralomasas de N, P y K se debió principalmente al incremento de biomasa, ya que sus concentraciones disminuyeron en dicho período (*datos no presentados*).

Ciclo de nutrientes

Las dicotiledóneas contribuyeron al requerimiento aéreo de N, P y K en un 3-4% (LS), 6-8% (IS) y 8-10% (US), y en mayor medida al requerimiento aéreo de Ca y Mg (Ca = 15, 20 y 29% y Mg = 8, 12 y 17% en LS, IS y US respectivamente). En US hubo una semejante proporción aérea y subterránea de los requerimientos de N, P y Mg. En IS y LS esos nutrientes fueron destinados en mayor proporción a la producción aérea. En todos los sitios el K tuvo como destino principal la producción aérea (87% en US a 93% en IS y LS) y el Ca, se

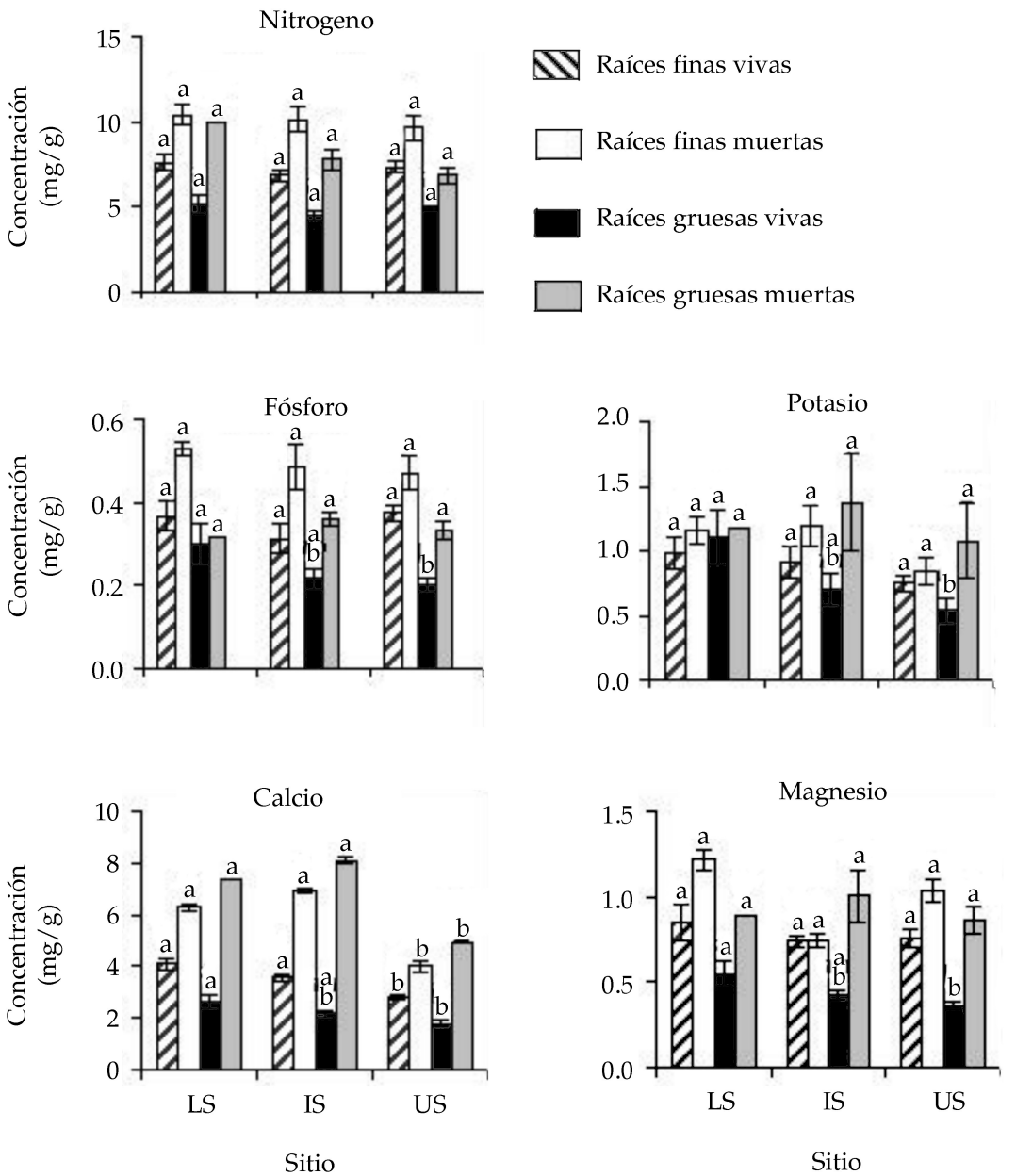

Figura 2. Concentración de nutrientes en los compartimientos subterráneos de los sitios de pastizal inferior (LS, 550 m sm), intermedio (IS, 850 m sm) y superior (US, 1025 m sm). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios (Tukey, $P < 0.05$).

Figura 2. Nutrient concentration in belowground plant compartments of grasslands at lower (LS, 550 m asl), intermediate (IS, 850 m asl) and upper (US, 1025 m asl) site. Different letters indicate significant differences among sites (Tukey test, $P < 0.05$).

destinó en mayor proporción a la producción subterránea (55% en IS y 63% en LS y US). Los requerimientos totales de los nutrientes analizados mostraron una tendencia decreciente al aumentar la elevación, conforme aumenta el cociente PPSN/PPAN (Tabla 4).

La absorción fue la vía principal para satisfacer las necesidades de N, P, Ca y Mg. Para estos dos últimos nutrientes la redistribución fue nula. En el caso del K, la redistribución contribuyó a los requerimientos en igual (~ 50% en IS y US) o mayor medida (70% en

Tabla 3: Almacenajes nutrientes en la vegetación (n = 9) y en el suelo (n = 3), en cada sitio de pastizal (LS = sitio inferior; IS = sitio intermedio; US = sitio superior). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios (prueba de Tukey, $P < 0.05$).

Table 3: Nutrient stocks in vegetation (n = 9) and soils (n = 3) at each grassland site (LS = lower site; IS = intermediate site; US = upper site). Different letters indicate significant differences among sites (Tukey test, $P < 0.05$).

	Nutrientes				
	N	P	K	Ca	Mg
Biomasa (kg/ha)					
Aérea					
LS	20.9 a	2.0 a	21.1 a	5.2 ab	1.9 a
IS	17.5 a	1.1 b	16.4 ab	6.4 a	1.6 ab
US	17.3 a	1.0 b	12.6 b	5.1 b	1.4 b
Subterránea					
LS	29.1 b	1.5 b	4.2 a	15.7 b	3.2 b
IS	38.2 b	1.7 b	5.1 a	19.7 ab	4.0 b
US	61.3 a	3.0 a	6.2 a	23.5 a	6.0 a
Necromasa (kg/ha)					
Seco en pie					
LS	26.8 a	1.6 a	10.7 a	9.3 a	2.2 a
IS	16.8 b	0.6 b	8.7 a	6.7 a	1.4 b
US	18.4 b	0.7 b	6.8 a	6.9 a	1.4 b
Mantillo					
LS	3.5 a	0.2 a	1.0 a	1.6 a	0.3 a
IS	5.4 a	0.2 a	1.0 a	3.2 a	0.4 a
US	4.8 a	0.2 a	1.2 a	2.3 a	0.4 a
Raíces muertas					
LS	31.3 a	1.5 a	3.4 a	18.6 a	3.4 a
IS	21.1 a	1.0 a	2.8 a	15.4 a	2.5 a
US	22.4 a	1.1 a	2.4 a	10.8 a	2.5 a
Suelo mineral (kg/ha)					
Totales					
LS	7480	1292	5911	11295	6170
IS	6230	646	2304	3125	2177
US	6666	659	1579	2043	1999

LS) que la absorción (Tabla 4). En la secuencia de aumento de la elevación desde LS a US la redistribución de N, P y K tuvo una tendencia decreciente en su contribución porcentual a los requerimientos, como asimismo mostraron ambos flujos una tendencia decreciente en términos absolutos.

La mayor retención de nutrientes en IS se vio reflejada en el retorno, que se redujo casi a la mitad respecto de los otros sitios. Las raíces constituyeron la vía de mayor importancia al retorno total de N (56 a 78%), P (61 a 78%), Ca (64 a 87%) y Mg (62 a 92%); los porcentajes menores se observaron en IS y los mayores en

Tabla 4. Flujo total de nutrientes (aéreo + subterráneo, kg $ha^{-1}año^{-1}$) en los tres sitios de pastizal. Entre paréntesis se indica, en porcentaje, la proporción de flujo subterráneo respecto del flujo total (PS).

Table 4. Total nutrient fluxes (above- plus belowground, kg ha^{-1} y^{-1}) at the three grassland sites. Belowground/ total flux is indicated in parentheses, as a percentage.

	Nutrientes				
Flujo	N	P	K	Ca	Mg
Sitio Inferior (LS)					
Requerimiento Total y PS	120.5 (40)	9.2 (26)	84.2 (7)	41.5 (63)	11.7 (46)
Absorción	83.7	4.9	25.1	41.5	11.7
Redistribución	36.8	4.3	59.1	0	0
Senescencia Total y PS	83.8 (65)	4.4 (61)	17.8 (43)	41.1 (78)	9 (73)
Retorno Total y PS	70.2 (78)	3.6 (75)	12.7 (60)	36.6 (87)	7.1 (92)
Retención	50.4	5.6	71.5	4.9	4.6
Balance	-13.6	-1.3	-12.3	-4.9	-4.6
Liberación Total y PS	63 (87)	3.2 (85)	9.5 (80)	35.6 (90)	7.4 (89)
Ingreso atmosférico	1.9	0.4	3.4	10	3.9
Sitio Intermedio (IS)					
Requerimiento Total y PS	117.9 (40)	6.5 (32)	72 (7)	43.9 (55)	10.5 (46)
Absorción	93.9	4.2	34.7	43.9	10.5
Redistribución	24	2.3	37.3	0	0
Senescencia Total y PS	46.8 (34)	1.8 (39)	18.1 (14)	19.6 (41)	4.1 (41)
Retorno Total y PS	29 (56)	1.1 (61)	10.8 (23)	12.6 (64)	2.7 (62)
Retención	88.9	5.4	61.2	31.4	7.8
Balance	-64.9	-3.1	-23.9	-31.4	-7.8
Liberación Total y PS	32.2 (50)	1.4 (50)	5.7 (44)	16.9 (47)	2.7 (62)
Ingreso atmosférico	1.9	0.4	3.4	10	3.9
Sitio Superior (US)					
Requerimiento Total y PS	106.8 (53)	5.9 (47)	44.5 (13)	33.8 (63)	9.4 (58)
Absorción	92.1	4.3	22.9	33.8	9.4
Redistribución	14.7	1.6	21.6	0	0
Senescencia Total y PS	74.4 (67)	3.5 (70)	14.8 (32)	28.2 (67)	7 (71)
Retorno Total y PS	66.7 (74)	3.2 (78)	11.5 (42)	25.1 (76)	6.3 (80)
Retención	40.2	2.7	33	8.7	3.1
Balance	-25.4	-1.1	-11.3	-8.7	-3.1
Liberación Total y PS	68.2 (73)	3.2 (78)	8.6 (56)	26.7 (71)	6.2 (81)
Ingreso atmosférico	1.9	0.4	3.4	10	3.9

LS. La caída al mantillo contribuyó en mayor proporción al retorno de K en IS y US (77 y 58% respectivamente), que en LS (40%) (Tabla 4).

El balance de nutrientes en el suelo fue negativo en los tres sitios (Tabla 4). En todos los casos, esas diferencias se encontraron retenidas en la materia seca que incrementó su masa durante el período de estudios (Pérez & Frangi 2000). La entrada atmosférica de N al suelo atenuó los desbalances edáficos en un 14% y 7% en LS y US respectivamente, pero sólo en un 3% en IS; en el caso del P, la atenuación fue del 36% en US y del 31% en LS, pero sólo del 13% en IS. El aporte atmosférico de Ca y Mg en IS atenuó 32 y 50% sus respectivos

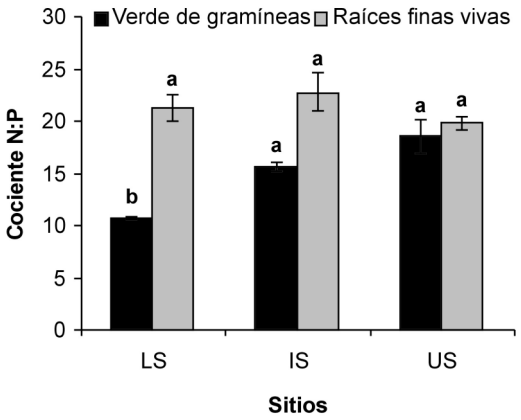

Figura 3. Cociente N:P en el compartimiento verde de gramíneas y en las raíces finas vivas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios (Test de Tukey, $P < 0.05$).

Figure 3. N:P ratio in green leaves of grasses and fine live roots. Different letters indicate significant differences among sites (Tukey test, $P < 0.05$).

desbalances. Ambos nutrientes en LS y el Ca en US arrojaron un balance positivo pues la vía atmosférica aportó más que el faltante del retorno, retenido por la vegetación (Tabla 4).

Índices de eficiencia

La eficiencia de redistribución instantánea, en orden decreciente fue K > P> N pero no varió significativamente entre sitios (Tabla 5). La eficiencia de redistribución del N y P, comparada con los valores indicados como umbrales para leñosas (N = 0.7% y P = 0.05%, Killingbeck 1996) fue elevada en los tres sitios de pastizal (Tabla 5). En los tres sitios la eficiencia de redistribución anual en orden decreciente fue K > P >N. Entre sitios, dicha eficiencia siguió una tendencia decreciente con la mayor elevación. Las tendencias mostradas por el índice de eficiencia en el uso de los nutrientes permitió ordenar los sitios: N: LS ~ IS > US; P: IS > US > LS; K: US > LS > IS; Ca: US > IS > LS; Mg: US ~ IS > LS (Tabla 5). La tasa de circulación relativa de nutrientes fue inferior a 1 en los tres sitios (Tabla 5). En LS y US se obtuvo una tendencia creciente similar de la tasa de circulación relativa de nutrientes: K < P < N ~ Mg < Ca. Entre sitios, en IS el índice presentó una tendencia a disminuir (mayor conservación). Entre LS y US, los valores de la tasa de circulación relativa del N, Ca y Mg fueron similares, pero el P y K tendió a circular más lento en LS que en US.

DISCUSIÓN

Concentración de nutrientes

En los picos de las mineralomasas, durante los períodos favorables del año, se observó una dilución de los nutrientes en la biomasa, característica propia de plantas adaptadas a ambientes fértiles (Chapin, 1980). Sin embargo, las mayores concentraciones de N, P, K, Ca y Mg en la biomasa aérea de dicotiledóneas y de P, K y Mg en las gramíneas en el sitio inferior (LS), indicarían una tendencia a la mayor disponibilidad general de nutrientes en el suelo a menor elevación.

La limitación del crecimiento vegetal puede deberse a la escasez de un nutriente, pero también depende de la disponibilidad relativa entre nutrientes. El cociente foliar N:P vincula los principales nutrientes que suelen ser limitantes. Las plantas terrestres tienen un valor constante de N:P = 8 a 10 cuando el suministro de nutrientes ocurre en un cociente similar al de sus tejidos (Ingestad & Ågren 1988). Koerselman & Meuleman (1996) y Verhoeven et al. (1996) establecen un rango N:P =14-16 para la vegetación herbácea de sitios húmedos como indicador de co-limitación de N y P. Lambers et al. (1998) destacan para las plantas terrestres el valor N:P = 10, y alejamientos de ese valor reflejarían un desbalance nutricional ocasionado por la absorción reducida del nutriente limitante. Si N:P >10 el P puede estar limitando; si N:P <10, indicaría déficit de N. En los pastizales de Ventana habría una deficiencia relativa de P en los sitios más elevados como consecuencia de la menor concentración de P y una similar concentración de N a la del sitio inferior. En cambio, en el sitio inferior habría un balance de ambos nutrientes. De acuerdo con Aerts & Chapin (2000), este cociente presenta limitaciones, ya que no hay valores de concentración para los que, por más que haya un cociente balanceado, se exprese deficiencia de N o P; además, las especies individualmente pueden presentar cocientes diferentes

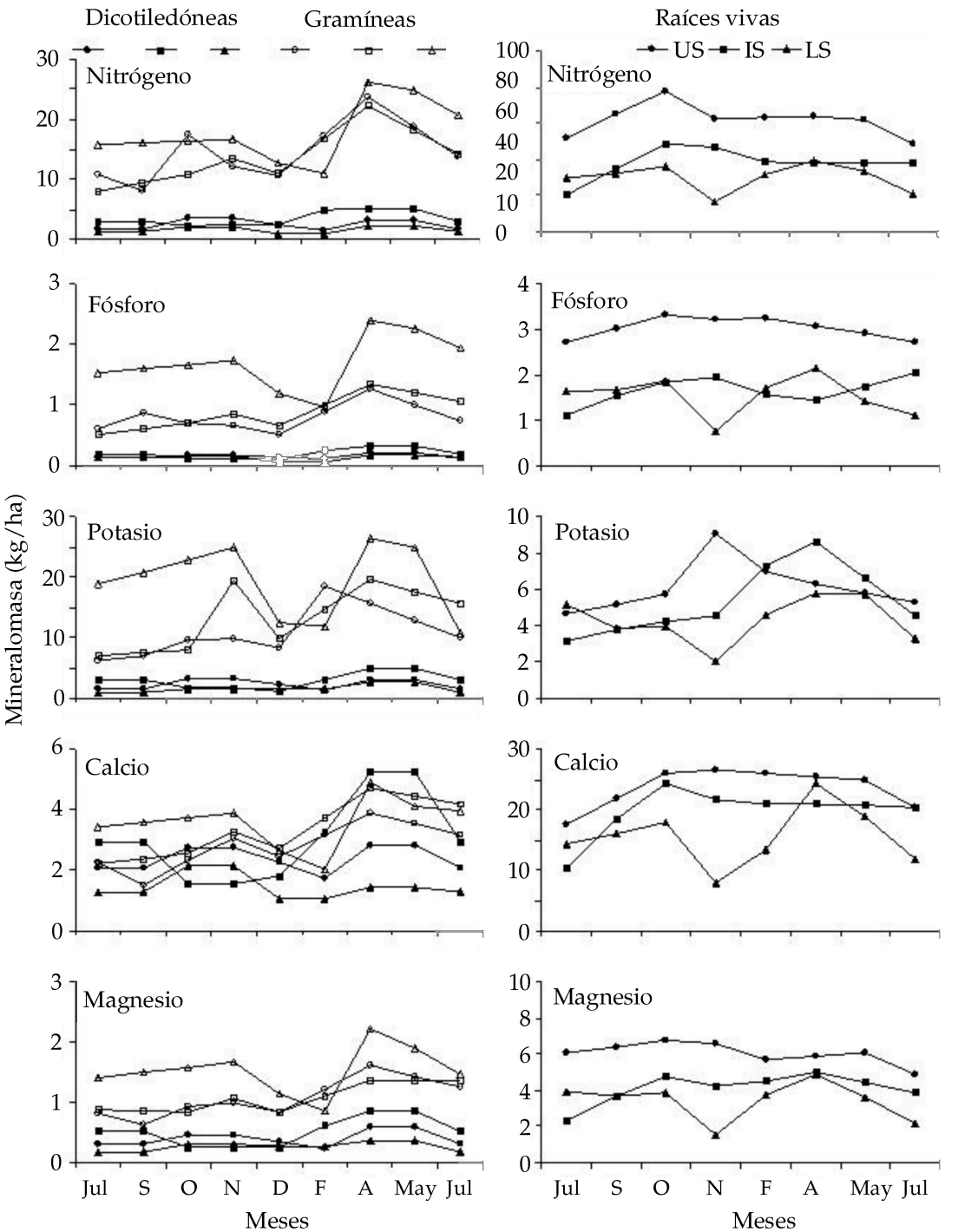

Figura 4. Contenido mineral (mineralomasa) de dicotiledóneas y gramíneas, y de las raíces vivas a lo largo de un año de estudio en los sitios de pastizal inferior (LS, 550 m sm), intermedio (IS, 850 m sm) y superior (US, 1025 m sm).

Figure 4. Mineral content (mineralmass) in aboveground biomass of dicotyledonous herbs and grasses, and in live roots of grasslands at lower (LS, 550 m asl), intermediate (IS, 850 m asl) and upper (US, 1025 m asl) site along one studied year.

Tabla 5. (1) Índices de eficiencia a nivel foliar en gramíneas: (a) Eficiencia de redistribución instantánea (ERI, en %); (b) Proficiencia de redistribución (PR, en %). (2) Índices de eficiencia a nivel comunitario: (c) Eficiencia de redistribución anual (ERA, en %); (d) Eficiencia en el uso de los nutrientes (EUN, en g materia seca/ g nutriente); y (e) Tasa de circulación relativa de nutrientes (TCR). LS = sitio inferior; IS = sitio intermedio; US = sitio superior. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios (prueba de Tukey, $P < 0.05$).

Table 5. (1) Leaf level resorption indexes in grasses: a) Instantaneous resorption efficiency (ERI, in %); b)Resorption proficiency (PR, in %). (2) Community level efficiency index: c) Annual resorption efficiency (ERA, in %); d) Nutrient use efficiency (EUN, in g dry weight/g nutrient); and e) Relative turnover rate (TCR). LS = lower site; IS = intermediate site; US = upper site. Different letters indicate significant differences among sites (Tukey test, $P < 0.05$).

	ERI			PR			ERA			EUN			TCR		
	LS	IS	US	LS	IS	US	LS	IS	US	LS	IS	US	LS	IS	US
N	48a	43a	42a	0.70a	0.63a	0.70a	31	20	14	135	136	126	0.82	0.49	0.85
P	67a	68a	57a	0.04a	0.02b	0.03b	47	35	27	2314	3035	2695	0.64	0.37	0.79
K	80a	70a	70a	0.30a	0.31a	0.27a	70	52	59	451	369	506	0.35	0.49	0.7
Ca	0	0	0				0	0	0	273	291	342	0.97	0.44	0.88
Mg	0	0	0				0	0	0	970	1219	1232	0.86	0.42	0.84

al de la comunidad o bien otro nutriente que no sea el N o P puede ser limitante para el crecimiento.

La asignación de C y N hacia las raíces ha sido vinculada principalmente con baja disponibilidad de N (van der Werf & Nagel 1996), aunque también se señalan mayores cocientes raíz:tallo en plantas herbáceas que crecen en condiciones de bajo suministro de fosfato (Chapin et al. 1982). En estos pastizales, las diferencias entre sitios observadas en la biomasa subterránea, proporción de las raíces finas y el porcentaje de micorrización que fue vinculado a la capacidad de retención de agua del suelo y a la temperatura, reflejaron una clara tendencia adaptativa a mejorar la absorción de agua y nutrientes con el aumento de la elevación (Pérez & Frangi 2000). Todas estas características convergen en un aumento de la superficie de absorción por unidad de biomasa aérea. En el US, la escasez relativa de P y de los nutrientes del complejo de intercambio no se reflejó en una disminución de la productividad total, pero se vinculó con un cambio en la proporción de la biomasa aérea y subterránea producida.

La producción de tejidos subterráneos, principalmente raíces finas, permite aumentar las posibilidades de exploración de micrositios de mayor fertilidad (Black et al. 1994) a la vez que los requerimientos de nutrientes por unidad de biomasa son menores que para la producción de tejidos aéreos. Lambers & Poorter (1992) plantean que una disminución en la asignación de biomasa hacia las hojas, en favor de las raíces, no implica necesariamente una disminución comparable en la tasa de crecimiento, ya que la mayor asignación a las raíces resultaría en un mejor acceso al agua y nutrientes que compensaría la reducción del área fotosintéticamente activa y el aumento del costo respiratorio.

Existe consenso en señalar que en ambientes pobres en nutrientes la conservación de estos en las plantas está dada principalmente a través de la producción de órganos más longevos y con bajas concentraciones de los mismos, más que por el aumento en la eficiencia de redistribución (Aerts & van der Peijl 1993; Aerts 1995; Aerts & Chapin 2000). La evidencia disponible indica que las plantas adaptadas a condiciones de menor disponibilidad de nutrientes poseen tasas más bajas de renovación de la biomasa (Chapin 1980; Berendse et al. 1987; Aerts & Berendse 1989; Schläpfer & Ryser 1996). En Sierra de la Ventana, la tasa de renovación de la biomasa aérea fue menor en el US (2.9) con respecto al LS (3.2), pero la reducción fue aún mayor en la tasa de renova-

ción de la biomasa subterránea (1.6 en el LS y 0.9 en el US) (Pérez & Frangi 2000). Tanto la biomasa subterránea, que tiene menores concentraciones de nutrientes que la aérea, como la proporción de las raíces con respecto a la biomasa total, aumentaron con la elevación. Esto indicaría que la reducción en la pérdida de nutrientes en el US se llevó a cabo a través de la producción de tejidos que requieren menores concentraciones de nutrientes y se renuevan más lentamente (raíces).

La eficiencia de redistribución foliar fue similar entre sitios, pero el P fue reabsorbido en mayor medida que el N, tal como ocurre en otras gramíneas (Aerts 1996). Datos sobre otros nutrientes, además del P y N, son escasos. La eficiencia de redistribución del K en este estudio (71-80%) presentó valores similares a los estimados a partir de las concentraciones recopiladas por Mazzarino et al. (1998) para pastos de la estepa patagónica (73- 82%).

Aunque no se ha encontrado un patrón claro entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la eficiencia de redistribución foliar (Aerts 1996; Aerts & Chapin 2000), en los sitios de estudio, la redistribución y la eficiencia de redistribución a nivel comunitario disminuyeron con el aumento de la elevación y la posible menor disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Es posible que las plantas respondan a presiones de selección que controlan los niveles mínimos a los que pueden reducirse las concentraciones de nutrientes en las hojas senescentes, más que la proporción que tal reducción significa con respecto a la hoja viva (Killingbeck 1996; Aerts & Chapin 2000). La habilidad de retranslocación potencial (*potencial resorption proficiency*) ha sido definida por Killingbeck (1996) como el máximo nivel al cual puede ser reducida la concentración de N y P en la hoja senescente de una especie dada. Killingbeck (1996) estableció en leñosas valores límites de concentración (< 0.7 %N y <0.05% P), que implican retranslocación completa, en tanto que para el K no se ha establecido un valor de referencia. No hay, hasta donde es de nuestro conocimiento, valores de referencia para gramíneas, aunque hay autores que han empleado los valores límites de leñosas para evaluar la eficiencia de redistribución de gramíneas (Distel et al. 2003). Con similar criterio se considera que la eficiencia de redistribución de N en los sitios de pastizal de Ventana fue elevada, ubicándose en el límite entre la redistribución completa e incompleta, la de P fue completa y la de K fue ca. 0.3%. En las cercanías de Bahía Blanca, la eficiencia de redistribución fue alta para el N en pasturas de *Eragrostis curvula* (0.21-0.76%, Brevedan et al. 1996). Distel et al. (2003), en pastizales de la provincia de la Pampa, estimaron también una elevada eficiencia de redistribución de N y P; en sitios con baja disponibilidad de P, dicho índice (0.025%) resultó similar a la de los pastizales serranos. Mazzarino et al. (1998) han reportado concentraciones en hojas senescentes de gramíneas de pastizales áridos de la Patagonia entre 0.2-0.5% N; 0.05-0.09% P y 0.3-0.6 % K, más conservativos con respecto al N que los pastizales serranos, los que a su vez mostraron una mayor habilidad en la recuperación de P. Otros estudios también indicaron una alta eficiencia de redistribución del N en gramíneas de la Patagonia pero no de P (Carrera et al. 2000 y Carrera et al. 2003; Bertiller et al. 2005). Las concentraciones en el seco en pie en pastizales húmedos, no pastoreados, de la depresión del Salado (Chaneton et al. 1996) indicarían una menor eficiencia de redistribución que los pastizales serranos; ésta resultó baja para el N (0.9-1.0 %N) y P (0.06-0.10%P). Teniendo en cuenta la concentración de N y P en las hojas, la eficiencia de redistribución de pastos y arbustos, Bertiller et al. (2005) sugieren que los ecosistemas patagónicos, bajo clima árido con suelos poco evolucionados y bajo contenido de MO, tendrían una mayor limitación nutricional por N. Teniendo en cuenta los mismos índices, los pastizales serranos, bajo un clima más húmedo y con suelos mejor provistos de MO, podrían no tener limitación nutritiva o estar más limitados por P, en especial si los suelos son someros y sus texturas son más gruesas.

Ciclo de nutrientes

Pérez & Frangi (2000) señalaron que la biomasa y necromasa de estos pastizales, en especial la aérea y en los sitios intermedio y superior, muestran acumulación neta durante

el periodo de estudio, lo que consideran parte de la respuesta de post-quema a incendios ocurridos 2 años antes del inicio del muestreo. Estos cambios en la biomasa influyen en los ciclos de nutrientes y explican las tendencias observadas en la retención de nutrientes en cada pastizal.

El ingreso de nutrientes al suelo proviene de distintas fuentes. La mortalidad de las raíces y la caída al mantillo constituyen las vías principales. La importancia de la vía subterránea en el ingreso de materia orgánica al suelo de pastizales ya fue señalado por Clark (1977) y Oades (1988), y con ella se destaca el retorno de los nutrientes asociados a las raíces. El ingreso de P, K, Ca y Mg mediante la deposición atmosférica en los pastizales estudiados (Dascanio & Bianchi, *datos no publ.*), sería de una magnitud similar o mayor a la liberación de nutrientes del mantillo. El ingreso del P por vía atmosférica estaría en el rango señalado por Jones & Woodmansee (1979) para los ingresos de P a través de la lluvia (0.04 y 0.5 kg ha^{-1} $año^{-1}$) en pastizales anuales del valle central de California y coincidiría con el ingreso atmosférico en pastizales de la depresión del Salado (0.4 kg P ha^{-1} $año^{-1}$) reportado por Chaneton et al. (1996). El ingreso atmosférico de N en Sierra de la Ventana es menor al mencionado en la bibliografía: 3 a 10 kg N ha^{-1} $año^{-1}$ (Jones & Woodmansee 1979); 7.2 kg N ha^{-1} $año^{-1}$ (Brevedan et al 1996); 7.5 kgN ha^{-1} $año^{-1}$ (Chaneton et al. 1996). La fijación microbiana puede significar un importante ingreso de N atmosférico no considerado que aumentaría su disponibilidad en el suelo. No hay estimaciones locales, pero en pastizales de California, el ingreso de N por esta vía varió entre 5 y 50 kg N ha^{-1} $año^{-1}$ y fue superior a los ingresos por deposición atmosférica (Jones & Woodmansee 1979). Por otra parte, si la absorción de N por las plantas se considera indicador de su disponibilidad en el suelo, ésta fue del 1.1 al 1.5 % del N total del suelo en Ventana; el valor porcentual más bajo resultó similar al N inorgánico medido en la Depresión del Salado (Chaneton et al. 1996).

En los sitios ubicados a mayor elevación la tendencia a una mayor eficiencia en el uso del P, K, Ca y Mg se relacionaría con el aumento en la proporción de raíces producidas y tasas de renovación más lentas. La eficiencia en el uso del N sin embargo en US es comparativamente menor que en los otros sitios, debido probablemente a la menor contribución de la redistribución de N a los requerimientos. La importancia de la redistribución a nivel de la comunidad también queda expresada en la tasa de circulación o de renovación relativa (Gray 1983). Dicha tasa es indicadora de la eficiencia en la conservación intrabiótica de nutrientes en cada sitio; a más bajo su valor, mayor es la conservación de nutrientes en el sistema. Este cociente de circulación inferior a 1, indicó que los nutrientes circulan más lento que la biomasa. El IS sería el más conservativo de los sitios, aunque este resultado podría ser transitorio, ya que en este sitio se evidenció una gran acumulación de biomasa, posiblemente como parte del proceso de recuperación post-incendio. Teniendo en cuenta los LS y US, el P tendió a ser más conservado en el LS, circulando relativamente más lento que a mayor altitud; si bien la tasa de recambio de la biomasa total es ca. 50% más alta en el sitio inferior (2.0) respecto del superior (1.1), la tasa de circulación relativa de nutrientes de Gray muestra que existe una estrategia conservadora basada en una mayor redistribución. Esto mismo ocurre con el K donde la circulación relativa es mucho más conservadora que en el caso del P. Esto sugiere que aún en sitios donde el P no parece el nutriente limitante principal, pero donde la valoración agronómica lo da como un recurso moderadamente provisto, la vegetación manifiesta mecanismos para su conservación.

CONCLUSIÓN

El logro de una PPN similar, en ambientes diferentes, estaría dado por dos tipos de cambios: 1) aquellos en la fracción de C asignada por el pastizal a la productividad y biomasa aérea y subterránea, y 2) las respuestas de la vegetación en cuanto a la concentración, mineralomasa aérea, subterránea y total, requerimientos y vías de suministro de los mismos, y tasas de renovación de minerales, que se traducen en diferencias en la eficiencia en el uso de nutrientes. Eso implica una respuesta combinada de cambios en dos componentes estratégicos en la adquisición y uso de nutrientes. Los cambios no son similares para cada nutriente

sino específicos para cada uno, y evidenciarían su disponibilidad en el suelo en relación a la demanda de la vegetación, lo que destacaría los limitantes, en éste caso el P. Comparando sitios con condiciones más favorables y más desfavorables resulta que: 1) las condiciones más favorables permitieron una mayor PPAN, menor biomasa total, mayor tasa de recambio de biomasa, y mayores requerimientos de nutrientes satisfechos a través de una mayor independencia del exterior en su provisión. 2) En condiciones menos favorables, la PPN similar se sostuvo a través de una biomasa total mayor, una similar biomasa aérea y mayor biomasa de raíces con menor tasa de recambio (más longevas) cuya producción es de menor costo en nutrientes y satisfacen los generalmente menores requerimientos, mediante una mayor fracción absorbida; la mayor eficiencia en el uso de nutrientes se debió a tiempos de recambio más largos y una mayor inversión (biomasa y producción) en raíces.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. F. Arturi por su asesoramiento estadístico y a L. Dascanio y G. Bianchi por los datos de ingreso atmosférico de nutrientes. Este trabajo fue realizado en el marco del convenio de cooperación vigente entre la Universidad Nacional de La Plata, Argentina, y el Instituto Internacional de Dasonomía Tropical (IITF), USDA Forest Service, Puerto Rico. Se agradece a los dos árbitros anónimos cuyos comentarios ayudaron mucho a mejorar este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

AERTS, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends Ecol. Evol.*, **10**:402-407.

AERTS, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *J. Ecol.*, **84**:597-608.

AERTS, R & F BERENDSE. 1989. Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *J. Ecol.*, **77**:343-356.

AERTS, R & FS CHAPIN III. 2000. The mineral nutrition of wild plant revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.*, **30**:1-67.

AERTS, R & MJ VAN DER PEIJL. 1993. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos,* **66**: 144-147.

BARRERA, MD & JL FRANGI. 1994. Estructura de la biomasa de pastizales en Sierra de la Ventana (Buenos Aires, Argentina). *Revista del Museo de La Plata (NS),* **14**:243-262.

BERENDSE, F; H OUDHOF & J BOL. 1987. A comparative study on nutrient cycling in wet heathland ecosystems. I. Litter production and nutrient losses from the plant. *Oecol.,* **74**:174-184.

BERTILLER, MB; CL SAIN; AL CARRERA & DN VARGAS. 2005. Patterns of nitrogen and phosphorus conservation in dominant perennial grasses and shrubs across an aridity gradient in Patagonia, Argentina. *J. Arid Environ.,* **62**:209-223.

BLACK, RA; J RICHARDS & JH MANWARING. 1994. Nutrient uptake from enriched soil microsites by three Great Basin perennials. *Ecol.,* **75**:110-122.

BREVEDAN, RE; CA BUSSO; T MONTANI & OA FERNÁNDEZ. 1996. Production and nitrogen cycling in an ecosystem of *Eragrostis curvula* in semiarid Argentina. II. Nitrogen content and transfers. Acta Oecol., **17**:211-223.

BURGOS, JJ & A VIDAL. 1951. Los climas de la República Argentina, según la nueva clasificación de C.W.Thornthwaite. *Meteoros,* **1**:3-32.

CABRERA, AL. 1963-1970. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. Argentina.

CARRERA, AL; MB BERTILLER; CL SAIN & MJ MAZZARINO. 2003. Relationship between plant nitrogen conservation strategies and the dynamics of soil nitrogen in the arid Patagonian Monte, Argentina. *Plant Soil,* **255**:595-604.

CARRERA, AL; CL SAIN & MB BERTILLER. 2000. Patterns of nitrogen conservation in shrubs and grasses in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Soil,* **224**:185-193.

CHANETON, EJ; JH LEMCOFF & RS LAVADO. 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *J. Appl. Ecol.*, **33**:291-302.

CHAPIN, FS III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **11**:233-260.

CHAPIN, FS III; J FOLLETT & KF O'CONNOR. 1982. Growth, phosphate absorption, and phosphorus chemical fractions in two *Chionochloa* species. *J. Ecol.*, **70**:305-321.

CHAPMAN, HD & PF PRATT. 1979. *Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas*. Ed. Trillas. México.

CLARK, FE. 1977. Internal cycling of 15N in shortgrass prairie. *Ecology*, **58**:1322-1333.

CLARK, FE & RG WOODMANSEE. 1992. Nutrient

cycling. Pp. 137-146 in: RT Coupland (ed.). *Natural grasslands: Introduction and western hemisphere. Ecosystems of the world 8A*. Elsevier, NY., USA.

COLE, DW & M RAPP. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. Pp. 341-401 in: CE Reichle (ed.). *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge,UK.

DISTEL, RA & OA FERNÁNDEZ. 1986. Productivity of *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack in semiarid Argentina. *J. Arid Env.*, **11**:93-96.

DISTEL, RA; AS MORETTO & NG DIDONÉ. 2003. Nutrient resorption from senescing leaves in two *Stipa* species native to central Argentina. *Austral Ecology,* **28**:210-215.

FRANGI, JL & O BOTTINO. 1995. Las comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad Agronomía, La Plata,* **71**:93-133.

FRANGI, JL; MG RONCO; NE SÁNCHEZ; G ROVETTA & R VICARI. 1980a. Efecto del fuego sobre la composición y dinámica de la biomasa de un pastizal de Sierra de la Ventana (Buenos Aires, Argentina). *Darwiniana,* **22**:565-585.

FRANGI, JL; NE SÁNCHEZ; MG RONCO; G ROVETTA & R VICARI. 1980b. Dinámica de la biomasa y productividad primaria aérea neta de un pastizal de "flechillas" de Sierra de la Ventana (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica,* **19**:203-228.

GRAY, JT. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. *J. Ecol.,* **71**:21-41.

GRUBB, PJ. 1989. Minerals nutrients: a plant ecologist' view. Pp. 416-439 in: J Proctor (ed.). *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK.

HURLBERT, SH. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.*, **54**:187-211.

INGESTAD, T & GI ÅGREN. 1988. Nutrient uptake and allocation at steady state nutrition. *Physiol. Plant.*, **72**:450-459.

JONES, MB & RG WOODMANSEE. 1979. Biogeochemical cycling in annual grassland ecosystems. *Bot. Rev.*, **45**:111-114.

KILLINGBECK, K.1996. Nutrients in senesced leaves: Key to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology,* **77**:1716-1727.

KOERSELMAN, W & AFM MEULEMAN. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J. Appl. Ecol.,* **33**: 1441-1450.

KRISTENSEN, MJ & JL FRANGI. 1995. Mesoclimas de pastizales de la Sierra de la Ventana. *Ecol. Austral,* **5**:55-64.

LAMBERS, H; FS CHAPIN III & TL PONS. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, NY.

LAMBERS, H & H POORTERS. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.*, **22**:187-261.

LUH HUANG, CY & EE SCHULTE. 1985. Digestion of plant tissue for analysis by ICP Emission Spectroscopy. *Commun. in Soil Sci. Plant Anal.*, **16**:943-958.

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

MONTANI, T; SE DELMASTRO & OA FERNÁNDEZ. 1989. Biomasa radical y la dinámica de su crecimiento en *Eragrostis curvula* (Schrad.) Ness. *Stvdia (Ecologica),* **6**:79-96.

OADES, JM. 1988. The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry,* **5**:35-70.

PÉREZ, CA. 1996. *Productividad en pastizales serranos a lo largo del gradiente altitudinal*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

PÉREZ, CA & JL FRANGI. 2000. Grassland biomass dynamics along an altitudinal gradient in the Argentine Pampas. *J. Range Manage.*, **53**:518-528.

SALA, OE; VA DEREGIBUS; T SCHLICHTER & H ALIPPE. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *J. Range Manage.*, **34**:48-51.

SCHLÄPFER, B & P RYSER. 1996. Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Oikos,* **75**:398-406.

SEMMARTIN, M; MR AGUIAR; RA DISTEL; AS MORETTO & CM GHERSA. 2004. Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos,* **107**:148-160.

SOKAL, RR & FJ ROHLF. 1979. *Biometría*. Ed. Blume. Madrid. España.

SORIANO, A. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407 in: RT Coupland (ed.). *Natural grasslands: Introduction and western hemisphere. Ecosystems of the world 8A.* Elsevier. NY., USA.

VAN DER WERF, A & OW NAGEL. 1996. Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose: opinion. *Plant Soil,* **185**:21-31.

VERHOEVEN, JTA; W KOERSELMAN & AFM MEULEMAN. 1996. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Tree,* **11**: 494-497.