

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DE LA PRODUCCIÓN DE MANTILLO EN PLANTACIONES
COMERCIALES DE *EUCALYPTUS DUNNII* Y *EUCALYPTUS GRANDIS***

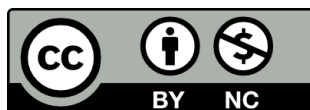
por

María Agustina MAZZILLI URCHIPÍA

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2026**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial**”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. Agr. (Dr.) Andrés Baietto

Tribunal:

Ing. Agr. (Dr.) Andrés Baietto

Ing. Agr. Isabel Pereira

Ing. Agr. (Dr.) Amabelia Del Pino

Fecha:

7 de octubre de 2026

Estudiante:

María Agustina Mazzilli Urchipía

AGRADECIMIENTOS

A quienes me acompañaron durante todo el proceso de este trabajo; a la Universidad de la República, a la Facultad de Agronomía y, en particular, a todo el equipo del Departamento Forestal. Mi especial reconocimiento a Isabel Pereira y al equipo de UPM, quienes hicieron posible la realización de este trabajo.

A mi tutor y referente Andrés Baietto, por su orientación, confianza y apoyo, incluso estando a la distancia.

Finalmente, a toda mi familia y amigos, quienes nunca dejaron de alentarme desde el comienzo de mi carrera y han sido, y siempre serán, mi impulso a seguir adelante cada día. En especial, mi madre.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN	3
AGRADECIMIENTOS	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	7
RESUMEN	8
ABSTRACT	9
1. INTRODUCCIÓN	10
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	12
2.1 Situación de la forestación en Uruguay	12
2.2 El mantillo como reciclaje de nutrientes e incorporación de C al suelo ..	13
2.3 Efectos del factor rodal sobre el mantillo	15
2.3.1. Factor edad.....	15
2.3.2. Factor especie.....	17
2.3.3. Estructura del rodal	18
2.3.4. Calidad del sitio.....	20
2.4 Efecto de los factores climáticos en la producción de mantillo	21
2.5 Estrategias de modelación de la producción de mantillo en función de factores climáticos y del rodal	23
3. MATERIALES Y MÉTODOS	25
3.1 Características del sitio experimental	25
3.2 Diseño de muestreo.....	25
3.3 Recolección de muestras y procesamiento en laboratorio	26
3.4 Análisis estadísticos	28
3.4.1. Producción de biomasa y aportes de C y N	28
3.4.2. Relaciones entre la producción de mantillo y las variables climáticas	29
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	31

4.1	Producción estacional de mantillo y aportes de carbono y nitrógeno.....	31
4.1.1.	Rodales de 3 años.....	31
4.1.2.	Rodales de 8 años.....	34
4.1.3.	Rodales de 13 años.....	38
4.2	Producción anual de mantillo y aporte de C y N.....	41
4.3	Relaciones con variables climáticas	48
5.	CONCLUSIONES	51
6.	BIBLIOGRAFÍA	52

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tablas

Tabla 1 Producción anual y composición porcentual de otras estructuras en rodales de 3 años	34
Tabla 2 Producción anual y composición porcentual de otras estructuras en rodales de 8 años	38
Tabla 3 Producción anual y composición porcentual de otras estructuras en rodales de 13 años	41
Tabla 4 Producción anual por fracción y aportes de carbono y nitrógeno	45
Tabla 5 Producción total anual de biomasa, carbono y nitrógeno	47
Tabla 6 Variables climáticas y correlaciones con la producción de mantillo	50

Figuras

Figura 1 Producción estacional de biomasa y aportes de C y N en rodales de 3 años ..	33
Figura 2 Producción estacional de biomasa y aportes de C y N en rodales de 8 años ..	37
Figura 3 Producción estacional de biomasa y aportes de C y N en rodales de 13 años	40
Figura 4 Producción anual de mantillo y aportes de C y N	43

RESUMEN

La producción de mantillo constituye una vía relevante de retorno de carbono (C) y nutrientes al suelo en las plantaciones forestales, y su dinámica puede variar según la especie, la edad del rodal y las condiciones climáticas. En Uruguay, la cuantificación de este flujo y de sus aportes de C y nitrógeno (N) ha sido escasamente estudiada. El objetivo de este trabajo fue cuantificar la producción de mantillo en plantaciones comerciales de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* destinadas a la producción de celulosa, evaluando las diferencias entre especies, la contribución de sus principales fracciones, así como los aportes de C y N y su asociación con variables climáticas. El estudio se realizó en rodales de 3, 8 y 13 años ubicados en Río Negro, Uruguay. Se instalaron nueve trampas cónicas por rodal cuyo material recolectado fue separado en hojas, ramas y otras estructuras, y se determinó su biomasa seca. Las concentraciones de C y N se determinaron en muestras compuestas mediante un analizador elemental. La producción estacional se analizó a través de modelos lineales mixtos y las asociaciones con las variables climáticas mediante análisis de correlación. La producción de mantillo presentó una marcada estacionalidad, con mayores valores en primavera y verano, y menores en otoño e invierno. A escala anual, no se detectaron diferencias significativas entre especies en los rodales de 3 años, con producciones de 4,60 y 4,16 Mg ha⁻¹ año⁻¹ para *E. grandis* y *E. dunnii*, respectivamente. En cambio, en los rodales 8 y 13 años *E. grandis* presentó una producción significativamente mayor, alcanzando 7,82 y 7,03 Mg ha⁻¹ año⁻¹, frente a 4,58 y 3,75 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en *E. dunnii*, respectivamente. Las hojas constituyeron la principal fracción del mantillo, aunque la participación de ramas y otras estructuras fue mayor en los rodales de 8 y 13 años. Los patrones de C siguieron el de la biomasa, mientras que el N mostró una respuesta diferente: a los 3 años *E. dunnii* presentó un mayor aporte anual de N que *E. grandis*, mientras que en los rodales de 8 y 13 años *E. grandis* presentó mayores aportes. La producción estacional se asoció positivamente con la temperatura, la radiación y la velocidad del viento, y negativamente con la humedad relativa, mientras que la precipitación acumulada presentó asociaciones débiles y variables, aunque estas relaciones se interpretaron como exploratorias. En conjunto, los resultados evidencian una marcada estacionalidad en la producción de mantillo y diferencias entre las especies evaluadas que variaron entre los rodales de distintas edades, además de cambios en la composición del material depositado y en los flujos de C y N.

Palabras clave: *Eucalyptus*, mantillo, carbono, nitrógeno

ABSTRACT

Litterfall represents an important pathway for the return of carbon (C) and nutrients to the soil in forest plantations, and its dynamics may vary according to species, stand age, and climatic conditions. In Uruguay, this flux and its contributions of C and nitrogen (N) have been scarcely studied. The objective of this study was to quantify litterfall production in commercial *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus dunnii* plantations managed for pulp production, evaluating differences between species, the contribution of the main litter fractions, as well as C and N inputs and their associations with climatic variables. The study was conducted in 3-, 8-, and 13-year-old stands located in Río Negro, Uruguay. Nine conical litter traps were installed in each stand, and the collected material was separated into leaves, branches, and other structures, and its dry biomass was determined. Carbon and N concentrations were determined in composite samples using an elemental analyzer. Seasonal litterfall production was analyzed using linear mixed-effects models, while associations with climatic variables were assessed through correlation analyses. Litterfall production showed marked seasonality, with higher values in spring and summer and lower values in autumn and winter. At the annual scale, no significant differences between species were detected in the 3-year-old stands, with production values of 4.60 and 4.16 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ for *E. grandis* and *E. dunnii*, respectively. In contrast, in the 8- and 13-year-old stands, *E. grandis* showed significantly higher litterfall production, reaching 7.82 and 7.03 Mg ha⁻¹ yr⁻¹, compared with 4.58 and 3.75 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ in *E. dunnii*, respectively. Leaves constituted the main litterfall fraction, although the contribution of branches and other structures was greater in the 8- and 13-year-old stands. Carbon patterns closely followed those of biomass, whereas N showed a different response: in 3-year-old stands, *E. dunnii* had a greater annual N input than *E. grandis*, whereas in the 8- and 13-year-old stands, *E. grandis* showed greater N inputs. Seasonal litterfall production was positively associated with temperature, radiation, and wind speed, and negatively associated with relative humidity, whereas cumulative precipitation showed weak and variable associations; these relationships were interpreted as exploratory. Overall, the results demonstrate marked seasonality in litterfall production and differences between the evaluated species that varied among stands of different ages, together with changes in litter composition and C and N fluxes.

Keywords: *Eucalyptus*, litterfall, carbon, nitrogen

1. INTRODUCCIÓN

La producción forestal en Uruguay se ha incrementado de manera significativa durante los últimos años, resultando en un aumento de la superficie ocupada por plantaciones de especies exóticas con diferentes destinos productivos (Dirección General Forestal [DGF], 2025). Estas plantaciones se encuentran generalmente en suelos de prioridad forestal, los cuales, según la Ley Forestal N° 15.939 se definen como suelos inadecuados para otra explotación o destino de carácter permanente y provechoso. También se clasifican los suelos de prioridad forestal en función de su aptitud forestal, mediante la resolución del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (Ley n° 15.939, 1987). Las características principales de estos suelos son su estructura, baja fertilidad natural, bajos índices CONEAT, texturas arenosas o franco-arenosas en muchos casos, acidez relativamente alta, baja capacidad de retención de nutrientes, pedregosidad en algunos grupos, gran profundidad, entre otras características (DGF, 2025).

La Ley Forestal N° 15.939, promulgada en el año 1987 (Ley n° 15.939, 1987), ha incentivado la instalación de plantaciones comerciales de especies de los géneros *Eucalyptus sp.* y *Pinus sp.*, siendo la superficie total forestada de 1.161.851 hectáreas efectivas en el año 2024 (DGF, 2025). Las especies mayormente utilizadas correspondientes al género *Eucalyptus* son *Eucalyptus dunnii* y *Eucalyptus grandis* (DGF, 2025). Este aumento de superficie forestada en Uruguay se basa en cambios en el uso y cobertura del suelo, ya que la mayoría de las plantaciones forestales fueron instaladas en sitios originalmente ocupados por pastizales (Vallejos et al., 2024). Dicho proceso ha provocado un desplazamiento del campo natural, lo que conlleva modificaciones en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Delgado et al., 2006). Además, el aumento del área forestada ha incrementado el interés en el ciclo de nutrientes debido a la baja fertilidad de los suelos forestales del país y la búsqueda de la silvicultura sostenible (González Torres, 2023).

El establecimiento de plantaciones con especies del género *Eucalyptus* genera una cobertura de mantillo forestal que se acumula en la superficie del suelo como un nuevo componente en el sistema suelo-planta-atmósfera. Esta capa de material está constituida por hojas, ramas finas, corteza y estructuras reproductivas, y da lugar a la formación del horizonte orgánico O (Baietto, Hernández, et al., 2021; Thompson & Troeh, 2021). Se podría definir entonces al mantillo como la capa de materia orgánica que se acumula en la superficie del suelo (Swift et al., 1979). Su formación es resultado del balance entre la

tasa de caída de hojarasca y su velocidad de descomposición (Baietto, Hernández, et al., 2021; Goma-Tchimbakala & Bernhard-Reversat, 2006). El mantillo cumple un rol fundamental en los sistemas forestales, particularmente en la dinámica de nutrientes y en el aporte de C al suelo durante el ciclo de rotación de las plantaciones, aspecto que ha sido ampliamente estudiado en diferentes regiones del mundo (Santos et al., 2023; Schlatter et al., 2006). Por otro lado, se ha observado que factores climáticos como la temperatura, humedad relativa, precipitaciones y déficit de presión de vapor inciden en la producción de mantillo forestal, resultando en un comportamiento marcadamente estacional de la producción de mantillo en diferentes especies del género *Eucalyptus* (Baietto, Hernández, et al., 2021; Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Pezzutti et al., 2023; Vargas et al., 2019).

A nivel local, la cuantificación de la producción de mantillo y su aporte de C y N en Uruguay ha sido escasamente estudiada, pero algunos estudios previos han analizado la producción de mantillo en relación con factores como la especie, las variables climáticas y las características del suelo (Baietto et al., 2024; Baietto, Hernández, et al., 2021; Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Hernández et al., 2016). No obstante, el efecto de la especie sobre la producción de mantillo en diferentes edades a lo largo de la rotación corta para producción de madera con fines celulósicos ha sido menos explorado. En este sentido, el presente trabajo resulta novedoso al evaluar la producción de mantillo en dos especies de *Eucalyptus* establecidas sobre condiciones climáticas y edáficas comparables en una cronosecuencia de edades.

El presente trabajo tiene como objetivo general cuantificar la producción de mantillo forestal en plantaciones comerciales de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* manejadas bajo sistemas silvícolas para producción de celulosa. Los objetivos específicos son: a) evaluar el efecto de la especie en la producción de mantillo; b) determinar el aporte realizado por las diferentes fracciones que componen el mantillo, así como su aporte de C y N; c) evidenciar asociaciones entre variables climáticas y la producción de mantillo.

Evaluar la producción de mantillo a escala estacional permite identificar las ventanas del año en las que ocurre el mayor retorno de biomasa, C y nutrientes al suelo, y comprender la respuesta del rodal a las variaciones climáticas. Este enfoque revela patrones fenológicos y funcionales que son enmascarados en estimaciones anuales, aporta bases para modelar el ciclado de C y N, y constituye información esencial para el manejo sostenible de plantaciones de *Eucalyptus* en Uruguay.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 Situación de la forestación en Uruguay

La expansión forestal en Uruguay ha llegado a alcanzar más de un millón de hectáreas plantadas en los últimos años, representando el 6,6% de la superficie terrestre del país en el año 2023 (Centro de Estudios de la Realidad Económica y Social [CERES], 2023). Las rotaciones forestales en Uruguay varían en función de la especie y el destino de producción, siendo más cortas en plantaciones de *Eucalyptus* destinadas a la producción de celulosa (7 - 12 años) y más extensas en plantaciones orientadas a aserrío o postes impregnados (>15 años), debido a los requerimientos de diámetro y calidad de madera exigidos por cada mercado (Morales Olmos & Pienika, 2022; Uruguay XXI, 2021).

Las plantaciones forestales de *Eucalyptus sp.*, especialmente las de rápido crecimiento y con una alta densidad de plantación, presentan una demanda elevada de factores de crecimiento, como agua y nutrientes, para sostener su productividad (Gonçalves et al., 2008). En este contexto, la dinámica de la hojarasca y el mantillo forestal adquieren un papel fundamental en el funcionamiento del ecosistema, ya que contribuyen al reciclaje de nutrientes y a la incorporación de C y materia orgánica al suelo, favoreciendo el mantenimiento de la fertilidad y la sostenibilidad de las plantaciones (Baietto, Hernández, et al., 2021; Hernández et al., 2016; Momolli et al., 2019b; Wang et al., 2013).

Se han reportado diferencias en la producción de mantillo en rodales de diferentes edades, mostrando menores valores en rodales más jóvenes, y mayores registros en rodales más maduros (Liu et al., 2019). Por otro lado, también se han evidenciado cambios en la composición del mantillo, ya que, a medida que aumenta la edad del rodal, también aumenta la proporción de fracciones como ramas, corteza y estructuras reproductivas (Nouvellon et al., 2012; O'Connell & Menagé, 1982). En plantaciones de *Eucalyptus*, la contribución relativa de hojas, ramas, corteza y estructuras reproductivas también puede diferir entre especies y modificarse a medida que aumenta la edad del rodal, afectando tanto la cantidad como la calidad del material depositado sobre el suelo (Bernhard-Reversat et al., 2001; Demessie et al., 2012). Estas variaciones influyen directamente en los procesos de descomposición, reciclaje de nutrientes y dinámica del C en estos sistemas (Melillo et al., 1982).

Baietto et al. (2024), en plantaciones de *Eucalyptus grandis* y *Pinus taeda* en Uruguay, observaron que el retorno de nutrientes estuvo estrechamente asociado a la deposición de mantillo. Asimismo, otros estudios evidenciaron que el mantillo forestal representa una vía relevante de incorporación de C al sistema suelo-planta, particularmente en los primeros centímetros del suelo, luego del reemplazo del campo natural por plantaciones comerciales (Baietto, Hernández, et al., 2021).

2.2 El mantillo como reciclaje de nutrientes e incorporación de C al suelo

Las actividades humanas han provocado un aumento en la emisión de gases de efecto invernadero (GEI) como el dióxido de carbono (CO₂), entre otros. Frente a esta problemática, se han estudiado diferentes vías para la reducción de estos gases, siendo la vegetación una forma de captura a través de la fotosíntesis, pudiendo incorporar el C a su estructura y mantenerlo almacenado por largos períodos, tanto en su estructura como incorporándolo al suelo. Una parte del C fijado por la biomasa aérea de los árboles retorna al suelo mediante la caída de hojas, ramas, corteza y estructuras reproductivas, constituyendo una vía relevante de transferencia de materia orgánica desde el dosel hacia el sistema mantillo-suelo (Pan et al., 2011). La hojarasca que compone el mantillo forma un estrato que cubre el suelo y le brinda protección ante cambios de temperatura, humedad, y además retorna elementos nutritivos en cantidades significativas (Schlatter et al., 2006). La descomposición y mineralización de las sustancias orgánicas que componen este mantillo, liberan elementos nutritivos a la solución del suelo, abasteciendo a los propios árboles (Baietto Álvarez, 2020; Schlatter et al., 2006).

Es por estos motivos que, la cuantificación de la tasa de caída del mantillo permite estimar la magnitud de los flujos de C y nutrientes que retornan anualmente al suelo. El C contenido en el mantillo representa una fracción significativa del C fijado por la vegetación y del reciclaje interno de nutrientes dentro del ecosistema forestal (Pan et al., 2011). Estudios previos en otras regiones han demostrado que el mantillo puede transferir cantidades sustanciales de C y macronutrientes al suelo cada año, evidenciando su papel central en el funcionamiento biogeoquímico de los bosques, ya que los compuestos orgánicos constituyen una fuente de energía y sustrato para los organismos descomponedores. Luego de su transformación, una fracción puede contribuir a la formación y renovación de la materia orgánica del suelo (Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Kallenbach et al., 2016; Neumann et al., 2018).

El rol del mantillo como un sumidero de C es esencial para mitigar el cambio climático y mejorar la fertilidad del suelo. Según Baietto, Hernández, et al. (2021), la incorporación de C al suelo a través del mantillo constituye una vía importante de aporte de compuestos orgánicos que, durante los procesos de descomposición y humificación, pueden experimentar transformaciones, complejización y estabilización, contribuyendo al carbono orgánico del suelo. Este proceso puede contribuir a mejorar las propiedades del suelo como su estructura y su capacidad de retener agua y nutrientes. La capacidad del mantillo para liberar nutrientes de manera gradual también asegura que el suelo permanezca fértil y productivo a largo plazo, beneficiando tanto a la vegetación como a los microorganismos del suelo (Kallenbach et al., 2016). Al tener el mantillo un contenido importante de C y N realiza un aporte a largo plazo al carbono orgánico del suelo (SOC) a través de la descomposición del mismo por acción de los microorganismos (Hernández et al., 2016; Teramage et al., 2024). Gran parte del C capturado por el mantillo vuelve a la atmósfera como CO₂ durante la descomposición y el resto queda incorporado al suelo (Neumann et al., 2018).

Por otro lado, como mencionan Vitousek et al. (1994), la caída de hojarasca es un proceso importante en cuanto a la transferencia de nutrientes desde la parte aérea de los árboles hacia el suelo. Aunque este aporte nutricional por parte de la hojarasca resulta relevante para el manejo de las plantaciones de *Eucalyptus spp.*, su estudio ha sido poco explorada en nuestro país.

La deposición de nutrientes como el N a través del mantillo mejora directamente los atributos químicos del suelo, enriqueciéndolo y haciéndolo más productivo (Momolli et al., 2019b). La presencia de mantillo, por lo tanto, no solo mejora la calidad del suelo, sino que también contribuye a la sostenibilidad a largo plazo de los sistemas forestales. Gonçalves et al. (2013) también sugieren que a medida que la plantación envejece, la eficiencia de retranslocación de nutrientes móviles como el nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K), puede variar, lo que a su vez impacta en el contenido de nutrientes del mantillo. Laclau et al. (2005) señalan que las plantaciones de *Eucalyptus* experimentan un rápido crecimiento inicial, lo que lleva a una rápida acumulación de biomasa, y a su vez, un desarrollo temprano del dosel. Esta competencia por factores como la luz y el agua (así como de nutrientes), se intensifica luego del cierre del dosel, lo que puede influir en el desprendimiento de hojas y auto-poda de los árboles, influyendo así en la producción de mantillo (Gonçalves et al., 2013). En estudios anteriores, como el de Schlatter et al. (2006) en la especie *Eucalyptus nitens*, se ha observado que la mayor caída de hojarasca

ocurre alrededor del cierre de copas, generando un retorno significativo de nutrientes al suelo.

Desde el punto de vista de la calidad del material depositado, el contenido de C y N del mantillo resulta especialmente relevante, ya que estos elementos se vinculan con la acumulación de materia orgánica, la dinámica de descomposición y la disponibilidad potencial de nutrientes. En plantaciones de *Eucalyptus grandis* x *urophylla* de diferentes edades, Xu et al. (2023) observaron que la concentración de N total en hojas y mantillo aumentó con la edad del rodal, mientras que las relaciones C:N del material vegetal disminuyeron progresivamente. Estos resultados sugieren que la edad de la plantación puede modificar la calidad química del mantillo y, en consecuencia, influir sobre los procesos de descomposición, mineralización y retorno de nutrientes al suelo.

Diferentes autores abordaron el análisis del mantillo mediante su fraccionamiento en componentes estructurales (hojas, ramas finas, ramas gruesas y miscelánea), procedimiento que permitió cuantificar de forma independiente la producción y el aporte nutricional asociado a cada fracción (Baietto et al., 2024; Momolli et al., 2019b; Zhang et al., 2020). La fracción hojas suele representar la mayor proporción del mantillo total y concentra una parte significativa del retorno anual de nutrientes al suelo, evidenciando la importancia de este proceso en sistemas forestales manejados para producción (Baietto et al., 2024; Momolli et al., 2019b).

2.3 Efectos del factor rodal sobre el mantillo

La producción de mantillo forestal no es un proceso constante, sino que varía en función de diferentes factores como la estructura del rodal. Características como la edad de plantación, la especie, el área basal, el marco de plantación y la calidad del sitio, entre otras, influyen directa e indirectamente sobre la cantidad y composición de la biomasa que retorna al suelo.

2.3.1. Factor edad

La edad del rodal constituye uno de los factores más relevantes en la determinación de la producción y composición del mantillo forestal (Liu et al., 2019). A lo largo del ciclo de crecimiento de una plantación, los cambios en la arquitectura de la copa, la biomasa aérea y la dinámica fisiológica de los árboles generan variaciones en la tasa de caída de hojarasca. Diversos estudios en plantaciones del género *Eucalyptus* han señalado que la producción total de mantillo tiende a incrementarse con la edad del rodal, asociada al incremento de la biomasa aérea y a cambios en la dinámica de la renovación

foliar (Pérez et al., 2013; Vargas et al., 2019). En plantaciones de *Eucalyptus grandis*, Pérez et al. (2013) observaron que la masa total del mantillo y su contenido mineral

aumentaron progresivamente con la edad de la plantación, alcanzando valores máximos en rodales adultos. A su vez, también se ha documentado que, en las primeras etapas del ciclo de rotación, la fracción hojas predomina en el mantillo cuantificado (Bernhard-Reversat et al., 2001).

Algunos estudios han reportado que la producción anual de mantillo alcanza valores máximos durante el cierre de copas (Schlatter et al., 2006). Sin embargo, otros trabajos observaron incrementos progresivos en la producción de mantillo con la edad del rodal, asociados al aumento de la biomasa aérea y de la complejidad estructural del bosque (Bernhard-Reversat et al., 2001; Liu et al., 2019). Por ejemplo, en un rodal de *E. dunnii* de 2 años, las hojas representaron casi el total de la biomasa caída (Momolli et al., 2019b), aunque varios estudios demuestran que, si bien la proporción de la fracción hojas disminuye a medida que el rodal envejece, sigue siendo la fracción predominante (Bernhard-Reversat et al., 2001; Grigg & Mulligan, 1999; Vargas et al., 2019). Este patrón se explica por la escasa deposición de ramas en individuos jóvenes, tal como señalan Ludvichak et al. (2016). Por lo tanto, no solamente se han encontrado diferencias en cuanto a las cantidades de biomasa producidas por estación, sino que también se han encontrado diferencias en las proporciones de las fracciones que componen el mantillo a diferentes edades.

Liu et al. (2019) indica que es clave tener en cuenta tanto los factores bióticos como la edad, ya que solamente tener factores abióticos (como variables meteorológicas) podrían llevar a errores importantes en cuanto a la estimación de mantillo producida por rodales de diferentes edades. También señalan que la producción primaria neta de los rodales, junto con la caída del mantillo, mostraron un aumento lineal con la edad. En esta misma línea, otros estudios, como el de Xu et al. (2023), también encontraron diferencias estequiométricas entre plantaciones del género *Eucalyptus* de diferentes edades, observando una disminución en las relaciones de C:N y C:P a medida que aumentaba la edad de la plantación. Este mismo estudio también encontró mayores relaciones estequiométricas (C:N, C:P y N:P) en mantillo al momento de compararlo con hojas vivas y con el suelo. En conjunto, la evidencia indica que la edad del rodal constituye un determinante clave de la dinámica del mantillo, ya que controla simultáneamente la producción de biomasa aérea, la renovación foliar y los procesos de reciclaje de

nutrientes, generando cambios progresivos en la cantidad y calidad del material orgánico que retorna al suelo.

2.3.2. *Factor especie*

Además de la edad, la especie forestal ejerce una influencia significativa sobre la producción de mantillo y la dinámica de reciclaje de nutrientes en ecosistemas forestales. Diferencias interespecíficas en la arquitectura de la copa, longevidad foliar, tasa de crecimiento, distribución de biomasa y fenología determinan patrones contrastantes de caída de hojarasca entre especies forestales. En plantaciones del género *Eucalyptus*, distintos estudios han demostrado que las especies pueden presentar diferencias significativas tanto en la cantidad total de mantillo producido como en la composición de las fracciones que lo integran. Uno de estos estudios es el de Turner y Lambert (2008), en el cual al comparar secuencias de edad de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus pilularis* en Australia, observaron diferencias en la acumulación de biomasa, en la concentración de nutrientes de los tejidos y en la dinámica de reciclaje de nutrientes entre ambas especies. Los autores reportaron mayores tasas de crecimiento y mayores concentraciones de nutrientes en los tejidos de *E. grandis*, lo que resultó en mayores tasas de acumulación y retorno de nutrientes al sistema. Asimismo, en este mismo estudio, las especies presentaron diferencias en la distribución relativa de componentes estructurales como ramas, corteza y biomasa de copa, características que pueden influir directamente sobre la composición y calidad del mantillo depositado sobre el suelo. Estas diferencias morfológicas y fisiológicas entre especies modifican no solo la cantidad de material aportado, sino también la proporción relativa de hojas, ramas y otros componentes orgánicos presentes en el mantillo.

En cuanto a las fracciones que componen el mantillo en diferentes especies, en plantaciones de *E. dunnii*, Momolli et al. (2019b) reportaron que las hojas constituyeron la mayor proporción del mantillo total producido, siendo además la principal vía de retorno de nutrientes al suelo. Los autores observaron que, a medida que aumenta el desarrollo del rodal y ocurre el cierre de copas, se incrementa la deposición de ramas debido al sombreado de sectores inferiores de la copa y la reducción de actividad fotosintética de estos tejidos. A su vez, Vargas et al. (2019) estudiaron el mantillo de diferentes materiales genéticos de la especie *E. grandis*, y a pesar de que también encontraron que las hojas fueron la fracción que predominó, la segunda fracción predominante fueron las estructuras reproductivas, la cual no está presente en la especie

E. dunnii, ya que esta última es una especie conocida por presentar una muy baja floración (Arnold & Xiang, 2003). Esto sugiere que la composición del mantillo puede variar considerablemente entre especies y edades, afectando los procesos de reciclaje de nutrientes y acumulación de materia orgánica en el suelo.

Además de las diferencias cuantitativas, las especies de *Eucalyptus* también pueden presentar variaciones de calidad química del mantillo. Goya et al. (2008), trabajando con *E. grandis* en Argentina, señalaron que la dinámica de liberación e inmovilización de nutrientes durante la descomposición depende tanto de la calidad química del material como de las características edáficas del sitio. Relaciones como C:N han sido ampliamente utilizadas como indicadores de calidad del mantillo y condicionan la velocidad de descomposición y mineralización de nutrientes (Goya et al., 2008; Xu et al., 2023). En este sentido, Xu et al. (2023) observaron variaciones en las relaciones estequiométricas C:N del mantillo y de las hojas en plantaciones *E. grandis* x *urophylla* de diferentes edades, evidenciando cambios en la dinámica de nutrientes asociados al desarrollo del rodal. Estas variaciones pueden influir sobre procesos de descomposición, disponibilidad de nutrientes y almacenamiento de C en ecosistemas forestales.

2.3.3. Estructura del rodal

La estructura del rodal, expresada a través de variables como el área basal, el volumen y la densidad de árboles, la biomasa aérea y el índice de área foliar (IAF) se encuentran estrechamente relacionadas con la producción del mantillo en ecosistemas forestales (Gonzalez-Benecke et al., 2012; Turnbull & Madden, 1983). Rodales con mayor biomasa aérea y mayor índice de área foliar presentan, en general, un mayor potencial de aporte de materia orgánica al suelo. Diversos estudios han señalado que variables estructurales como la densidad del rodal y el desarrollo del dosel influyen sobre la intercepción de radiación, la asignación de biomasa y la dinámica del crecimiento foliar, factores que determinan la producción y recambio de biomasa aérea susceptible de incorporarse al mantillo (Gonzalez-Benecke et al., 2012). De esta manera, la organización estructural del rodal actúa como un regulador indirecto de flujos de C y nutrientes hacia el suelo forestal.

Gonzalez-Benecke et al. (2012), trabajando con plantaciones de *Pinus spp.*, observaron una fuerte relación entre el IAF y la producción de mantillo, evidenciando que la dinámica del mantillo se encuentra estrechamente vinculada al desarrollo estructural del rodal. Los autores reportaron además que el IAF aumentó

significativamente con la densidad del rodal y con la disponibilidad de recursos, indicando que factores silvícolas y de calidad de sitio pueden modificar indirectamente la producción de mantillo a través de cambios en la estructura del dosel. Otros trabajos como el de Momolli et al. (2019a), quienes trabajaron con plantaciones de *E. dunnii*, observaron que el desarrollo del dosel y el sombreado de ramas inferiores reducen la actividad fotosintética de estos tejidos y favorecen su caída. Estos procesos explican parcialmente el aumento relativo de ramas y otros componentes estructurales en rodales de mayor edad, modificando la composición del mantillo y el retorno de nutrientes al suelo (Bernhard-Reversat et al., 2001; Momolli et al., 2019b; Xu et al., 2023). A su vez, la estructura del rodal también influye sobre la interceptación de radiación, el microclima interno del bosque y la dinámica de crecimiento foliar, factores que afectan directamente los patrones temporales y espaciales de deposición de mantillo (Baietto, Hirigoyen, et al., 2021). En algunas especies del género *Eucalyptus* se observó que las variaciones en el IAF y en la renovación del dosel estuvieron asociadas tanto a condiciones climáticas como a eventos fenológicos, particularmente floración y sequías extremas (Pook et al., 1997; Turner & Lambert, 2008). La estructura del rodal también podría estar afectando la calidad química del mantillo y, en consecuencia, los procesos de descomposición y reciclaje de nutrientes (Goya et al., 2008). Cambios en la proporción relativa de hojas, ramas y otros componentes alteran características como las relaciones C:N y el contenido de lignina, condicionando la velocidad de descomposición y disponibilidad de nutrientes para el ecosistema (Baietto, Hernández, et al., 2021; Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Goya et al., 2008).

Otras características como el área basal también afectan la producción de mantillo. Turnbull y Madden (1983) observaron una asociación positiva entre el área basal y la producción anual de mantillo, sugiriendo que rodales más desarrollados estructuralmente presentan mayores tasas de recambio de biomasa aérea. De esta manera, algunos estudios destacan que las variables como el área basal, volumen, cierre de copas y biomasa aérea pueden influir significativamente sobre la dinámica de producción y acumulación del mantillo en plantaciones forestales (Baietto, Hirigoyen, et al., 2021). En este sentido, la organización estructural del rodal y sus características, actúan como reguladores indirectos de los flujos de C y nutrientes hacia el suelo forestal, afectando tanto la acumulación de materia orgánica como el funcionamiento biogeoquímico del sistema.

2.3.4. Calidad del sitio

La calidad del sitio también influye de manera directa sobre la producción de mantillo, al condicionar el crecimiento de los árboles, el desarrollo estructural del rodal y la acumulación de biomasa aérea (Baietto, Hernández, et al., 2021; Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Gonzalez-Benecke et al., 2012; Turner & Lambert, 2008). Este concepto integra la interacción entre factores climáticos, características edáficas, disponibilidad hídrica y capacidad productiva del ambiente, los cuales determinan el potencial de crecimiento de las plantaciones forestales (Schlatter & Gerding, 2014).

Rodales establecidos en sitios de mayor productividad suelen presentar mayor desarrollo del dosel, mayores valores de IAF y mayores tasas de recambio de biomasa aérea, favoreciendo una mayor deposición de mantillo sobre el suelo (Gonzalez-Benecke et al., 2012). Asimismo, una mayor disponibilidad de recursos, como agua y nutrientes, pueden favorecer un crecimiento más rápido y una mayor producción de hojarasca, mientras que en sitios más restrictivos estos procesos tienden a disminuir (Baietto, Hernández, et al., 2021; Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Turner & Lambert, 2008).

Por otra parte, las características del suelo también pueden afectar la permanencia y descomposición del mantillo una vez depositado sobre la superficie forestal. Suelos con mayor fertilidad y capacidad de retención de agua suelen favorecer una mayor actividad microbiana y mayores tasas de descomposición, acelerando el reciclaje de nutrientes y la incorporación de materia orgánica al suelo. En contraste, en sitios más restrictivos esos procesos pueden ocurrir más lentamente, favoreciendo una mayor acumulación superficial de residuos orgánicos (Goya et al., 2008).

En sistemas forestales en Uruguay, Hernández Legnazzi (2016) destacó que muchos de los suelos destinados a la forestación presentan baja fertilidad natural, bajos contenidos de materia orgánica y limitada disponibilidad de nutrientes, aspectos que adquieren relevancia para la sostenibilidad productiva de las plantaciones forestales. Asimismo, Hernández et al. (2009) señalaron la importancia del reciclaje de nutrientes provenientes de residuos de cosecha y mantillo forestal, evidenciando que la permanencia de estos materiales sobre el suelo contribuye al retorno gradual de nutrientes y al mantenimiento productivo del suelo.

En conjunto, la evidencia disponible sugiere que las condiciones del sitio afectan tanto la producción como la dinámica del mantillo forestal mediante su influencia sobre el crecimiento del rodal, la disponibilidad de recursos y el funcionamiento biogeoquímico

del ecosistema (Baietto, Hernández, et al., 2021; Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Hernández Legnazzi, 2016; Turner & Lambert, 2008).

2.4 Efecto de los factores climáticos en la producción de mantillo

Diversos estudios han demostrado que el desprendimiento de las hojas y la producción estacional de mantillo están fuertemente asociadas a la dinámica climática del ecosistema, así como a procesos fenológicos propios de cada especie y rodal (Goya et al., 2008; Momolli et al., 2019b; Zhang et al., 2014). Varios estudios en diferentes regiones encontraron que la caída de mantillo del género *Eucalyptus* tiene una marcada estacionalidad, presentando una mayor caída en las estaciones cálidas y una menor caída en estaciones frías, aunque la magnitud y el momento de máxima deposición pueden variar según la especie, el sitio y las condiciones ambientales de cada año (Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Grigg & Mulligan, 1999; Momolli et al., 2019b; Schlatter et al., 2006; Vargas et al., 2019). En estudios locales con *E. grandis*, se observaron mayores cantidades de biomasa total de mantillo en primavera, seguidas por verano, invierno y otoño, evidenciando un patrón estacional claro para la especie en la región (Baietto et al., 2024).

La temperatura incide sobre la producción de mantillo debido a su efecto sobre la actividad fisiológica de los árboles y la renovación foliar. En las plantaciones de *Eucalyptus*, los aumentos de la temperatura pueden favorecer el crecimiento y el recambio de hojas, generando períodos de mayor deposición de material (Vargas et al., 2019). En estudios realizados en plantaciones de *E. grandis* en Uruguay, se observó que la temperatura media fue una de las variables climáticas más importantes para explicar la producción estacional de mantillo (Baietto et al., 2024). A su vez, en un rodal de *E. dunnii* en el bioma Pampa de Brasil, la temperatura también fue señalada como la variable climática que mejor explicó el patrón de producción de mantillo (Momolli et al., 2019b). Por lo tanto, podríamos decir que la temperatura explica en gran parte la estacionalidad de la caída de mantillo en plantaciones de *Eucalyptus*.

Las precipitaciones también influyen sobre la producción de mantillo porque regulan la disponibilidad hídrica del sistema suelo-planta. En períodos de baja precipitación, los árboles pueden experimentar estrés hídrico y reducir área foliar mediante senescencia y abscisión de las hojas (Pook et al., 1997; Schlatter et al., 2006), lo que resulta en una mayor producción de mantillo. En estudios locales, la precipitación acumulada fue una de las variables climáticas relevantes para explicar la producción estacional de mantillo (Baietto et al., 2024), y a escala global, los picos de mayor caída

de mantillo en algunos tipos de bosques también se asocian con períodos secos o de déficit hídrico (Zhang et al., 2014). Por esta razón, la precipitación no solo debe interpretarse como una entrada de agua al sistema, sino también como variable que condiciona la ocurrencia de estrés hídrico y la distribución temporal de la caída de hojarasca.

El viento, según algunos autores, puede modificar la producción de mantillo mediante el desprendimiento físico de hojas, ramas finas, corteza y estructuras reproductivas (Demessie et al., 2012; Turnbull & Madden, 1983). Los eventos de viento fuerte pueden generar aumentos puntuales en la deposición de material vegetal, especialmente cuando existen hojas senescentes o material seco retenido en el dosel. Demessie et al. (2012) observaron que los vientos intensos previos al período de lluvias fuertes podían desprender hojas muertas retenidas en el dosel, generando mayor acumulación de hojarasca. Zhang et al. (2014) también incluyen al viento y a las tormentas dentro de las variables ambientales capaces de influir sobre los patrones estacionales de caída de mantillo.

Por otro lado, la humedad relativa también cumple un rol importante sobre la producción de mantillo, ya que condiciona la demanda atmosférica de agua. Cuando la humedad relativa es baja y la temperatura es elevada, aumenta el déficit de presión de vapor y se incrementa la transpiración del dosel. En estas condiciones, si la absorción de agua por las raíces no compensa la pérdida de agua por transpiración, puede aumentar el estrés hídrico y favorecer la senescencia foliar. Por este motivo, el déficit de presión de vapor resulta una variable útil para interpretar la caída de mantillo, ya que integra el efecto en conjunto de la temperatura y la humedad relativa. En plantaciones de *E. grandis*, el déficit máximo de presión de vapor fue otra de las variables climáticas que explicó la producción estacional de mantillo en estudios locales (Baietto et al., 2024). Por lo tanto, la humedad relativa debe analizarse junto con la temperatura, la precipitación y el déficit de presión de vapor para interpretar adecuadamente la dinámica de caída de hojarasca (Baietto, Hirigoyen, et al., 2021; Momolli et al., 2019b).

La producción de mantillo también debe interpretarse considerando la variación intra e interanual, ya que la caída de material vegetal no presenta una magnitud constante a lo largo del tiempo. La variación intra-anual permite identificar estaciones o períodos de mayor deposición, asociados al recambio foliar, estrés hídrico, a cambios de temperatura o a eventos de viento que van variando entre las diferentes estaciones. La variación interanual permite reconocer que un mismo rodal puede presentar diferencias en la cantidad y el momento de máxima caída entre años con distintas condiciones

climáticas. En plantaciones de *E. grandis* y *Pinus taeda* en Uruguay, la producción anual de mantillo fue mayor en el primer año que en el segundo, lo que fue relacionado con diferencias en las condiciones de precipitación, temperatura y demanda atmosférica entre años (Baietto et al., 2024). Al mismo tiempo, a escala global, los patrones estacionales de caída de mantillo muestran una alta variabilidad entre tipos de bosque y están determinados por interacción entre mecanismos fisiológicos y variables ambientales (Bray & Gorham, 1964; Zhang et al., 2020). Por lo tanto, la producción de mantillo debe entenderse como un flujo dinámico, sensible a la variabilidad climática estacional e interanual, y no como un valor fijo de aporte al suelo (Baietto et al., 2024).

2.5 Estrategias de modelación de la producción de mantillo en función de factores climáticos y del rodal

La producción de mantillo responde a múltiples factores que actúan de manera simultánea, y que determinan la cantidad y las características del mantillo. Dado el carácter multifactorial de los procesos que determinan la producción de mantillo, el análisis aislado de cada variable puede resultar insuficiente para comprender la dinámica integral del sistema (Liu et al., 2019). En este contexto, las herramientas de modelación estadística constituyen una estrategia fundamental para integrar distintos factores explicativos y cuantificar su contribución relativa sobre la producción de mantillo. Es por esto que tradicionalmente, los estudios de producción de hojarasca han empleado modelos de regresión lineal y modelos lineales generalizados para evaluar la asociación entre variables climáticas y tasas de deposición (Vitousek et al., 1994; Zhang et al., 2014). Estos enfoques permiten estimar la dirección y magnitud del efecto de cada variable independiente, así como evaluar la significancia estadística de las relaciones observadas. Su principal fortaleza radica en la interpretabilidad de los coeficientes y en la posibilidad de realizar inferencias estadísticas robustas, siempre que se cumplan los supuestos de normalidad, homogeneidad de varianzas e independencia de las observaciones.

Sin embargo, en estudios donde se realizan mediciones repetidas sobre las mismas unidades experimentales (como ocurre en sistemas de trampas colectoras permanentes) la independencia temporal y espacial de las observaciones no se cumple estrictamente. En estos casos, los modelos lineales mixtos constituyen una alternativa metodológicamente adecuada, ya que permiten incorporar efectos aleatorios asociados a las unidades de muestreo (por ejemplo, la trampa), controlando la variabilidad intrínseca de cada unidad y mejorando la precisión en la estimación de efectos fijos (especie, edad y estación). Este enfoque ha sido ampliamente recomendado para el análisis de datos

ecológicos con estructura jerárquica o repetida (Ferretti, 2013) y ha sido aplicado en estudios recientes de producción de hojarasca en plantaciones comerciales en Uruguay (Baietto et al., 2024). A su vez, la producción de mantillo puede interpretarse en relación con la variación climática registrada durante el período de estudio. Variables como la precipitación, la temperatura, la humedad relativa y el déficit de presión de vapor pueden influir sobre procesos fisiológicos vinculados a la senescencia foliar, la abscisión de hojas y ramas finas, así como en la deposición estacional de material vegetal (Baietto et al., 2024). En este contexto, los análisis de correlación constituyen una herramienta útil para explorar asociaciones entre la producción de mantillo y las condiciones climáticas observadas, especialmente cuando el objetivo no es construir un modelo predictivo, sino identificar posibles relaciones entre ambas variables.

De esta manera, la combinación de modelos lineales mixtos y análisis de correlación permite abordar las dimensiones complementarias de la producción de mantillo: por un lado, evaluar el efecto de factores asociados al rodal y al diseño experimental, como la especie, la edad y la estación de muestreo; y por otro, explorar asociaciones entre la variabilidad climática estacional y la dinámica de deposición de mantillo. Este enfoque resulta adecuado para estudios con mediciones repetidas en el tiempo, ya que contempla la estructura del muestreo y permite interpretar la producción de mantillo en función de los principales factores evaluados (Baietto et al., 2024).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Características del sitio experimental

El estudio se realizó en plantaciones clonales comerciales de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* ubicadas en el departamento de Río Negro, Uruguay, destinadas a la producción de pulpa de celulosa y manejadas bajo sistemas silvícolas intensivos. La selección de los sitios de muestreo se realizó procurando que, para cada edad evaluada, ambas especies se encontraran bajo condiciones ambientales comparables. Con este objetivo, se identificaron rodales de *E. dunnii* y *E. grandis* de la misma edad ubicados en zonas relativamente cercanas entre sí, a modo de minimizar las diferencias asociadas al clima, el suelo y el manejo.

En base a este criterio, se definieron cuatro sitios de muestreo: “Los Gateados”, “La Guarida”, “Coladeras” y “El Minero 3”, distribuidos dentro de un radio aproximado de 11 km lineales. Todos los sitios pertenecen al grupo CONEAT 09.3, lo que permitió reducir la variabilidad edáfica entre los rodales y fortalecer la comparabilidad de los resultados. En el sitio “Los Gateados” se evaluaron los rodales de ambas especies de 3 años. En el sitio “La Guarida” se muestrearon rodales de 13 años de ambas especies y, para los rodales de 8 años, se evaluaron rodales de *E. grandis* en el sitio “Coladeras” y de *E. dunnii* en “El Minero 3”, ambos ubicados en zonas próximas.

Las superficies efectivas de los rodales muestreados variaron entre aproximadamente 0,86 y 1,55 ha, según el sitio y la especie, con una densidad de plantación de entre 1100 y 1450 árboles por hectárea aproximadamente. Las plantaciones se desarrollan sobre suelos de prioridad forestal, con limitaciones para el uso agrícola. Las condiciones climáticas de la zona corresponden al tipo Cfa de la clasificación de Köppen, correspondiente a un clima templado húmedo, con precipitaciones distribuidas a lo largo del año y una temperatura media del mes más cálido superior a 22 °C. Para el período 1980 – 2009, la temperatura media anual del país fue de 17,7 °C, mientras que la precipitación media anual fue entre 1200 y 1600 mm, con un gradiente creciente desde el suroeste hacia el noreste (Castaño et al., 2011).

3.2 Diseño de muestreo

La producción de hojarasca se cuantificó mediante un sistema de trampas colectoras, instaladas en los rodales seleccionados. El diseño de muestreo fue estructurado con el objetivo de permitir la comparación de la caída de mantillo entre especies y edades bajo condiciones ambientales similares.

Para cada rodal se instalaron nueve trampas individuales, totalizando 54 trampas distribuidas entre *E. grandis* y *E. dunnii*. Las trampas se mantuvieron fijas a lo largo del período de estudio, conservando su numeración original, lo que permitió obtener mediciones repetidas en el tiempo sobre las mismas unidades de muestreo y considerar el efecto de la trampa en los análisis estadísticos posteriores. Se utilizaron trampas cónicas, construidas con malla plástica de abertura aproximada de 1 mm², adherida a un marco circular de acero. El diámetro de cada trampa era de 1 m y una profundidad de 0,5 m aproximadamente, lo que permitió una adecuada captación del material vegetal caído desde el dosel. Las mismas fueron instaladas a una altura aproximada de 1 m sobre el nivel del suelo y colocadas de manera equidistante entre las filas de los árboles. Para evitar la pérdida de material debido al viento, la base de cada trampa se encontraba atada a una estaca colocada en el suelo para estabilizarla.

Así como el diseño y disposición de las trampas, el enfoque metodológico adoptado responde a los principios generales propuestos para estudios de monitoreo de procesos ecosistémicos, donde la consistencia metodológica y la comparabilidad temporal son aspectos centrales (Ferretti, 2013; Ukonmaanaho et al., 2025), y fue consistente con metodologías previamente aplicadas en plantaciones comerciales de *Eucalyptus* en Uruguay (Baietto et al., 2024).

3.3 Recolección de muestras y procesamiento en laboratorio

La recolección del material capturado en las trampas se realizó de forma estacional. En cada evento de muestreo, el material presente en cada trampa fue recolectado individualmente en bolsas de polietileno. Cada muestra fue identificada mediante un código que incluyó el sitio de muestreo, la especie, la edad del rodal, el número de trampa y la fecha de recolección. Cuando las muestras no pudieron ser procesadas inmediatamente, fueron almacenadas a baja temperatura, conservándose en heladera (0 - 4 °C) (Ukonmaanaho et al., 2025).

El material recolectado en cada trampa fue procesado individualmente en laboratorio y separado manualmente en seis fracciones: hojas, ramas menores a 5 mm de diámetro, ramas mayores a 5 mm de diámetro, corteza, estructuras reproductivas y material indefinido. Si bien algunos protocolos sugieren el descarte de fracciones de baja frecuencia, en el presente estudio se cuantificaron todas las fracciones recolectadas, con el objetivo de caracterizar de forma integral la producción de mantillo y su composición estructural, siguiendo el enfoque adoptado en estudios previos realizados en la región (Baietto et al., 2024; Momolli et al., 2019b). Posteriormente, cada fracción fue secada en

estufa de circulación a 60 °C hasta alcanzar peso constante y pesada en balanza con una precisión de 0,01 g.

A partir de los pesos secos registrados, se estimó la producción por unidad de superficie considerando el área efectiva de captura de cada trampa. Para los análisis posteriores, las fracciones originales fueron agrupadas en tres categorías: hojas (H), ramas (R) (correspondiente a la suma de ramas menores y mayores a 5 mm de diámetro), y otras estructuras (OE) (conformadas por corteza, estructuras reproductivas y material indefinido). Para su conformación se tomó, de cada una de las nueve trampas del rodal, una alícuota cuya cantidad fue proporcional al aporte de biomasa de cada fracción que conformó las muestras compuestas. La producción total de mantillo (PT) se calculó como la suma de todas las fracciones. Esta organización de los datos fue utilizada posteriormente para los análisis estacionales y anuales de biomasa, C y N. Estos procedimientos se ajustaron a lineamientos metodológicos utilizados en estudios de producción de hojarasca en plantaciones forestales (Baietto et al., 2024; Ukonmaanaho et al., 2025).

Las muestras secas fueron molidas hasta obtener un tamaño de partícula inferior a 0,5 mm y, a partir del material molido, se elaboraron muestras compuestas para cada combinación de fracción, especie, edad y estación. Las muestras compuestas resultantes fueron utilizadas para la determinación de C y N mediante un analizador elemental FLASHSMART NCS Analyzer (Thermo Scientific, Massachusetts, USA). De cada muestra compuesta se analizaron tres submuestras de aproximadamente 1 mg, consideradas repeticiones analíticas. Los resultados de las determinaciones fueron promediados para obtener un único valor de concentración de C y N.

Simultáneamente con la instalación de las trampas colectoras, al inicio del otoño del 2024, se instaló una estación meteorológica en Coladeras, utilizada para caracterizar las condiciones climáticas durante el período de evaluación. La estación registró datos con frecuencia horaria de temperatura del aire, humedad relativa, radiación solar, velocidad del viento y precipitación. Los registros fueron organizados de acuerdo con los cuatro períodos comprendidos entre las colectas sucesivas de mantillo las cuales se realizaron en el cambio de cada estación, colectando lo acumulado en la estación anterior y dejando las trampas vacías para coleccionar el material de la siguiente estación. Para cada período se calcularon la temperatura media, temperatura máxima media y temperatura mínima media; humedad relativa media, mínima media y máxima media; radiación media; velocidad media del viento y precipitación acumulada. Estos valores conformaron

la base climática utilizada posteriormente para explorar su asociación con la producción estacional de mantillo. Las nueve variables fueron empleadas posteriormente en el análisis de correlación.

3.4 Análisis estadísticos

3.4.1. Producción de biomasa y aportes de C y N

Todos los análisis se realizaron separadamente para los rodales de 3, 8 y 13 años. Para cada edad se evaluaron como variables de respuesta la producción de biomasa y los aportes de C y N, tanto para la producción total de mantillo como para las hojas, ramas y otras estructuras. Los aportes de C y N se estimaron para cada trampa y fracción a partir de la biomasa y de la concentración determinada para cada combinación de especie, edad, estación y fracción de acuerdo con las siguientes expresiones:

$$C_{aporte} = B \times \frac{C (\%)}{100}$$

$$N_{aporte} = B \times \frac{N (\%)}{100} \times 1000$$

Donde B es la biomasa de la fracción (Mg ha^{-1}), y C y N a sus respectivas concentraciones porcentuales. Los aportes totales se obtuvieron mediante la suma de H, R y OE. Las concentraciones de C y N se analizaron de forma descriptiva.

La producción anual se obtuvo mediante la suma de valores correspondientes a las cuatro estaciones para cada trampa. Para la PT anual de biomasa, C y N se ajustaron modelos de mínimos cuadrados generales (GLS), considerando la especie como efecto fijo. La heterogeneidad de las varianzas residuales entre especies se modeló mediante una estructura de varianza varIdent, permitiendo una varianza residual diferente para cada especie. Para analizar la producción estacional, tanto total como por fracciones, y los respectivos aportes de C y N, se ajustaron modelos lineales mixtos (MLM), considerando la especie, la estación y su interacción como efectos fijos, y la trampa como efecto aleatorio, debido a que las mismas unidades de muestreo fueron evaluadas repetidamente durante las cuatro estaciones. La heterogeneidad de varianzas residuales se modeló mediante una estructura varIdent, permitiendo varianzas diferentes para cada combinación de especie y estación.

Para comparar la producción anual de las hojas, ramas y otras estructuras, así como sus respectivos aportes de C y N, se ajustaron MLM considerando la especie, la fracción y su interacción como efectos fijos, y la trampa como efecto aleatorio. En estos

modelos la heterogeneidad de las varianzas residuales se modeló mediante una estructura varIdent, permitiendo varianzas diferentes para cada combinación de especies y fracción. Este enfoque permitió contemplar la variabilidad asociada a las unidades de muestreo individuales y mejorar la interpretación de los efectos de interés, siguiendo los criterios utilizados en estudios previos (Baietto et al., 2024).

Los MLM utilizados se expresaron como:

$$Y_{ijk} = \mu + E_i + X_j + (E \times X)_{ij} + Z_k + \varepsilon_{ijk}$$

donde Y_{ijk} corresponde a la variable de respuesta; μ es la media general; E_i representa el efecto fijo de la especie; X_j representa el efecto fijo de la fracción en los análisis anuales o de la estación en los análisis estacionales; $(E \times X)_{ij}$ corresponde a la interacción entre ambos efectos; Z_k representa el efecto aleatorio asociado a la trampa; y ε_{ijk} corresponde al error residual.

Los MLM fueron ajustados mediante máxima verosimilitud restringida (REML). Su significancia se evaluó mediante ANOVA tipo III y las comparaciones entre especies y entre estaciones o fracciones, según correspondiera, se realizaron a partir de medias marginales estimadas con ajuste de Sidak. Se consideraron significativas las diferencias con $p < 0,05$. La normalidad y distribución de los residuos se evaluaron mediante gráficos Q-Q y residuos estandarizados, y homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Levene.

La composición interna de OE se caracterizó de forma descriptiva a partir de la producción anual de corteza, material indefinido y estructuras reproductivas. Para cada especie y edad se calcularon la producción media anual de cada componente, su contribución porcentual a la producción total anual de OE y los respectivos errores estándar.

3.4.2. Relaciones entre la producción de mantillo y las variables climáticas

Para evaluar la asociación entre la producción estacional de mantillo y las condiciones meteorológicas, se calcularon correlaciones de Spearman entre la producción total de mantillo registrada en cada trampa y cada una de las variables climáticas descritas previamente. Los análisis se realizaron separadamente para cada combinación de especie y edad. A cada registro de producción total se le asignó un valor climático correspondiente al período estacional en que fue recolectado, por lo que cada análisis incluyó 36 registros, correspondiente a las nueve trampas evaluadas durante las cuatro estaciones. Se utilizó el coeficiente de Spearman por tratarse de un método no paramétrico que permite evaluar

asociaciones monotónicas sin asumir una relación lineal entre las variables. Los coeficientes (ρ) se interpretaron de forma exploratoria como indicadores de la dirección y magnitud de las asociaciones observadas, sin atribuir relaciones causales ni efectos independientes de las variables climáticas.

Todos los análisis estadísticos y el procesamiento de los datos se realizaron en R versión 4.4.1. Los MLM y los GLS se ajustaron mediante el paquete *nlme*, mientras que los análisis de varianza y la evaluación de homogeneidad de varianzas se realizaron con *car*. Las medias marginales estimadas y las comparaciones múltiples se obtuvieron mediante *emmeans*, y la asignación de grupos de comparación se realizó con *multcomp*. Las correlaciones de Spearman se calcularon mediante las funciones estadísticas implementadas en R. La manipulación y organización de datos se realizó principalmente mediante *dplyr*, *tidyr*, *purrr* y *stringr*, y las representaciones gráficas mediante *ggplot2* y *patchwork*.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados se presentan en tres apartados. En primer lugar, se describe la producción estacional de mantillo total y sus principales fracciones, así como los aportes de C y N. Posteriormente, se presenta la producción anual de biomasa y los aportes anuales de C y N para cada edad y especie. Finalmente, se evalúan las asociaciones entre la producción estacional de mantillo y las variables climáticas.

4.1 Producción estacional de mantillo y aportes de carbono y nitrógeno

En este apartado se presentan los resultados de la producción estacional de mantillo y de sus principales fracciones, junto con los aportes de C y N. Los resultados se organizan por edad de los rodales (3, 8 y 13 años). Incluyendo además la composición interna de la fracción otras estructuras.

4.1.1. Rodales de 3 años

La producción total de mantillo (Figura 1a) presentó una marcada variación estacional en ambas especies. Los mayores valores se registraron en primavera, tanto en *E. grandis* (2,57 Mg ha⁻¹) como en *E. dunnii* (1,86 Mg ha⁻¹), seguidos por los correspondientes al verano, mientras que las menores producciones se observaron durante otoño e invierno. En términos generales, este comportamiento es consistente con el patrón descrito en otras plantaciones de *Eucalyptus*, en las que la caída de mantillo tiende a concentrarse durante primavera y verano y disminuir durante otoño e invierno (Baietto et al., 2024; Vargas et al., 2019). Schlatter et al. (2006), aunque registraron el máximo específicamente en verano en plantaciones de *E. nitens*, también observaron una concentración importante durante la primavera. La fracción foliar constituyó el principal componente del mantillo en ambas especies (Figura 1b), y presentó la mayor parte de la biomasa colectada. El predominio de las hojas dentro del mantillo también ha sido registrado en diferentes plantaciones de *Eucalyptus* (Momolli et al., 2019b; Vargas et al., 2019). En contraste, las ramas y las otras estructuras (Figura 1c, d) conforman una porción muy pequeña del total del material colectado en los rodales de 3 años. Ambas fracciones mostraron una menor variación entre especies que la observada en hojas, aunque sí muestran variaciones estacionales, mostrando una mayor producción en verano.

En cuanto al aporte de C (Figura 1e-h), todas las fracciones presentaron un rango relativamente estrecho, representando aproximadamente la mitad de su biomasa seca. Las concentraciones más bajas correspondieron a las ramas (45-48%), seguidas por las otras estructuras (46-50%), mientras que las hojas presentaron los mayores valores (49-52%).

Debido a esta reducida variación en las concentraciones de C, el aporte de C estuvo determinado principalmente por la cantidad de biomasa depositada y, en consecuencia, reprodujo en gran medida los patrones observados para la producción de mantillo entre especies, estaciones y fracciones. Se observaron diferencias significativas en el aporte de C total y en el correspondiente a la fracción foliar entre especies y estaciones.

En contraste a lo observado para el C, el aporte de N no reproduce el patrón de biomasa (Figura 1i-l), ya que las concentraciones de N tuvieron una mayor variación tanto entre especies como entre estaciones. En general, *E. dunnii* presentó aportes significativamente mayores que *E. grandis* en otoño, invierno y verano, mientras que en primavera no hubo diferencias significativas entre especies (Figura 1i). Este comportamiento estuvo determinado principalmente por la fracción foliar, que presentó el mismo patrón de diferencias entre especies (Figura 1j). En las ramas, aunque su contribución a la biomasa total fue reducida, *E. dunnii* mostró un mayor aporte de N que *E. grandis* en las cuatro estaciones (Figura 1k). En las otras estructuras, las diferencias entre especies variaron según la estación, con mayores aportes de *E. dunnii* en otoño y verano, de *E. grandis* en invierno y sin diferencias significativas en primavera (Figura 1l). Teniendo en cuenta esto, se observa que la falta de correspondencia entre los patrones de biomasa y N indica que el retorno de este nutriente estuvo condicionado no solo por la cantidad de material depositado, sino también por su concentración de N. Durante la senescencia de las hojas, una proporción de N puede ser retranslocada a tejidos de órganos nuevos, modificando así la concentración de N del material que finalmente se incorpora al mantillo (Gonçalves et al., 2013), por lo que, podría haber una diferencia interespecífica en esta movilización ya que *E. dunnii*, que presentó aportes de N comparativamente elevados aún en estaciones en las que la producción de biomasa fue menor.

Nota. Producción estacional de mantillo en plantaciones de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* en rodales de 3 años. Los paneles a-d representan la producción de biomasa total, hojas, ramas y otras estructuras, respectivamente, expresada en Mg ha⁻¹; los paneles e-h representan los aportes de C correspondientes a las mismas fracciones, expresadas en Mg C ha⁻¹; y los paneles i-l representan los aportes de N, expresados en kg N ha⁻¹. Los colores identifican las especies. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones dentro de la misma especie. Los corchetes indican diferencias significativas entre especies dentro de la misma estación: ns = $p \geq 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$. Las comparaciones múltiples fueron realizadas mediante medias marginales estimadas con ajuste Sidak.

Al analizar la composición de las otras estructuras, se observaron diferencias entre especies en la contribución relativa de sus componentes (Tabla 1).

Tabla 1

Producción anual y composición porcentual de otras estructuras en rodales de 3 años

Especie	Corteza		Material indefinido		Estructuras reproductivas	
	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)
<i>E. grandis</i>	91,53 ± 12,90	46,0 ± 2,3	54,04 ± 8,12	27,3 ± 1,8	60,27 ± 15,63	26,7 ± 3,4
<i>E. dunnii</i>	91,39 ± 9,30	57,5 ± 2,9	64,89 ± 3,82	42,5 ± 2,9	—	—

Nota. Los valores corresponden a la media (kg ha⁻¹ año⁻¹) ± error estándar. El porcentaje representa la contribución de cada componente a la producción anual de otras estructuras (OE). — = componente no registrado.

La corteza constituyó el principal componente de esta fracción en ambas especies, representando el 46% en *E. grandis* y el 57,5% en *E. dunnii*. En *E. grandis*, el material indefinido y las estructuras reproductivas contribuyeron en proporciones similares (27,3 y 26,7%, respectivamente), mientras que en *E. dunnii* el material restante correspondió exclusivamente al material indefinido (42,5%), sin registrarse estructuras reproductivas durante el período evaluado. Esta ausencia es consistente con la escasa floración característica de *E. dunnii* (Arnold & Xiang, 2003).

4.1.2. Rodales de 8 años

En los rodales de 8 años (Figura 2) se mantuvo una marcada estacionalidad en la producción de mantillo, aunque se observó una mayor diferenciación entre especies que en los rodales de 3 años (Figura 2a). *E. grandis* presentó una mayor producción total que *E. dunnii* durante las cuatro estaciones, no obstante, las diferencias entre especies fueron significativas en otoño, invierno y primavera, mientras que en verano no se detectaron diferencias. En ambas especies, los mayores valores se registraron en primavera y verano, mientras que en otoño e invierno presentaron las menores producciones. Este patrón de mayor deposición durante las primavera y verano coincide con lo observado previamente en plantaciones de *Eucalyptus*, tanto a nivel local como en otras regiones (Baietto et al., 2024; Schlatter et al., 2006; Vargas et al., 2019).

A diferencia de los rodales de 3 años, las ramas y las otras estructuras tuvieron una mayor participación en la biomasa total (Figura 2b-d). A pesar de esto, las hojas continuaron constituyendo la principal fracción del mantillo, aunque su comportamiento difirió entre especies: *E. grandis* presentó su máxima producción foliar en primavera (como en los rodales de 3 años), mientras que en *E. dunnii* los mayores valores se registraron en la primavera y verano, sin mostrar diferencias significativas entre estas dos estaciones (Figura 2b). La producción de ramas también fue mayor en *E. grandis*, particularmente en invierno y primavera, mientras que en otoño y verano no se detectaron diferencias significativas entre especies (Figura 2c). Por otro lado, las otras estructuras presentaron un marcado incremento en el verano en ambas especies, siendo este aumento considerablemente mayor en *E. grandis* (Figura 2d). En *E. dunnii*, Momolli et al. (2019b) encontraron que las hojas representaron el 59% del mantillo anual, mientras que el resto correspondió a otras fracciones, confirmando que en rodales desarrollados el aporte de mantillo deja de estar constituido casi en su totalidad por hojas.

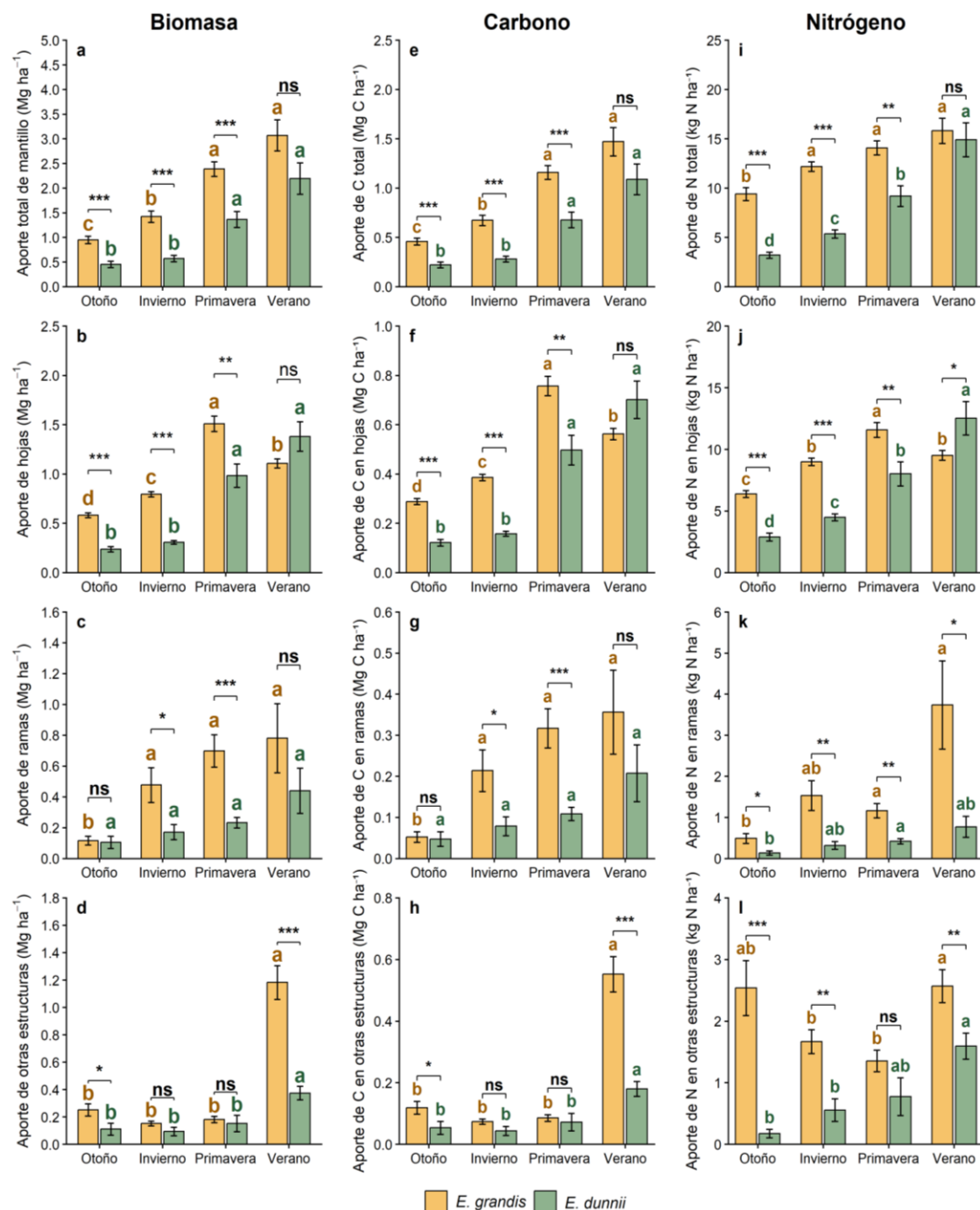
Al igual que en los rodales de 3 años, las concentraciones de C variaron poco entre fracciones y especies, por lo que los aportes de C reprodujeron en términos generales los patrones registrados para biomasa (Figura 2e-h). El aporte de C total fue mayor en *E. grandis* en otoño, invierno y primavera, mientras que en verano no se detectaron diferencias significativas entre especies (Figura 2e). Las diferencias estuvieron asociadas principalmente a las hojas y ramas, mientras que las otras estructuras mostraron un marcado aumento de aporte de C durante el verano, particularmente en *E. grandis*, debido a que siguieron el patrón de biomasa.

El aporte de N presentó un comportamiento diferente al observado para la biomasa y el C (Figura 2i-l). *E. grandis* mostró mayores aportes totales de N que *E. dunnii* en otoño, invierno y primavera, mientras que en verano no se detectaron diferencias significativas entre especies (Figura 2i). También se observa que *E. grandis* no mostró diferencias significativas en su aporte de N entre las estaciones de invierno, primavera y verano, mientras que *E. dunnii* tuvo un aporte con diferencias significativas en las cuatro estaciones, con un aporte creciente desde el otoño hasta el verano. La fracción foliar presentó un patrón similar durante las tres primeras estaciones; sin embargo, en el verano el aporte de N fue significativamente mayor en *E. dunnii* (Figura 2j). En las ramas, *E. grandis* presentó mayores aportes de N durante las cuatro estaciones (Figura 2k), mientras que en las otras estructuras las diferencias entre especies fueron menos consistentes a lo

largo del año (Figura 21). Al igual que en los rodales de 3 años, la falta de correspondencia completa entre la producción de biomasa y el aporte de N evidencia la influencia de las diferencias en la concentración de este elemento entre fracciones, especies y estaciones.

Figura 2

Producción estacional de biomasa y aportes de C y N en rodales de 8 años



Nota. Producción estacional de mantillo en plantaciones de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* en rodales de 8 años. Los paneles a-d representan la producción de biomasa total, hojas, ramas y otras estructuras, respectivamente, expresada en Mg ha⁻¹; los paneles e-h representan los aportes de C correspondientes a las mismas fracciones, expresadas en Mg C ha⁻¹; y los paneles i-l representan los aportes de N, expresados en kg N ha⁻¹. Los colores identifican las especies. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones dentro de la misma especie. Los corchetes indican diferencias significativas entre especies dentro de la misma estación: ns = $p \geq 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$. Las comparaciones múltiples fueron realizadas mediante medias marginales estimadas con ajuste Sidak.

Tabla 2*Producción anual y composición porcentual de otras estructuras en rodales de 8 años*

Especie	Corteza		Material indefinido		Estructuras reproductivas	
	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)
<i>E. grandis</i>	1227,40 ± 140,67	68,1 ± 2,8	149,68 ± 23,25	8,9 ± 1,3	388,48 ± 28,87	23,0 ± 2,0
<i>E. dunnii</i>	631,67 ± 102,73	85,0 ± 1,6	99,74 ± 11,56	15,0 ± 1,6	—	—

Nota. Los valores corresponden a la media (kg ha⁻¹ año⁻¹) ± error estándar. El porcentaje representa la contribución de cada componente a la producción anual de otras estructuras (OE). — = componente no registrado.

En los rodales de 8 años, las otras estructuras tuvieron una partición muy distinta a los rodales de 3 años. La corteza constituyó el principal componente de la fracción otras estructuras en ambas especies, representando el 68,1% en *E. grandis* y el 85% en *E. dunnii*. Además, su producción anual fue considerablemente mayor que la registrada en los rodales de 3 años, especialmente en *E. grandis*, lo que coincide con antecedentes que describen una mayor participación de componentes no foliares, incluida la corteza, a medida que aumenta el desarrollo estructural del rodal (Bernhard-Reversat et al., 2001; Nouvellon et al., 2012; O'Connell & Menagé, 1982). En *E. grandis*, las estructuras reproductivas representaron el 23% de esta fracción y el material indefinido el 8,9%, mientras que en *E. dunnii* el 15% restante correspondió al material indefinido y, nuevamente, no se registraron estructuras reproductivas. Este patrón es consistente con características propias de ambas especies, ya que *E. dunnii* se caracteriza por presentar una floración escasa (Arnold & Xiang, 2003), mientras que en plantaciones de *E. grandis* se ha registrado una participación importante de estructuras reproductivas en la deposición de mantillo (Vargas et al., 2019).

4.1.3. Rodales de 13 años

En los rodales de 13 años, la producción presentó una producción diferencial entre las estaciones, particularmente *E. grandis* (Figura 3a). Entre otoño e invierno no se detectaron diferencias significativas entre especies, mientras que en primavera y verano la producción fue significativamente mayor en *E. grandis* que en *E. dunnii*. En ambas especies, los mayores valores de registraron durante la primavera y el verano, alcanzando la máxima producción en verano. Este comportamiento mantiene el patrón general de

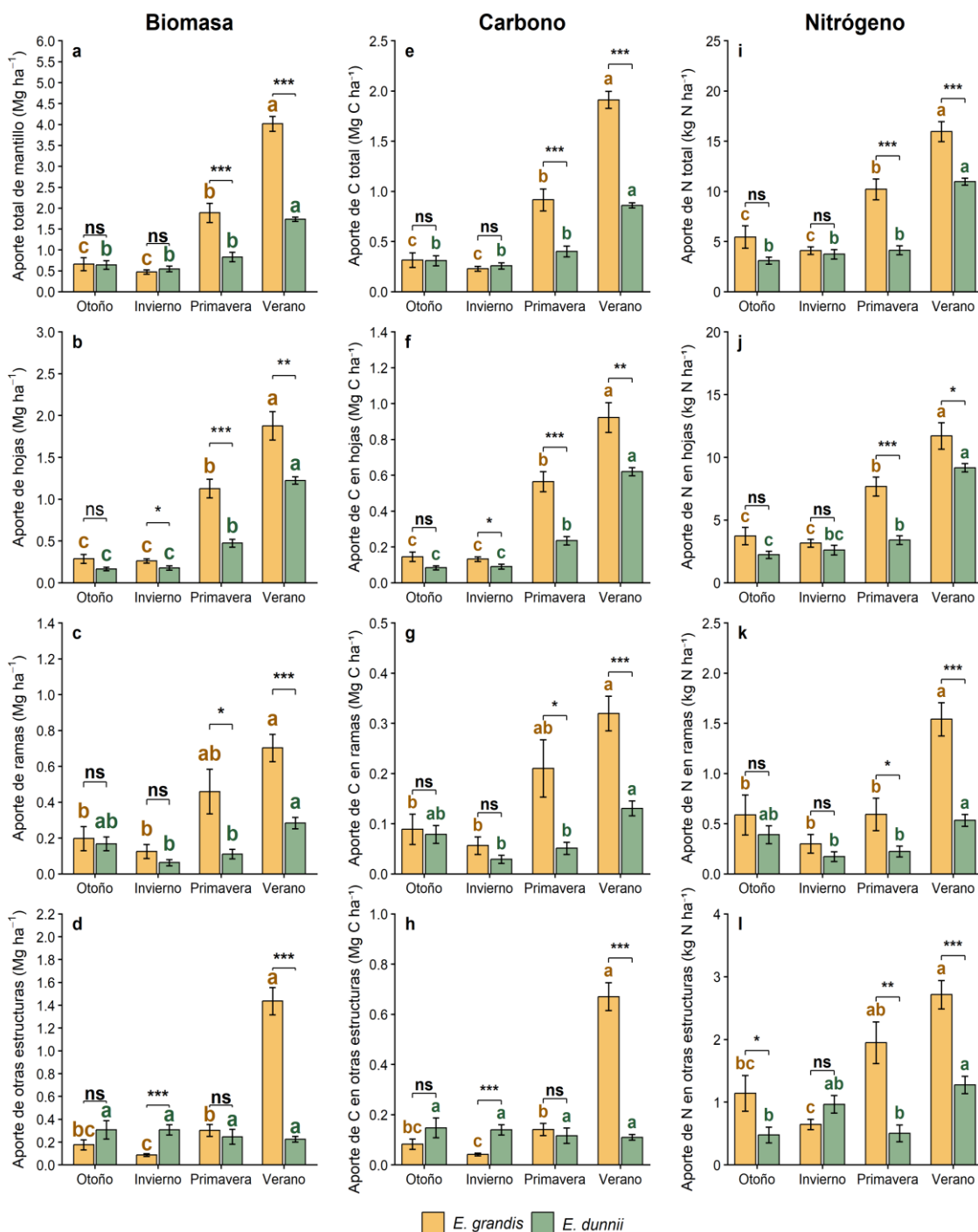
mayor deposición de mantillo en primavera y verano observado en las edades anteriores y coincide con lo reportado en diferentes plantaciones de *Eucalyptus* (Baietto et al., 2024; Schlatter et al., 2006; Vargas et al., 2019). Las diferencias entre especies fueron más evidentes en primavera y verano, mientras que durante otoño e invierno no se detectaron diferencias significativas.

En cuanto a las fracciones, las hojas continuaron constituyendo una fracción importante del material colectado, aunque las ramas y las otras estructuras tuvieron una participación considerable en la biomasa total (Figura 3b-d). La producción foliar aumentó hacia primavera y verano en ambas especies siendo significativamente mayor *E. grandis* en invierno, primavera y verano, mientras que en otoño no hubo diferencias significativas entre especies (Figura 3b). En las ramas, las diferencias entre especies se encontraron en primavera y verano, cuando *E. grandis* presentó los mayores aportes (Figura 3c). El comportamiento más constante se observó en las otras estructuras, ya que *E. dunni* presentó un comportamiento más estable a lo largo de las estaciones, pero *E. grandis* aumentó marcadamente su producción de otras estructuras en verano, alcanzando en esta estación una magnitud considerable dentro del mantillo total (Figura 3d). La mayor participación de componentes no foliares observada en estos rodales es consistente con antecedentes que describen cambios en la composición del mantillo asociado al desarrollo estructural de las plantaciones, con una mayor contribución relativa de ramas, corteza y estructuras reproductivas en rodales más desarrollados (Bernhard-Reversat et al., 2001; Nouvellon et al., 2012; O'Connell & Menagé, 1982).

Al igual que en las edades anteriores, los aportes de C reprodujeron en gran medida los patrones observados para la biomasa (Figura 3e-h). A su vez, el aporte de N no presentó diferencias entre especies durante las estaciones frías, pero *E. grandis* mostró aportes significativamente mayores en primavera y verano (Figura 3i). La fracción foliar constituyó el principal aporte de N en ambas especies (Figura 3j), mientras que las ramas y las otras estructuras tuvieron una mayor participación en el verano, particularmente en *E. grandis* (Figura 3k-l). En estos rodales, el aporte total de N acompañó en mayor medida la dinámica estacional de la producción de mantillo.

Figura 3

Producción estacional de biomasa y aportes de C y N en rodales de 13 años



Nota. Producción estacional de mantillo en plantaciones de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunni* en rodales de 13 años. Los paneles a-d representan la producción de biomasa total, hojas, ramas y otras estructuras, respectivamente, expresada en Mg ha^{-1} ; los paneles e-h representan los aportes de C correspondientes a las mismas fracciones, expresadas en Mg C ha^{-1} ; y los paneles i-l representan los aportes de N, expresados en kg N ha^{-1} . Los colores identifican las especies. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones dentro de la misma especie. Los corchetes indican diferencias significativas entre especies dentro de la misma estación: ns = $p \geq 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$. Las comparaciones múltiples fueron realizadas mediante medias marginales estimadas con ajuste Sidak.

Tabla 3*Producción anual y composición porcentual de otras estructuras en rodales de 13 años*

Especie	Corteza		Material indefinido		Estructuras reproductivas	
	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)	Producción (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Porcentaje (%)
<i>E. grandis</i>	1358,97 ± 163,34	66,3 ± 3,6	177,40 ± 15,67	9,2 ± 1,1	463,60 ± 37,55	24,5 ± 3,1
<i>E. dunnii</i>	1002,39 ± 121,70	91,8 ± 1,1	82,76 ± 7,82	8,2 ± 1,1	—	—

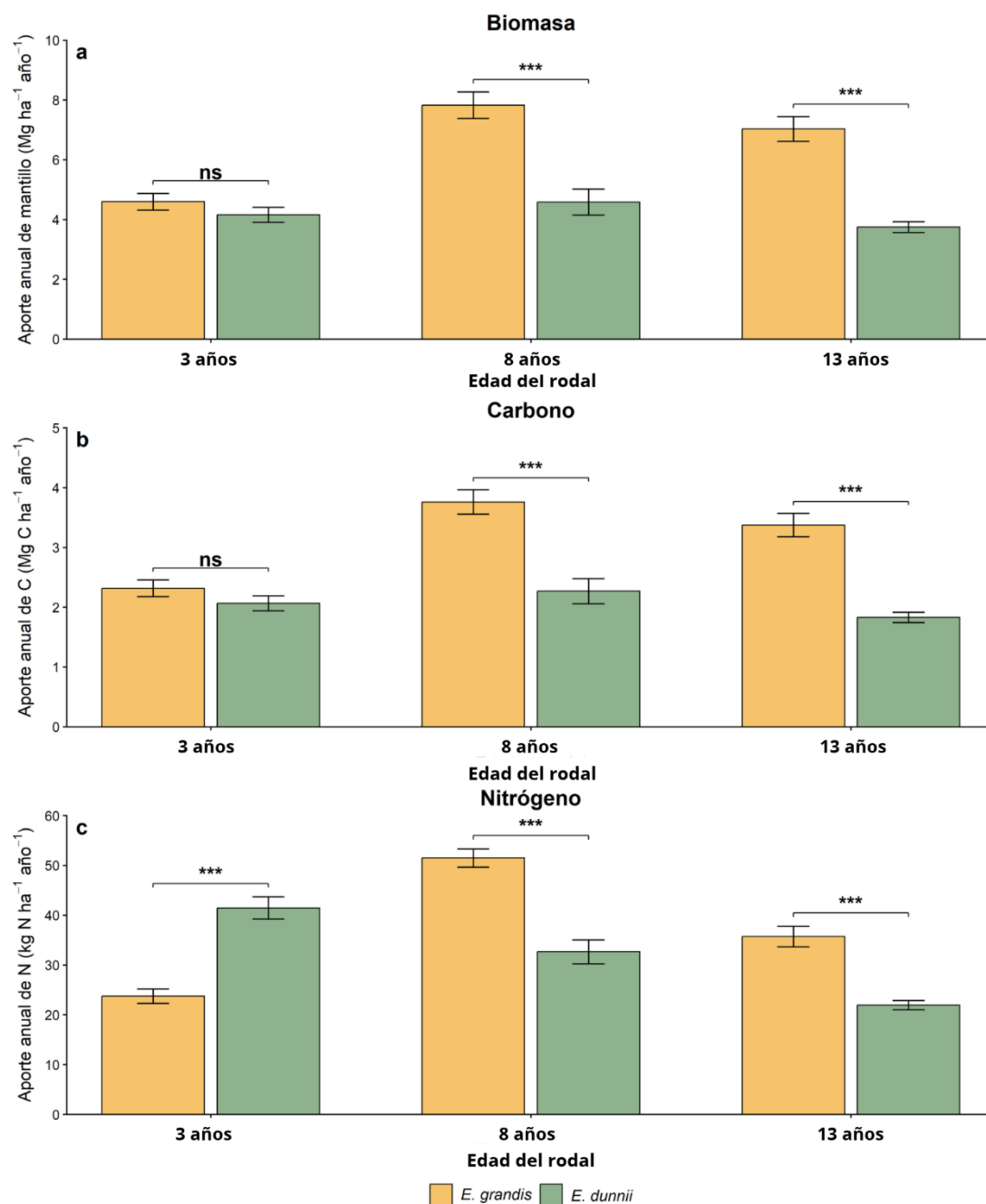
Nota. Los valores corresponden a la media (kg ha⁻¹ año⁻¹) ± error estándar. El porcentaje representa la contribución de cada componente a la producción anual de otras estructuras (OE). — = componente no registrado.

Respecto a la composición de las otras estructuras en los rodales de 13 años, se observó que la corteza constituyó el principal componente en ambas especies, representando el 66,3% en *E. grandis* y el 91,8% en *E. dunnii*. En *E. grandis*, las estructuras reproductivas representaron además el 24,5% de esta fracción y el material indefinido el 9,2%, mientras que en *E. dunnii* el material indefinido correspondió al 8,2% restante u no se registraron estructuras reproductivas.

4.2 Producción anual de mantillo y aporte de C y N

Al integrar la producción de las cuatro estaciones, se observaron diferencias en el patrón anual de deposición entre las especies según la edad de los rodales (Figura 4). En los rodales de 3 años, la producción anual de biomasa fue similar entre especies, sin diferencias significativas entre *E. grandis* y *E. dunnii* (Figura 4a). En cambio, en los rodales de 8 y 13 años, *E. grandis* presentó una producción anual significativamente mayor que *E. dunnii*. Descriptivamente, los mayores valores anuales se registraron en los rodales de 8 años de ambas especies, mientras que a los 13 años la producción fue ligeramente menor. Este patrón podría estar relacionado con los cambios en la productividad del rodal a lo largo de su desarrollo. En plantaciones de *Eucalyptus*, la producción de biomasa no aumenta indefinidamente con la edad, sino que puede alcanzar valores máximos o estabilizarse durante etapas intermedias de la rotación y disminuir posteriormente (Dey et al., 2022; Ryan et al., 2004). En particular, Dey et al. (2022) observaron que el incremento medio anual de biomasa aumentó hasta aproximadamente los 8 años y luego disminuyó, mientras que Hernández-Ramos et al. (2017) registraron la

mayor producción anual de hojarasca en rodales de 8 años. En Uruguay, Resquin et al. (2022) también encontraron diferencias en la acumulación de biomasa en especies de *E. dunnii* y *E. grandis*. En este sentido, mientras algunos estudios han registrado aumentos progresivos de la producción de mantillo con el desarrollo del rodal (Liu et al., 2019; Pérez et al., 2013), otros han señalado que los máximos pueden ocurrir alrededor del cierre de copas, cuando se intensifica el recambio de biomasa aérea (Schlatter et al., 2006). En este contexto, la mayor producción de mantillo observada en los rodales de 8 años podría coincidir con una etapa de elevada actividad productiva y recambio de biomasa aérea, mientras que la menor producción registrada a los 13 años podría asociarse a una etapa de posterior desarrollo del rodal. No obstante, dado que en el presente trabajo las edades fueron analizadas de forma separada, estas diferencias deben interpretarse como tendencias descriptivas y no como un efecto estadístico.

Figura 4*Producción anual de mantillo y aportes de C y N*

Nota. Producción anual de mantillo y aportes asociados de C y N de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* en rodales de 3, 8 y 13 años. Los paneles a, b y c representan la producción total de biomasa ($\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$), el aporte de C ($\text{Mg C ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) y el aporte de N ($\text{kg N ha}^{-1} \text{año}^{-1}$), respectivamente. Las barras representan las medias y las barras de error corresponden al error estándar. Los colores identifican las especies. Los corchetes indican las comparaciones entre especies dentro de cada edad: ns = $p \geq 0,05$; *** = $p < 0,001$.

La contribución anual de las diferentes fracciones confirmó el predominio de las hojas en ambas especies y en las tres edades evaluadas (Tabla 4). En los rodales de 3 años, la fracción foliar representó más del 90% de la biomasa anual total en ambas especies, mientras que la participación relativa de las fracciones no foliares, como las ramas y las otras estructuras, fue inferior al 10%. En cambio, en los rodales de 8 y 13 años, se observó una mayor participación de las fracciones no foliares, representando aproximadamente el 49 y 50% de la biomasa anual de *E. grandis* en los rodales de 8 y 13 años respectivamente, y alrededor del 37 y 46% en *E. dunnii*. Este cambio en la composición del mantillo se observó también en estudios previos, en los que describen una reducción en el predominio foliar y una mayor deposición de componentes estructurales a medida que avanza el desarrollo del rodal (Bernhard-Reversat et al., 2001; Momolli et al., 2019b). El incremento del tamaño y complejidad de la copa, junto con el sombreado y la autopoda de ramas inferiores (especialmente en *E. grandis*), puede favorecer una mayor participación de ramas, corteza y otros tejidos en el mantillo de rodales más desarrollados (Momolli et al., 2019b).

Tabla 4
Producción anual por fracción y aportes de carbono y nitrógeno

Edad	Fracción	<i>E. grandis</i>			<i>E. dunni</i>		
		Biomasa (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	C (Mg C ha ⁻¹ año ⁻¹)	N (kg N ha ⁻¹ año ⁻¹)	Biomasa (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	C (Mg C ha ⁻¹ año ⁻¹)	N (kg N ha ⁻¹ año ⁻¹)
3 años	Hojas	4,21 ± 0,24 Aa	2,13 ± 0,12 Aa	22,38 ± 1,28 Ba	3,83 ± 0,26 Aa	1,91 ± 0,13 Aa	38,61 ± 2,32 Aa
	Ramas	0,18 ± 0,04 Ab	0,08 ± 0,02 Ab	0,20 ± 0,04 Bc	0,17 ± 0,02 Ab	0,08 ± 0,01 Ab	0,92 ± 0,14 Ac
	Otras estructuras	0,21 ± 0,03 Ab	0,10 ± 0,02 Ab	1,17 ± 0,20 Bb	0,16 ± 0,01 Ab	0,08 ± 0,01 Ab	1,91 ± 0,12 Ab
8 años	Hojas	3,99 ± 0,12 Aa	1,99 ± 0,06 Aa	36,44 ± 0,85 Aa	2,90 ± 0,17 Ba	1,48 ± 0,09 Ba	27,91 ± 1,66 Ba
	Ramas	2,07 ± 0,33 Ab	0,94 ± 0,15 Ab	6,91 ± 1,32 Ab	0,95 ± 0,17 Bb	0,44 ± 0,08 Bb	1,64 ± 0,33 Bc
	Otras estructuras	1,77 ± 0,16 Ab	0,83 ± 0,08 Ab	8,12 ± 0,73 Ab	0,73 ± 0,11 Bb	0,35 ± 0,05 Bb	3,10 ± 0,48 Bb
13 años	Hojas	3,55 ± 0,26 Aa	1,76 ± 0,13 Aa	26,25 ± 1,59 Aa	2,04 ± 0,14 Ba	1,03 ± 0,07 Ba	17,40 ± 0,94 Ba
	Ramas	1,48 ± 0,14 Ac	0,67 ± 0,06 Ac	3,02 ± 0,27 Ac	0,62 ± 0,08 Bc	0,29 ± 0,04 Bc	1,32 ± 0,23 Bc
	Otras estructuras	2,00 ± 0,13 Ab	0,93 ± 0,06 Ab	6,44 ± 0,40 Ab	1,09 ± 0,13 Bb	0,51 ± 0,06 Bb	3,22 ± 0,31 Bb

Nota. Los valores corresponden a la media ± error estándar. La biomasa se expresa en Mg ha⁻¹ año⁻¹, el aporte de C en Mg C ha⁻¹ año⁻¹ y el aporte de N en kg N ha⁻¹ año⁻¹. Dentro de cada edad y variable, letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre especies para una misma fracción, mientras que letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre fracciones dentro de la misma especie ($p < 0,05$).

Los aportes anuales de C siguieron estrechamente el comportamiento de la biomasa (Figura 4b; Tabla 5). En los rodales de 3 años no se detectaron diferencias significativas entre especies, mientras que en 8 y 13 años *E. grandis* presentó aportes significativamente mayores que *E. dunnii*. Esta correspondencia entre biomasa y C es coherente con la reducida variación observada en las concentraciones de C entre especies, estaciones y fracciones, por lo que la magnitud del flujo anual de este elemento estuvo determinada principalmente por la cantidad de material depositado. A nivel de fracción, las hojas, al ser la fracción predominante en todos los casos, fue la que tuvo mayor aporte de C anual, aunque el aumento de la participación de ramas y otras estructuras en los rodales de 8 y 13 años también incrementó el aporte anual de C en estos rodales.

El N presentó un patrón diferente, ya que, en los rodales de 3 años, a pesar de que ambas especies produjeron una cantidad similar de biomasa y C, *E. dunnii* presentó un aporte anual de N significativamente mayor que *E. grandis*, alcanzando 41,44 frente a 23,76 kg ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente (Figura 4c, Tabla 5). Esta diferencia estuvo asociada principalmente a la fracción foliar, cuyo aporte anual de N fue de 38,61 kg N ha⁻¹ año⁻¹ en *E. dunnii* y 22,38 kg N ha⁻¹ año⁻¹ en *E. grandis* (Tabla 4). A su vez, las concentraciones de N mostraron patrones diferentes entre especies y rodales de diferentes edades. En *E. dunnii*, la concentración media de N foliar disminuyó ligeramente entre los rodales de 3, 8 y 13 años (1,15, 1,10 y 1,07% respectivamente). Esto indica que, en las condiciones evaluadas, la relación entre la edad del rodal y la concentración foliar de N no presentó un patrón uniforme entre especies. En este sentido, aunque se han reportado disminuciones del contenido foliar de N y una mayor eficiencia de su reciclaje interno con el desarrollo de plantaciones de Eucalyptus (Barreto et al., 2012), otros estudios encontraron incrementos de la concentración de N foliar y del mantillo con la edad del rodal (Xu et al., 2023).

En los rodales de 8 y 13 años, el patrón se invirtió y *E. grandis* presentó mayores aportes anuales de N, acompañando en mayor medida las diferencias observadas en la producción de biomasa. Sin embargo, en estas edades también aumentó la participación relativa de ramas y otras estructuras en el mantillo, fracciones que presentaron menores concentraciones de N que las hojas. De esta forma, el aumento de la contribución de material no foliar puede reducir la concentración de N del material depositado en conjunto, aun cuando aumente la producción total de mantillo. Por lo tanto, estos resultados muestran que la cantidad de mantillo depositado no resulta suficiente para

explicar por sí sola la magnitud del retorno de N, ya que las diferencias en la concentración del nutriente y en la composición de las fracciones modifican su aporte. La importancia de la fracción foliar como principal vía de retorno de nutrientes también ha sido señalada en plantaciones de *Eucalyptus* por Momolli et al. (2019b) y Baietto et al. (2024).

Tabla 5

Producción total anual de biomasa, carbono y nitrógeno

Edad	<i>E. grandis</i>			<i>E. dunnii</i>		
	Biomasa (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	C (Mg C ha ⁻¹ año ⁻¹)	N (kg N ha ⁻¹ año ⁻¹)	Biomasa (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	C (Mg C ha ⁻¹ año ⁻¹)	N (kg N ha ⁻¹ año ⁻¹)
3 años	4,60 ± 0,28 A	2,32 ± 0,14 A	23,76 ± 1,44 B	4,16 ± 0,25 A	2,07 ± 0,13 A	41,44 ± 2,25 A
8 años	7,82 ± 0,44 A	3,76 ± 0,20 A	51,48 ± 1,83 A	4,58 ± 0,43 B	2,27 ± 0,21 B	32,64 ± 2,42 B
13 años	7,03 ± 0,41 A	3,37 ± 0,20 A	35,71 ± 2,08 A	3,75 ± 0,18 B	1,83 ± 0,09 B	21,94 ± 0,94 B

Nota. Los valores corresponden a la media ± error estándar. La biomasa se expresa en Mg ha⁻¹ año⁻¹, el aporte de C en Mg C ha⁻¹ año⁻¹ y el aporte de N en kg N ha⁻¹ año⁻¹. Dentro de cada edad y variable, letras diferentes indican diferencias significativas entre especies ($p < 0,05$).

En conjunto, los resultados anuales evidencian que las diferencias entre los rodales de ambas especies involucran no solo la cantidad total de mantillo producido, sino también su composición y el aporte de elementos asociado. En los rodales jóvenes, las diferencias entre especies fueron poco evidentes en términos de biomasa y C, pero marcadas para el N, mientras que, en los rodales de 8 y 13 años, *E. grandis* presentó mayores aportes anuales de biomasa, C y N que *E. dunnii*. Asimismo, la mayor participación de ramas y otras estructuras observada en los rodales más desarrollados indica que los cambios en la estructura del mantillo pueden modificar tanto la cantidad como la naturaleza del material que retorna al suelo. Estas diferencias son relevantes desde el punto de vista del reciclaje de nutrientes y de la transferencia de materia orgánica dentro de las plantaciones, ya que la cantidad y la calidad química de las distintas fracciones condicionan posteriormente su descomposición, mineralización y contribución al sistema mantillo-suelo.

4.3 Relaciones con variables climáticas

El análisis de correlación de Spearman evidenció patrones consistentes de asociación entre la producción estacional de mantillo y varias de las variables climáticas evaluadas (Tabla 6). La variable de temperatura presentó asociaciones positivas en ambas especies y en las tres edades, con coeficiente entre $\rho = 0,64$ y $0,88$. Las mayores asociaciones se observaron en *E. grandis* de 13 años ($\rho = 0,88$) y *E. dunnii* de 8 años ($\rho = 0,78$). Este patrón coincide con la mayor deposición de mantillo registrada durante la primavera y verano y es consistente con antecedentes que señalan a la temperatura como una de las variables más estrechamente asociadas a la estacionalidad de la caída de mantillo en plantaciones de *Eucalyptus* (Baietto et al., 2024; Momolli et al., 2019b).

La humedad relativa presentó asociaciones negativas en todas las combinaciones de especie y edad, con coeficientes de $\rho = -0,46$ y $-0,89$. Las asociaciones de mayor magnitud fueron en los rodales de 8 años, tanto para *E. grandis* ($\rho = -0,89$) como para *E. dunnii* ($\rho = -0,87$). En sentido opuesto, la radiación media mostró asociaciones positivas, particularmente elevadas en los rodales de 8 años ($\rho = 0,89$ y $0,87$ para *E. grandis* y *E. dunnii*, respectivamente) y en *E. grandis* de 13 años ($\rho = 0,83$). En conjunto estos resultados reflejan un gradiente climático compatible con el patrón estacional de producción observado, ya que los períodos de mayor temperatura y radiación y menor humedad relativa tendieron a presentar una mayor deposición de mantillo. Sin embargo, la marcada covariación estacional entre estas variables impide atribuir las asociaciones observadas a un efecto independiente de cada una de ellas. Esta complejidad también ha sido observada en otras plantaciones de *Eucalyptus*: Schumacher et al. (2013), al evaluar simultáneamente la temperatura, precipitación, humedad relativa y velocidad del viento y radiación solar, encontraron asociaciones generalmente débiles entre variables climáticas individuales y la producción mensual de mantillo. Estos antecedentes sugieren que la estacionalidad de la deposición puede responder a la acción conjunta de distintos factores ambientales, cuya importancia relativa puede variar entre especies, sitios y períodos de evaluación.

La velocidad media del viento también presentó asociaciones positivas, aunque con mayor variación entre especies y edades ($\rho = 0,34$ – $0,91$). La asociación más elevada correspondió a *E. dunnii* de 3 años ($\rho = 0,91$), mientras que la menor se observó en *E. dunnii* de 13 años ($\rho = 0,34$). Esta relación es compatible con el posible efecto mecánico del viento sobre el desprendimiento de hojas, ramas y otros componentes del dosel

señalado en estudios previos (Demessie et al., 2012; Turnbull & Madden, 1983). No obstante, la importancia del viento no parece ser constante entre plantaciones, ya que Schumacher et al. (2013) encontraron, en general, asociaciones débiles entre la producción de mantillo y las variables climáticas evaluadas, incluida la velocidad el viento. En contraste, la precipitación acumulada presentó asociaciones débiles y de dirección variable, con coeficientes entre $\rho = -0,24$ y $0,26$, por lo que no se observó una relación consistente con la producción de mantillo durante el período evaluado. Este comportamiento difiere parcialmente de antecedentes locales en los que la precipitación fue identificada como una variable relevante para explicar la producción estacional (Baietto et al., 2024), pero resulta compatible con la baja capacidad explicativa individual de las variables climáticas observadas por Schumacher et al. (2013). Estas diferencias entre estudios podrían relacionarse con las condiciones particulares de cada sitio y período de evaluación, así como con posibles respuestas diferidas de la vegetación a la disponibilidad hídrica.

Tabla 6*Variables climáticas y correlaciones con la producción de mantillo*

Variable climática	Unidad	Valores climáticos				<i>E. grandis</i>			<i>E. dunnii</i>		
		Otoño	Invierno	Primavera	Verano	3 años	8 años	13 años	3 años	8 años	13 años
Temperatura media	°C	16,03	11,33	20,09	23,99	0,67	0,72	0,88	0,64	0,78	0,72
Humedad relativa media	%	85,69	81,88	74,55	71,83	-0,46	-0,89	-0,83	-0,73	-0,87	-0,65
Radiación media	W m ⁻²	116,25	118,21	173,94	253,61	0,46	0,89	0,83	0,73	0,87	0,65
Viento medio	m s ⁻¹	0,74	0,92	1,25	1,04	0,70	0,79	0,62	0,91	0,72	0,34
Precipitación acumulada	mm	495,03	116,61	209,00	447,82	0,20	-0,21	0,18	-0,24	-0,06	0,26

Nota. Se presentan los valores de las variables climáticas para cada estación y los coeficientes de correlación de Spearman (ρ) entre la producción estacional total de mantillo y las variables climáticas para cada especie y edad. Valores positivos indican asociaciones directas y valores negativos asociaciones inversas; valores absolutos próximos a 1 indican una mayor asociación. Los coeficientes fueron calculados a partir de las cuatro estaciones del período de evaluación.

5. CONCLUSIONES

La producción de mantillo en las plantaciones de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* evaluadas presenta una marcada dinámica estacional, con una mayor deposición durante primavera y verano. Las diferencias estacionales en la producción de mantillo varían según la especie y la edad del rodal, evidenciando que la respuesta de ambas especies no se mantiene constante a lo largo del desarrollo de las plantaciones. Asimismo, las diferencias entre especies en la producción anual se expresan de manera distinta según la edad del rodal considerada.

Las hojas constituyen la principal fracción del mantillo forestal en ambas especies, independientemente de la edad de los rodales evaluados. Sin embargo, la composición del material depositado cambia con el desarrollo de la plantación, con una tendencia al aumento de la participación relativa de las fracciones no foliares, principalmente ramas y corteza, en los rodales de mayor edad. Por lo tanto, la caracterización del mantillo requiere considerar no solo su producción total, sino también la contribución de las distintas fracciones que lo componen.

El aporte de C a través del mantillo se encuentra estrechamente relacionado con la producción de biomasa, debido a la relativamente baja variación de su concentración entre especies, estaciones y fracciones. En cambio, el aporte de N presenta una dinámica más variable, determinada tanto por la cantidad del mantillo producido como por la concentración de este nutriente en las diferentes fracciones, así como la participación relativa de estas en el material total. En consecuencia, las diferencias en la composición del mantillo adquieren especial relevancia para interpretar el flujo de N en el sistema.

Finalmente, la variación estacional de la producción de mantillo se encuentra asociada con las condiciones climáticas, particularmente con la temperatura, la radiación, la humedad relativa y la velocidad del viento, mientras que la precipitación acumulada no mostró un patrón de asociación consistente durante el período evaluado. Sin embargo, la covariación temporal entre las variables climáticas indica que la estacionalidad de la deposición responde probablemente a la acción conjunta de distintos factores ambientales y no al efecto independiente de una única variable. Estas asociaciones deben considerarse exploratorias y constituyen una base para estudios posteriores que incluyan series temporales más extensas.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, R., & Xiang, D. (2003). Environmental and cultural influences on flowering of *Eucalyptus dunnii*. En J. W. Turnbull (Ed.), *Eucalypts in Asia* (pp. 140-147). ACIAR.
- Baietto, A., Hernández, J., & Del Pino, A. (2021). Comparative dynamics of above-ground litter production and decomposition from *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden and *Pinus taeda* L., and their contribution to soil organic carbon. *Forests*, 12(3), Artículo e349. <https://doi.org/10.3390/f12030349>
- Baietto, A., Hirigoyen, A., Hernández, J., & del Pino, A. (2021). Comparative dynamics of nutrient release through litter decomposition in *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden and *Pinus taeda* L. stands. *Forests*, 12(9), Artículo e1227. <https://doi.org/10.3390/f12091227>
- Baietto, A., Hirigoyen, A., Hernández, J., & del Pino, A. (2024). Litterfall production modeling based on climatic variables and nutrient return from stands of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden and *Pinus taeda* L. *Journal of Forestry Research*, 35(1), Artículo e61. <https://doi.org/10.1007/s11676-024-01706-w>
- Baietto Álvarez, S. A. (2020). *Cuantificación y dinámica del mantillo forestal como aporte de carbono orgánico al suelo* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.
- Barreto, P. A. B., Gama-Rodrigues, A. C. da, Gama-Rodrigues, E. F. da, & Barros, N. F. de. (2012). Nitrogen balance in soil under eucalyptus plantations. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 36(4), 1239-1248.
- Bernhard-Reversat, F., Loumeto, J. J., & Laclau, J.-P. (2001). Litterfall, litter quality and decomposition changes with eucalypt hybrids and plantation age. En F. Bernhard-Reversat (Ed.), *Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo savanna: With special reference to eucalypts* (pp. 23-29). CIFOR.
- Bray, J. R., & Gorham, E. (1964). Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, 2, 101-157. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60331-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60331-1)
- Castaño, J. P., Giménez, A., Ceroni, M., Furest, J., Aunchayna, R., & Bidegain, M. (2011). *Caracterización agroclimática del Uruguay 1980–2009*. INIA.

- Centro de Estudios de la Realidad Económica y Social. (2023). *La producción forestal en Uruguay: Un sector líder y sostenible*.
https://ceres.uy/admin/uploads/slides/archivo_1699454667.pdf
- Delgado, S., Alliaume, F., García Prechac, F., & Hernández, J. (2006). Efecto de las plantaciones de *Eucalyptus* sp. sobre el recurso suelo en Uruguay: Parte II: suelos. *Agrociencia (Uruguay)*, 10(2), 95-107.
<https://doi.org/10.31285/AGRO.10.932>
- Demessie, A., Singh, B. R., Lal, R., & Strand, L. T. (2012). Leaf litter fall and litter decomposition under *Eucalyptus* and coniferous plantations in Gambo District, southern Ethiopia. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science*, 62(5), 467-476. <https://doi.org/10.1080/09064710.2011.645497>
- Dey, T., Islam, M. A., & Jubair, S. M. R. (2022). Biomass and carbon accumulation in Northern Bangladesh *Eucalyptus* plantations: Effects of stand structure and age. *Asian Journal of Forestry*, 6(2), 126-132.
- Dirección General Forestal. (2025). *Resultados de la Cartografía Forestal Nacional 2024*. MGAP. <https://descargas.mgap.gub.uy/Documentos%20compartidos/CA%20TOGRAFIA%202024/Informe%20de%20resultados%202025.pdf>
- Ferretti, M. (2013). Concepts and design principles adopted in the International Cooperative Program on the Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests (ICP Forests). En M. Ferretti & R. Fischer (Eds.), *Forest monitoring: Methods for terrestrial investigations in Europe with an overview of North America and Asia* (pp. 91-104). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098222-9.00006-6>
- Goma-Tchimbakala, J., & Bernhard-Reversat, F. (2006). Comparison of litter dynamics in three plantations of an indigenous timber-tree species (*Terminalia superba*) and a natural tropical forest in Mayombe, Congo. *Forest Ecology and Management*, 229(1-3), 304-313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.009>

- Gonçalves, J., Alvares, C. A., Higa, A. R., Silva, L. D., Alfenas, A. C., Stahl, J., Ferraz, S. F. D. B., Lima, W. D. P., Brancalion, P. H. S., Hubner, A., Bouillet, J.-P. D., Laclau, J.-P., Nouvellon, Y., & Epron, D. (2013). Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management*, 301, 6-27.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.030>
- Gonçalves, J., Stape, J., Laclau, J.-P., Bouillet, J.-P., & Ranger, J. (2008). Assessing the effects of early silvicultural management on long-term site productivity of fast-growing eucalypt plantations: The Brazilian experience. *Southern Forests: A Journal of Forest Science*, 70(2), 105-118.
<https://doi.org/10.2989/SOUTH.FOR.2008.70.2.6.534>
- Gonzalez-Benecke, C. A., Jokela, E. J., & Martin, T. A. (2012). Modeling the effects of stand development, site quality, and silviculture on leaf area index, litterfall, and forest floor accumulations in loblolly and slash pine plantations. *Forest Science*, 58(5), 457-471. <https://doi.org/10.5849/forsci.11-072>
- González Torres, D. A. (2023). *Extracción y ciclaje de nutrientes en plantaciones de Eucalyptus sp. en Uruguay y su efecto en la sostenibilidad del sistema de producción* [Disertación doctoral]. Universidad de la República.
- Goya, J. F., Frangi, J. L., Pérez, C., & Dalla Tea, F. (2008). Decomposition and nutrient release from leaf litter in Eucalyptus grandis plantations on three different soils in Entre Ríos, Argentina. *Bosque*, 29(3), 217-226.
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002008000300005>
- Grigg, A. H., & Mulligan, D. R. (1999). Litterfall from two eucalypt woodlands in central Queensland. *Australian Journal of Ecology*, 24(6), 662-664.
<https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00991.x>
- Hernández, J., del Pino, A., Salvo, L., & Arrarte, G. (2009). Nutrient export and harvest residue decomposition patterns of a Eucalyptus dunnii Maiden plantation in temperate climate of Uruguay. *Forest Ecology and Management*, 258(2), 92-99.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.050>

- Hernández, J., del Pino, A., Vance, E. D., Califra, Á., Del Giorgio, F., Martínez, L., & González-Barrios, P. (2016). *Eucalyptus* and *Pinus* stand density effects on soil carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 368, 28-38.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.007>
- Hernández-Ramos, A., Valdez-Lazalde, J. R., Ángeles-Pérez, G., de los Santos-Posadas, H. M., Hernández-Ramos, J., Peduzzi, A., & Carrero, O. (2017). Productividad primaria neta aérea en plantaciones comerciales de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake en Huimanguillo, Tabasco, México. *Agrociencia*, 51(3), 343-358.
- Hernández Legnazzi, J. (2016). *Dinámica de los nutrientes y la materia orgánica del suelo en los sistemas forestales* [Disertación doctoral, Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/28276>
- Kallenbach, C. M., Frey, S. D., & Grandy, A. S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 7(1), Artículo e13630. <https://doi.org/10.1038/ncomms13630>
- Laclau, J.-P., Ranger, J., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Marlet, S., & Bouillet, J.-P. (2005). Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo. *Forest Ecology and Management*, 210(1-3), 375-391. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.028>
- Ley n° 15.939: *Ley forestal - Fondo forestal - Recursos naturales*. (1987). IMPO. <https://www.impocom.uy/bases/leyes/15939-1987>
- Liu, X., Zhou, T., Luo, H., Xu, P., Gao, S., & Liu, J. (2019). Models ignoring spatial heterogeneities of forest age will significantly overestimate the climate effects on litterfall in China. *Science of The Total Environment*, 661, 492-503.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.162>
- Ludvichak, A. A., Schumacher, M. V., Dick, G., Momolli, D. R., de Souza, H. P., & Guimarães, C. D. C. (2016). Nutrient return through litterfall in a *Eucalyptus dunnii* Maiden stand in sandy soil. *Revista Árvore*, 40(6), 1041-1048.
<https://doi.org/10.1590/0100-67622016000600009>
- Melillo, J. M., Aber, J. D., & Muratore, J. F. (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63(3), 621-626.
<https://doi.org/10.2307/1936780>

- Momolli, D. R., Schumacher, M. V., Viera, M., Ludvichak, A. A., Guimarães, C. D. C., & Souza, H. P. D. de. (2019a). Incident precipitation partitioning: Throughfall, stemflow and canopy interception in *Eucalyptus dunnii* stand. *Journal of Agricultural Science*, 11(5), 372-380. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n5p372>
- Momolli, D. R., Schumacher, M. V., Viera, M., Ludvichak, A. A., Guimarães, C. D. C., & Souza, H. P. D. de. (2019b). Litterfall and nutrient return in *Eucalyptus dunnii* Maiden in the Pampa Biome, Brazil. *Journal of Agricultural Science*, 11(5), 362-371. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n5p362>
- Morales Olmos, V., & Pienika, E. (2022). Contribution of the forest sector to the uruguayan economy: A first approach with National Accounts. *Journal of Forest Science*, 68(3), 116-119. <https://doi.org/10.17221/149/2021-JFS>
- Neumann, M., Ukonmaanaho, L., Johnson, J., Benham, S., Vesterdal, L., Novotný, R., Verstraeten, A., Lundin, L., Thimonier, A., Michopoulos, P., & Hasenauer, H. (2018). Quantifying carbon and nutrient input from litterfall in european forests using field observations and modeling. *Global Biogeochemical Cycles*, 32(5), 784-798. <https://doi.org/10.1029/2017GB005825>
- Nouvellon, Y., Epron, D., Marsden, C., Kinana, A., Maire, G., Deleporte, P., Saint-André, L., Bouillet, J.-P., & Laclau, J.-P. (2012). Age-related changes in litter inputs explain annual trends in soil CO₂ effluxes over a full *Eucalyptus* rotation after afforestation of a tropical savannah. *Biogeochemistry*, 111(1-3), 515-533. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9685-9>
- O'Connell, A. M., & Menagé, P. M. A. (1982). Litter fall and nutrient cycling in karri (*Eucalyptus diversicolor* F. Muell.) forest in relation to stand age. *Australian Journal of Ecology*, 7(1), 49-62. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1982.tb01299.x>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>

- Pérez, C., Frangi, J., Goya, J., Luy, A., & Arturi, M. (2013). Contenido de nutrientes en las raíces finas y el mantillo de rodales de *Eucalyptus grandis* de diferente edad en la Mesopotamia Argentina. *Bosque (Valdivia)*, 34(3), 11-12.
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002013000300006>
- Pezzutti, R. V., Schenone, R. A., Caldato, S. L., Chrapek, C. J., Rojas, A. C., & Fernández, V. R. (2023). Dinámica de la producción y descomposición de hojarasca en rodales de *Pinus elliottii* Engelm. y *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden en el nordeste de Corrientes. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 20(46), 17-26. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v20i46.6599>
- Pook, E. W., Gill, A. M., & Moore, P. H. R. (1997). Long-term variation of litter fall, canopy leaf area and flowering in a eucalyptus maculata forest on the South Coast of New South Wales. *Australian Journal of Botany*, 45(5), 737-755.
<https://doi.org/10.1071/BT95063>
- Resquin, F., Bentancor, L., Carrasco-Letelier, L., Rachid-Casnati, C., & Navarro-Cerrillo, R. M. (2022). Rotation length of intensive *Eucalyptus* plantations: How it impacts on productive and energy sustainability. *Biomass and Bioenergy*, 166, Artículo e106607. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2022.106607>
- Ryan, M. G., Binkley, D., Fownes, J. H., Giardina, C. P., & Senock, R. S. (2004). An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs*, 74(3), 393-414.
- Santos, A. C., Sette-Junior, C. R., Silva, M. F. da, Lemes, A. da S. A., Calil, F. N., & Silva Neto, C. de M. (2023). Biomass and carbon stocks in *Eucalyptus* spp. litterfall in an integrated production system. *Idesia (Arica)*, 41(2), 35-43.
<https://doi.org/10.4067/S0718-34292023000200035>
- Schlatter, J. E., & Gerding, V. (2014). Sitio forestal. En C. Donoso, M. E. González, & A. Lara (Eds.), *Ecología forestal: Bases para el manejo sustentable y conservación de los bosques nativos de Chile* (pp. 309-319). Ediciones UACH.
- Schlatter, J. E., Gerding, V., & Calderón, S. (2006). Aporte de la hojarasca al ciclo biogeoquímico en plantaciones de *Eucalyptus nitens*, X Región, Chile. *Bosque (Valdivia)*, 27(2), 115-125. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002006000200006>

- Schumacher, M. V., Corrêa, R. S., Viera, M., & de Araújo, E. F. (2013). Produção e decomposição de serapilheira em um povoamento de *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus globulus maidenii*. *Cerne*, 19(3), 501-508.
- Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press.
- Teramage, M. T., Bassango, B., & Sime, G. (2024). Litterfall-associated carbon deposition and vertical profiles of soil organic carbon in different land-use systems. *Applied and Environmental Soil Science*, 2024(1), Artículo e3350038. <https://doi.org/10.1155/2024/3350038>
- Thompson, L. M., & Troeh, F. R. (2021). *Los suelos y su fertilidad* (4ª ed.). Reverté.
- Turnbull, C. R. A., & Madden, J. L. (1983). Relationship of litterfall to basal area and climatic variables in cool temperate forests of southern Tasmania. *Australian Journal of Ecology*, 8(4), 425-431. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1983.tb01339.x>
- Turner, J., & Lambert, M. J. (2008). Nutrient cycling in age sequences of two *Eucalyptus* plantation species. *Forest Ecology and Management*, 255(5-6), 1701-1712.
- Ukonmaanaho, L., Pitman, R., Bastrup-Birk, A., Breda, N., Rautio, P., Nussbaumer, A., Thimonier, A., Wohlgemuth, L., & Hagenmüller, K. (2025). *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests: Part XIII: Sampling and analysis of litterfall*. UNECE. https://www.icp-forests.net/fileadmin/icp_forests/Dateien/Manual_Versions/2025-2026_neu/ICPF_Manual_part13_2025-1_Litterfall.pdf
- Uruguay XXI. (2021). *Sector forestal en Uruguay*. <https://www.uruguayxxi.gub.uy/uploads/informacion/a29771e03cc49e42fe516c01b0d271dc0fcf4cbe.pdf>
- Vallejos, M., Gallego, F., Barbieri, A., Ramos, S., Buzzzone, L., Rama, G., & Baeza, S. (2024). El pastizal que nos queda... *Revista INIA*, (76), 65-69.
- Vargas, G. R. D., Marques, R., Bianchin, J. E., Teixeira, W. W. R., & Blum, H. (2019). Biomass deposition and chemical composition of litterfall in clonal eucalyptus plantations. *Floresta e Ambiente*, 26(2), Artículo e20170450. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.045017>

- Vitousek, P. M., Turner, D. R., Parton, W. J., & Sanford, R. L. (1994). Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: Patterns, mechanisms, and models. *Ecology*, 75(2), 418-429. <https://doi.org/10.2307/1939545>
- Wang, H., Liu, S., Wang, J., Shi, Z., Lu, L., Guo, W., Jia, H., & Cai, D. (2013). Dynamics and speciation of organic carbon during decomposition of leaf litter and fine roots in four subtropical plantations of China. *Forest Ecology and Management*, 300, 43-52. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.015>
- Xu, C. H., Hu, C., Zhang, Z. H., Peng, X. B., & Hu, G. (2023). Ecological stoichiometric characteristics of leaf, litter, and soil in *Eucalyptus* plantations with different ages in subtropical, South China. *Applied Ecology and Environmental Research*, 21(4), 3755-3765. https://doi.org/10.15666/aeer/2104_37553765
- Zhang, H., Jiang, Y., Song, M., He, J., & Guan, D. (2020). Improving understanding of carbon stock characteristics of Eucalyptus and Acacia trees in southern China through litter layer and woody debris. *Scientific Reports*, 10(1), Artículo e4735. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61476-3>
- Zhang, H., Yuan, W., Dong, W., & Liu, S. (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 20, 240-247. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.01.003>