



Universidad de Salamanca

Departamento de Biología Animal, Ecología,
Parasitología, Edafología y Química Agrícola

Tesis Doctoral

**ESTUDIO DE PROCESOS ECOLÓGICOS PARA EL
DESARROLLO SOSTENIBLE DEL CASTAÑO
(*Castanea sativa* Mill.) DE LA SIERRA DE FRANCIA**



Sergio Salazar Iglesias

2008



UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, ECOLOGÍA, PARASITOLOGÍA,
EDAFOLOGÍA Y QUÍMICA AGRÍCOLA**

**ESTUDIO DE PROCESOS ECOLÓGICOS PARA EL DESARROLLO
SOSTENIBLE DEL CASTAÑO (*Castanea sativa* Mill.) DE LA SIERRA
DE FRANCIA**

Memoria presentada por el Licenciado
Sergio Salazar Iglesias para aspirar al grado
de Doctor por la Universidad de Salamanca.

Salamanca, Septiembre de 2008

La presente Memoria de Tesis titulada “*Estudio de procesos ecológicos para el desarrollo sostenible del castaño (Castanea sativa)*” de la Sierra de Francia”, ha sido realizada bajo mi dirección en el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca (IRNASA), adscrito al Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y estimo que puede ser presentada ante el tribunal que lo ha de juzgar.

Y para que así conste lo firmo en Salamanca a 12 de septiembre de 2008.

Dr. Ignacio Santa Regina Rodríguez

Vº Bº, el Tutor

Dr. Alfonso Escudero Berián

AGRADECIMIENTOS

Existe un dicho que dice “cuando calcules el tiempo que invertirás en realizar una tarea multiplica esa cifra por dos y aumenta una unidad de tiempo, así obtendrás el tiempo real que necesitarás para acabar”. Pues sí, efectivamente, esta máxima se puede aplicar en la realización de esta tesis. Afortunadamente, al final se ha conseguido llevar a cabo. Estos años en el IRNA me han dado la oportunidad de iniciarme en el mundo de la investigación, pero sobre todo me han permitido conocer a mucha gente a la que, no sólo a nivel profesional, sino a un nivel personal, estaré siempre agradecido. No es fácil plasmar en unas pocas palabras el agradecimiento que siento por muchas de estas personas que han hecho más fácil el trabajo durante todo este tiempo.

Por ello quiero agradecer,

A mis padres y a mi hermano David, por su cariño y constante apoyo, sobre todo en los momentos más duros cuando todo es un poco más difícil. También a mi abuelo Xiqui por sus consejos.

Al Doctor Ignacio Santa Regina, mi director de tesis, por su ayuda en la dirección de este trabajo.

Al Doctor Alfonso Escudero, del Departamento de Biología Animal, Ecología, Parasitología, Edafología y Química Agrícola, por darme la posibilidad, siendo tutor de este trabajo, de presentar esta tesis en dicho departamento

Al Doctor Claudino Rodríguez-Barrueco, por acogerme en su laboratorio, su ayuda desinteresada, sus consejos profesionales y no profesionales y por hacerme cómplice en esa investigación sobre Rodin.

Al Doctor Álvaro Peix, la persona que más luchó para que esta tesis saliera adelante. Este trabajo sin su apoyo no hubiera sido posible, no sólo por la ayuda en la parte científica, fundamental dadas las circunstancias especiales que han rodeado este trabajo, sino también, y casi más importante, por el apoyo moral mostrado cuando hacía falta. En fin, que te voy a decir, gracias por todo amigo.

Al Doctor Mariano Igual, por su ayuda y disponibilidad en todo momento.

A mis compañeros de laboratorio, Ángel Valverde, María, Oni, y Marisol por su amabilidad y compañerismo a lo largo de estos años.

A todos los integrantes del Proyecto Manchest, gracias al cual esta investigación fue posible; por los ratos tan agradables vividos en Atenas, Catania y Montpellier. En especial a Hélèn Gondard por ser tan buena chica y por su ayuda en los inventarios de las parcelas.

Al Doctor Juan Antonio Sánchez Rodríguez, por su ayuda en la descripción de las principales características de la zona de estudio, así como en la determinación de numerosos taxones botánicos.

A Jesús Hernández Pombero, por su ayuda en la recogida de muestras en las parcelas de experimentación.

A Concha Pérez y Mari Cruz Macarro, por su contribución en los análisis de las muestras recogidas.

A la Doctora M^a Purificación Galindo Villardón y a Luz Estela, del Departamento de Estadística de la Universidad de Salamanca, por su ayuda a la hora de realizar los análisis estadísticos.

A todos los que anteriormente han pasado por el laboratorio como Octavio, Eva, Siham, Estela, Jesús, Natalia, Marcia o Gastón. Quiero recordar especialmente a Tiziana, la siciliana de la que siempre me acordaré y a Yoli, a la que me alegro muchísimo de haber conocido y a la que considero como una hermana.

A Elena, sabes que necesitaría más de un párrafo para expresarte todo mi agradecimiento. Esta tesis ha merecido la pena aunque sólo sea por haberte conocido.

A Aitor y Diego, por tantos buenos momentos vividos en estos años. Todo ha sido más llevadero con vosotros por aquí, esos cigarros en la terraza (y eso que yo no fumo),

esas conversaciones chanantes, esos trasplantes de cactus, esas charlas en mi sitio, esos viajes a vuestros pueblos,...

A Victoria, a la que deseo mucha suerte en todo porque de verdad se lo merece.

A Juan Carlos, el Majete, por su buen humor y por esos ratos de buenas risas que hemos pasado entre zascandileo y zascandileo.

A las chicas de pastos, a Cristina, una de las mejores amigas que me llevo de este centro; a Salud, la chica más madridista que conozco; a María una de las mejores compañeras que se pueden tener; a Lorena, aunque tu estancia ha sido breve dejas un gran recuerdo; a Patri, a la que deseo mucha suerte en Málaga, y sobre todo a Noemí, quien lo iba decir con lo que te costaba pasarte al principio por mi sitio y al final mira que hemos pasado buenos momentos. Y cuando no han sido tan buenos siempre estamos echando unas buenas parrafadas; una pena parecemos demasiado en algún aspecto...

A mis compañeros del segundo piso Rebeca (al final leo la tesis y todavía no he ido al Gneis), Nando y a los que ya no están como Marta, María, Lorena, la joven Felicia, Carmencita, Sara, Sole, Sara Covalada y sobre todo a Silvia, por su espíritu tan positivo y por aguantar tanto mis vaciles, eso sí, espero que el día que celebre la tesis si que aguantes algo más de las dos de la mañana....

A la gente de prácticas que han pasado por el Centro como Iris, Rebeca, Silvia, Amable, Carmen, Tomás, Patricia, Manu, Alicia y Miriam que, aunque brevemente estuvieron por el laboratorio, nos contagiaron con su frescura.

Al resto de gente del IRNA, como Maria Puerto (gracias por esas visitillas siempre con una sonrisa), Ángel Luís (que gran tío, volveremos a por Boletus, no lo dudes), a Virginia (la futura mama), Carmen del Hoyo (gracias por tu apoyo), Enedina, Eva, Nemesio, Sergio, Elsa, Ana, Luís el gallego (el día menos pensado Aitor y yo haremos esa visita prometida), Bea, Rosa, Rafa, Pili, Svetla, M^a Ángeles, Olga... a todos aquellos que no figuran aquí expresamente, bien por olvido, o porque sería imposible nombrarlos a todos.

A Martha Helena, por su amistad y confianza brindada en este tiempo.

A mis compañeros de curso de doctorado, especialmente a Bertha, Jaime, Karen y Victoria.

A Maribel, Pili y Nines, por su constante apoyo y por ser unas amigas incondicionales. Maribel, aquellos carteles cambiaron el rumbo de esta tesis.

A mis amigos David, Elena, Luisfer, Javi, David, Mayte, Ana, Dudo, Turri, Ruth, Juanes, Isabel, Luisin, Jesús, Edu, Sara, Canario, Tomás, Miguel, Elena, Robert, Pilar y Kike. Al final la eterna pregunta ¿qué, para cuándo? ya veis que ya tiene respuesta. Ya celebraremos esta tesis por ahí, en algún lugar elegante y con clase, no se, ¿en La Imprenta por ejemplo?.

Al grupo de los “biólogos” Use, Pilar, Luismi, Caty, Angelito, Susi, Juanín, Monse,...

A los ex-pascualinos, Ana, Silvia, las dos Mónicas y como no, el gran Julián. Vamos Anarri, que al final vamos a leer a la par.

A Tomás Díaz Len, al que nunca llegué a conocer personalmente y posiblemente gracias a eso este trabajo ha llegado a buen puerto. Espero que ya se me haya levantado la orden de alejamiento hacia él.

A mi familia

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	3
1. 1. Desarrollo sostenible en ecosistemas forestales	3
1. 2. El ciclo biogeoquímico	5
1. 3. Biomasa forestal	9
1.3.1. Consideraciones generales	9
1.3.2. Métodos para calcular la biomasa forestal	10
1.4. Nutrientes foliares	11
1.4.1. Consideraciones generales	11
1.4.2. Reabsorción de nutrientes	13
1.5. Producción de hojarasca	17
1.5.1. Definición de conceptos	17
1.5.2. Importancia de la producción de hojarasca	18
1.5.3. Factores que influyen en la producción de hojarasca	19
1.5.4. Nutrientes acumulados en la hojarasca	21
1.6. Descomposición de hojarasca	21
1.6.1. Consideraciones generales	21
1.6.2. Influencia de los factores climáticos	24
1.6.3. Influencia de la composición química inicial de la hojarasca y del suelo	25
1.6.3.1. Influencia de la composición química inicial de la hojarasca	25
1.6.3.2. Influencia de la disponibilidad de nutrientes del suelo	29
1.6.4. Influencia de los organismos del suelo	30
1.6.4.1. Macrofauna y mesofauna	30
1.6.4.2. Microorganismos	30
1.7. Parámetros bioquímicos del suelo	31
1.7.1. Consideraciones generales	31
1.7.2. Enzimas del suelo	34

1.7.2.1. Consideraciones generales	34
1.7.2.2. Actividad deshidrogenasa	38
1.7.2.3. Actividad ureasa	39
1.7.2.4. Actividad fosfatasa ácida	40
1.7.2.5. Actividad arilsulfatasa	42
1.7.2.6. Actividad β -Glucosidasa	43
1.7.3. Respiración microbiana del suelo	44
1.7.4. Microbiota del suelo	47
1.7.4.1. Consideraciones generales	47
1.7.4.2. Microorganismos solubilizadores de fosfato	50
1.7.4.3. Microorganismos y descomposición de hojarasca	52
2. OBJETIVOS	55
3. MATERIALES Y MÉTODOS	59
3.1. Zona de estudio	61
3.1.1. Situación general	61
3.1.2. Parcelas de experimentación	62
3.1.2.1. Castaños	63
- Castaño dedicado a la producción de madera	65
- Castaño dedicado a la producción de fruto	66
3.1.2.2. Rebollar o melojar	67
3.1.3. Climatología	70
3.1.4. Suelos	72
3.2. Toma y preparación de muestras	75
3.2.1. Biomasa arbórea	75
3.2.2. Dinámica de los nutrientes en las hojas del árbol	75
-Índices foliares	76
3.2.3. Producción de hojarasca	76
3.2.4. Descomposición de hojarasca	77

3.2.3.1 Modelo de descomposición	79
3.2.3.2. Índices de descomposición	80
3.2.5. Necromasa	81
3.2.6. Recogida de muestras de suelo	81
3.2.7. Mediciones en campo de temperatura del suelo y pluviometría	82
3.3. Métodos analíticos	82
3.3.1. Análisis de muestras vegetales	82
3.3.2. Análisis de suelos	85
3.3.3. Análisis enzimáticos	88
3.3.3.1. Actividad deshidrogenasa	88
3.3.3.2. Actividad ureasa	89
3.3.3.3. Actividad fosfatasa ácida	90
-Microbiota total y solubilizadores de fosfato	92
3.3.3.4. Actividad arilsulfatasa	93
3.3.3.5. Actividad β -glucosidasa	93
3.3.4. Respiración microbiana del suelo	94
3.3.5. Capacidad máxima de retención de agua (WHC)	95
3. 4. Análisis estadísticos	95
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	97
4.1. BIOMASA ARBÓREA	99
4.1.1. Estimación de la biomasa arbórea	99
4.1.2. Nutrientes en la biomasa arbórea	105
4.1.2.1. Concentración de nutrientes	106
4.1.2.2. Mineralomasa	107
4.2. DINÁMICA DE LOS NUTRIENTES EN LAS HOJAS DEL ÁRBOL	110
4.2.1. Dinámica del nitrógeno	110
4.2.1.1. Evolución temporal en las hojas	110
4.2.1.2. Reabsorción	113
4.2.1.2. Habilidad en la reabsorción	117
4.2.2. Dinámica del fósforo	119

4.2.2.1. Evolución temporal en las hojas	119
4.2.2.2. Reabsorción	122
4.2.2.2. Habilidad en la reabsorción	124
4.2.3. Dinámica del calcio	126
4.2.3.1. Evolución temporal en las hojas	126
4.2.3.2. Reabsorción	129
4.2.3.3. Habilidad en la reabsorción	131
4.2.4. Dinámica del magnesio	132
4.2.4.1. Evolución temporal en las hojas	132
4.2.4.2. Reabsorción	135
4.2.4.3. Habilidad en la reabsorción	136
4.2.5. Dinámica del potasio	137
4.2.5.1. Evolución temporal en las hojas	137
4.2.5.2. Reabsorción	140
4.2.5.3. Habilidad en la reabsorción	142
4.3. PRODUCCIÓN DE HOJARASCA	144
4.3.1. Producción de las distintas fracciones de la hojarasca	144
4.3.1.1 Producción de hojarasca total	144
4.3.1.2. Producción de hojas	146
4.3.1.3. Producción de ramas	149
4.3.1.4. Producción de inflorescencias	151
4.3.1.5. Producción de frutos	154
4.3.1.6. Producción de cúpulas	157
4.3.1.7. Producción de otros restos de hojarasca	159
4.3.2. Influencia del clima en la producción de hojarasca	161
4.3.3. Nutrientes en la hojarasca	165
4.3.3.1. Carbono	166
4.3.3.2. Nitrógeno	167

4.3.3.3. Fósforo	169
4.3.3.4. Calcio	170
4.3.3.5. Magnesio	172
4.3.3.6. Potasio	173
4.3.4. Retorno potencial de nutrientes	175
4.3.4.1. Carbono	175
4.3.4.2. Nitrógeno	177
4.3.4.3. Fósforo	178
4.3.4.4. Calcio	180
4.3.4.5. Magnesio	181
4.3.4.6. Potasio	183
4.4. DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA	185
4.4.1. Evolución de la pérdida de materia seca	185
4.4.1.1. Tasas de descomposición	189
- Tasas mensuales	192
4.4.1.2. Ajustes de líneas de regresión	194
4.4.1.3. Índices de descomposición	196
4.4.1.4. Control de la descomposición por medio del clima	198
4.4.2. Dinámica de los nutrientes en las hojas en descomposición	201
4.4.2.1. Carbono	201
4.4.2.2. Nitrógeno	205
4.4.2.3. Relación C/N	210
4.4.2.4. Fósforo	214
4.4.2.5. Calcio	219
4.4.2.6. Magnesio	225
4.4.2.7. Potasio	229

4.5. PARÁMETROS BIOQUÍMICOS DEL SUELO	234
4.5.1. Respiración del suelo	234
4.5.2. Actividad enzimática del suelo	239
4.5.2.1. Actividad deshidrogenasa	239
4.5.2.2. Actividad ureasa	243
4.5.2.3. Actividad fosfatasa ácida	247
-Recuento de bacterias y solubilizadores de fosfato	250
4.5.2.4. Actividad arilsulfatasa	252
4.5.2.5. Actividad β -glucosidasa	255
4.5.2.6. Factores que influyen en la actividad de los parámetros bioquímicos	258
5. CONCLUSIONES	267
6. BIBLIOGRAFÍA	273
7. ANEXOS	311
7.1. Anexo 1	313
7.2. Anexo 2	322

1. INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN.

1.1. Desarrollo sostenible en ecosistemas forestales.

Desde la cumbre de Río de Janeiro de 1992 se acepta de forma general que los bosques desempeñan un papel fundamental en el equilibrio de la naturaleza y en el bienestar de los ciudadanos. Los ecosistemas forestales cumplen tres funciones: función ecológica, social y económica (Gutiérrez de Loma, 2001):

1. Función ecológica: con carácter general, por función ecológica de los ecosistemas forestales entendemos su regulación del ciclo del agua, la mejora de la calidad de las aguas, la conservación o restauración de la fertilidad del suelo, la prevención o paralización de los procesos de erosión o desertificación, la conservación y uso sostenible de la biodiversidad de las propias especies forestales, la conservación y uso sostenible de las especies de flora y fauna para que los bosques constituyan su hábitat, especialmente si se trata de especies amenazadas, su contribución a la variedad y belleza del paisaje, al efecto sumidero del carbono y otros gases que generan el efecto invernadero y el cambio climático, y, en general, al equilibrio del intercambio de los gases atmosféricos.

2. Función social: la función social, cada vez más importante, contempla a los bosques como zonas de esparcimiento y turismo de la población, como práctica de deportes (caza, pesca, de aventura, etc.), como zona paisajística, y de asentamiento y trabajo de la población dedicada a la conservación del medio natural.

3. Función económica: por esta función se entiende el aprovechamiento de los recursos naturales renovables de carácter forestal mediante su uso ordenado racionalmente, fomentando el asociacionismo y la colaboración entre los sectores implicados en la producción, transformación, comercialización de los recursos forestales y la mejora de estos procesos procurando un reparto equitativo del valor añadido entre las poblaciones del medio rural, mejorando la calidad de los productos y subproductos forestales. De todas las utilidades de los productos derivados del monte (madera, leña, resinas, corcho, pastos para el ganado, frutos, etc.), la producción de

madera es, sin duda, la de mayor importancia.

Los beneficios generados por los bosques pueden llegar a desaparecer si la estabilidad de las masas forestales es afectada a largo plazo por las actividades humanas.

En la Conferencia Ministerial Paneuropea sobre Protección de Bosque y Desarrollo Sostenible (1993) se ha definido la gestión forestal sostenible como la gestión y uso de los bosques y tierras forestales de tal forma y con tal intensidad que se mantenga su biodiversidad, productividad, capacidad de regeneración, vitalidad, ahora y en el futuro, de las trascendentes funciones ecológicas, económicas y sociales en los ámbitos local, nacional y global, sin causar perjuicio a otros ecosistemas.

Los ecosistemas forestales se ven sometidos a diferentes perturbaciones naturales como pueden ser el viento, el fuego, las inundaciones o el consumo por parte de los herbívoros, que provocan que su evolución difiera de la que podría esperarse de un bosque “perfecto” (Frelich, 2002). Pero además de estas alteraciones la más importante puede ser la del uso de los bosques por parte del hombre. Asumiendo que la explotación de los bosques es necesaria para la economía regional, debemos asegurarnos que esta explotación sea sostenible, es decir, que el uso de los bosques por parte del hombre no ponga en peligro la existencia de éstos. La gestión sostenible intenta así compaginar la explotación forestal con el mantenimiento de la biodiversidad y la función del ecosistema.

La política forestal debería caracterizarse actualmente por un compromiso hacia una gestión ecológicamente sostenible de los ecosistemas forestales, de la preservación de la biodiversidad y de los procesos ecológicos esenciales, encaminado todo ello hacia la conservación y mejora del patrimonio natural. Indudablemente para llevar a cabo una gestión sostenible de los recursos forestales es necesario conocer los factores que afectan al uso de los bosques. El estudio de los bosques de frondosas poco productivos, que se extienden por amplias zonas geográficas deprimidas, o con suelos de baja fertilidad, es de capital relevancia, debido al importante papel ecológico que siempre han desempeñado. Además, entre las líneas temáticas propuestas por la Unión Europea y la E.S.F., una de las fundamentales es el ciclo de nutrientes, y en general, los aspectos

relacionados con su dinámica, dado que éstos son de importancia primordial en el funcionamiento global de los ecosistemas forestales y, por consiguiente, en la determinación de las características y estabilidad de aquellos. Se ha empezado a tener conciencia pública de esta situación por diversos motivos:

1. El gran déficit maderero de la actual Europa comunitaria, que obliga a fuertes importaciones.

2. El abandono de dichas especies forestales, que en el pasado tuvieron importancia económica, y que hoy ven peligrar su existencia, dado que dichas manchas forestales ofrecen marcada degradación y abandono, por cuanto mantienen baja productividad.

3. El aumento de la superficie sin labrar, a la que hay que dar un destino para evitar su erosión y procurar un desarrollo sostenible en dichas áreas, por lo general marginales o deprimidas.

1.2. El ciclo biogeoquímico.

Rodin y Bazilevich (1967) definen el ciclo biogeoquímico como “el paso de los elementos del suelo y de la atmósfera a los organismos vivos, su transformación en complejos nuevos y su retorno al suelo y a la atmósfera, en el momento de la eliminación anual de una parte de la materia orgánica o, por la muerte completa de los organismos que entran en la composición de la biocenosis”. El ciclo biogeoquímico de la materia orgánica y los elementos minerales representa un papel clave de las relaciones existentes entre suelo, vegetación y medio ambiente, constituyendo por ello uno de los fenómenos ecológicos esenciales en las biocenosis naturales y, en particular, en los ecosistemas forestales (Rapp, 1969).

Los ecosistemas forestales aseguran, principalmente, mediante el ciclo biogeoquímico sus necesidades de elementos nutritivos. Por ello, la exportación de bioelementos por explotación forestal debe de ser restituida en el curso de una nueva generación de árboles con objeto de que no disminuya la productividad; por el contrario,

en bosques naturales, sin acusada acción antropozoógica, los elementos nutritivos se mantienen en un nivel adecuado, gracias a un equilibrio dinámico (Duchaufour, 1983).

La importancia de los ciclos biogeoquímicos es fundamental porque ellos aseguran una redistribución de los elementos en el suelo que, si no, se empobrecería sin interrupción, cada vez más intensamente. La energía necesaria para el remonte de una parte de los elementos hacia la superficie está asegurada por la energía solar y la capacidad fotosintética de los vegetales. Un ecosistema maduro y bien desarrollado es capaz de mantener su productividad de manera sustentable mediante la entrada de energía solar. Los flujos de energía que se producen en él mismo son el resultado de un juego complejo de interacciones tróficas, pudiéndose calcular las salidas del sistema en términos de productividad primaria neta o biomasa (Odum, 1971).

El ciclo biogeoquímico se caracteriza por la diferente distribución de los nutrientes en cada compartimento del ecosistema y en la velocidad del flujo entre éstos. La interacción entre los organismos y su ambiente, así como la disponibilidad y uso de cada nutriente, va a determinar los procesos de dicho ciclo (Schlesinger, 2000).

La transferencia de elementos biógenos en el seno de los ecosistemas forestales sigue principalmente dos caminos (Ovington, 1962): el ciclo biológico y el ciclo geoquímico (Fig. 1):

A. El ciclo biológico o cerrado se refiere a la circulación de los elementos biógenos en el seno del ecosistema, entre el suelo forestal y las comunidades vegetales y animales; afecta, por tanto, a la biocenosis. Este ciclo anual, en primer lugar se compone de la absorción de nutrientes a través del sistema radical del árbol; en segundo lugar, la retención de nutrientes que se incorporan a la biomasa de troncos y ramas que se producen anualmente, por lo que entrarán en un ciclo mucho más lento; y en tercer lugar, el retorno o regreso anual al suelo mediante la hojarasca que los almacena hasta que son absorbidos de nuevo, con lo que se cierra este ciclo.

B. El ciclo geoquímico es un ciclo abierto, comprende ganancias y pérdidas de elementos minerales (Ovington, 1962).

Las ganancias se evalúan:

1) Partículas suspendidas en la atmósfera y otras previamente sedimentadas sobre las hojas, que son arrastradas hacia el suelo a través de las precipitaciones líquidas (lluvia, nieve,...) o sólidas (aerosoles, polvos).

2) Adiciones por alteraciones de la roca madre. De esta manera, parte de los elementos químicos son transferidos, por diversos medios, a los horizontes superiores del suelo y así pueden ser absorbidos por las raíces. Estos aportes son significativos, por ejemplo, para el fósforo. En otras ocasiones, si son solubles, pueden ser incorporados por las raíces más profundas.

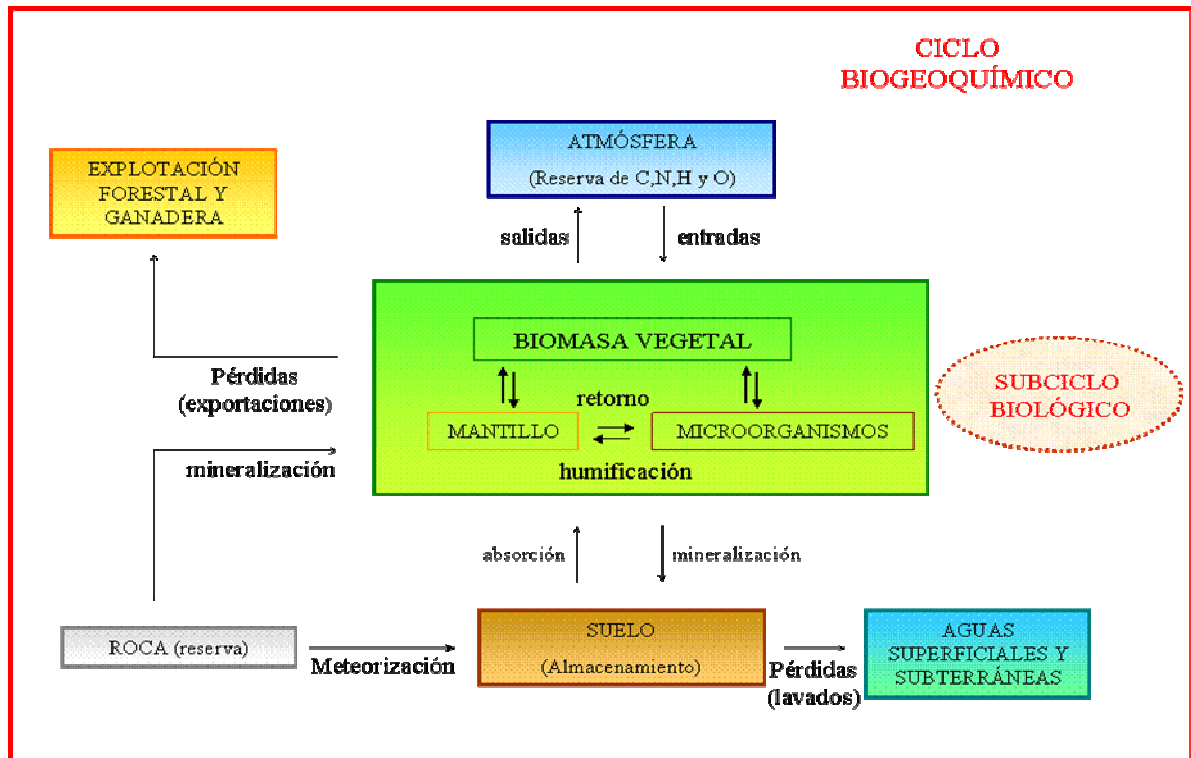
3) Adición por fijación microbiana. En el caso del nitrógeno, el intercambio con la atmósfera es debido a la actividad de los microorganismos fijadores de nitrógeno tanto de vida libre como endosimbióticos. El nitrógeno es muchas veces factor limitante, por lo que aportes atmosféricos a través de esta fijación biológica, junto con el agua de lluvia, constituye una ayuda para el ecosistema forestal, una fertilización crónica a bajo nivel (Escarre *et al.*, 1984).

Las pérdidas se producen a través de:

1) Evacuación, en gran medida, por las aguas de drenaje, eficaz vector que exporta a zonas fuera del dominio del ecosistema los nutrientes disueltos en ellas.

2) Podas y talas parciales o totales del bosque, que si se realizan de manera incontrolada conducen irremediablemente a una pérdida de productividad. Estas pérdidas son muy variables, dependiendo del tipo y grado de explotación de los productos forestales exportados.

3) Una pequeña parte del nitrógeno de las sales minerales puede ser reincorporado a la atmósfera por desnitrificación y algún otro elemento, como el fósforo, puede reincorporarse a la roca madre.

Fig. 1. Ciclo biogeoquímico de elementos minerales en ecosistemas forestales

En un sistema en equilibrio, la cantidad total de los aportes es compensada por la pérdida de peso de una masa igual de hojarasca; en caso contrario habría una acumulación y retención de elementos, dando lugar a una disminución de la productividad (Jenny *et al.*, 1949; Santa Regina, 1987). Por ello, un problema esencial en ecología forestal es conocer las leyes que presiden las transformaciones de la materia orgánica para poder evitar el ralentizamiento excesivo de los ciclos biogeoquímicos.

La proporción en que caen y se descomponen los restos vegetales contribuye a la regulación del ciclo de nutrientes, a la fertilidad del suelo y a la producción primaria en los ecosistemas forestales (Martín *et al.*, 1996; Berg, 2000; Lebrecht *et al.*, 2001; Ranger *et al.*, 2003; Yang *et al.*, 2004b). Así, es crucial entender la dinámica de los nutrientes en estos ecosistemas forestales (Berg, 2000).

1. 3. Biomasa forestal.

1.3.1. Consideraciones generales.

La fotosíntesis es el proceso por el que se capta la energía luminosa que procede del sol y se convierte en energía química. Con esta energía el CO₂, el agua y los nitratos que las plantas absorben reaccionan sintetizando las moléculas de carbohidratos (glucosa, almidón, celulosa, etc.), lípidos (aceites, vitaminas, etc.), proteínas y ácidos nucleicos (ADN y ARN) que forman las estructuras vivas de la planta. La síntesis de materia orgánica producida a partir de la fotosíntesis se conoce como producción primaria (Margalef, 1982).

La producción primaria bruta de un ecosistema es la energía total fijada por la fotosíntesis de las plantas. La producción primaria neta es la energía fijada por fotosíntesis menos la energía empleada en la respiración, es decir la producción primaria bruta menos la respiración. Cuando la producción primaria neta es positiva, la biomasa de las plantas del ecosistema va aumentando. Es lo que sucede, por ejemplo, en un bosque joven en el que los árboles van creciendo y aumentando su número. Cuando el bosque ha envejecido, sigue realizando fotosíntesis, pero toda la energía sintetizada la emplea en la respiración, la producción neta se hace cero y la masa vegetal del bosque ya no aumenta. La producción primaria neta de un bosque depende de factores medioambientales como son el clima y el suelo, y de factores intrínsecos tales como la edad y el tipo de bosque (Santa Regina *et al.*, 1991). Las plantas retienen una parte importante de los elementos nutritivos en estructuras perennes (ramas, tronco, raíces, etc.) y dichos nutrientes van a formar la mineralomasa de la fitocenosis (Duvigneaud, 1967).

La biomasa forestal se define como el peso (o estimación equivalente) de materia orgánica que existe en un determinado ecosistema forestal por encima y por debajo de la superficie del suelo. Normalmente, se cuantifica en toneladas por hectárea de peso fresco o seco o a través de valores modulares por clases diamétricas (Montero *et al.*, 2005).

La biomasa arbórea juega un papel fundamental en el estudio de los ciclos biogeoquímicos, ya que el contenido de los nutrientes en ecosistemas forestales está relacionado con la cantidad de biomasa presente (Santa Regina y Tarazona, 2001). Así, el conocer la distribución de los nutrientes en los distintos compartimentos del árbol es necesario para realizar predicciones realistas sobre la exportación de nutrientes bajo diferentes manejos forestales (Augusto *et al.*, 2000).

En la actualidad, los estudios sobre la biomasa tienen como finalidad entender los ciclos de la energía y nutrientes. También se están usando para observar el efecto de la vegetación en el ciclo global del CO₂ (Brown, 1997). Algunos modelos de CO₂ incluyen la estimación de la biomasa como el volumen, sus componentes o algunos parámetros relacionados, para establecer los flujos de gas entre la vegetación, el suelo y la atmósfera. Debido a esta importancia se han desarrollado estudios de la biomasa en bosques tropicales, templados, mediterráneos y en zonas semiáridas (Rapp *et al.*, 1999; Santa Regina y Tarazona, 2000, 2001; Návar *et al.*, 2002; Zianis y Mencuccini, 2003; Nadezhdina *et al.*, 2004; Rubilar *et al.*, 2005; Segura, 2005).

En cuanto a la biomasa radicular, sus valores varían bastante entre los distintos ecosistemas a lo largo del globo terrestre, desde 0.20 a 20 kg m⁻² (Cairns *et al.*, 1997).

1.3.2. Métodos para calcular la biomasa forestal.

La biomasa forestal puede ser calculada a través de métodos indirectos y directos. Los primeros son normalmente usados cuando las dimensiones del árbol son demasiado grandes, como ocurre por ejemplo con muchas especies tropicales. En este caso, se estiman las dimensiones del árbol y se calcula el volumen del tronco + las ramas más largas usando las fórmulas de Smalian y Huber (Loetsch *et al.*, 1973). Los directos, también llamados destructivos, consisten en la tala del árbol para determinar la biomasa a través del peso de cada uno de sus componentes, por ejemplo, raíces, tronco, ramas y hojas (Parresol, 1999). Estudios recientes demuestran que estos métodos tienden a obtener valores sesgados de los pesos de las diferentes fracciones por lo que, en el caso de que se necesite mucha precisión en las estimaciones, es necesario emplear métodos más específicos como los denominados “randomized branch sampling” o “important sampling” (Valentine *et al.*, 1984).

Una vez estimados los pesos de las distintas fracciones es necesario ajustar un modelo matemático que relacione los pesos de la biomasa seca con una o más variables representativas de estos árboles (Montero *et al.*, 2005). Normalmente se emplean ecuaciones alométricas para predecir la biomasa individual de cada árbol y se suman estas ecuaciones para obtener la biomasa total por área (Parresol, 1999). Estas ecuaciones se desarrollan a partir de características del árbol que son fáciles de medir como pueden ser el diámetro a la altura del pecho (DBH), diámetro basal (D), altura o una combinación de ellos (Parresol, 1999). No obstante, estas ecuaciones de regresión pueden generar ciertas dudas cuando son extrapoladas a otras áreas más grandes (McWilliam *et al.*, 1993). Debido al gran número de estudios sobre la biomasa arbórea, se han desarrollado una gran cantidad de ecuaciones para diferentes especies y en diferentes condiciones ambientales. No obstante, los valores de biomasa varían con la especie, edad, calidad del suelo y clima (Madgwick y Satoo, 1975).

1.4. Nutrientes foliares.

1.4.1. Consideraciones generales.

La concentración de nutrientes en las hojas de las plantas transmite información sobre varios aspectos de la ecofisiología de la planta, como puede ser la proporción entre fotosíntesis y respiración (Reich *et al.*, 1998), capacidad de crecimiento (Cornelissen *et al.*, 1997) y eficiencia en el uso de nutrientes (Chapin, 1980; Aerts y Chapin, 2000). Además, la concentración de nutrientes en las hojas influye en procesos tales como la descomposición y la mineralización de la hojarasca (Melillo *et al.*, 1982) y en los daños provocados por herbívoros y patógenos (Nordin *et al.*, 1998).

Durante el ciclo vegetativo de las hojas, la concentración de nutrientes depende de su naturaleza química, función fisiológica y otros factores (Oleksyn *et al.*, 1999). Muchos factores, tanto endógenos como exógenos, promueven que la mineralomasa foliar varíe tanto en el espacio como en el tiempo (Chapin, 1980; Del Arco *et al.*, 1991). La variación espacial está causada fundamentalmente por la variabilidad de los suelos (Fitter y Hay, 1989), la topografía, la estructura de la vegetación (Oliveira *et al.*, 1996) y por alteraciones como el impacto humano o ataques de insectos (Correia *et al.*, 1992), mientras que la variación temporal es regulada por la edad y crecimiento de la hoja

(Mayor y Roda, 1992), por el estado fenológico de la planta (Shelp *et al.*, 1995) y por el clima (Piñol *et al.*, 1995). Elementos como nitrógeno, fósforo, calcio y potasio están bastante influenciados por las variaciones estacionales (Escudero *et al.*, 1992a).

En algunas ocasiones la concentración de nutrientes en las hojas refleja la fertilidad del suelo (Chapin, 1980; Boerner, 1985; Del Arco *et al.*, 1991; Roig *et al.*, 2005) mientras que en otros casos no se ha encontrado correlación entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la concentración foliar (Kost y Boerner, 1985; Lal *et al.*, 2001). La variación en las concentraciones de nutrientes deriva de la variación en la disponibilidad de nutrientes y también de las diferencias fisiológicas entre especies y formas de crecimiento. Las concentraciones de nitrógeno, fósforo y cationes en las hojas pueden reflejar su relativa disponibilidad entre diferentes sitios (Hobbie y Gough; 2002).

La concentración foliar de nutrientes varía ampliamente entre especies. Así, las hojas de especies perennifolias tienden a tener concentraciones de nutrientes más bajas que las especies caducas y las especies herbáceas (Reich *et al.*, 1992; Aerts y Chapin, 2000). La distribución de especies siempreverdes y especies deciduas está fuertemente condicionada por la abundancia de nutrientes en el suelo, de tal manera que en ambientes pobres dominan las especies siempreverdes mientras que a medida que va aumentando la disponibilidad de nutrientes, la presencia de caducifolias es mayor (Monk, 1966).

Las especies que viven en ambientes limitados en recursos presentan una serie de adaptaciones (rasgos conocidos por Chapin *et al.*, 1993) como “síndrome de resistencia al estrés”, como son: bajas tasas de crecimiento, fotosíntesis y absorción de nutrientes, alta longevidad de los tejidos y elevadas concentraciones de compuestos secundarios (Chapin *et al.*, 1993; Aerts, 1995). En estos ambientes pobres en nutrientes, los rasgos que permiten a la planta tener una mayor retención de nutrientes, van a ser mucho más importantes que aquellos rasgos que tienden a proporcionar una alta habilidad competitiva en la adquisición de los recursos (Aerts, 1997b, 1999).

Las especies siempreverdes reducen las pérdidas de nutrientes a través de tres vías (Aerts, 1995): (1) creando tejidos de elevada longevidad reduciendo así las

pérdidas de biomasa; (2) sintetizando hojas con concentraciones menores de nutrientes; (3) a través de la reabsorción desde hojas senescentes.

1.4.2. Reabsorción de nutrientes.

La senescencia foliar comprende el conjunto de procesos relacionados con la degradación foliar y la movilización de materiales liberados durante este proceso. Se trata de un proceso complejo que resulta de la degradación coordinada de macromoléculas a moléculas más pequeñas que son fácilmente transportadas (Buchanan-Wollaston, 1997).

La retranslocación de nutrientes puede definirse como la cantidad total de elementos movilizados desde las hojas senescentes hacia otros tejidos perennes (Lim y Cousens, 1986; Aerts, 1996). Los elementos reabsorbidos son transportados a tejidos como la corteza o las raíces donde son almacenados hasta su posterior uso. Se trata de un fenómeno bastante común (Ryan y Bormann, 1981), de una considerable ventaja adaptativa ya que permite que los nutrientes estén directamente disponibles para ser utilizados más tarde, promoviendo así que las especies sean menos dependientes de la toma de nutrientes del suelo, reduciendo su pérdida e incrementando la eficiencia de su uso (Chapin, 1980; Vitousek, 1982; Aerts y Chapin, 2000; Escudero y Mediavilla, 2003a). Se trata de una de las estrategias más importantes usadas por las plantas para la conservación de nutrientes (Chapin y Kedrowski, 1983; Shaver y Melillo, 1984; Côte *et al.*, 2002). La reabsorción de componentes no nutritivos normalmente es insignificante (Chapin *et al.*, 1993).

El grado de reabsorción afecta a la calidad de la hojarasca lo cual influye en los procesos de descomposición y en la disponibilidad de nutrientes. El conocimiento de los patrones de la retranslocación es crucial para entender el papel de las plantas en el ciclo de nutrientes (Rejmánková, 2005). La reabsorción de nutrientes supone un coste (Chapin *et al.*, 1990) por lo que las plantas han de equilibrar los beneficios con los costes en la conservación de los nutrientes (Wright y Westoby, 2003).

La reabsorción puede ser cuantificada como el porcentaje de nutrientes translocados desde las hojas antes de la abscisión (eficiencia en la reabsorción; Aerts,

1996). El patrón ecológico de la reabsorción no está claro. Frecuentemente se ha sugerido que las especies de hábitats pobres en nutrientes presentan una mayor eficiencia en la retranslocación (Vitousek, 1982; Rejmánková, 2005). Otros autores han encontrado que en ambientes ricos en nutrientes la eficiencia en la reabsorción es muy baja. Así, Rodríguez-Barrueco *et al.* (1984); Côté *et al.* (1989); Killingbeck, (1993) establecieron unas eficiencias extremadamente bajas en especies arbóreas que albergaban simbiontes fijadores de N. No obstante, numerosos estudios han indicado que no hay datos que apoyen estas hipótesis. Así, Aerts (1996) apenas encontró diferencias significativas en la reabsorción de nutrientes entre especies caducifolias (en suelos más fértiles) y especies perennifolias (características de suelos más pobres en nutrientes), solamente observó que la eficiencia en la reabsorción era ligeramente mayor en las primeras (47 vs. 54% para el nitrógeno, p.ej.). Otros autores tampoco encontraron relación entre la disponibilidad de nutrientes del suelo y la eficiencia en la retranslocación (Birk y Vitousek, 1986; Escudero *et al.*, 1992a; Pugnaire y Chapin, 1993; Lal *et al.*, 2001; Cartaxana y Catarino, 2002; Wright y Westoby, 2003; Rentería *et al.*, 2005). En otros estudios sí se ha encontrado que las plantas que crecen en hábitats fértiles son más eficientes en la reabsorción (Chapin y Kedrowski, 1983; Lajtha, 1987; Nambiar y Fife, 1987). Las diferencias en el muestreo, las grandes variaciones anuales en la eficiencia en la reabsorción (Nordell y Karlsson, 1995) y la posibilidad de que esta eficiencia sólo podría responder a la disponibilidad de nutrientes en un estrecho rango (Lajtha, 1987), pueden explicar estos resultados aparentemente contradictorios (Côté *et al.*, 2002). El hecho de que los nutrientes edáficos no ejerzan control sobre la eficiencia en la retranslocación suscita la cuestión de cuáles son los factores implicados en el proceso (Aerts y Chapin, 2000). No obstante, todavía es escaso el conocimiento de dichos factores (Franklin y Agren, 2002). Killinbeck y Whitford (2001) sugieren que la evolución y la especificidad del hábitat pueden estar entre los factores reguladores de la reabsorción. Así, arbustos que son especies riparias obligadas son más eficientes al reabsorber nitrógeno que las especies menos adaptadas a los márgenes de los arroyos. Estos resultados son apoyados por Oleksyn *et al.* (2003) en sus estudios sobre reabsorción de nutrientes en *Pinus sylvestris*. También se ha propuesto que la eficiencia en la reabsorción debería ser mayor durante las fases tardías de la sucesión secundaria que en las etapas iniciales (Odum, 1969) y que la pérdida de nutrientes debería ser menor en ecosistemas de edades intermedias comparándola con otros de edades tempranas o bien avanzadas (Vitousek y Reiners, 1975). Del Arco *et al.* (1991)

establecen que el grado de reabsorción depende del periodo de abscisión de la hoja, de modo que las especies con una caída de la hoja más lenta en el tiempo presentan una menor eficiencia en la reabsorción de nutrientes debido probablemente a lo imprevisible del tiempo exacto del desfronde foliar. La caída gradual parece ser una adaptación al estrés hídrico en regiones con climas áridos o semiáridos. El estado nutricional de la planta (Chapin, 1980; Nambiar y Fife, 1987, Cotê *et al.*, 2002) y la humedad del suelo están entre los posibles controladores de la reabsorción (Del Arco *et al.*, 1991; Escudero *et al.*, 1992b; Rentería *et al.*, 2005). Algunos autores postulan que la eficiencia en la reabsorción está influenciada por el incremento de la radiación debido a que el proceso de retranslocación requiere una cierta cantidad de energía que tiene que ser proporcionada por la fotosíntesis (Boerner, 1986). Adicionalmente, la irradiación afecta al contenido de nitrógeno por unidad de área, el cual puede estar correlacionado con la eficiencia en la reabsorción (Nordell y Karlsson, 1995). Sin embargo, Yasumura *et al.* (2005) no hallaron relación alguna entre la irradiación y la eficiencia de la reabsorción en tres especies caducifolias.

Otro parámetro usado para cuantificar la reabsorción es la habilidad o proficiencia de la reabsorción que se define como el mínimo nivel al cual la planta puede reducir un elemento en las hojas antes de la senescencia foliar (Killingbeck, 1996). Los valores de la habilidad en la reabsorción parecen ser más adecuados para resolver dudas relacionadas con el grado relativo en el que los individuos pueden conservar nutrientes en las hojas para minimizar la toma de los mismos desde el suelo. Estos valores son considerados como una medida más definitiva y objetiva del grado en el que la selección ha actuado con el fin de minimizar las pérdidas de nutrientes (Navarro, 2001). Las proficiencias más altas corresponden a las concentraciones más bajas en las hojas senescentes. La proficiencia de la reabsorción parece ser más sensible a la disponibilidad de nutrientes que la eficiencia de la reabsorción (Killingbeck, 1996, Aerts y Chapin, 2000). Varios estudios han demostrado que la fertilización con nitrógeno resulta en unas concentraciones más altas de este elemento en la hojarasca de muchas especies (Vitousek, 1998) sugiriendo que la fertilización con nitrógeno conduce a valores de proficiencia más bajos. Esta relación entre la proficiencia y disponibilidad de nitrógeno también se ha encontrado en gradientes de fertilidad naturales (Pugnaire y Chapin, 1993; Richardson *et al.*, 2005). En contraste a la eficiencia en la reabsorción, en la proficiencia hay claras diferencias entre las distintas formas de crecimiento (Aerts,

1996). Normalmente, las especies perennifolias tienen mayores proficiencias que las especies caducifolias, las cuales a su vez presentan habilidades en la reabsorción más altas que las especies herbáceas. Esto tiene importantes consecuencias en el ciclo de nutrientes ya que la hojarasca de especies caducifolias y herbáceas que retorna al suelo tiene un mayor contenido en nutrientes que la de las especies perennifolias (Aerts, 1999).

El mecanismo de reabsorción es particularmente importante para nitrógeno y fósforo. La proporción en que ambos nutrientes son reabsorbidos hacia tejidos perennes varía desde un 0 a 79% para el nitrógeno y 0 a 90% para el fósforo, con una media de un 52 y 43% respectivamente (Chapin y Kedrowski, 1983; Aerts, 1996; Piatek y Allen, 2000; Cartaxana y Catarino, 2002; Côté *et al.*, 2002; Ochieng y Erftemeijer, 2002; Yasumura *et al.*, 2005; Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Huang *et al.*, 2007). Incluso se pueden encontrar grandes variaciones dentro de una especie. Por ejemplo, para *Larix larchina* se han encontrado eficiencias de translocación entre un 44 y 79% para el nitrógeno y entre un 0 y 45% para el fósforo (Chapin y Kedrowski, 1983).

El proceso de reabsorción es el resultado de varios procesos: hidrólisis de compuestos que contienen nitrógeno y fósforo, carga en el floema y transporte. El nitrógeno, presente en su mayoría en proteínas implicadas en el aparato fotosintético, es hidrolizado a aminoácidos y estos pueden constituir un 90% del nitrógeno total reabsorbido (Chapin y Kedrowski, 1983). Los aminoácidos son cargados en el floema y transportados hacia tejidos perennes. La hidrólisis y la carga en el floema son dos procesos activos, por lo tanto la reabsorción sólo ocurre en tejidos vivos. No todo el nitrógeno puede ser reabsorbido, se necesita una cierta cantidad para mantener la diferencia osmótica entre la fuente y el sumidero. La mayor reserva de fósforo orgánico son los ácidos nucleicos, fosfolípidos y varios ésteres de fósforo (Schachtman *et al.*, 1998).

Aunque la mayoría de estudios muestran que la retranslocación tiene lugar antes de la abscisión de la hoja, este fenómeno no está necesariamente relacionado con la senescencia foliar, puede ocurrir en hojas jóvenes durante la fase de crecimiento (Chapin y Kedrowski, 1983). Así, la retranslocación puede ser dividida en dos fases. La primera ocurre durante la primavera y principios de verano desde tejidos donde se han

almacenado nutrientes hasta hojas y ramas en crecimiento La segunda fase sucede durante el otoño desde hojas senescentes a tejidos perennes (Fife y Nambiar, 1984).

1.5. Producción de hojarasca.

1.5.1. Definición de conceptos.

La biomasa sintetizada por los productores primarios retornará al suelo según su ciclo vegetativo de caída bajo forma de exudados radicales y foliares, o bajo forma de restos organizados como son las hojas, ramas, frutos, flores, etc. constituyendo la broza u hojarasca. Dichas palabras han tenido diversas acepciones; así, los autores rusos, después de la definición establecida por Rodin y Bzilevich (1967), la reagrupan bajo el nombre de “opad” generalmente traducido por “hojarasca global” como la cantidad de materia orgánica contenida en todas las partes de la planta, tanto aéreas como subterráneas, que mueren anualmente, así como los individuos y partes de ellos muertos por envejecimiento o por eliminación natural. Con el término “litière des feuilles” designan la materia orgánica contenida en las partes perdidas por los árboles y arbustos, es decir: hojas, flores, escamas que envuelven a las flores, frutos, granos y pequeñas ramas, así como las partes perdidas por las plantas, herbáceas o no, que recubren el suelo.

Los autores anglosajones designan bajo el término “litter-fall” y los franceses con “litière” al conjunto del material vegetal perdido por los árboles y arbustos, a excepción de las raíces descompuestas; es decir, comprende sólo una parte de la “hojarasca global” de los autores rusos. Además los autores occidentales desprecian con frecuencia la hojarasca del estrato herbáceo y no consideran más que su propia biomasa. Duvigneaud (1978) emplea el vocablo “broza” para designar al conjunto de órganos vegetales (hojas, ramas, frutos, inflorescencias, cortezas, etc.) y de restos animales que caen al suelo del bosque, procedentes de los distintos estratos de la vegetación, con exclusión de las raíces. Todo este conjunto de órganos sumados a la cantidad de raíces muertas constituye la principal vía de entrada de materia orgánica al suelo en los ecosistemas forestales (Lousier y Parkinson, 1976). Cuando la hojarasca se acumula sobre el suelo se desarrolla una capa de restos orgánicos llamada “mantillo”. Satchell

(1974) aplica este término tanto a los materiales recién desprendidos del árbol, como a los ya sometidos a descomposición; también los denomina detritus o residuos vegetales. Escudero *et al.* (1983) utiliza los nombres de los órganos de partida para designarlos cuando, ya muertos, forman parte del conjunto de detritus incorporados al sustrato edáfico.

En consecuencia, en el presente estudio se empleará el término hojarasca como el conjunto de órganos vegetales, con exclusión de las raíces, procedentes del estrato vegetal, que una vez muertos, van a retornar al suelo y entran a formar parte de los primeros horizontes del mismo.

1.5.2. Importancia de la producción de hojarasca.

Se han desarrollado una gran cantidad de estudios sobre la producción de hojarasca en diferentes ecosistemas forestales desde que Bray y Gorham (1964) realizaran una primera síntesis en 1964.

La caída de los restos vegetales del arbolado representa, junto a la senescencia de las raíces, una de las principales vías de entrada de nutrientes y materia orgánica al suelo (Meetenmeyer *et al.*, 1982). Esta caída de hojarasca es particularmente importante en bosques de suelos pobres en nutrientes, donde la vegetación depende en gran medida del reciclado de nutrientes a través de los restos desprendidos del arbolado (Singh, 1978). El desfronde se considera un proceso dinámico de cambio continuo donde las diferencias anuales y estacionales, causadas por fluctuaciones climáticas y cambios en la composición vegetal y fenología, afectan a la descomposición y mineralización de la hojarasca e inmovilización de nutrientes (Lousier y Parkinson, 1976).

La hojarasca acumulada en el suelo juega un papel muy importante en los ecosistemas terrestres. Además de ser una fuente de nutrientes para las plantas, la hojarasca también modifica el ambiente físico local proporcionando cobertura, cambiando el microclima de la superficie del suelo e incrementando la disponibilidad de otros recursos, especialmente el agua. Así, afecta a la distribución y abundancia de los organismos en el suelo como insectos, plantas y microorganismos (Weltzin *et al.*, 2005). También protege y aísla al suelo frente a cambios extremos de humedad y

temperatura y también frente a la erosión; además, facilita la infiltración de agua (Schutz, 1990). En ocasiones una cantidad elevada de mantillo en el suelo tiene un efecto negativo para la productividad del ecosistema a largo plazo ya que los nutrientes quedan inmovilizados en la hojarasca, el crecimiento de nuevas plantas puede verse dificultado y el peligro de incendios aumenta (Schutz, 1990).

La hojarasca actúa como un sistema de entrada-salida de nutrientes y la proporción en la que cae la hojarasca y, su posterior descomposición es una contribución a la regulación del ciclo de nutrientes, así como a la fertilidad del suelo y a la producción primaria en ecosistemas forestales (Martín *et al.*, 1996; Berg, 2000; Lebrete *et al.*, 2001; Ranger *et al.*, 2003). El uso de la producción de hojarasca como índice de la producción primaria y del ciclo de nutrientes ha sido ampliamente usado. Sin embargo, este uso se aplica mejor a las especies caducifolias que a las perennes (Bellot *et al.*, 1992).

1.5.3. Factores que influyen en la producción de hojarasca.

La caída de hojarasca está influenciada por una serie de factores edáficos y climáticos (Bray y Gorham, 1964; Meentemeyer *et al.*, 1982; Liu *et al.*, 2004; Pavón *et al.*, 2005; Roig *et al.*, 2005; Caritat *et al.*, 2006). La influencia en la producción de estos factores es fundamental ya que las características de la población por sí solas no son suficientes para explicar las diferencias en el desfronde (Trofymow *et al.*, 1991). Así, varios autores han encontrado que la caída de hojarasca aumenta mediante el abonado con N y la irrigación (Sheriff, 1996; Jacobson *et al.*, 2000).

Las variables climáticas, principalmente la temperatura y la precipitación, son buenos predictores de la producción (Meentemeyer *et al.*, 1982; Lonsdale, 1988; Berg y Meentemeyer, 2001). No obstante, debido a diferencias en la fisiología y ecología entre especies, la producción en algunos tipos de bosques está más relacionada con la temperatura y en otros con la precipitación (Liu *et al.*, 2004). A escala global, la variación en la producción se puede explicar satisfactoriamente por las variables climáticas (temperatura y precipitación). A escala local, en condiciones climáticas similares dentro de un área dada, la variación en la producción es atribuida a factores como el tipo de formación vegetal, la densidad del arbolado, el área basal y la edad. Las

especies que viven en lugares con alta humedad edáfica presentan mayores tasas de producción que aquellas especies de sitios con sequías estacionales y baja humedad (Bray y Gorham, 1964). En las zonas áridas donde el agua es el principal factor limitante para la producción primaria, muchas especies responden al estrés hídrico reduciendo la superficie de transpiración a través de la pérdida de hojas (Strojan et al, 1979).

Factores como la altitud y la latitud también influyen en las tasas de desfronde. En sitios de latitud alta la producción es menor debido a que la corta época de crecimiento limita el desarrollo vegetal en estos lugares; además, la longevidad foliar es mayor por lo que la biomasa foliar se renueva anualmente en menor medida (Albrektson, 1988). Lonsdale (1988) encontró que la latitud fue el mejor predictor de la producción de hojarasca, en gran parte porque integra temperatura media anual y precipitaciones. No obstante, apuntó que dentro de un limitado rango de latitud, la tasas de desfronde están positivamente relacionadas con la precipitación anual. En cuanto a la altitud, Bray y Gorham (1964) plantearon que la tasa de desfronde es máxima entre una altitud de 600-800 m en zonas templadas, a altitudes menores las precipitaciones descienden mientras que a altitudes mayores las temperaturas son demasiado bajas con lo que se obtienen valores inferiores de producción.

El porcentaje de hojarasca que anualmente retorna al suelo decrece con la edad (Lebret *et al.*, 2001; Ranger *et al.*, 2003). Thiebaud y Vernet (1981) atribuyen este cambio al estado fisiológico de los árboles de mayor edad los cuales están más orientados hacia la reproducción, mientras que los jóvenes lo están hacia el crecimiento vegetativo. Perturbaciones como fuegos o huracanes (Bruederle y Streans, 1985) o la presencia de contaminantes en el aire (Pedersen y Billi-Hansen, 1999) también pueden inducir cambios en la producción de hojarasca.

Por regla general, dentro de una misma región forestal y debido a que las hojas son retenidas durante menos tiempo en el árbol, los bosques caducifolios presentan una mayor tasa de desfronde que los de coníferas, debido a que la productividad es más alta. En la zona boreal los bosques de coníferas y caducifolios producen 320 y 2640 Kg ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente. En la zona templada el desfronde es superior al registrado en la zona boreal, ya que los bosques caducifolios aportan 5400 kg ha⁻¹ año⁻¹ y los de

coníferas 4380 kg ha⁻¹ año⁻¹. En el bosque mediterráneo se han registrado valores de desfronde de 3840 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Lousier y Parkinson, 1976).

Las especies caducifolias se deshacen de sus hojas en otoño o a comienzos del invierno, mientras que la caída de hojas de las perennifolias se produce de manera constante a lo largo de todo el año, aunque la mayor proporción de ellas se desprende en la época estival (Moro, 1992).

1.5.4. Nutrientes acumulados en la hojarasca.

La cantidad de hojarasca que retorna al suelo y la concentración de nutrientes acumulados en ella van a determinar la cantidad de cada uno de los elementos minerales que retornarán al suelo. Las hojas presentan una alta demanda de nutrientes frente al resto de órganos del árbol, entre el 30 y el 70% del total de los nutrientes almacenados anualmente se encuentran en las hojas (Piatek y Allen, 2000).

Además de las hojas, a través de la madera retorna una cantidad importante de nutrientes al suelo. Los troncos y ramas caídos se descomponen lentamente en los bosques templados y para que se incorporen con el suelo del bosque se necesitan varios años (Hyvönen *et al.*, 2002).

1.6. Descomposición de hojarasca.

1.6.1. Consideraciones generales.

La descomposición de la hojarasca comprende un conjunto de procesos físicos y químicos implicados en la degradación de la materia orgánica en sus constituyentes químicos elementales que se incorporan al suelo y a la atmósfera (Garrido, 2001). Estas transformaciones de la materia orgánica se describen como un proceso en “cascada” durante el cual la materia orgánica es paulatinamente transformada en unos productos secundarios y éstos a su vez en productos terciarios o de mayor orden (Bunnell y Scouler, 1975), hasta reducirla a sus componentes químicos elementales. El proceso de descomposición no suele ser un proceso continuo ya que está compuesto tanto de etapas

favorecedoras como de otras fases de inhibición, donde factores químicos, físicos o biológicos limitan dicho proceso (Swift, 1976).

El conjunto de cambios que sufren los restos vegetales tienen dos orientaciones: la mineralización y la humificación. La mineralización conduce a la destrucción total de los restos orgánicos descomponiéndolos en sus productos inorgánicos sencillos, en general, solubles (fosfatos, sulfatos, nitratos, etc.) o gaseosos (CO₂, NH₃). La mineralización puede afectar a la materia orgánica fresca (mineralización primaria) o a los compuestos húmicos (mineralización secundaria). La humificación engloba una serie de transformaciones entre productos orgánicos conduciendo a la formación del humus (Santa Regina, 1987). La diferente tasa de descomposición condiciona la formación de los distintos tipos de humus (Preston y Trofymow, 2000).

La descomposición de la materia orgánica es el resultado de varios procesos que actúan conjuntamente: la fragmentación del material vegetal que es llevada a cabo tanto por procesos bióticos (actividad de la fauna) y abióticos (impacto de las gotas de lluvia, etc); el lixiviado de los componentes solubles en agua como pueden ser azúcares, ácidos orgánicos, aminoácidos y otras moléculas sencillas (Pardo *et al.*, 1997) y los procesos de respiración de los organismos descomponedores (principalmente bacterias y hongos), que reducen y mineralizan la materia orgánica a moléculas orgánicas básicas como amonio, fosfato, dióxido de carbono y agua. Éstas pueden ser reutilizadas de nuevo por plantas y microorganismos, exportadas fuera del ecosistema por lavado o, en el caso de productos gaseosos, liberadas a la atmósfera (Swift *et al.*, 1979). Es difícil determinar la contribución relativa de cada uno de estos procesos a la descomposición, ya que están controlados por las interacciones entre tres tipos de componentes, por un lado, factores abióticos como el clima y la mineralogía del material subyacente (Meentemeyer, 1978), y por otro, por factores bióticos tales como la composición química de la hojarasca (Berg y Staaf, 1980, 1981; Melillo *et al.*, 1982) y la composición y actividad de los organismos del suelo (Seastedt, 1984). Los tres elementos no tienen la misma importancia, ya que actúan a diferentes escalas de espacio y tiempo; en general, se establece que actúan en el siguiente orden de importancia: clima > composición química > organismos del suelo (Swift *et al.*, 1979; Lavalley *et al.*, 1993; Johansson *et al.*, 1995), debido a que el clima es el más importante regulador del metabolismo de bacterias y hongos. Considerando escalas geográficas amplias, con gran variedad climática, el

clima es el factor regulador dominante (representado, sobre todo, por temperatura media anual y evapotranspiración), mientras que los factores referidos a la calidad de la hojarasca tienen unos valores predictivos mucho menores (Johansson *et al.*, 1995). Muchos estudios han estimado que la evapotranspiración real (AET) es el mejor predictor de la tasa de descomposición (K) comparándola con la temperatura y la precipitación por separado (Berg *et al.*, 1993; Aerts, 1997a; McTiernan *et al.*, 2003).

Sin embargo, dentro de una región climática, donde existe muy poca variación en los valores de evapotranspiración real, las características de la hojarasca son los mejores predictores de la descomposición (Meentemeyer y Berg, 1986; Johansson *et al.*, 1995), especialmente en los trópicos donde los porcentajes de variación de las tasas de descomposición explicados por la AET son muy bajos (Aerts, 1997a). No obstante, incluso en pequeñas zonas geográficas se pueden crear diferentes condiciones climáticas que retardan o aceleran la velocidad de descomposición a través de sus efectos negativos o positivos sobre la actividad de los microorganismos descomponedores (Sariyildiz *et al.*, 2005).

En general, bajo condiciones climáticas desfavorables se asume que el clima parece tener la mayor influencia en la tasa de descomposición, mientras que en condiciones climáticas favorables como en el área mediterráneo, la calidad de la hojarasca prevalece (Cortez *et al.*, 1996).

Aerts (1997a) indica que la descomposición de la hojarasca a escala global no sólo está controlada directamente por el clima sino también por un efecto indirecto del clima sobre la composición química de los restos vegetales, ya que la distribución de los suelos está determinada por el clima, y el tipo de suelo influye en la descomposición a través de la comunidad de descomponedores que presenta y de la calidad de la hojarasca caída, que va a depender de las características de dicho suelo (Swift y Anderson, 1989b).

La evapotranspiración real en los trópicos es tres veces más alta que en la región mediterránea y en las regiones templadas, resultando en unas tasas de descomposición seis veces mayores en los trópicos que en las otras dos regiones (Aerts, 1997a).

La hojarasca de la región tropical tiene unas concentraciones de nitrógeno muy altas y una relación lignina/N baja, comparándolas con las que se encuentran en las otras dos regiones climáticas. Además, las concentraciones de P en los trópicos son más altas y la relación C/N menor comparándolas con las hojarascas de las regiones mediterráneas (Aerts, 1997a). En los trópicos y en la región mediterránea el mejor predictor de la descomposición es la relación lignina/N, mientras que en las regiones templadas aparentemente no hay un buen predictor de la descomposición. (Aerts, 1997a).

1.6.2. Influencia de los factores climáticos.

Las variables climáticas condicionan las características físicas y químicas del ambiente que rodea a la hojarasca; así, la temperatura (Lousier y Parkinson, 1976) y la humedad (Hayes, 1965) influyen en la mineralización de la materia orgánica principalmente a través de sus efectos sobre los organismos descomponedores, (Meentemeyer, 1978; Berg, 1986). La influencia de ambos factores sobre la descomposición es difícil de cuantificar y aclarar debido a la interacción entre ambos factores y a la concurrencia de otros. La influencia de la temperatura y la humedad depende tanto de los requerimientos de los microorganismos implicados en el proceso como de la naturaleza del sustrato (Panassenko, 1967).

Varios autores han demostrado una relación positiva entre humedad y pérdida de peso en varios tipos de clima: Meentemeyer, (1978); Gunadi *et al.* (1998); Gallardo y Merino (1993); Austin y Vitousek (2000); Barbhuiya *et al.* (2008). Las precipitaciones ejercen un efecto durante los primeros estados de la descomposición debido al lavado de sustancias lábiles de la hojarasca (Tukey, 1970; Swift *et al.*, 1979; Lockabay *et al.*, 1996; Salamanca *et al.*, 2003). La eficiencia de este lavado depende de la intensidad y cantidad de las precipitaciones (Tukey, 1970; Vanlauwe *et al.*, 1995). Sin embargo, también hay casos en los que precipitaciones muy altas provocan una disminución de la descomposición debido a que producen unas condiciones de anaerobiosis (Smith *et al.*, 1989). La concentración de nutrientes y de componentes como la lignina también puede variar con la precipitación (Pastor y Post, 1988; Austin y Vitousek, 1998). Generalmente, las concentraciones de fósforo y de nitrógeno incrementan significativamente con el aumento de las precipitaciones (Austin y Vitousek, 2000).

Además, las precipitaciones juegan un papel importante en la fragmentación de la hojarasca (Swift *et al.*, 1979). El tamaño de los residuos determina la velocidad de descomposición. Así, los fragmentos de ramas de diámetro pequeño se descomponen más rápidamente que los grandes, debido a que, además de tener más superficie susceptible de ser atacada por los microorganismos pierden rápidamente peso inicial al liberar compuestos lábiles durante las primeras etapas de la descomposición; la pérdida de peso de los fragmentos grandes ocurre a una velocidad más uniforme al no contener una proporción de fragmentos lábiles (O'Connell, 1997).

En cuanto a los efectos de la temperatura, muchos autores han encontrado correlaciones positivas entre la temperatura y las constantes de descomposición. Algunos emplean la temperatura media anual (Upadhyay y Singh, 1989; Aagren y Bosatta, 1996), otros la pérdida mensual y la temperatura media del periodo correspondiente (Bargali *et al.*, 1993). Utilizando datos mensuales, la precipitación resulta ser un regulador más importante, pero empleando datos anuales la temperatura media anual es el factor más importante (Upadhyay *et al.*, 1989). De Neve *et al.* (1996) encontraron que las altas temperaturas facilitan más la descomposición de los compuestos recalcitrantes más que la de los fácilmente degradables.

Muchos autores han efectuado correlaciones con distintas variables, la mayoría encuentran que variabilidad explicada por la combinación de dos o tres factores es mayor que la explicada por cada uno individualmente. Así, Ilangovan y Paliwal (1996) combinan temperatura con precipitación y/o humedad relativa; Upadhyay *et al.*, (1985) combinan precipitación y temperatura mensual y encuentran que explica el 45% de la variación mensual de pérdida de peso; Moore *et al.* (1999) concluyen que la temperatura media anual y la precipitación media anual explican entre el 72 y el 87% de la varianza; Garrido (2001) combinando precipitación y temperatura mensual explica entre el 45 y el 65% de la varianza.

1.6.3. Influencia de la composición química inicial de la hojarasca y del suelo.

1.6.3.1. Influencia de la composición química inicial de la hojarasca.

Con respecto a la composición química y a la calidad de la materia orgánica, se

pueden distinguir tres fracciones principales: una de fácil descomposición, soluble, que se pierde rápidamente compuesta de gran variedad de elementos; otra insoluble, pero fácilmente degradable, que se compone principalmente de hemicelulosa y celulosa; y una tercera, que persiste durante más tiempo y que está compuesta principalmente por lignina, ceras, lípidos y carbohidratos lignificados (Heal *et al.*, 1997). Cada fracción tiene una cinética exponencial de descomposición distinta y, como consecuencia, la pérdida total de masa es la suma de un número de funciones exponenciales (Minderman, 1968).

Entre la gran variedad de compuestos hidrosolubles presentes en la hojarasca destacan: monosacáridos como fructosa y galactosa, disacáridos como sacarosa; ácidos orgánicos como cítrico, fumárico, glicólico, láctico, málico, malónico, oxálico, succínico; ácidos fenólicos como ácidos cinámicos y sus derivados (gálico, vanílico, gentísico) y aminoácidos como alalina, arginina, glicina, histidina, fenilalanina, serina y triptófano entre otros (Duchaufour *et al.*, 1968).

La fracción soluble representa a los componentes más lábiles de la hojarasca y son compuestos que son rápidamente degradados durante las primeras etapas de la descomposición por el rápido crecimiento de los microorganismos que se ven favorecidos por una alta concentración de nitrógeno (Swift *et al.*, 1979). Las propiedades iniciales de la hojarasca van cambiando con el tiempo y van siendo cada vez menos importantes. Así, la concentración inicial de sustancias solubles es la que afecta de forma más importante a las pérdidas iniciales de masa; este hecho ha sido constatado por muchos autores (O'Connell, 1997; Upadhyay, 1993; Garrido, 2001). Las pérdidas de constituyentes solubles de la hojarasca por lavado oscilan entre el 14% y el 23% del peso inicial (Schlesinger, 1985).

El contenido en nitrógeno juega un papel importante en la descomposición de los restos vegetales (McClaugherty *et al.*, 1985; Aber *et al.*, 1990). Un alto contenido en nitrógeno regula las primeras fases de la descomposición ya que, además de mejorar el crecimiento de los microorganismos de crecimiento rápido que degradan los compuestos lábiles de la hojarasca, inhibe la producción de enzimas ligninolíticas (Keysert *et al.*, 1978); así, la concentración de lignina aumenta a lo largo del proceso de descomposición. En este ambiente se impide el crecimiento de muchos organismos

capaces de descomponer la lignina, como son los basidiomicetos, ya que estos hongos de crecimiento lento son incapaces de competir con los microorganismos de crecimiento rápido y son eliminados de la comunidad descomponedora. (Coûteaux *et al.*, 1991). Además, durante estas etapas iniciales del proceso se forman cantidades altas de nitrógeno mineralizado y compuestos de bajo peso molecular que reaccionan con la lignina existente, dando lugar a compuestos recalcitrantes, afectando así negativamente a la descomposición (Berg *et al.*, 1993). En resumen, a pesar de que normalmente el nitrógeno favorece la descomposición en las fases tempranas, a veces en las fases tardías va a ejercer un efecto retardante (Fog, 1988), debido a sus interacciones con la lignina; en hojarascas con altas concentraciones de nitrógeno la lignina se descompone más lentamente mientras que en las que poseen bajas cantidades de nitrógeno se favorece el crecimiento de organismos como los basidiomicetos que son capaces de degradar la lignina (Coûteaux *et al.*, 1991)

A pesar de que muchos autores demuestran una relación positiva entre la concentración de nitrógeno y las tasas de descomposición (Berg y Staff, 1980; Berg y Ekbohm, 1983; Cotrufo *et al.*, 1995; Salamanca *et al.*, 1998; Huang *et al.* 2007; Barbhuiya *et al.*, 2008), en otros estudios se ha encontrado que no hay tal relación positiva (Fog, 1988; Rutigliano *et al.*, 1996), e incluso, algunos encuentran una relación negativa (Cortez *et al.*, 1996). El papel del nitrógeno en la descomposición parece estar regulada por las condiciones de humedad, ya que en caso de estrés hídrico se anulan las influencias positivas de la concentración de nutrientes (Murphy *et al.*, 1998).

En las fases más tardías de la descomposición se han empleado un amplia variedad de controladores como la relación C/N, relación N/C , concentraciones de P o relación C/P y la concentración de lignina (Switf *et al.*, 1979; Berg y Staff, 1980; Melillo *et al.*, 1982; Staaf y Berg, 1982; Berg, 1984; Cornelissen, 1996; Cotrufo e Ineson, 1996; Aerts y De Caluwe, 1997; Gallardo y Merino, 1999; Limpens y Berendse, 2003; Kim y Rejmánková, 2004; Yang *et al.*, 2004; Huang *et al.*; 2007; Bardhuiya *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2008).

La proporción relativa de lignina va aumentando linealmente durante la descomposición (Teklay y Malmer, 2004), por ello, muchos autores la consideran como un buen predictor de la descomposición en las fases tardías de la degradación de la

materia orgánica (Cotrufo e Ineson, 1996; Aerts y De Caluwe, 1997; Salamanca *et al.*, 1998; Gallardo y Merino, 1999; Martínez-yrizar *et al.*, 2007; Bardhuiya *et al.*, 2008). La presencia de manganeso, esencial para algunas enzimas que descomponen lignina, acelera la descomposición (Berg *et al.*, 1995).

La relación lignina/N también ha sido empleada como un buen regulador de la tasa de descomposición. Hojarascas con cantidades bajas de lignina y altas de nitrógeno se descomponen más rápidamente que aquellas hojarascas que poseen mucha lignina y poco nitrógeno (Swift *et al.*, 1979). Fioretto *et al.* (1998) confirman este dato además de encontrar que la descomposición se ralentiza en hojarascas con altos contenidos en nitrógeno y en lignina. La lignina tiene efectos negativos sobre la descomposición, tanto en las etapas tempranas como en las tardías (Coûteaux *et al.*, 1995). Interfiere en la degradación enzimática de la celulosa y otros carbohidratos (Alexander, 1977), se degrada a compuestos fenólicos que se combinan con proteínas y aminoácidos dando lugar a polímeros húmicos que inhiben y resisten la descomposición (Fog, 1988). Además, la lignina hace que la hojarasca sea menos palatable para la fauna del suelo, como sucede en las hojas de *Fagus sylvatica*, que se descomponen más lentamente que otras frondosas en el mismo suelo y condiciones climáticas, por su concentración alta de lignina, hasta el 30% (Pardo *et al.*, 1997).

El efecto de la lignina dependerá de las condiciones climáticas, así, en climas poco favorables el aumento relativo de lignina es menor y su control sobre la descomposición no es significativo (Berg *et al.*, 1993; Johansson *et al.*, 1995).

La relación C/N es un buen indicador de la susceptibilidad de la hojarasca para ser degradada. En general, hojarascas con C/N altas se descomponen más lentamente que otras con C/N bajas, una mayor relación C/N indica la existencia de una mayor cantidad de carbono respecto a la del nitrógeno y se ha propuesto que esto se relaciona con una menor calidad del sustrato (Swift *et al.*, 1979; Swift y Anderson, 1989a) y por tanto, una descomposición más lenta. Sin embargo, según Heal *et al.*, (1997), por encima de ciertos valores (75-100), otras relaciones como lignina/nitrógeno pueden ser predictoras más adecuadas de la descomposición. De acuerdo con algunos autores, una relación C/N mayor que 20/1 ó 25/1 sugiere el predominio de procesos de inmovilización de nitrógeno, sobre los de mineralización (Singer y Munns, 1999).

Cuando se emplea la relación C/N, se asume que todo el carbono va a actuar en la misma dirección a la hora de acelerar o incrementar el proceso de descomposición. Sin embargo, el carbono en forma de carbohidratos solubles, por ser una fuente fácil de energía para los microorganismos del suelo va a influir positivamente en las tasas de descomposición, mientras que el carbono en forma de lignina va a actuar negativamente (Gallardo, 2001).

Además de la lignina otros componentes que ejercen un control negativo sobre la velocidad de descomposición son los polifenoles o los taninos. Los polifenoles facilitan la formación de gruesas capas orgánicas donde el nitrógeno es retenido y aumentan la acidez al precipitar las proteínas. También la dureza de la hoja tiene una relación negativa, la cutina forma parte de la fracción lignina y es uno de los constituyentes más recalcitrantes que confiere resistencia a la degradación microbiana (Gallardo y Merino, 1993).

Para algunos autores (Bargali *et al.*, 1993; Scowcroft, 1997) el fósforo tiene una influencia positiva en las tasas de descomposición, mientras que otros como Garrido (2001) no encuentra influencias sobre la descomposición.

1.6.3.2. Influencia de la disponibilidad de nutrientes del suelo.

La disponibilidad de nutrientes en el suelo puede tener una influencia notable sobre las tasas de descomposición. Para medir este influjo se suelen emplear estudios consistentes en añadir nutrientes a través de fertilización y se han tenido respuestas diversas con algunos estudios, encontrando una estimulación de la descomposición (Prescott *et al.*, 1992; Hobbie, 2000), mientras que en otros no se observa ningún efecto (Prescott, 1995; Hobbie y Vitousek, 2000; Hobbie, 2005) e incluso en algunos pocos se produce una inhibición de la descomposición (Prescott, 1995).

La textura del suelo controla la mineralización por su influencia sobre la disponibilidad de oxígeno y la distribución física de los materiales orgánicos. Así, la descomposición en suelos arenosos es más rápida que en suelos arcillosos (Mengel, 1996) y en los turbosos es dos veces más alta que en los arenosos (Davidsson *et al.*, 1997). El pH del suelo también va a tener un papel importante en la descomposición, de

modo que en suelos ácidos se retarda o incluso se bloquea (Mengel, 1996).

El control que ejercen los distintos nutrientes va a depender de las características del suelo, así, por ejemplo, la disponibilidad de los mismos que tenga ese suelo hará que unos nutrientes ejerzan mayor control que otros sobre las tasas de descomposición (Garrido, 2001).

1.6.4. Influencia de los organismos del suelo.

1.6.4.1. Macrofauna y mesofauna.

Aunque la mayoría de los procesos de mineralización de los nutrientes contenidos en la hojarasca es controlada directamente a través de los microorganismos descomponedores, su capacidad para llevar a cabo este proceso está fuertemente influenciada por animales de niveles tróficos superiores. Así, primero la macrofauna (organismos de 6 a 200 mm) como ratones y topos y la mesofauna (de 200 a 6000 μm) como artrópodos, anélidos, nematodos y moluscos, rompen la hojarasca en pequeños trozos aumentando así la superficie disponible para los microorganismos. Además, esta macro y mesofauna afectan a la tasa de descomposición al estimular las poblaciones de los microorganismos descomponedores, participan en la estructuración del suelo, movilizan nutrientes del material orgánico y redistribuyen, con sus movimientos verticales y horizontales, las sustancias minerales y orgánicas dentro del perfil del suelo afectando al crecimiento y desarrollo de las plantas (Scheu, 2002).

La importancia relativa de los invertebrados difiere no sólo entre diferentes zonas (Swift *et al.*, 1979) sino también entre los distintos tipos de hojarasca (Seasted, 1984).

Hunter *et al.* (2003) mostraron que la actividad de los macroinvertebrados (principalmente predadores) contribuye a producir cambios en la composición química de la hojarasca durante el proceso de descomposición, presumiblemente a través de su efecto sobre los microinvertebrados y sobre la microflora. La abundancia y actividad de invertebrados está frecuentemente influenciada por la composición química inicial de los restos vegetales (Zimmer y Topp, 2000).

1.6.4.2. Microorganismos.

Los microorganismos del suelo juegan un papel primordial en la descomposición de los restos vegetales que caen al suelo. Su papel en el ciclo de nutrientes se estudiará con más detalle posteriormente.

1.7. Parámetros bioquímicos del suelo.

1.7.1. Consideraciones generales.

La determinación de los parámetros bioquímicos del suelo está adquiriendo cada vez más importancia debido a que son esenciales para el funcionamiento correcto del suelo (Burns, 1982; Dick y Tabatabai, 1993), su medida da una idea de la actividad metabólica del suelo y ayuda a entender la funcionalidad del mismo. En el suelo, la actividad metabólica es responsable de los procesos de mineralización y humificación de la materia orgánica, los cuales incidirán en otros procesos donde intervienen elementos fundamentales como son C, N, P y S, así como en todas las transformaciones en las que interviene la propia biomasa microbiana del suelo (García y Hernández, 2000; Trasar-Cepeda *et al.*, 2000b).

Según Visser y Parkinson (1992) las propiedades bioquímicas del suelo pueden ser estudiadas a tres niveles diferentes. Un primer nivel considera las poblaciones microbianas, implica el estudio de propiedades relacionadas con la estructura de la población microbiana y suele incluir el análisis, la composición y distribución de los diferentes grupos de microorganismos del suelo. Un segundo nivel incluye a las comunidades bióticas y considera la dinámica de organismos específicos o bien de comunidades de organismos (indicadores biológicos). Por último, un tercer nivel se refiere a las propiedades implicadas en los ciclos de la materia orgánica y de los nutrientes.

Entre estos parámetros bioquímicos del suelo se pueden distinguir dos grupos (Nannipieri *et al.*, 1990): por un lado, los parámetros generales, los cuales están referidos al número y actividad de los microorganismos del suelo; y por otro lado, los

llamados parámetros específicos, que corresponden a reacciones concretas y van a depender de sustratos específicos. Entre los primeros tenemos el contenido en C y N de la biomasa microbiana, la mineralización del N, el ATP, la respiración del suelo y la actividad de enzimas como la deshidrogenasa o la catalasa, y, entre los segundos, están la mayoría de las actividades enzimáticas del tipo hidrolasas (ureasas, proteasas, β -galactosidasas, fosfatasas o arilsulfatasas, entre otras).

Durante la última década, la calidad del suelo ha sido uno de los temas de gran interés en la ciencia del suelo. Este interés se ha enfocado en la definición del concepto de calidad del suelo y en la búsqueda de caminos seguros para evaluar esta calidad. De entre las muchas definiciones de la calidad del suelo, la aportada por Karlen *et al.* (1997) es ampliamente aceptada: “la calidad del suelo es la capacidad de un tipo específico de suelo, sin límites naturales ni de manejo, para sostener una productividad animal y vegetal, mantener o mejorar la calidad del agua y aire, y sostener la salud humana”. Igualmente, se han llevado a cabo intentos para separar los conceptos de calidad y salud del suelo. El límite entre los dos conceptos no está claro, pero se acepta que el término calidad se refiere a la aptitud del suelo para llevar a cabo una función específica, mientras que el de salud se refiere a su condición total (Doran, 2002).

El empleo de parámetros bioquímicos para estimar la calidad de un suelo es muy común. La elección de indicadores que sean capaces de cuantificar la calidad del suelo es bastante importante. En el correcto funcionamiento de un suelo están implicadas un gran número de propiedades físicas, químicas y bioquímicas. No obstante, se necesita realizar una selección entre todos los parámetros existentes debido a la imposibilidad de considerarlos todos. Cuando se recurre al uso de parámetros bioquímicos del suelo para determinar la influencia de algún contaminante en la calidad del suelo, los indicadores seleccionados deben reunir una serie de requisitos como son: sensibilidad a la presencia del mayor número de agentes contaminantes; consistencia en la dirección del cambio experimentado en respuesta al contaminante; y capacidad para reflejar los diferentes niveles de degradación (Elliot, 1994).

Las propiedades físicas, químicas, biológicas y bioquímicas son importantes para el comportamiento de un suelo (Arshad y Coen, 1992). La materia orgánica del suelo ha sido considerada como un importante indicador de la calidad del suelo debido a

que es una fuente de nutrientes, mejora las propiedades físicas y químicas del suelo y promueve la actividad biológica (Gregorich *et al.*, 1994). No obstante, el contenido de materia orgánica varía muy lentamente y se requieren muchos años para detectar cambios producidos por una alteración. En general, los parámetros físicos y físico-químicos son más estables y por tanto, sólo se van a alterar cuando el suelo sufre un cambio drástico (Filip, 2002). Por el contrario, los parámetros biológicos y bioquímicos son mucho más sensibles a pequeñas modificaciones que puede experimentar un suelo en la presencia de cualquier agente degradante, por lo que son mucho más sensibles a cambios producidos por distintos manejos forestales, cosechas, adición de fertilizantes o condiciones medioambientales (Nannipieri *et al.*, 1990; Kandeler *et al.*, 1999). Visser y Parkinson (1992) han sugerido que estos últimos parámetros son los más útiles para detectar el deterioro de la calidad del suelo ya que están más estrechamente relacionados con el ciclo de nutrientes, incluyendo la respiración del suelo, biomasa microbiana, capacidad de mineralización del nitrógeno y la actividad de las enzimas del suelo. En particular, las actividades enzimáticas son especialmente significativas debido a su mayor contribución a la capacidad del suelo para degradar la materia orgánica (Frankenberger y Dick, 1983). Además, Kandeler *et al.* (1996) han indicado que la composición de la comunidad microbiana determina el potencial de esta comunidad para la síntesis enzimática, y así cualquier modificación de la comunidad microbiana debido a factores medioambientales debería ser reflejada en el nivel de enzimas del suelo. Las actividades enzimáticas muestran sensibilidad a diferentes prácticas agrícolas como son: barbecho (Bergstrom *et al.*, 1998), enmiendas orgánicas (Banerjee *et al.*, 1997; Benitez *et al.*, 2004), rotación de cultivos (Miller y Dick, 1995), o los efectos de distintos pesticidas (Omar y Abdel-Sater, 2001; Klose y Ajwa, 2004). También se ha empleado para evaluar el efecto de metales pesados en suelos (Madejón *et al.*, 2001; Hinojosa *et al.*, 2004). Nannipieri *et al.* (1990) indicaron que debido a la especificidad por el sustrato, parece difícil que una sola actividad pueda ser representativa del estado total de nutrientes en el suelo; sin embargo, la medida simultánea de varias actividades enzimáticas sí puede resultar útil como índice de la biodiversidad del suelo y por tanto, emplearse como marcadores de la fertilidad bioquímica del suelo (Gil-Sotres *et al.*, 1992). No obstante, la cuantificación de la degradación del suelo a través del estudio de la actividad enzimática debe ser suplementada con información de otros parámetros bioquímicos (Trasar-Cepeda *et al.*, 2000b). Además, no existe un análisis enzimático universal que pueda ser recomendado para todos los tipos de suelo bajo todas las

condiciones (Hinojosa *et al.*, 2004).

Pese a todo, el uso de parámetros bioquímicos no puede ser considerado, al menos hasta ahora, como una herramienta eficiente para diagnosticar la salud de los suelos, debido en primer lugar a la falta de métodos analíticos estandarizados, ya que diferencias en el muestreo, almacenamiento, pre-tratamiento y protocolos empleados, sobre todo en los análisis enzimáticos hacen muy difícil el comparar resultados; en segundo lugar al alto grado de variabilidad entre estos parámetros debido a la estacionalidad y a factores edáficos y por último al comportamiento contradictorio que muestran cuando un suelo es degradado Gil-Sotres *et al.*, (2005).

El uso de uno o dos parámetros bioquímicos no es suficiente para demostrar la complejidad del funcionamiento del suelo. El uso de las propiedades bioquímicas del suelo como indicadores de la calidad del suelo debería estar enfocado en la búsqueda de expresiones complejas capaces de describir la complejidad del suelo con mucha más precisión (Sojka y Upchurd, 1999).

Otro aspecto a tener en cuenta en la interpretación de los análisis de las características bioquímicas del suelo es que estos análisis generalmente se llevan a cabo bajo condiciones óptimas de concentración de sustrato, pH, temperatura, etc. (Burns, 1982; Nannipieri *et al.*, 1990). Estas medidas expresan, por tanto, la actividad potencial en el suelo.

1.7.2. Enzimas del suelo.

1.7.2.1. Consideraciones generales.

El ciclo de nutrientes en el suelo implica una serie de transformaciones químicas, fisicoquímicas y bioquímicas, siendo éstas últimas mediadas por microorganismos, animales del suelo y raíces de plantas. Las enzimas del suelo juegan un papel fundamental en la descomposición de la materia orgánica y en el reciclado de nutrientes. Están implicadas en la transferencia de energía, calidad medioambiental y en la productividad de cultivos (Dick, 1994; Tabatabai, 1994).

Según su función se pueden establecer distintas categorías de enzimas: hidrolasas, oxidoreductasas, liasas y transferasas (Gianfreda y Bollag, 1996). Dentro de las oxidoreductasas destacan las deshidrogenasas, catalasas y peroxidasas y las hidrolasas incluyen a las fosfatasas, proteasas y ureasas. Las más estudiadas son las hidrolasas y oxidoreductasas, mientras que sobre las liasas y transferasas se han llevado a cabo menos estudios.

Las enzimas del suelo se pueden clasificar en tres grupos según su localización. Un primer grupo estaría formado por las enzimas extracelulares, siendo liberadas durante el metabolismo y muerte celular aunque, por lo general, su vida media como enzimas libres es muy corta; otro conjunto son intracelulares, formando parte de la biomasa microbiana. Por último, existen las enzimas inmovilizadas que son las que pueden mantener un nivel constante y estable de actividad enzimática en el suelo, independientemente de la proliferación microbiana y de las formas usuales de regulación de la síntesis y secreción de enzimas. Estas últimas enzimas pueden unirse a coloides minerales como arcillas u orgánicos como las sustancias húmicas, siendo en ambos casos muy resistentes a la desnaturalización (Ladd, 1978).

Las enzimas extracelulares llevan a cabo tres funciones fundamentales en el suelo: 1) buscan sustratos con poros de tamaño aproximadamente 100 veces más pequeños que las bacterias; 2) hidrolizan estos sustratos y los hacen solubles para que puedan ser absorbidos por los microorganismos y las raíces de las plantas; 3) transforman polímeros en monómeros u oligoelementos que pueden ser reconocidos e incorporados al sistema de transporte de membrana y pasar al metabolismo intracelular (Quiquampoix *et al.*, 2002). Estas enzimas catalizan distintos procesos de la descomposición de la materia orgánica y mineralización de nutrientes (Sinsabaugh, 1994).

Debido a que la producción de enzimas consume energía y nitrógeno, los microorganismos deberían producir enzimas a expensas del crecimiento y metabolismo si la disponibilidad de nutrientes es escasa (Koch, 1985). Así, la fertilización con fósforo consecuentemente inhibe la actividad fosfatasa y las concentraciones de nutrientes frecuentemente muestran una correlación negativa con la actividad de enzimas extracelulares (Chróst, 1991; Sinsabaugh y Moorhead, 1994). Inversamente,

cuando la disponibilidad de nutrientes es escasa, los microorganismos pueden producir enzimas para movilizar recursos a partir de sustratos complejos (Harder y Dijkhuizen, 1983). Por ejemplo, se ha visto que en muestras de agua de lagos, las adiciones de fósforo orgánico y celobiosa estimulaban la actividad de las fosfatasas y β -glucosidasas (Chróst, 1991). Similares resultados hallaron Shackle *et al.* (2000) que, en suelos pantanosos, demostraron que la adición de celulosa estimulaba la actividad celulasa. Estos resultados sugieren que la producción de enzimas puede ser una respuesta inducible a la presencia de sustratos complejos (Allison y Vitousek, 2005).

Los microorganismos también son capaces de producir constitutivamente enzimas que les van a permitir detectar recursos complejos en el ambiente (Chróst, 1991; Klonowska *et al.*, 2002). Cuando los sustratos complejos son abundantes, estas enzimas constitutivas generan bajas concentraciones de productos disponibles para los microorganismos que inducen síntesis adicional de enzimas. Una vez que la concentración de estos productos incrementa lo suficiente, la síntesis de enzimas se reprime y su producción vuelve a los niveles constitutivos (Chróst, 1991).

La relación entre la producción de enzimas y la adquisición de nutrientes no está clara, aunque existen varias teorías razonables. Las teorías “económicas” del metabolismo microbiano predicen que la producción de enzimas debería solamente ser inducida cuando vaya a producir una importante adquisición de recursos. No obstante, este mecanismo feedback puede ser débil si los sustratos no están disponibles, si los microorganismos no regulan con fuerza la producción enzimática o si los costes enzimáticos son lo suficientemente bajos para permitir una producción continua (Koch, 1985).

Debido a que la producción de enzimas va a suponer un alto coste de carbono y nitrógeno (Allison y Vitousek, 2005), esta producción puede ser una estrategia viable para obtener nutrientes cuando el carbono y el nitrógeno sean abundantes. Cuando un recurso es limitante, los microorganismos pueden beneficiarse de él produciendo enzimas para obtenerlo, pero se pueden ver limitados por la falta de carbono y nitrógeno. Si ambos nutrientes están disponibles, incluso en formas complejas, la inversión en enzimas representa un método económico para obtener recursos adicionales del suelo. No obstante, esta inversión no incrementa necesariamente la

disponibilidad de nutrientes en el suelo a menos que los sustratos complejos sean abundantes en dicho suelo (Allison y Vitousek, 2005).

Algunos microorganismos no productores de determinadas enzimas se pueden beneficiar de la acción de los microorganismos que liberan estas enzimas al medio, ya que pueden tomar los productos liberados por la acción de dichos enzimas (Velicer, 2003). La heterogeneidad espacial puede determinar la dinámica de las poblaciones microbianas (Kerr *et al.*, 2002), que frecuentemente se comportan de manera diferente en ambientes estructurados espacialmente frente a otros ambientes mezclados. Estas mezclas pueden favorecer a los no-productores porque todos los organismos compiten directamente por una fuente homogénea de recursos (Amarasekare, 2003). No obstante, la mayoría de los sistemas naturales tienen un alto grado de heterogeneidad espacial. Por ejemplo, los sustratos orgánicos, microorganismos y partículas minerales forman una matriz tridimensional de agregados y poros de diferentes tamaños en el suelo (Tisdall y Oaeds, 1982). Para los microorganismos productores de enzimas, estas propiedades físicas deberían influir en los movimientos de sustratos, enzimas y productos útiles y podría disminuir la amenaza competitiva de los no-productores (Allison, 2005).

Los no-productores dominan aquellos biotopos donde los productos son abundantes, pero dependen de los productores para mantener suficientes concentraciones de producto. Donde los productores crecen y generan productos, los no-productores obtienen una ventaja competitiva y conducen a los microorganismos productores de enzimas hacia la extinción. En estas condiciones los productores recuperan su ventaja adaptativa debido a que las concentraciones de los sustratos acumulados y las de productos descenden (Allison, 2005).

Además de la disponibilidad de nutrientes, la síntesis enzimática se ve afectada por todos los factores que afectan a los microorganismos del suelo como son la humedad y temperatura. Una vez que las enzimas son liberadas, su actividad es principalmente regulada por factores químicos y físicos, como son la composición química de la hojarasca, tipo de suelo, temperatura, humedad, distribución de la biomasa radicular y disponibilidad de nutrientes (Sinsabaugh, 1994; Verchot y Borelli, 2005). Los cambios en parámetros químicos del suelo como el pH, disponibilidad de

nutrientes, calidad de los restos vegetales y presencia de arcillas y sustancias húmicas pueden resultar en diferentes actividades enzimáticas en la descomposición de los restos vegetales, lo cual puede incrementar o disminuir la velocidad de descomposición (Carreiro *et al.*, 2000). Otros factores como la estación del año o la localización geográfica influyen en la actividad enzimática. Además de factores naturales, varios factores antropogénicos pueden inducir cambios significativos en estas actividades. Algunas prácticas agrícolas (p. ej., distintos manejos agrícolas o la aplicación de fertilizantes y pesticidas) afectan a la productividad del suelo y pueden afectar positiva o negativamente a la actividad enzimática del suelo (Gianfreda *et al.*, 2002; Acosta-Martínez *et al.*, 2007).

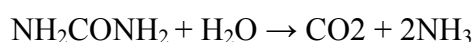
1.7.2.2. Actividad deshidrogenasa.

La oxidación microbiana de sustancias orgánicas bajo condiciones aeróbicas está ligada a una cadena de transporte de electrones, acoplada a la síntesis de ATP, que tiene al oxígeno como aceptor final y que se conoce como fosforilación oxidativa (Alef, 1995). La ruta principal de este transporte electrónico comprende una serie de cuatro tipos de enzimas de oxido-reducción, entre las que se encuentran las deshidrogenasas piridín-dependientes, que necesitan NAD o NADP como coenzimas, o las deshidrogenasas flavín-dependientes, que contienen FAD o FMN como grupo prostético (Lehninger, 1978). Estas deshidrogenasas tienen un papel fundamental en las etapas iniciales de oxidación de la materia orgánica (Ross, 1971), son fundamentales para el sistema enzimático de todos los microorganismos, y su actividad total va a depender de las actividades de diferentes deshidrogenasas (Von Mersi y Schinner, 1991). La actividad de estas enzimas se usa como un indicador del sistema redox microbiano y, por tanto, se pueden considerar como un buen prototipo de las actividades oxidativas del suelo (Tabatabai, 1982; Quilchano y Marañón, 2002). Además, diversos autores han encontrado una buena correlación entre la actividad deshidrogenasa y la respiración del suelo (Aguilera *et al.*, 1988). Sin embargo, la relación entre un parámetro bioquímico individual y la actividad microbiana total no es siempre obvia, especialmente en sistemas complejos como el suelo, donde los microorganismos y los procesos relacionados con la degradación de la materia orgánica son muy diversos (Nannipieri *et al.*, 1990).

La mayoría de las deshidrogenasas son producidas por microorganismos anaeróbicos aunque estas enzimas son activas tanto en condiciones anaerobias como en aerobias (Orten y Neuhaus, 1970).

1.7.2.3. Actividad ureasa.

La ureasa es una enzima que cataliza la hidrólisis de urea a CO₂ y NH₃ con un mecanismo de reacción basado en la formación de carbamato como intermediario (Tabatabai, 1982):



Se trata de una enzima ampliamente distribuida en la naturaleza. Ha sido detectada en microorganismos, plantas y animales. Rotini (1935) fue el primero en detectar su presencia en suelos. Los estudios realizados por Conrad (1942) proporcionaron la información básica sobre esta enzima en suelos. El gran número de publicaciones existentes acerca de esta enzima puede deberse, entre otras razones, a que:

- 1) La ureasa fue la primera enzima proteica en ser cristalizada en 1926 por Sumner (1951).
- 2) Los productos de reacción (CO₂ Y NH₃) son relativamente fáciles de determinar.
- 3) Puede ser purificada desde varias fuentes.
- 4) Está disponible comercialmente a precios razonables.
- 5) La urea es un fertilizante muy usado en agricultura.

La importancia de esta enzima radica en que su síntesis puede provocar grandes pérdidas de nitrógeno en forma de de amoniaco con el consiguiente efecto económico negativo. Debido a ello, los primeros estudios llevados a cabo sobre esta actividad enzimática se enfocaron sobre sus mecanismos de inhibición, con el fin de disminuir las pérdidas ocasionadas con su presencia (Dick y Tabatabai, 1993).

También cataliza la hidrólisis de hidroxiiurea y dihidroxiiurea; contiene níquel y su peso molecular oscila entre 151,000 y 480,000 Da (Blakeley y Zerner, 1984).

La actividad ureasa en suelos es mayor cuando aumenta la materia orgánica del suelo mientras que no parece estar correlacionada de forma significativa con la biomasa microbiana, la concentración de oxígeno y nitrógeno en distintos tipos de suelos. Se trata de una enzima bastante estable y muy poco influenciada por la desecación, temperatura, irradiación y almacenamiento a temperaturas entre -60 y 22°C (Kandeler y Gerber, 1988; Fenn *et al.*, 1992).

Existen distintos inhibidores de la actividad ureasa que han sido usados frecuentemente para prevenir la hidrólisis de la urea en suelos agrícolas (McCarthy *et al.*, 1989; Xiaoyan *et al.*, 1992). En suelos donde se han realizado repetidas aplicaciones con NH_4 la actividad ureasa disminuye (Dick *et al.*, 1988; McCarthy *et al.*, 1992).

1.7.2.4. Actividad fosfatasa ácida.

La disponibilidad de fósforo es esencial para el crecimiento de las plantas y puede ser un factor limitante en los ecosistemas forestales (Attiwill y Adams, 1993). La mayoría del fósforo total en el suelo y en la hojarasca se encuentra en forma orgánica (como son nucleótidos y fosfolípidos Speir y Ross, 1978). El ciclo del fósforo orgánico tiene un gran efecto en la disponibilidad del P y en la productividad a largo plazo en las comunidades forestales. No obstante, los microorganismos y plantas sólo pueden usar la forma inorgánica (Rao *et al.*, 1996). Estas formas inorgánicas son liberadas en el suelo como consecuencia de la mineralización del fósforo orgánico. Las fosfatasas son un grupo de enzimas hidrolasas que transforman el fósforo orgánico en formas inorgánicas haciéndolo asimilable para las plantas y microorganismos del suelo (Eivazi y Tabatabai, 1977). Por tanto, las fosfatasas juegan un papel fundamental en el ciclo del fósforo en suelos, en especial en aquellos deficientes en dicho elemento (Chen *et al.*, 1996) y son usadas como indicadores de la disponibilidad de fósforo en suelos (Spears *et al.*, 2001).

Se han llevado a cabo numerosos estudios sobre la actividad de las fosfatasas en suelos (Eivazi y Tabatabai, 1977; Dick *et al.*, 2000; Olander y Vitousek, 2000; Klose y

Tabatabai, 2002; Chen, 2003; Críquet *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2005; Turner y Haygarth, 2005), en gran parte debido a su importancia en la nutrición de las plantas y a la compleja naturaleza del fósforo orgánico en suelos (Nannipieri *et al.*, 1990). La actividad fosfatasa puede tener distintos orígenes pudiendo proceder de raíces de plantas (Dinkelaker y Marschner, 1992), hongos (Tarafdar *et al.*, 1988) y bacterias (Tarafdar y Claassen, 1988). Estas enzimas se encuentran principalmente unidas a coloides orgánicos e inorgánicos (Nannipieri *et al.*, 1990).

La actividad fosfatasa en el suelo está relacionada con la materia orgánica, con el fósforo orgánico (Bonmati *et al.*, 1991), influenciada por las especies vegetales (Spears *et al.*, 2001) y refleja cambios según los tratamientos silvícolas (Périé y Munson, 2000). Las altas concentraciones de fósforo inorgánico reducen la actividad fosfatasa por inhibición feedback (Tabatabai, 1982) mientras que la materia orgánica y el fósforo orgánico estimulan su producción (Speir y Ross, 1978; Goldstein *et al.*, 1988). La disponibilidad de nitrógeno en el suelo también puede regular su actividad (Olander y Vitousek, 2000). La actividad de dicha enzima está asociada con la superficie del suelo y decrece con la profundidad (Chen *et al.*, 2000; Chen, 2003).

Según Florkin y Stotz (1964) las fosfatasas pueden ser clasificadas en 5 grupos:

- 1) Fosfomonoesterasas (E.C. 3.1.3.).
- 2) Fosfodiesterasas (E.C. 3.1.4.).
- 3) Trifosfato monoéster hidrolasas (E.C. 3.15.).
- 4) Enzimas que actúan sobre anhídridos ácidos en anhídridos que contengan grupos fosfato (E.C. 3.6.1.)
- 5) Enzimas que actúan sobre enlaces P-N (E.C. 3.9.).

Entre estas enzimas, las fosfomonoesterasas han sido ampliamente estudiadas en ecosistemas terrestres ya que son consideradas como las fosfatasas predominantes en la mayoría de tipos de suelo y de hojarasca (Turner *et al.*, 2002) probablemente debido a la baja especificidad por el sustrato de estas enzimas. En consecuencia, componentes como el inositol fosfato, polifosfatos, mononucleótidos y azúcares fosforilados representan la mayoría de sustratos naturales de estas enzimas en suelos y en hojarasca (Reid y Wilson, 1971).

Dependiendo del pH óptimo para la actividad de las fosfomonoesterasas, éstas se clasifican en fosfatasas ácidas (E.C. 3.1.3.2.) y fosfatasas alcalinas (E.C. 3.1.3.1.) siendo las primeras predominantes en suelos ácidos y las segundas en básicos (Eivazi y Tabatabai, 1977; Trasar-Cepeda y Gil-Sotres, 1988). El pH óptimo de estas dos enzimas no está claro. La mayoría de estudios realizados emplean un tampón de pH de 6.5 para la fosfatasa ácida y de 11.0 para la fosfatasa alcalina (Eivazi y Tabatabai, 1977). No obstante, trabajos publicados en los que se ha intentado demostrar el pH óptimo de actividad encuentran discrepancias entre los autores. Así, para la fosfatasas ácidas se han obtenido valores de pH óptimos entre 5.0 y 6.0 (Trasar-Cepeda y Gil-Sotres, 1988). Para la fosfatasa alcalina, se han indicado valores de pH cercanos a 9 (Géller y Ginzburg, 1979), de pH 10.3-10.4 (Tena-Aldave *et al.*, 1979) y de pH 11.0 (Eivazi y Tabatabai, 1977).

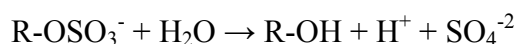
La actividad de las fosfatasas, tanto ácidas como alcalinas, está influenciada por varias propiedades del suelo, por interacciones entre los organismos del suelo, cubierta vegetal y la presencia de inhibidores o activadores (Juma y Tabatabai, 1977; Hysek y Sarapatka, 1998).

Fosfatasas ácidas y alcalinas se diferencian también por su fuente de producción. Mientras que las primeras son producidas por plantas, hongos, levaduras y protozoos; las fosfatasas alcalinas no tienen un origen vegetal y son producidas por bacterias, hongos y lombrices de tierra (Quiquampoix y Mousain, 2005).

1.7.2.5. Actividad arilsulfatasa.

En la naturaleza encontramos varios tipos de sulfatasas. Se clasifican según el tipo de éster de sulfato que hidrolizan, con los siguientes grupos reconocidos: arilsulfatasas, alquilsulfatasas, esteroide-sulfatasas, glucosulfatasas y myrosulfatasas (Roy, 1960).

Las arilsulfatasas (E.C. 3.1.6.1) juegan un papel importante en el ciclo del azufre. Estas enzimas catalizan la hidrólisis de ésteres aromáticos y no aromáticos de sulfato ($R-O-SO_3^-$), liberando fenoles de ($R-OH$) y sulfato inorgánico (SO_4^{2-}) (Spencer, 1958).

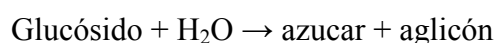


Esta enzima fue descubierta en 1911 en caracoles por Derrien, y ha sido detectada en plantas, animales y microorganismos (Nicholls y Roy, 1971). Dichas enzimas se encuentran en el suelo y se cree que contribuyen al aporte de azufre a las plantas, ya que éstas sólo admiten la forma mineralizada (anión SO_4^{2-}). Así, los ésteres de sulfato representan una fracción considerable (por encima del 70% en la mayoría de los suelos aeróbicos) del azufre total constituyendo la principal reserva de azufre en los suelos (Freney, 1986), pero sólo está disponible por las plantas después de la hidrólisis del sulfato inorgánico (Kertesz, 1999). Las bacterias y hongos del suelo forman estos ésteres de sulfato (como por ejemplo, el colina-sulfato) durante periodos donde haya altas concentraciones de SO_4^{2-} y sirven como una fuente de azufre fácilmente disponible para los microorganismos del suelo en épocas de déficit de azufre (McGill y Cole, 1981). Mientras que los hongos almacenan los ésteres de sulfatos sintetizados principalmente dentro de sus células, las bacterias los excretan a la solución del suelo (Fitzgerald, 1978).

La actividad de las arilsulfatasas se ve influenciada por la concentración de sulfato inorgánico en el suelo, de modo que bajas concentraciones de este ión se asocian con una baja disponibilidad de azufre, por lo que plantas y microorganismos estimulan la producción de arilsulfatasas (Speir *et al.*, 1980). A la inversa, altas concentraciones de azufre inorgánico en el suelo van a inducir una baja actividad de estas enzimas (Maynard *et al.*, 1985). Otros parámetros que influyen en la actividad de las arilsulfatasas son el pH, variaciones estacionales en el contenido de humedad del suelo o la presencia de metales pesados (Tabatabai y Bremner, 1970; Tscherko y Kandeler, 1997; Zwickel *et al.*, 2007).

7.2.6. Actividad β –Glucosidasa.

Las glicosidasas (E.C. 3.2.1.21) son un grupo de enzimas que catalizan la hidrólisis de distintos glucósidos según la siguiente reacción:



Este grupo de enzimas se puede clasificar según el tipo de enlace que hidrolizan. Destacan las glucosidasas y las galactosidasas debido a que juegan un papel fundamental en la degradación de los carbohidratos del suelo y a que los productos que originan representan un aporte energético importante para los microorganismos del suelo (Tabatabai, 1982; Eivazi y Tabatabai, 1990). Entre las glucosidasas destaca la β -glucosidasa (E.C. 3.2.1.21), que es la enzima limitante en la degradación de celulosa a glucosa (Szegi, 1988). Se ha detectado su presencia en microorganismos, animales y plantas (Dey y Pridham, 1972). La actividad β -glucosidasa encontrada en suelos por Hayano y Katami (1977), era similar a la determinada en algunos hongos, lo que parece confirmar que dicha enzima puede tener un origen predominantemente fúngico (Hattori, 1988).

Es una enzima bastante sensible a la presencia de metales pesados y otros contaminantes que puedan acompañar a los residuos orgánicos; Por tanto, la determinación de la actividad β -glucosidasa no sólo es importante por hacer referencia cualitativa al estado de descomposición de la materia orgánica, sino que es capaz de ser un biomarcador del estado de contaminación de un suelo (Eivazi y Zakaria, 1993).

Otras glucosidasas son la α -galactosidasa (E.C. 3.2.1.22) y la β -galactosidasa (E.C. 3.2.1.23). La β -glucosidasa es más abundante en suelos que éstas dos últimas enzimas (Tabatabai, 1982). Su actividad normalmente se correlaciona con el contenido de carbono orgánico del suelo (Eivazi y Tabatabai, 1977).

1.7.3. Respiración microbiana del suelo.

Los ecosistemas forestales juegan un papel fundamental en el ciclo del carbono (Kelling *et al.*, 1996; IPCC, 2000). No obstante, existe una incertidumbre referente al impacto neto de los bosques en el presupuesto total del carbono (Houghton *et al.*, 1999), debido a que el balance y los componentes del flujo del carbono varían dependiendo de los suelos, de la edad de la vegetación, de la composición de especies y del clima local (Valentini *et al.*, 2000). Para considerar correctamente los cambios en el ciclo del carbono necesitamos mejorar las medidas de los cambios netos en los flujos y almacenamientos de carbono en los bosques. La información del presupuesto del

carbono de la mayoría de los ecosistemas mejoraría nuestro conocimiento sobre su funcionamiento y sobre la respuesta potencial a variaciones potenciales (Baldocchi, 2003).

La cantidad de carbono existente en la materia orgánica del suelo es de dos a tres veces mayor que la existente en la atmósfera (Post *et al.*, 1982). Debido a ello pequeños cambios en las reservas de carbono del suelo pueden afectar intensamente a las concentraciones de CO₂ atmosférico (Jenkinson, 1991).

En los ecosistemas forestales existen tres flujos dominantes: la fotosíntesis, la respiración autotrófica (debida a las raíces y a las micorrizas asociadas) y la respiración heterotrófica (producida por la fauna y microorganismos del suelo). Medidas tanto de estos tres flujos como del sistema total son necesarias para una mejor comprensión de las respuestas del ecosistema a variaciones medioambientales y para ayudar a crear modelos del ciclo del carbono (Aber *et al.*, 1996). La fotosíntesis y la respiración varían entre especies y grupos funcionales dentro de un ecosistema forestal y el control medioambiental ejercido sobre el balance entre los procesos asimilatorios y respiratorios es diferente en estos componentes del ecosistema (Valentini *et al.*, 2000).

El secuestro del carbono en estos ecosistemas forestales frecuentemente resulta de una pequeña diferencia entre la fijación fotosintética del carbono y la respiración del ecosistema (Granier *et al.*, 2000).

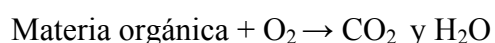
Los procesos respiratorios consumen O₂, liberan CO₂ y conducen a la pérdida de carbono desde el ecosistema a la atmósfera. Se estima que más de la mitad del carbono fijado por los ecosistemas forestales es nuevamente devuelto a la atmósfera a través de la respiración del suelo (Longdoz *et al.*, 2000).

En el suelo, la materia orgánica, los restos vegetales y los exudados vegetales son mineralizados a través de los procesos respiratorios principalmente por la microbiota (Dilly, 2003).

Bajo condiciones aeróbicas, la respiración incluye la glucólisis y la subsecuente descarboxilación oxidativa del piruvato, alimentan el ciclo del ácido cítrico asociado a

la cadena respiratoria. Cuando todas éstas se llevan a cabo de forma entrelazada y otros aceptores de electrones como NO_3^- , Fe^{3+} , prácticamente no son empleados, el coeficiente de respiración (RQ) para sustratos como la glucosa es 1. Bajo estas condiciones, la degradación del sustrato es considerada como “equilibrada” desde que un número de moles de CO_2 son consumidos como número de moles de O_2 desarrollados. No obstante, el suelo contiene un amplio espectro de sustratos que pueden ser transformados e inmovilizados, y su oxidación completa puede también retardarse debido a factores medioambientales y nutricionales, así, el manejo del suelo puede modificar o desequilibrar el RQ (Aon *et al.*, 2001).

Los microorganismos heterótrofos necesitan energía para su crecimiento que van a obtener mediante la descomposición de compuestos orgánicos como proteínas, celulosa, nucleótidos y compuestos humificados. En estas reacciones redox de oxidación de la materia orgánica por los microorganismos (respiración microbiana), el oxígeno funciona como aceptor final de electrones obteniéndose como producto final del proceso CO_2 y agua. La reacción general de descomposición de la materia orgánica por los microorganismos heterótrofos es:



Así, tanto la medida del consumo de oxígeno como la del desprendimiento de CO_2 puede ser un buen indicador de la actividad microbiana (Nannipieri *et al.*, 1990).

Podemos diferenciar entre la respiración global de un suelo y la respiración microbiana, mientras que la primera hace referencia a la actividad biológica global de un suelo (referida a las raíces de las plantas, a los macroorganismos, como lombrices de tierra, nemátodos e insectos, y a los microorganismos como bacterias, hongos, algas y protozoos) (Parkin *et al.*, 1996); la respiración microbiana refleja únicamente la actividad microbiana.

El estudio de la respiración microbiana en ecosistemas forestales ha sido ampliamente usado con propósitos diversos como pueden ser la estimación de la biomasa microbiana del suelo que está realmente activa (West *et al.*, 1988), estudio del efecto de metales pesados en suelos (ver revisión de Baath, 1989), de la deposición

ácida (Vanhala *et al.*, 1996) o para evaluar el efecto de distintos tipos de fertilización (Aarnio y Martikainen, 1994).

Generalmente, la respiración del suelo presenta una alta variabilidad espacial y temporal. La heterogeneidad temporal se relaciona con las características del suelo, la topografía de la zona, el tipo y cantidad de desfronde aéreo, la biomasa radical o la biomasa microbiana entre otros (Xu y Qi, 2002).

1.7.4. Microbiota del suelo.

1.7.4.1. Consideraciones generales.

La fracción biótica de la materia orgánica, formada por microorganismos vivos, desempeña un papel básico en los suelos, al ser la responsable última del estado de la materia orgánica, y en general, del desarrollo y funcionalidad del ecosistema (Smith *et al.*, 1993). La microbiota del suelo influye tanto en el establecimiento de los ciclos biogeoquímicos como en la formación de la estructura de los suelos (Roldan *et al.*, 1994) por lo que resulta de gran interés en conocer los factores que regulan su tamaño, actividad y estructura (Zeller *et al.*, 2001). La microbiota es responsable de entre el 80 y el 90% de procesos que tienen lugar en el suelo (Nannipieri y Badalucco, 2003).

La población microbiana del suelo puede ser muy numerosa. Así, en superficie, dicha población puede alcanzar entre 10^8 y 10^9 células por gramo de peso seco, valorado microscópicamente. Hay que tener en cuenta que sólo han sido cultivados aproximadamente un 10% de los organismos microscópicamente observables de la biomasa del suelo (Prescott *et al.*, 2004). La microbiota del suelo representa entre el 1 y el 3% de la materia orgánica y está compuesta por bacterias, actinomicetos, hongos, algas y protozoos (Labrador, 2001).

Las bacterias presentan una gran variedad fisiológica, y por lo general, es el grupo más numeroso del suelo. La mayoría son heterótrofas, y, aunque tienen un papel importante en la degradación de la materia orgánica, son poco eficaces en la formación del humus (Prescott *et al.*, 2004)

El grupo de los actinomicetos presenta una gran variabilidad; considerándolos como un grupo de transición entre las bacterias y los hongos. Son organismos heterótrofos, aerobios, poco tolerantes a la acidez y juegan un papel importante en la formación de sustancias húmicas. Los hongos del suelo presentan una alta heterogeneidad y diversidad. Han sido estudiados ampliamente por su importancia en la descomposición de tejidos vegetales y animales, por su papel en la rizosfera, por la formación de micorrizas y por su capacidad fitopatógena. Son organismos heterótrofos y por regla general aerobios estrictos. Son capaces de degradar un alto número de sustratos, como la lignina, celulosa, quitina, o la queratina, entre otros (Prescott *et al.*, 2004)

La biomasa microbiana se ve afectada por factores como la temperatura (Wardle, 1992), humedad (Van Gestel *et al.*, 1993), contenido en arcillas (Kaiser *et al.*, 1992) y pH (Carter, 1986). La influencia de la topografía del terreno en el movimiento del agua y la consecuente redistribución de los materiales transportados por ella puede influir o controlar el tipo e intensidad de los procesos del suelo. La respuesta microbiana a la redistribución de los nutrientes y la humedad debido a la topografía puede alterar el ciclo de nutrientes (Chen y Chiu, 2000).

La biomasa microbiana varía con las fluctuaciones anuales de temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes (Arunachalan *et al.*, 1999). No obstante, estas variaciones estacionales dependen del ecosistema en cuestión (Chen *et al.*, 2005). La comunidad microbiana también varía con la profundidad del suelo, encontrándose una mayor biomasa en la superficie (Fierer *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2005), siendo la superficie del suelo bastante rica en fuentes de carbono debido al aporte de restos vegetales y exudados vegetales. Por el contrario, el carbono en los horizontes más bajos suele ser limitante (Ajwa *et al.*, 1998; Trumbore, 2000). Estos cambios en la disponibilidad de carbono va a afectar a la distribución microbiana del suelo (Griffiths *et al.*, 1999; Fierer *et al.*, 2003).

El contenido de materia orgánica y arcilla de los agregados determina la distribución espacial de los microorganismos, de tal manera que la mayor diversidad se encuentra en los microagregados de 2-20 μm . Tal circunstancia se debe a que este tipo de agregados tienen elevados porcentajes de carbono y nitrógeno y además ofrecen

nichos para que los microorganismos puedan eludir a los protozoos depredadores (Van Gestel *et al.*, 1996). Los hongos son la comunidad dominante en macroagregados mientras en los microagregados el grupo mayoritario son las bacterias (Guggeberger *et al.*, 1999).

La microbiota del suelo ha sido estudiada ampliamente en diferentes ambientes, como el desierto polar (Horowitz *et al.*, 1972), la tundra (Zhou *et al.*, 1997), bosques boreales (Henckel *et al.*, 2000), costas marinas (Chen *et al.*, 2005), los trópicos (Gomes *et al.*, 2001), desiertos de montaña (Bailey *et al.*, 2002) o zonas contaminadas (Kandeler *et al.*, 2000).

Dentro de cada suelo se encuentran diversos microhábitats con una alta actividad biológica que se conocen como “puntos calientes” (Nannipieri *et al.*, 1990). Un punto caliente por excelencia es la rizosfera que es la zona de interacción entre las raíces de las plantas y los microorganismos (Lynch, 1990). La comunidad microbiana que se encuentra en esta zona difiere notablemente de la microbiota característica del suelo, ya que aquí las plantas crean un hábitat único para el desarrollo de los microorganismos. Las plantas liberan aminoácidos, vitaminas, azúcares, taninos, alcaloides y otras sustancias sin identificar (Rovira, 1965) que en la mayoría de los casos estimulan el crecimiento microbiano (Atlas y Bartha, 1987; Hertenberger *et al.*, 2002). A su vez, la microbiota de la rizosfera va a favorecer el crecimiento de las plantas mediante la producción de sustancias estimuladoras del crecimiento, liberando elementos asimilables por las raíces a través de la mineralización y contribuyendo a la formación de una estructura de suelo estable (Alexander, 1977).

En la rizosfera se produce una gran competencia entre las distintas especies de microorganismos debido a la gran biomasa bacteriana. Así, los microorganismos que compiten con más eficiencia, como son los de rápido crecimiento, se ven favorecidos. Además, la microbiota bioquímicamente más activa se ve favorecida frente a las cepas más versátiles (Alexander, 1977). Algunas bacterias presentan quimiotaxis positiva hacia los exudados radicales y así son capaces de desplazarse rápidamente hacia las plantas productoras de estas sustancias (Rovira, 1965).

1.7.4.2. Microorganismos solubilizadores de fosfato.

El fósforo es, después del nitrógeno, el elemento nutricional mineral más importante para el crecimiento de plantas y microorganismos, incluso puede ser limitante en muchos ecosistemas forestales (Attiwill y Adams, 1993). Forma parte de los ácidos nucleicos, y constituye una parte esencial de la molécula de ATP, además se encuentra en los fosfolípidos, componentes esenciales de las membranas biológicas (Atlas y Bartha, 1987). La mayoría del fósforo total del suelo y hojarasca se encuentra en la materia orgánica (Speir y Ross, 1978) en forma de nucleótidos, fosfolípidos o inositol fostato (Anderson, 1975). No obstante, las plantas sólo pueden usar la forma inorgánica en forma de ión ortofosfato (PO_4^{3-}) (Rao *et al.*, 1996). Dichos iones son liberados a la solución del suelo como consecuencia de la mineralización del fósforo orgánico, proceso catalizado por las enzimas fosfatasas. La presencia en el suelo de otros iones como Ca, Fe, Al y Mg junto con el pH del suelo va a condicionar la solubilidad del ión ortofosfato (Beever y Burns, 1980).

La mineralización del fósforo está condicionada por la relación carbono-fósforo (C:P), produciéndose mayor cantidad de fosfato cuando dicha relación es inferior a 300 (Fuentes Yagüe, 1989).

Los compuestos inorgánicos de fósforo del suelo pueden agruparse en: 1) fosfatos de calcio, 2) fosfatos de hierro y 3) fosfatos de aluminio. Los fosfatos monocalcico y bicalcico son solubles (aunque el bicalcico es parcialmente insoluble), siendo asimilables por las plantas pero se combinan con otros compuestos haciéndose insolubles. El fosfato tricalcico es insoluble por lo que no está disponible para las plantas. Por tanto, la mayoría del fósforo del suelo, debido a su insolubilidad, no es asimilable por las plantas. Solamente es absorbido un 0.1% del total (Scheffer y Schachtschabel, 1992).

Los microorganismos capaces de mineralizar el fósforo orgánico son considerados microorganismos promotores del crecimiento vegetal (PGPR). Estos microorganismos convierten los compuestos minerales insolubles en solubles que pueden ser absorbidos (solubilización de fósforo); mineralizan el fósforo orgánico en fósforo mineral asimilable; transforman el fósforo mineral inasimilable en fósforo

orgánico (mineralización), transforman el fósforo mineral en fósforo orgánico, cuando toman el fósforo para constituir sus propios cuerpos (inmovilización). Este fósforo volverá a mineralizarse cuando estos microorganismos mueran (Fuentes Yagüe, 1989).

Los principales mecanismos de solubilización de fosfato en el suelo llevados a cabo por estos microorganismos son:

1. Producción de ácidos orgánicos.

El metabolismo microbiano, la descomposición de la materia orgánica y los exudados radicales van a producir una serie de ácidos orgánicos de bajo peso molecular, tales como oxálico, fórmico, cítrico o acético, que son considerados como la causa más importante de la solubilización de fosfato (Hayman, 1975). Parámetros como la vegetación, estación del año o el estado de descomposición de la hojarasca van a determinar la naturaleza y cantidad de estos ácidos (Fox y Comerford, 1990).

Los ácidos orgánicos aumentan la solubilización de compuestos fosforados y disminuyen la adsorción de fósforo, incrementando de esta manera la disponibilidad de fósforo en el suelo (Bolan *et al.*, 1990). La solubilización de compuestos fosforados inorgánicos se produce a través de la formación de complejos entre ácidos orgánicos y aniones e iones metálicos como Fe, Al y Ca (Bolan *et al.*, 1990). Se han indicado tres posibles mecanismos del efecto de los ácidos orgánicos en la adsorción de fósforo: 1) competición por los sitios de adsorción de fósforo; 2) disolución de adsorbentes; y 3) cambios en la carga superficial en los adsorbentes (Traina *et al.*, 1986).

2. Producción de ácidos inorgánicos.

Durante la oxidación de compuestos inorgánicos de nitrógeno y azufre se producen ácidos nítrico y sulfúrico que reaccionan con los fosfatos insolubles causando su solubilización.

3. Mineralización del fósforo orgánico.

Aunque algunas plantas son capaces de asimilar directamente ciertos compuestos orgánicos de fósforo, la mayoría lo toman en su forma inorgánica (Somani

et al., 1990). El fósforo orgánico del suelo está formado por ácidos nucleicos y derivados, fosfolípidos, y varios inositol fosfatos clasificados como fitinas y sustancias relacionadas, siendo estas fitinas sintetizadas por la microbiota y las plantas, las formas de fósforo orgánico del suelo (Paul y Clark, 1989).

4. Asociaciones simbióticas.

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre las raíces de una planta y un hongo. Como en toda relación simbiótica, ambos participantes obtienen un beneficio, así, la planta recibe del hongo nutrientes minerales y agua, y el hongo obtiene de la planta hidratos de carbono que por sí mismo es incapaz de sintetizar mientras que ella lo hace por medio de la fotosíntesis (Tinker, 1980).

Las hifas de las micorrizas intervienen en la transferencia de fósforo a las plantas a través de 3 posibles mecanismos: 1) producen CO₂ y ácidos orgánicos que contribuyen a la solubilización del fosfato mineral, 2) abarcan mayor superficie de suelo que las raíces por sí solas, 3) y son capaces de absorber fósforo a niveles de concentración de este elemento más bajos de los que necesitan las raíces solas (Paul y Clark, 1989).

1.7.4.3. Microorganismos y descomposición de hojarasca.

La descomposición de la materia orgánica es fundamentalmente un proceso biológico, la microbiota, fundamentalmente hongos y bacterias, es responsable de entre el 80 y 95% del carbono mineralizado (Persson y Lohm, 1977), mientras que la oxidación química abiótica no suele ser mayor del 20 % del CO₂ producido en suelos (Seastedt, 1984; Moorehead y Reynolds, 1989).

Los restos vegetales desprendidos por las plantas van a constituir una zona de material muerto denominado residuosfera. Este hábitat es muy rico en actividad microbiana, donde se producen numerosos procesos microbiológicos. En las zonas anaeróbicas, a partir de los materiales solubles liberados de los residuos vegetales se produce desnitrificación y posiblemente procesos de intercambio genético. La mayoría del resto de materiales no solubles, como celulosa y algunas proteínas son degradadas

tanto aeróbica como anaeróbicamente (Prescott *et al.*, 2004).

Los microorganismos del suelo desempeñan un papel fundamental durante la descomposición de la hojarasca. Así, a lo largo de este proceso se establece una sucesión de organismos implicados en la biodegradación del material vegetal (Frankland, 1998). Durante las etapas iniciales de la descomposición de hojarasca hay un predominio de los organismos de la estrategia r (con una elevada tasa de crecimiento, pero con una habilidad competitiva muy baja), mientras que en las etapas finales dominan los organismos de la estrategia k (con un crecimiento poblacional más bajo, pero con mayor habilidad competitiva) (Zvyagintsev, 1994). En los primeros meses de la descomposición se produce un aumento del número de bacterias y hongos, debido a la gran cantidad de nutrientes disponibles en los restos vegetales recién caídos (Mary y Sankaran, 1991; Isaac y Achuthan Nair, 2005). En las últimas fases, debido a las condiciones menos favorables y a la reducción de nutrientes, la cifra de la mayoría de bacterias y hongos disminuye, mientras que el número de actinomicetos incrementa. En estas etapas el contenido en lignina aumenta y hay aparentemente una falta de fuente de energía para el crecimiento microbiano (Bosatta y Agren, 1985). Los actinomicetos son débiles competidores, sólo llegan a ser importantes durante la descomposición de la hojarasca cuando los nutrientes son limitantes y ejercen presión sobre otras bacterias y hongos (Alexander, 1977).

La sucesión de microorganismos durante la descomposición es determinada por las condiciones climáticas, como la temperatura y humedad, y por la calidad de la hojarasca (Baath *et al.*, 1995). Además, cada tipo de hojarasca posee una comunidad de hongos específica en las primeras fases de la descomposición (Hering, 1965).

El papel que juegan bacterias y hongos en la descomposición del material vegetal es diferente, mientras que los hongos son capaces de descomponer y asimilar compuestos recalcitrantes de peso molecular alto como la lignina o taninos (Criquet, 1999), las bacterias no tienen mucha importancia en los procesos degradativos hasta que la hojarasca es parcialmente descompuesta por los hongos (Jensen, 1974). Hongos como *Penicillium* o *Fusarium* descomponen celulosa y lignina (Rodríguez *et al.*, 1996). La importancia relativa de hongos y bacterias en los procesos de descomposición depende del tipo de bosque (Elliot *et al.*, 1993) y del estado de descomposición (Dilly *et al.*,

2001).

El contenido de agua del sustrato puede actuar como limitante en dos procesos: el primero está relacionado con los requerimientos metabólicos de agua de los organismos descomponedores, cuya actividad respiratoria mejora a medida que aumenta el contenido de humedad, hasta un límite marcado por la influencia de agua.; un segundo proceso, el intercambio de oxígeno y CO₂, con la atmósfera, que se detiene cuando el contenido de agua excede un cierto límite (Bunnell *et al.*, 1977). Los microorganismos descomponedores desarrollan su máxima actividad en un rango de humedad y unos valores óptimos. La actividad catabólica de los microorganismos del suelo parece estar limitada a potenciales por encima de -1 a -5 MPa. Sin embargo, en estudios de laboratorio se ha observado que por encima del 50% de humedad atmosférica se produce una disminución de la absorción de oxígeno (Swift *et. al*, 1979).

Al igual que sucede con la humedad, la máxima actividad de los microorganismos descomponedores se produce entre unos valores de temperatura óptimos, disminuyendo cuando la temperatura se aleja de esos valores. La mineralización máxima de la materia orgánica se da en un rango de temperaturas entre 25 y 45 °C, estando la óptima en 37 °C. La hojarasca como la producida por coníferas que posee un pH ácido es degradada fundamentalmente por hongos bajo condiciones aerobias (Donnelly *et al.*, 1990), debido a que éstos parecen ser más tolerantes a las condiciones de bajo pH que las bacterias (Tate, 1991).

En algunas partes de la hojarasca hay zona anóxicas que pueden ser causadas por el alto consumo de oxígeno, debido a la gran cantidad de carbono orgánico lábil. Cuando la respiración microbiana excede a la difusión de oxígeno hacia el suelo, la reducción de éste es también inducida en ambientes óxicos (Smith y Arah, 1986). Reith *et al.* (2002) concluyen que en estos ambientes anóxicos, a pesar de que las condiciones puedan ser ácidas, las bacterias parecen dominar la descomposición, tanto en hojarasca de especies caducifolias como en especies de coníferas

2. OBJETIVOS

2. OBJETIVOS.

Teniendo en cuenta los antecedentes expuestos en el capítulo anterior, y en especial la importancia del cultivo del castaño, nos planteamos estudiar desde el punto de vista ecológico el ecosistema del castañar, por lo que el objetivo principal de este trabajo fue por un lado comparar la dinámica del ecosistema del castañar respecto a la que presenta la vegetación clímax en las zonas del cultivo del castaño, formada por masas de *Quercus pyrenaica* Will. (roble melojo, rebollo) en la provincia de Salamanca, y por otro lado estudiar si los diferentes manejos del castañar influyen en los parámetros ecológicos y de calidad del suelo en estos ecosistemas de vegetación paraclimática constituida por *Castanea sativa* Mill. (castaño). Para ello, se compararon los dos tipos de manejo a los que se ve sometido el cultivo de castaño en la zona; por un lado, castaños dedicados a la producción de fruto, y por otro los que se cultivan con el fin de obtener madera.

Este objetivo general se abordó mediante los siguientes objetivos específicos:

1. Estudio de las distintas fracciones de la biomasa arbórea ya que el conocimiento tanto del peso de materia orgánica que existe en un determinado ecosistema forestal por encima de la superficie del suelo, como de la distribución de los nutrientes en los distintos compartimentos del árbol son claves para entender los ciclos de la energía y nutrientes.
2. Estudio de la dinámica de nutrientes en cada órgano del árbol, tanto cuando dichos órganos permanecen en el árbol, como cuando por medio de su ciclo fenológico o por otros factores, se ha producido su caída al suelo forestal. La concentración de nutrientes en las hojas de los árboles es de gran importancia ya que nos permite obtener información sobre varios aspectos de la ecofisiología de la planta.
3. Evaluación y cuantificación del desfronde, ya que la caída de restos vegetales es uno de los principales vectores para la entrada de nutrientes y materia orgánica al suelo.

4. Análisis de la dinámica y la velocidad de descomposición de la hojarasca en los tres ecosistemas estudiados, estimando la liberación de nutrientes.
5. Estudio de diversos parámetros bioquímicos del suelo tales como diversas actividades enzimáticas y la respiración microbiana del suelo, ya que su medida permitirá conocer la actividad metabólica del suelo y ayuda a entender la funcionalidad del mismo, siendo buenos indicadores de la calidad del suelo.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

3. MATERIALES Y MÉTODOS.

3.1. Zona de estudio.

3.1.1. Situación general.

El estudio se llevó a cabo en tres parcelas de experimentación, una correspondiente a un castañar de madera, otra correspondiente a un castañar de fruto y una tercera que corresponde a un rebollar (vegetación clímax), con el objetivo de comparar los efectos de diversos manejos del castaño con el rebollo, que es la especie autóctona de la zona en su etapa climax, aunque respecto a esta última aseveración existen muchas controversias, debido a las características especiales de la zona.

Las tres parcelas se ubican en la sierra de Tamames–Las Quilamas, en el suroeste de la provincia de Salamanca, concretamente en el paraje denominado “La Honfría”, situado en el término municipal de Linares de Riofrío, Salamanca (Fig. 2).



Figura 2. Localización de la zona de estudio.

La zona está dominada por sustratos graníticos, y el pH de los suelos es generalmente ácido, aunque se producen intercalaciones calizas en algunos ambientes que han dado lugar a especulaciones sobre la posible existencia pasada de un hayedo en base sobre todo a la flora existente, tanto arbustiva como herbácea. Así, tenemos en esta zona enclaves de vegetación propia de la Región Eurosiberiana, encontrándose taxones tales como *Ilex aquifolium* L., *Aconitum napellus* L., *Actaea spicata* L., *Monotropa hypopitys* L., *Atropa bella-donna* L., *Hypericum montanum* L., *Neottia nidus-avis* L. (Rich), *Paris quadrifolia* L., *Fragaria vesca* L., *Allium sp* L., *Corylus avellana* L., etc.

Desde el punto de vista fitosociológico, los bosques en los que se sitúan nuestras parcelas se corresponden con melojares supramediterráneos de la serie Genisto falcatae-Quercetum pyrenaicae sigmetum, que representa a los melojares del sur de la provincia de Salamanca, dentro del Orden Quercetalia robori-pyrenaicae en la Clase Querco-Fagetea. Lleva como especie diferencial frente a otros melojares supramediterráneos, al endemismo mediterráneo ibérico-atlántico occidental *Genista falcata* Brot.; al igual que ellos presenta una abundancia alta en plantas de comportamiento nemoral.

Altitudinalmente suelen ocupar una banda de vegetación intermedia entre el carrascal de Genisto-hystricis-Quercetum-rotundifoliae y el melojar húmedo-hiperhúmedo de Holco-mollis-Quercetum pyrenaicae. Constituye la asociación directriz de la serie mesomediterránea salmantina y orensana-sanabriense silícola de *Quercus pyrenaica* (Genisto falcatae-Quercetum pyrenaicae), la cual está formada en ambos casos por los brezales de Genistello tridentatae-Ericium cinereae. La orla herbácea vivaz no nitrófila está representada por la Hieracio laevigati-Linarietum triornithoporaе.

3.1.2. Parcelas de experimentación.

Tras el reconocimiento previo de la zona de estudio se seleccionaron tres parcelas de experimentación. Este estudio se llevó a cabo en dos tipos de castañares con distinto manejo (uno dedicado a la producción de fruto y otro a la producción de madera) y en un rebollar (melojar). A continuación se describen las principales características de las especies empleadas en el estudio (tomadas de Moro, 1988; Berrocal *et al.*, 1998; Florez *et al.*, 2001; y Blanco *et al.*, 2005) y de las tres parcelas de experimentación.

3.1.2.1. Castaños

Castanea sativa Mill. (castaño) es una planta frondosa perteneciente a la Familia Fagaceae de gran longevidad (puede vivir cientos de años) y de alto porte que puede alcanzar los 25 m de altura, con una copa amplia y redondeada. En los castaños cultivados el tronco es grueso, corto y con un gran número de ramas; mientras que en los silvestres el tronco es más esbelto y con menor número de ramas. Es una especie caducifolia, con hojas grandes, de 3 a 5 cm de anchura y de 10 a 20 cm de longitud. Flores estaminadas en espigas muy alargadas, 7-15 estambres por flor. Flores postiladas en un número de 3 normalmente, con un involucro alrededor de los frutos.

Se trata de una especie considerada de clima templado-frío, ya que soporta temperaturas bastante bajas. No obstante, es muy sensible a las heladas tardías al igual que a las temperaturas muy altas y los periodos secos excesivamente largos. Los márgenes de temperaturas medias anuales son de 8 a 15 °C. Es una especie exigente en cuanto a la humedad, el régimen de lluvias requerido normalmente es de 1000 mm, siendo escasos los castaños que se desarrollan por debajo de los 850 mm. Los rangos de altitudes donde se encuentra el castaño en la Europa Mediterránea varía desde el nivel del mar hasta los 1500 m. La altitud ideal para los castaños dedicados a la producción de madera está entre los 500 y 1000 m, mientras que para los castaños dedicados a la producción de fruto es menor, entre los 200 y 600 m. Fuera de estos rangos se encuentran plantas que pueden producir tanto frutos como madera, debido a las adaptaciones locales que origina la gran variabilidad genética que posee esta especie.

El castaño es un árbol que prefiere suelos ligeros, con una tasa de arcilla poco elevada para evitar encharcamientos, y profundos debido a su potente sistema radical. Los suelos con una excesiva retención de agua son perjudiciales debido a que afecta al desarrollo de las raíces y a su crecimiento. Abunda sobre roquedos ácidos (granitos, pizarras, esquistos), pero también se pueden encontrar en suelos neutros e incluso básicos con tal de que exista caliza activa en baja concentración. El límite de tolerancia a la cal se sitúa alrededor del 4%. El pH del suelo ideal está entre 5,5 y 6.

El castañar es un cultivo que se conoce desde muy antiguo y se cree que pudiera haber sido traído de la parte oriental de Europa, probablemente por los romanos. No

obstante, autores como Blanco *et al.* (2005) dudan de la introducción romana del castaño. Para ellos, no hay duda de la gran importancia que los romanos concedían al castaño como fuente de alimento y energía para sus tropas y su población debido a lo cual extendieron los castañares. Es posible que para estas repoblaciones empleasen castañas procedentes de Oriente, aunque no siempre ya que se tiene la certeza de que existían castaños en los valles más abrigados de la orla cantábrica, del norte portugués, de Girona y casi con total seguridad en las sierras onubenses. Se han encontrado castaños en el País Vasco hace 40000 años y en Guipúzcoa y Girona hace más de 10000 años. En estos casos no cabe proponer un origen por plantación.

En España el área del castaño se extiende desde Galicia, por la zona baja del litoral Cantábrico y los valles altos y más templados de las vertientes Norte y sur de la cordillera Galaica, Astúrica, Leonesa, Cantábrica y Pirineos Occidentales, hasta la costa mediterránea, donde el castaño aparece en las partes altas de Gerona y Barcelona. En el sur se encuentra salpicado por las provincias de Málaga y Granada. En la parte occidental de España se extiende de manera aislada desde La Coruña hasta Huelva. En el centro de España entra en las provincias de Cáceres, Salamanca y Ávila hasta la Sierra de Gredos (Fig.3).

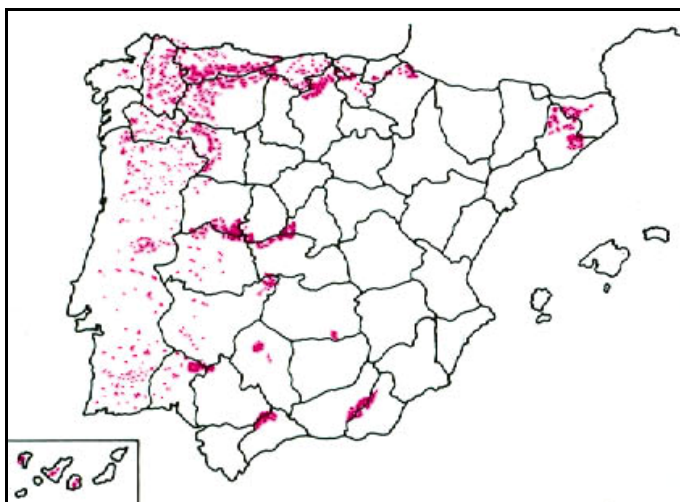


Figura 3. Mapa de distribución del castaño en la Península Ibérica.

Se distinguen dos tipos de manejo forestal del castaño, por una parte los dedicados a la producción de fruto (sotos), y por otro, aquellos dedicados a la producción de madera (tallares). A lo largo de varios siglos, sus frutos han tenido un rol

importante como alimento tanto para humanos como para animales domésticos; mientras que su madera fue usada ampliamente. Se la considera como una madera de dureza media, a caballo entre el roble y el nogal, siendo susceptible de ser utilizada en múltiples aplicaciones como son: elaboración artesana de cestas, sillas y sillones, en tonelería (debido a que es una madera muy poco porosa) o para la construcción de estacas para cercas y vallados. Su uso en ebanistería está hoy día muy limitado, habiendo sido sustituida por otras maderas de especies exóticas importadas.

A partir de finales del siglo pasado los castañares están siendo más o menos abandonados debido al éxodo rural y a dos enfermedades conocidas vulgarmente como “tinta” y “chancro”. La enfermedad de la “tinta” es producida por un hongo patógeno, *Phytophthora cinnamoni* Rands que afecta a la sistema radical del árbol; mientras que “el chancro” es producido por otro hongo patógeno, *Cryphonectria parasitica* (Murr.) Barr, que afecta al tronco y ramas del árbol.

- Castañar dedicado a la producción de madera.

Se trata de un castañar tradicionalmente explotado como fuente de madera situado a una altitud de 1015 m, sobre un tipo de suelo regosol úmbrico. Las coordenadas son 40° 34'59'' N – 0° 52'21'' W

La parcela seleccionada posee una superficie de 1 Ha, en la que se encuentran 1892 árboles, de unos 70 años. Son ejemplares de fuste delgado (12,2 cm de DBH medio), con una altura media de 15,3 m. La distribución de estos árboles se muestra en las Figuras 4 y 5.

Este castañar está ubicado sobre suelos ácidos, profundos y frescos, con vegetación propia de Querco Fagetea como *Luzula forsteri* (Sm.) DC., *Poa nemoralis* L. o *Brachypodium sylvaticum* H., destacando en los claros vegetación típica de la alianza Genistion floridae de la Clase Cytisetia scopario-striati, con amplias poblaciones de *Cytisus scoparius* L., *Genista falcata* Brot., *Physospermum cornubiense* L., *Aristolochia pallida* Willd., *Cephalanthera ensifolia* Rich, etc, así como plantas de carácter fitonitrófilo de Trifolio Geranietea sanguinei, tales como *Calamintha clinopodium* Benth. o *Linaria triornithophora* L., presentes como consecuencia del mantillo del suelo

originado por la gran cantidad de hojarasca. La humedad presente en esta parcela y que la hizo en su momento muy adecuada para el cultivo del castaño, da lugar a la presencia asimismo de comunidades de arbustos o plantas trepadoras de la Clase Rhamno-prunetea, tales como *Prunus spinosa* L., que forman parte del manto arbustivo al cobijo de los árboles en éstos biotopos.



Fig. 4-5. Aspecto del castañar dedicado a la producción de madera

- Castañar dedicado a la producción de fruto.

Se trata de un castañar tradicionalmente dedicado a la producción de fruto. Dicha parcela se encuentra a una altitud de 950 m (coordenadas 40° 35'24'' N – 0° 56'69'' W) sobre un tipo de suelo leptosol úmbrico.

La superficie de esta parcela es de 2486,91 m², y cuenta con 95 árboles (382 árboles ha⁻¹). Se trata de ejemplares de unos 85 años, de gran porte, con un diámetro a la altura del pecho (DBH) medio de 20,2 cm y una altura media de 8,90 m. Las Figuras 6 y 7 muestran el aspecto de esta parcela.



Fig. 6-7. Aspecto del castañar dedicado a la producción de fruto

Este castañar está ubicado asimismo sobre suelos ácidos, algo menos profundos y ligeramente más secos, presentando un cortejo florístico similar al anterior, encontrándose bien representada entre su flora la correspondiente a *Cytision floridae*, con poblaciones establecidas de *Cytisus scoparius* L., *Genista falcata* Brot., *Erica Australis* L. y asimismo otras arbustivas de Rhamno-prunetea como *Rubus sp.* L., *Rosa sp.* L., *Lonicera periclymenum* L. entre otras.

3.1.2.2. Rebollar o melojar.

Quecus pyrenaica Willd. (rebollo, roble melojo o marojo, entre otros) es una planta perteneciente a la familia Fagaceae de talla moderada (entre 10 y 15 m) aunque en ocasiones llega alcanza los 25 m; de copa lobulada o subesférica y con hojas marcescentes con numerosos pelos estrellados en el envés.

Soporta bien la continentalidad, con medias invernales de hasta -5°C y veraniegas de hasta 22°C . En la mayor parte de su área coincide con precipitaciones comprendidas entre 600 y 1200 mm anuales, que han de estar bien repartidas y además, necesita una precipitación estival superior a 125 mm. Las altitudes medias de los

melojares están comprendidas entre los 400 y los 1600 m, aunque en casos aislados como en el Rif (Marruecos) llega salpicadamente a los 2000 m.

Es una especie de carácter silicícola, pero hay excepciones ya que se dan melojares en terrenos calcáreos en el norte y sur de España, con fuertes lluvias donde se produce un lavado de bases por lo que se llega a un pH cercano a la neutralidad. En laderas y pendientes escarpadas se comporta como un gran fijador de suelos, gracias a su entramado radicular superficial.

En España, el *Quercus pyrenaica* abarca una superficie de 659000 ha (Cañellas et al., 2004). Su distribución salpica a gran parte de las regiones españolas aunque su presencia se registra principalmente en el cuadrante noroccidental (Fig.8), en concreto, las elevaciones que cercan la cuenca del Duero son las que albergan el grueso de su distribución. Gran parte de las masas de *Quercus pyrenaica* no alcanzan la fase de monte alto, sino que aparecen como monte intermedio con mucho matorral y algunos pies de pequeño porte entremezclados.

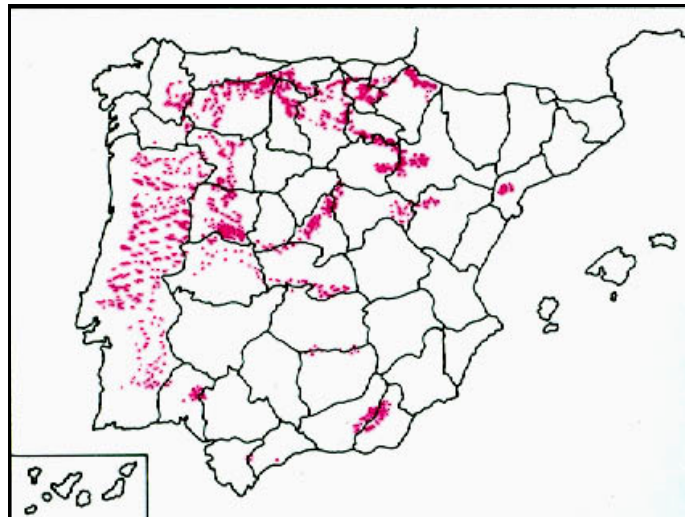


Figura 8. Mapa de distribución del roble melojo en la Península Ibérica.

El rebollar que elegimos para nuestro estudio es una parcela dominada por el roble melojo o rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd.). Se encuentra a una altitud de 950 m, sobre un suelo leptosol úmbrico. Las coordenadas son 40° 35'24'' N – 0° 56'69'' W. Dicha parcela se ubica junto a la del castañar dedicada a la producción de fruto. El aspecto de esta parcela se muestra en las Imágenes 8 y 9.

La superficie de esta parcela es de 2194 m², donde se desarrollan 704 árboles (3892 árboles ha⁻¹). Se trata de árboles con una edad de unos 60 años y un diámetro a la altura del pecho (DBH) bastante reducido (8,9 cm) y una altura media de 10,7 m. El aspecto de esta parcela se indica en las Figuras 9 y 10.



Figuras 9-10. Aspecto del rebollar

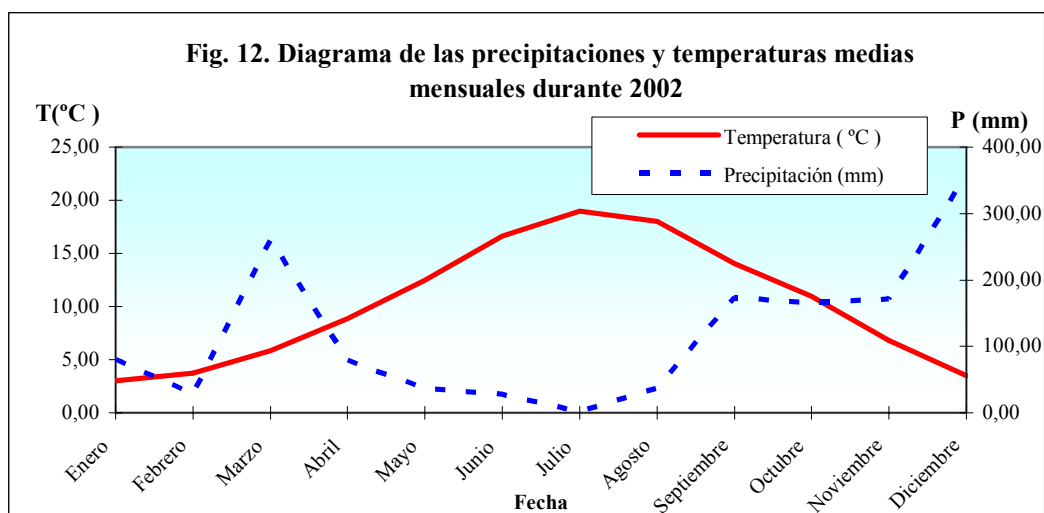
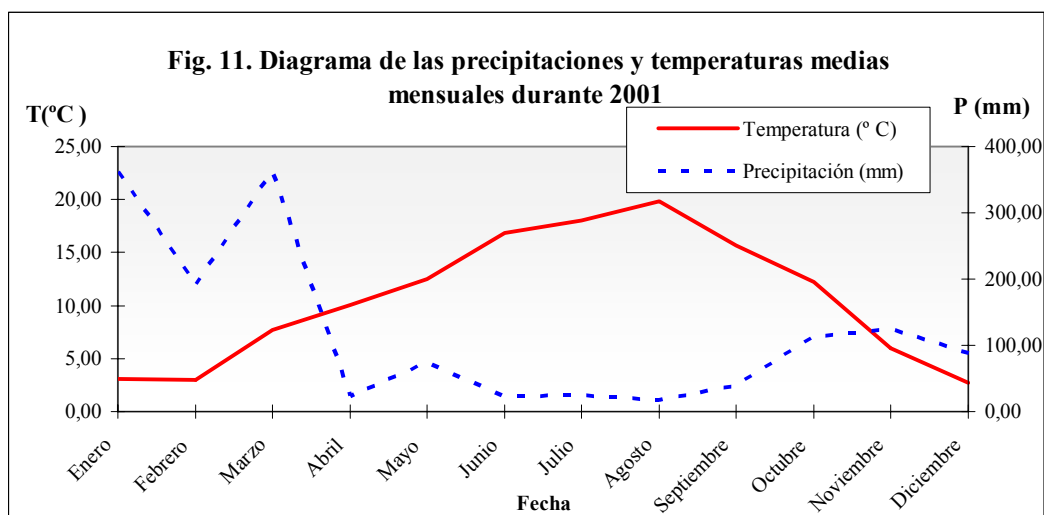
En cuanto a la vegetación, la parcela está ubicada en suelos ácidos pobres y bastante superficiales, por lo que los árboles son delgados, destacando entre su flora taxones típicos de las clases y alianzas fitosociológicas ya mencionadas anteriormente en las otras parcelas como *Linaria triornithophora* L., *Physospermum cornubiense* L., *Conopodium majus* (Gouan) Loret., y otras plantas con preferencia por suelos más secos como *Luzula lactea*, *Calluna vulgaris* L., *Silene nutans* L., etc. En los claros de sotobosque como etapas de sucesión o recuperación se producen intercalaciones claras de la alianza *Ericion umbellatae* (Clase *Calluno-Ulicetea*), con taxones como *Chamaespartium tridentatum*, *Erica australis* L., *Avenula bromoides* H. Scholz o *Halimium alyssoides* C. Koch, que demuestran la presencia de un suelo muy poco profundo. Asimismo, la escasa representación en esta parcela de representantes de *Rhamno-Prunetea* como *Rosa* sp. L. o *Rubus* sp. L. revela que hay menos humedad que en la parcela del castaño dedicado a la producción de madera.

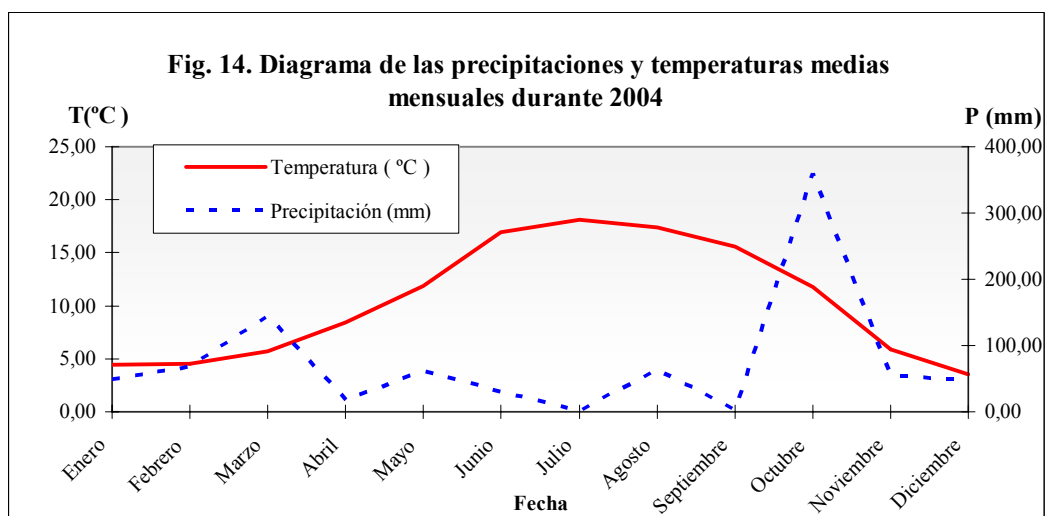
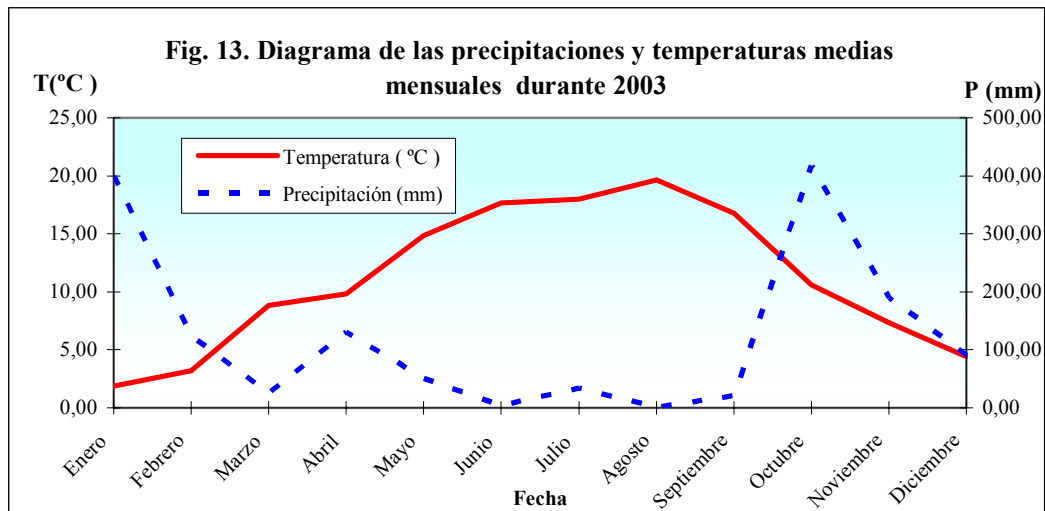
Se llevó a cabo un estudio sobre la biodiversidad vegetal en la zona de estudio cuyo resultado se muestra en la publicación “Effect of forest Management on plant species diversity in *Castanea sativa* stands in Salamanca (Spain) and the Cévennes (France)” (Anexo I) junto con un listado de las especies vegetales observadas en las parcelas de estudio (Anexo II).

3.1.3. Climatología.

El clima de la zona de estudio se puede catalogar como Mediterráneo húmedo, caracterizado fundamentalmente por la considerable disminución de precipitaciones durante los meses estivales.

Las Figuras 11 y 14 describen las características de precipitación y temperatura medias mensuales registradas entre los años 2001 y 2004 en al zona de estudio.





La temperatura media anual oscila en torno a los 10,0 °C, apenas hay diferencias entre los valores obtenidos en los cuatro años de estudio (2001-2004), ni tampoco entre las tres parcelas dada la cercanía entre ellas. Las temperaturas máximas mensuales se registraron en los meses de julio agosto, estando los valores entre los 20 y 22 °C. Las temperaturas mínimas se registraron durante el mes de enero, alcanzándose el valor mínimo de -1,25 °C en el rebollar en enero de 2003.

Durante los años 2001, 2002 y 2003 la precipitación anual alcanzó unos valores entre 1400 y 1500 mm, no estableciéndose diferencias significativas entre estos tres años. En el 2004 la precipitación recogida, 979,9 mm, fue significativamente menor respecto a los tres años anteriores. En este último año destacan el menor número de precipitaciones registradas en los primeros meses. El 2001, por el contrario, se

caracterizó por un elevado registro de lluvias al inicio del año y fue el año, dentro de los estudiados, con menores precipitaciones otoñales.

3.1.4. Suelos.

Se tomaron perfiles de suelos representativos de las parcelas de estudio. La Tabla 1 muestra el perfil correspondiente a la parcela del castaño de madera mientras que en la Tabla 2 se indican algunas características de dicho suelo. Según la clasificación de la FAO es un Regosol umbrico. El perfil está desarrollado sobre derrubios de pizarras. Se trata de un suelo con un buen drenaje, tanto interno, como externo.

Situación: Linares de Riofrío; Km 4. Carretera de la Honfría

Cordenadas: 2 16 00 W, 40 34 40 N

Altitud: 1050 m

Topografía: ladera parte media pendiente 16 %

Vegetación: acebo, castaño, helecho, escoba

Uso: Monte

Drenaje interno: Bueno

Drenaje externo: Bueno

Material original: derrubios de pizarras

Clasificación general: Regosol Cmbrico

Tabla 1. Descripción y características de los horizontes del suelo en el castaño de madera.

Profundidad (cm)	Horizonte	Observaciones
0-40	Ah	Rojo amarillento 5YR 5/6 (seco); franco; estructura débil subangular mediana, ligeramente adherente, ligeramente plástico; friable suelto de seco; frecuentes poros finos y medianos, discontinuos, caóticos, inped y tubulares; frecuentes gravas y gravillas angulares no meteorizadas de pizarra; comunes raíces de todos los tamaños, principalmente en disposición horizontal; transición gradual a
40-70	BC1	Amarillo rojizo 5YR 6/8 (seco); franco; estructura débil subangular mediana; ligeramente adherente y ligeramente plástico, ligeramente dura de seco; frecuentes poros finos y muy finos, discontinuos, caóticos, inped, tubulares; cutanes zonales delgados alrededor de las piedras de presión; pocas gravas y piedras angulares no meteorizados de pizarra areniscosa; comunes raíces finas y muy finas.

Tabla 2. Datos analíticos del perfil.

Determinaciones	Profundidad en cm	
	0-40	40-70
Arena gruesa %	10.6	9.4
Arena fina %	18.5	28.2
Limo %	46.5	41.9
Arcilla %	24.4	20.5
pH (Saturación H ₂ O)	5.26	5.04
Carbonatos %	-	-
M.O. %	4.50	0.66
N %	0.151	0.045
C/N	17.2	8.5
Capacidad de cambio (cmol Kg ⁻¹)	12.82	5.34
Calcio (cmol Kg ⁻¹)	0.98	0.062
Magnesio (cmol Kg ⁻¹)	0.68	0.10
Potasio (cmol Kg ⁻¹)	0.40	0.095
Sodio (cmol Kg ⁻¹)	0.032	0.13
Porcentaje de saturación de bases	9.43	7.25
P ² O ⁵ asim. Mg kg ⁻¹	13	15
K ² O asim. Mg kg ⁻¹	185	84
CaO asim. Mg kg ⁻¹	141	18

La Tabla 3 hace referencia a algunas de las características del perfil correspondiente a las parcelas del castañar de fruto y del rebollar, mientras que en la Tabla 4 se indican algunas características de dicho perfil. Según la clasificación de la FAO se corresponde con un Leptosol úmbrico. El perfil está desarrollado sobre pizarras. El suelo presenta un buen drenaje, tanto interno, como externo.

Situación: Linares de Riofrío

Coordenadas: 2 15 00 W, 40 35 40 N

Altitud: 970 m

Topografía: montañoso parte baja ladera 12 %

Vegetación: castaño, rebollo, escoba, rosáceas

Drenaje interno: Bueno

Drenaje externo: Bueno

Material original: pizarras

Clasificación general: Leptosol úmbrico

Tabla 3. Descripción y características de los horizontes del suelo en el castañar de fruto y rebollar.

Profundidad (cm)	Horizonte	Observaciones
0-15	Ah	Pardo pálido 10 YR 6/3 (seco); franco limoso; estructura débil granular fina, ligeramente adherente, ligeramente plástico, friable y blando en seco; frecuentes poros finos y medianos, discontinuos, caóticos, eseped y vesiculares, pocas gravas angulares ligeramente alteradas de pizarra; comunes raíces de todos los tamaños; transición gradual y plana a
15-30	Bw	Pardo amarillento 10YR 5/4 (seco); francolimoso; estructura débil subangular fina; ligeramente adherente, ligeramente plástico, friable y suelto de seco; frecuentes poros finos y muy finos discontinuos, caóticos, inped y tubulares, frecuentes gravas y gravilla angulares no meteorizados de pizarra; comunes raíces de todos los tamaños; transición gradual y plana a
30-70	C1	Pardo amarillento claro 10 YR 6/4 francolimoso; estructura débil subgranular fina; ligeramente adherente no plástico; frecuentes poros finos y medianos discontinuos, caóticos, inped, tubulares abundantes gravas y piedras angulares de pizarras no meteorizadas; comunes raíces de todos los tamaños. friable y ligeramente denso en seco; abundantes gravas y piedras angulares de x no meteorizadas; frecuentes poros finos y medianos discontinuos, caóticos, inped, tubulares; comunes raíces de todos los tamaños.

Tabla 4. Datos analíticos del perfil.

Determinaciones	Profundidad en cm		
	0-15	15-30	50-70
Arena gruesa %	13.8	16.2	11.9
Arena fina %	12.8	9.4	8.8
Limo %	55.9	58.1	60.4
Arcilla %	17.5	16.3	18.9
pH (Saturación H ₂ O)	5.35	5.08	4.98
Carbonatos %	-	-	-
M.O. %	8.79	2.86	1.88
N %	0.325	0.122	0.097
C/N	15.7	13.6	11.3
Capacidad de cambio (cmol Kg ⁻¹)	20.88	13.1	12.09
Calcio (cmol Kg ⁻¹)	9.19	1.85	3.93
Magnesio (cmol Kg ⁻¹)	3.31	0.96	0.5
Potasio (cmol Kg ⁻¹)	0.70	0.4	0.3
Sodio (cmol Kg ⁻¹)	0.31	0.06	0.1
Porcentaje de saturación de bases	64.70	24.9	39.95
P ² O ⁵ asim. Mg kg ⁻¹	84	38	20
K ² O asim. Mg kg ⁻¹	284	139	97
CaO asim. Mg kg ⁻¹	1697	283	223

3.2 Toma y preparación de muestras.

3.2.1. Biomasa arbórea.

Con el fin de establecer diferencias en la biomasa aérea entre los ecosistemas de castaño con la vegetación forestal climax compuesta por *Quercus pyrenaica* se estimó la biomasa arbórea en el castaño dedicado a la producción de madera y en el rebollar. En el castaño dedicado a la producción de fruto no se llevó a cabo debido a la imposibilidad de cortar 10 árboles con este fin. Primero se midió el diámetro a la altura del pecho (DBH) de todos los árboles de cada parcela y se estableció una división en clases diamétricas. A fin de obtener la estimación más exacta de la biomasa empleó el método más comúnmente usado (Satto y Madgwick, 1982). Para ello se usaron relaciones alométricas entre la biomasa y la DBH. En el castaño de madera se cortaron 11 árboles y en el rebollar 10. Los árboles cortados fueron divididos en secciones según su altura (0-1.30 m, 1.30-3.0 m, 3.0-5.0 m, 5.0-7.0 m, 9.0-11.0 m, y así sucesivamente) y de cada una de estas secciones se separaron y pesaron en el campo las hojas, las ramas y el tronco. Se tomaron submuestras de estas secciones y se llevaron al laboratorio donde se secaron en una estufa de desecación MEMMERT a 80 °C para determinar su humedad y para su posterior análisis.

Finalmente, la DBH y el peso seco de las hojas, las ramas y los troncos de cada árbol cortado se usaron para calcular distintas ecuaciones de regresión entre DBH y hojas, ramas, tronco y biomasa total. El DBH es el parámetro más comúnmente usado debido a la precisión con la que puede ser calculado y por que está relacionado con el volumen del material leñoso con y con procesos funcionales tales como la edad de los árboles (Satto y Madgwick, 1982).

3.2.2. Dinámica de los nutrientes en las hojas del árbol.

Para estimar la variación estacional de los nutrientes contenidos en hojas, se seleccionaron 9, 3 y 3 árboles de distintas clases diamétricas en el castaño de madera, en el rebollar y en el castaño de fruto respectivamente. Se realizaron tres muestreos anuales (junio, septiembre y octubre) a distintas alturas del árbol (baja, media y alta)

durante tres años (2001-2003). Las muestras se llevaron al laboratorio donde se secaron estufa de desecación MEMMERT a 80 °C para determinar su humedad y se molieron para su posterior análisis.

- Índices foliares.

Varios parámetros fueron calculados para los diferentes compartimentos y ciclos estudiados.

La eficiencia en la reabsorción (NRE) desde las hojas a las partes perennes del árbol (%) se definió como (Killingbeck, 1996):

$$NRE = ((\text{concentración de nutrientes en las hojas verdes} - \text{concentración de nutrientes en las hojas senescentes}) / \text{concentración de nutrientes en las hojas verdes}) \times 100$$

Por hojas senescentes se entienden aquellas hojas listas para su caída. Presentan un color amarillento y no poseen signos de deterioración.

La proficiencia o habilidad en la reabsorción: mínimo nivel al cual la planta puede reducir la concentración de un elemento antes de su senescencia (Killingbeck, 1996).

3.2.3. Producción de hojarasca.

Para la recogida de los órganos vegetales desprendidos del arbolado, bien por su ciclo vegetativo anual, o bien por la acción de los fenómenos meteorológicos, se emplearon, tal como se indica en las Figuras 15 y 16, recipientes de recogida de 0.24 m² de superficie y una profundidad de 30 cm con el fin de evitar el arrastre por el viento de los materiales recogidos. Además, estaban perforadas para permitir el drenaje del agua; no obstante, en el fondo se colocó una red de plástico con luz de malla de 20 mm con el fin de que no se pierdan yemas o pequeñas partes de órganos. Se colocaron al azar 30 cajas en el castañar de madera y 15 en el rebollar y en el castañar de fruto. El material

desprendido del árbol se recolectó con periodicidad mensual durante cuatro ciclos (2001-2005) siendo la duración de cada uno:

- ciclo 1: marzo 01-febrero 02
- ciclo 2: marzo 02-febrero 03
- ciclo 3: marzo 03-febrero 04
- ciclo 4: marzo 04-febrero 05

Las cantidades de restos vegetales recolectadas se llevaron al laboratorio donde se secaron estufa de desecación MEMMERT, se determinó la humedad a 80 °C, peso seco (expresado en Kg ha⁻¹), se separaron por fracciones (hojas, ramas, inflorescencias, frutos, cúpulas y otros restos inclasificados) y se guardaron en bolsas a temperatura ambiente hasta que se trituraban para su posterior análisis.



Fig. 15-16. Dispositivos de recogida del desfronde.

3.2.4. Descomposición de hojarasca

Para realizar el seguimiento de la dinámica de la descomposición de las hojas en el suelo del castaño y del rebollo bajo los tres manejos forestales se siguió el método de

las bolsas (litterbags) de Bocock y Gilbert (1957). En nuestro trabajo se emplearon bolsas cuadradas de 400 cm² (20 x 20), de malla de nylon de 1 mm de luz, tamaño suficiente para evitar, en lo posible, la pérdida de materia de las fracciones más pequeñas, sobre todo de fragmentos de hojas, y bastante grande para permitir la entrada de la microfauna y de los ejemplares más pequeños de la mesofauna. En este trabajo se empleó malla de 1 mm de luz.

Cada bolsa contiene 10 g de hojas recién caídas, de cada parcela, previamente secadas a temperatura ambiente y determinada su humedad a 80 °C en una estufa de desecación MEMMERT a 80 °C. Dentro de la bolsa, se procuró disponer las hojas en un sólo estrato para así disminuir en lo posible el efecto activador de la mineralización motivado por la acumulación de hojarasca en el interior de las bolsa y el consiguiente aumento de la humedad.

La capa de mantillo de una especie va a tener un papel importante sobre la descomposición de la hojarasca de otras especies que en él se incluyen (Chadwick *et al.*, 1998). Para medir esta influencia en cada una de las tres parcelas se colocaron bolsas de descomposición con hojas de ambos tipos de castañares y del rebollo: 30 con hojas del castañar de madera, 30 con hojas del rebollar y otras 30 con hojas del castañar de fruto. De este modo se llevó a cabo un ensayo compuesto por 9 experimentos distintos que se describen a continuación:

- Hojas de castaño de fruto en castañar de fruto
- Hojas de castaño de madera en castañar de fruto
- Hojas de rebollo en castañar de fruto
- Hojas de castaño de fruto en castañar de fruto
- Hojas de castaño de madera en castañar de madera
- Hojas de rebollo en rebollar
- Hojas de castaño de fruto en rebollar
- Hojas de castaño de madera en rebollar
- Hojas de rebollo en rebollar

Las bolsas se colocaron sobre la superficie del suelo, ligeramente cubiertas por el material allí presente, para que las condiciones fueran lo más parecidas posibles a las naturales y se fijaron con un hilo de nailon.

El experimento tuvo una duración de 890 días, comenzando el 19 de diciembre del 2000, retirándose 2 bolsas de cada grupo cada dos meses hasta el 27 de junio del 2003.

Una vez tomadas las bolsas, se llevaron al laboratorio donde fueron limpiadas meticulosamente con un pincel (se ha prescindido del empleo de agua para evitar pérdidas de elementos solubles) separándole todo el material que se adhiriera a ellas. Posteriormente, se determinó el peso de cada una de ellas, se secaron en estufa de desecación MEMMERT a 80 °C durante 24 horas para obtener las variaciones del peso seco. La diferencia de peso con respecto a la cantidad inicial introducida representa la pérdida por descomposición.

3.2.3.1 Modelo de descomposición.

Las masas remanentes de hojarasca se relacionaron con el tiempo de incubación a través del modelo exponencial simple negativo (Olson, 1963) cuya ecuación es la siguiente:

$$X_t = X_0 e^{-kt}$$

donde,

X_t es el peso seco recogido al tiempo t ; X_0 es el peso inicial y t , el tiempo transcurrido desde el inicio del proceso en años. La tasa de descomposición se halló por medio de la formula:

$$K = -(\ln X_t - \ln X_0) / t$$

Se calcularon otros índices de interés (Olson, 1963):

T_m = tiempo medio de residencia de la hojarasca en el suelo:

$$T_m = 1/k$$

T_{50} = tiempo necesario para que la hojarasca pierda un 50% de su peso seco:

$$T_{50} = 0.693/k$$

T_{90} = tiempo necesario para que la hojarasca pierda un 90% de su peso seco:

$$T_{90} = 3/k$$

T_{99} = tiempo necesario para que la hojarasca pierda un 99% de su peso seco:

$$T_{99} = 3/k$$

3.2.3.2. Índices de descomposición.

Se dedujeron varios índices de descomposición en las tres parcelas de experimentación considerando, bien la hojarasca total o bien las hojas.

En principio, se ha estimado el coeficiente K_j (Jenny *et al.*, 1949), el cual se considera constante para cualquier ecosistema dado, según la relación siguiente:

$$K_j = A/(A+F)$$

donde:

K_j : índice de Jenny.

A: producción anual.

F: hojarasca total u hojas acumuladas en el suelo del bosque

Las pérdidas de producción de hojarasca se han establecido mediante las siguientes fórmulas:

$$P = AK$$

P: pérdida anual de la hojarasca producida

Las pérdidas anuales en cada ecosistema pueden servir de base para el coeficiente K_0

$$K_0 = A/F$$

donde:

K_0 : índice de Olson

Conocidas las pérdidas de hojarasca, podemos establecer el índice K_d (coeficiente de acumulación de hojarasca, Santa Regina, 1987) mediante la siguiente expresión:

$$K_d = (A - P) / A$$

3.2.5. Necromasa.

Se tomaron muestras del horizonte holorgánico edáfico con objeto de cuantificar la necromasa y determinar los índices de descomposición en cada una de los tres ecosistemas de estudio. Para ello se emplean cuadrados de 0.5 x 0.5 m. En el castañar de madera se tomaron 15 muestras y en 10 en el rebollar y en el castañar de fruto. El muestreo se realizó siempre a primeros de octubre de los años 2002, 2003 y 2004, antes de la caída masiva de restos vegetales. El material recogido se llevó al laboratorio donde se determinó la humedad a 80 °C en una estufa de desecación MEMMERT a 80 °C peso seco (expresado en Kg ha^{-1}) y se separó por fracciones (hojas, ramas, líquenes, inflorescencias, frutos, cúpulas y restos inclasificados).

3.2.6. Recogida de muestras de suelo.

Para el estudio del medio edáfico de las parcelas se tomaron los perfiles de suelos pertinentes en los alrededores a dichas parcelas, supuestos representativos de su entorno.

Asimismo, se tomaron muestras para la determinación de diversas características físicas, químicas y bioquímicas. Con una azadilla se retiró la materia orgánica de la superficie del suelo y se recogió la tierra con la misma azadilla en los primeros 10 cm del suelo, sin tocarla con las manos, y se introdujo en bolsas de plástico para su traslado al laboratorio. En cada lugar se tomaron 3 réplicas, constituidas por tres muestras elementales que eran introducidas en la misma bolsa. Después de cada muestro la azadilla era lavada con agua destilada. Se tomaron 10, 5 y 5 muestras en el castañar de

madera, en el rebollar y en el castañar de fruto respectivamente. Se realizaron tres muestreos anuales, en primavera, verano y otoño.

Las muestras en el laboratorio se extendieron sobre papel de filtro para su secado a temperatura ambiente. Posteriormente se molieron y se tamizaron por una malla de 2 mm de luz y se guardaron en bolsas de plástico a temperatura ambiente y en oscuridad para su posterior análisis de pH, carbono, materia orgánica, nitrógeno total, fósforo asimilable, potasio, calcio, magnesio y sodio.

Las muestras de suelo destinadas a los análisis enzimáticos, respiratorios y microbiológicos después de ser tamizadas se almacenaron en cámara fría a 4 °C.

3.2.7. Mediciones en campo de temperatura del suelo y pluviometría.

Las medidas de la temperatura del suelo y de la pluviometría en las tres parcelas estudiadas se tomaron mensualmente. Para medir la temperatura del suelo se empleó un aparato Unidata STARLOG modelo macro 7000 con sensores termistores con resistencia Ref 10KΩ. Para la medida de la pluviometría se emplearon pluviómetros manuales.

3.3. MÉTODOS ANALÍTICOS.

Todos los análisis químicos fueron realizados en el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca del C.S.I.C. de Salamanca.

3.3.1. Análisis de muestras vegetales.

Los elementos determinados en las muestras vegetales fueron: carbono total, nitrógeno total, fósforo, calcio, magnesio, y potasio. Los métodos analíticos se describen a continuación.

El **carbono orgánico** se determinó por vía seca mediante un CARMHOGRAPH 12 WÖSTHOFF. En este analizador se produce la combustión de 0.03 g de muestra

molida y seca en una atmósfera de oxígeno a 950-1000 °C. La corriente de gases producida pasa a un horno de combustión secundario de óxido de cobre, donde el posible CO formado se oxida a CO₂. La corriente de gases es aspirada por diversas bombas a través de diferentes absorbentes de SO₂ y H₂O e introducida en la célula de medida donde el dióxido de carbono, que se forma equivalentemente por la combustión del carbono, se mezcla con sosa para su reacción. La variación de conductividad eléctrica del reactivo es el parámetro que indica el contenido en carbono.

La determinación del contenido de **nitrógeno total** se llevó a cabo con un Autoanalizador 3 BRAN LUEBBE. La mineralización del nitrógeno orgánico se efectuó por digestión húmeda, para lo que se pesó en una balanza de precisión Sartorius 0.1 g de muestra molida y homogenizada, a la que se añade ácido sulfúrico concentrado y una pequeña cantidad de catalizador SO₄K₂/Se/SO₄Cu. Una vez realizada la digestión, la muestra se llevó a 100 ml con agua destilada, se tomaron alícuotas de 5 ml que se introducían en el Autoanalizador A3 donde la muestra reaccionaba con salicilato e hipoclorito sódico para producir un componente de color azul que se midió a 660 nm. Como catalizador se emplea nitroprusiato.

Con el fin de realizar el mayor número posible de determinaciones con un mínimo de muestra, logrando con ello una mayor economía de tiempo y una mayor exactitud (sobre todo en estudios comparativos), se realizó la determinación directa de P, Ca, Mg y K en una sola mineralización de la misma, por calcinación (Duque, 1970). La calcinación consistió en la eliminación de la materia orgánica de las muestras vegetales mediante su combustión por transformación en CO₂ y H₂O. En las cenizas se eliminaron los componentes orgánicos que pudieran quedar mediante la adición de ácidos minerales, consiguiendo a su vez la solubilización de los componentes minerales.

El procedimiento general consistió en tomar un 0.5 g de muestra molida, homogenizada, seca y se colocó sobre una cápsula de porcelana, previamente tarada, para poder calcular el contenido en cenizas. La cápsula se introdujo en un horno de mufla y se fue aumentando gradualmente la temperatura hasta la desaparición de humos, con el fin de evitar una rápida combustión y una pérdida de fósforo por volatilización. Una vez que han desaparecido los humos, se subió la temperatura hasta

500° C, manteniéndose en ella durante 5 horas, aproximadamente. Las cenizas frías, después de pesadas, se atacaron con una mezcla de HCl:HNO₃:H₂O en proporción 1:1:8, durante tres horas. A continuación, el residuo se filtró a través de filtro Albet 150 en un matraz aforado de 50 ml y se enrasó con la solución anterior hasta el volumen indicado; así se obtuvo la llamada “solución madre”, de donde se tomaron alícuotas para la determinación de fósforo, calcio, magnesio, potasio y sodio.

El **fósforo** se determinó por colorimetría mediante el método del amarillo de vanadato-molibdato (Chapman y Pratt, 1979). Se empleó este método por su extremada sencillez, estabilidad de color, libertad de interferencias de una amplia gama de especies iónicas en concentraciones de hasta 1000 ppm y por su adaptabilidad a sistemas nítricos, sulfúricos, clorhídricos o perclóricos (Duque, 1970). Se tomó en tubos de ensayo 1 ml de la solución madre, 2 ml de reactivo vanadato-molibdato y 7 ml de agua destilada. Se emplearon patrones de trabajo de 1 a 6 ppm y las lecturas se realizaron a 400 nm en un espectrofotómetro CARY 50 PROBE.

El **calcio** y **magnesio** se determinaron por espectroscopia de absorción atómica, mientras que el **potasio** se determinó en fotometría de llama. Todos estos elementos se midieron en un espectrofotómetro de absorción atómica VARIAN 220 Fast Sequential.

Calcio y magnesio se determinaron a partir de la misma disolución preparada tomando una alícuota de la solución “madre” y diluyéndola 100 veces. A esta disolución se le añade potasio (4000 ppm) para eliminar la posible ionización tanto del calcio como del magnesio. Las condiciones de trabajo utilizadas para el calcio fueron: llama de óxido nitroso-acetileno, longitud de onda 422.7 nm y patrones comprendidos entre 0.5 y 4.00 ppm. Para el magnesio las condiciones de trabajo fueron: llama de óxido nitroso-acetileno, longitud de onda 285.2 nm y patrones comprendidos entre 0.1 y 1.50 ppm.

El potasio se determinó añadiendo CsCl a una alícuota de la solución “madre” diluyendo lo suficiente para que la concentración final de potasio esté en la zona de los patrones empleados (0.5-2.0 ppm); se utilizó llama aire-acetileno y se mide a 766.5 nm.

3.3.2. Análisis de suelos.

El **pH** Se midió en pasta saturada frente a agua destilada y KCl. Para medir el pH en agua se colocó el suelo sin pesar en un vaso de precipitados y se añadió agua desionizada agitando una varilla de vidrio hasta obtener una pasta espesa, en la que no debe de haber agua en exceso. Se dejó reposar 30 minutos y se midió en un pH-metro.

El procedimiento para medir pH en KCl fue igual al anterior pero con la diferencia de que con la utilización de KCl el tiempo de espera a de ser mayor que el del agua para obtener la medida.

La estimación de la **textura** (porcentaje de arenas, limos y arcillas) se efectuó como se describe a continuación: se pesaron 20 g de suelo (tamizado a 2 mm) que se humedecieron ligeramente con agua destilada. Seguidamente se añadieron 15 ml de peróxido de hidrógeno al 30% v/v y se agitó a fin de producir la oxidación de la materia orgánica (las muestras que contengan una gran cantidad de materia orgánica harán mucha espuma) y se dejaron secar en baño de arena hasta el día siguiente. Se añadió 3 o 4 veces 10 ml de H₂O₂ hasta que las muestras dejen de espumar. Se añadieron unos 500 ml de agua del grifo y se llevó a ebullición para la eliminación del exceso de agua oxigenada que pudiera haber, se dejó 10 minutos aproximadamente y se pasaron a botes de plástico con agua destilada y con ayuda de una varilla con el extremo de silicona. A continuación se le añadieron 15 ml del agente dispersante (15 ml de disolución de hexametáfosfato sódico 37.7 g/l y carbonato sódico 6 g/l) y se colocaron las muestras en un agitador mecánico hasta el día siguiente. Se pasaron las muestras a probetas de 1 litro lavando con agua y enrasando, se agitó con varilla durante 1 minuto para que se mezclara bien y se dejó reposar 5 minutos. A continuación se sacó un primer extracto de 20 ml en una cápsula de porcelana, se dejó secar en el baño de arena y se pesó (las cápsulas están taradas, por diferencia obtenemos la cantidad de limo y arcilla). Se agitó con una varilla el contenido de la probeta durante 1 minuto y se sacó un segundo extracto de 20 ml en cápsula de porcelana que se dejó secar en el baño de arena y se pesó (las cápsulas están taradas, por diferencia obtenemos la cantidad de arcilla). Se decantó el contenido de la probeta y se añadió unos 800 ml de agua del grifo, se agitó y se dejó reposar 5 minutos se decantó y se repitió la operación hasta que el agua del lavado salía clara. Se pasó a cápsulas de porcelana lavando con agua, se desecó en el

baño de arena y se dejó enfriar. A continuación se pasó por el tamiz de arena, se pesó por separado la arena fina y la gruesa. Por último, se calculó los % de arcilla, limo y arenas:

$$\% \text{ limo} + \text{arcilla} = (\text{g cápsula 1} + \text{limo} + \text{arcilla}) - (\text{g cápsula 1}) \times 250$$

$$\% \text{ arcilla} = (\text{g cápsula 2} + \text{arcilla}) - (\text{g cápsula 2}) \times 250$$

$$\% \text{ limo} = \% (\text{limo} + \text{arcilla}) - \% \text{ arcilla}$$

$$\% \text{ arena gruesa} = \text{peso arena gruesa} \times 5$$

$$\% \text{ arena fina} = \text{peso arena fina} \times 5$$

$$\% \text{ arena} = \% \text{ arena gruesa} + \% \text{ arena fina}$$

El procedimiento para la determinación del **carbono total**, **materia orgánica** y del **nitrógeno total** es el mismo que el empleado para las muestras vegetales pero se pesaron 0.1 para el carbono y materia orgánica y 1 g de suelo seco para el nitrógeno.

Para la determinación de **fósforo asimilable** se empleó el método de Bray-Kurtz (1945) de lectura fotométrica. A 1 g de suelo se le añadieron 7 ml de solución extractora (1.11 g de NH_4F en 1 litro de HCl 0.025 N). Se agitó durante 5 minutos y se filtró a través de filtro ALBET 150. Se preparó la curva patrón; para ello se disuelven 0.8780 de KH_2PO_4 previamente desecado a 40°C en 1 litro de solución extractora (patrón de 200 ppm de P). De esta solución se toman 10 ml y se enrasó a 100 ml con solución extractora (patrón de 20 ppm de P). Se tomaron alícuotas de 0, 0.2, 0.4 y 0.8 ml de la solución de 20 ppm de P y se enrasó a 50 ml con solución extractante. A continuación se tomaron 1 ml de esta solución y 1 ml del filtrado obtenido anteriormente, se añadió 6 ml de agua destilada, 2 ml de la solución molibdato amónico al 1.5% en HCl 3.5 N y 1 ml de cloruro estannoso recién diluido y se agitó.

Después de 6 y antes de 15 minutos se realizaron las lecturas se realizaron a 600 nm en un espectrofotómetro CARY 50 PROBE.

La determinación de **calcio**, **magnesio** y **potasio** se realizó de la misma manera que para las muestras vegetales. Si varió la forma de realizar la extracción, realizándose como se describe a continuación: se pesaron 2.5 g de suelo secado al aire pasado a través de un tamiz de 2 mm de malla. A continuación se agregaron 100 ml de solución

extractora de acetato amónico 1N (pH=7; en unos 700 ml de agua destilada se introdujeron 57 ml de ácido acético glacial y 68 ml de la solución de amoniaco ($d=0.91$), se diluyó hasta casi 1 litro, se ajustó el pH exactamente a 7 y se enrasó con agua destilada a 1 litro). Se agitó la mezcla durante 30 minutos a 60 revoluciones por minuto y se filtró a través de filtro ALBET 150.

A partir de aquí el calcio, potasio y magnesio extraído se midieron igual que en las muestras vegetales en un espectrofotómetro de absorción atómica VARIAN 220 Fast Sequential.

La **capacidad de cambio** se determinó como sigue: se pesaron 5 g de suelo seco < 2 mm, se introdujeron en el tubo de precolación, se agregó 3 g de celite y se colocó un matraz aforado de 100 ml debajo del tubo de precolación. Se abrió la llave de dicho tubo, se añadieron 25 ml de solución de acetato amónico 1N pH 7 y cuando el suelo estuvo mojado completamente, pero antes de que la solución empezara a gotear se cerró la llave y se dejó reposar durante toda la noche.

Al día siguiente se abrió la llave y se comenzó la lixiviación; se repitió ésta con 3 porciones de 25 ml de acetato amónico 1N pH 7. Cuando finalizó la percolación se llevó a volumen el matraz aforado con acetato amónico 1N pH 7 y se reservó este lixiviado para la determinación de los cationes de cambio. A continuación se lixivió el suelo con 4 porciones de 20 ml de etanol de 95°.

A continuación se lixivió el suelo con 3 porciones de 25 ml y 1 porción de 20 ml de CIN acidificado. Se recogió el lixiviado en un matraz aforado de 100 ml, se llevó a volumen con la misma solución. En este extracto se determinó la capacidad de cambio por destilación del NH_4 desplazado. Así, se tomaron 10 ml del extracto que se pasaron al matraz de destilación junto con agua destilada hasta la mitad del bulbo. Se añadieron 20 ml de NaOH al 20% y se acopló inmediatamente el matraz al aparato de Bouat con objeto de evitar pérdidas de amonio.

Se valoró con H_2SO_4 0.005N gota a gota conforme se producía la destilación, el color del viraje era de violeta a verde. Se anotaron los ml de H_2SO_4 consumidos y se realizan los siguientes cálculos:

$\text{CEC meq/100 g} = ((A \times N \times E/Q) - CF) 100/S \times (1 + H/100)$; donde:

A = ml de H_2SO_4 gastados en la valoración de una alícuota Q

N = Normalidad del H_2SO_4

E = Volumen del extracto (ml)

Q = Alícuota del extracto tomada para la valoración (ml)

C = Peso de celite puesto en el tubo de precolación (g)

F = Capacidad de cambio de 1 g de celite (meq/g)

$$F = (A \times N \times E) / (Q \times C)$$

S = Peso de suelo seco al aire (g)

H = Humedad del suelo referida a peso seco a 105 °C

3.3.3. Análisis enzimáticos.

Se llevaron a cabo los siguientes análisis enzimáticos: deshidrogenasas, ureasas, fosfatasas ácidas, arilsulfatasas y glucosidasas.

3.3.3.1. Actividad deshidrogenasa.

Para la determinación de la actividad deshidrogenasa se siguió el método desarrollado por Lenhard (1956). Este método está basado en la extracción con metanol y determinación colorimétrica del 2,3,5-trifenil formazan (TPF) producido por la reducción del 2,3,5-trifeniltetrazolium cloruro (TCC) en suelos.

Se mezclaron 20 g de suelo secado al aire y tamizado (< 2 mm) con 0.2 g de carbonato cálcico y se colocaron 6 g de esta mezcla en un tubo de ensayo (3 replicas). A cada tubo se le añadió 1 ml de una solución al 3 % de TCC y 2.5 ml de agua destilada. Se mezclaron con una varilla de vidrio, se tapó el tubo y se dejó incubando a 37 °C. Después de 24 horas se añadió 10 ml de metanol y se agitó durante 1 minuto. La suspensión se filtró a través de embudo de vidrio obturado con algodón absorbente sobre un matraz aforado de 100 ml, el tubo se lavó con metanol y se transfirió al embudo. Se añadió metanol de 10 en 10 ml al embudo hasta que desapareció el color rojizo del algodón. Se enrasó a 100 ml con metanol y se midió la intensidad del color en

un espectrofotómetro CARY 50 PROBE a una longitud de onda de 485 nm usando metanol como blanco. Para obtener la recta de calibrado se diluyó 10 ml de la solución standard TPF (se preparó disolviendo 100 mg De TPF en 100 ml de metanol) enrasando a 100 ml con metanol (100 µg TPF/mL). Se pipetearon 5, 10, 15 y 20 ml de esta solución y se llevó a 100 ml con metanol (patrones de 5, 10, 15 y 20 µg TPF/mL).

El TPF producido es muy sensible a la luz. Una exposición alta a la luz visible produce un cambio de color del rojo al amarillo. No obstante, manteniendo este color modificado en la oscuridad gradualmente retorna al color rojo original.

3.3.3.2. Actividad ureasa.

Para la determinación de la actividad ureasa se utilizó un método basado en la determinación colorimétrica del amonio liberado después de la incubación del suelo con urea (Kandeler y Gerber, 1988).

Se pesaron 5 g de peso húmedo en frascos Erlemeyer a los que se añadió 2.5 ml de solución de urea 0.08 M. Los frascos se taparon y se colocaron en un incubador a 37 °C durante dos horas. Después de la incubación se añadió 50 ml de una solución de KCl (se disolvieron 74.6 g de KCl en agua destilada, 10 ml de HCl 1M y se llevaron con agua destilada a un litro) y se agitó durante 30 minutos. La suspensión resultante se filtró y el filtrado se empleó para el análisis de amonio por el siguiente método colorimétrico. Se pipeteó 1 ml del filtrado, se añadieron 9 ml de agua destilada, 5 ml de solución Salicilato sódico/NaOH y 2 ml de solución de dicloroisocianuro sódico 0.1 %. La solución Salicilato sódico/NaOH se preparó mezclando volúmenes iguales de solución de salicilato sódico (17g de Salicilato sódico y 120 mg Nitroprusiato sódico, llevar a 100 ml con agua destilada), NaOH 0.3 M y agua destilada. El salicilato sódico reacciona con el amonio liberado en la presencia del dicloroisocianuro sódico el cual forma un complejo de color verde bajo condiciones de pH alcalino (Wagner, 1969). La presencia de catalizador apropiado (Nitroprusiato sódico) aumenta la sensibilidad del método 10 veces (Keeney y Nelson, 1982).

Después de 30 minutos a temperatura ambiente se midió la densidad óptica a 690 nm espectrofotómetro CARY 50 PROBE. El color es estable al menos durante 8 horas.

Se llevaron a cabo controles de igual manera que las muestras pero con 2.5 ml de agua destilada en lugar de 2.5 ml de urea, se incubaron junto a las muestras y la solución de urea se añadió después de la incubación e inmediatamente antes de añadir la solución de KCl.

Para preparar la solución estándar se diluyeron 3.8207 g NH_4Cl en 1000 ml de agua destilada ($1000 \mu\text{g ml}^{-1} \text{NH}_4\text{-N}$) (Solución I). De esta solución se pipetearon 0.0, 1.0, 1.5, 2.0 y 2.5 ml y se lleva hasta 100 ml con la solución de KCl (Solución II). El contenido de $\text{NH}_4\text{-N}$ en el filtrado fue calculado por referencia a la curva de calibración obtenida tomando 1 ml de la solución II, diluido con 9 ml de agua, 5 ml de solución Salicilato sódico/NaOH y 2 ml de solución de dicloroisocianuro sódico 0.1 % (concentraciones de amonio de 0, 1, 1.5, 2 y 2.5 $\mu\text{g NH}_4\text{-N ml}^{-1}$).

Se restó a los resultados los controles y calcular de la siguiente forma:

$$\text{Actividad ureasa } (\mu\text{g NH}_4\text{-N g}^{-1} \text{ dwt } 2 \text{ h}^{-1}) = \frac{\mu\text{g NH}_4\text{-N ml}^{-1} \times V \times 10}{\text{dwt} \times 5}$$

donde:

dwt = peso seco de 1 g de suelo húmedo.

V = volumen total (52.5 ml).

10 = factor de dilución.

5 = peso del suelo usado durante el ensayo.

Este método se puede realizar empleando un buffer; el procedimiento es el mismo al realizado por nosotros pero se añade un buffer junto con la solución de urea. El método sin buffer proporciona un índice bajo condiciones naturales por lo que decidimos emplear el este método.

3.3.3.3. Actividad fosfatada ácida.

El análisis de la **actividad fosfomonoesterasas** está basado en la estimación colorimétrica del p-Nitrofenol liberado por la actividad fosfatasa cuando el suelo es incubado con p-Nitrofenil Fosfato (Eivazi y Tabatabai, 1977). El procedimiento colorimétrico de la reacción se fundamenta en el hecho de que las soluciones alcalinas de este fenol tienen un color amarillo (las soluciones ácidas de p-Nitrofenol y las básicas y ácidas del p-Nitrofenil Fosfato son descoloridas).

Se pesó 1 g de suelo húmedo y tamizado (< 2 mm), se añadieron 4 ml de Buffer pH 6.5 y 1 ml de solución p-Nitrofenil Fosfato. Se agitó y se incubó a 37 °C durante una hora. A continuación se añadió 1 ml de CaCl₂ 0.5 M y 4 ml de NaOH 0.5 M. Se agitó, se filtró y se midió la intensidad del color a 400 nm en un espectrofotómetro CARY 50 PROBE. Se llevaron a cabo controles en los que el p-nitrofenil fosfato se añade después de la incubación junto con el CaCl₂ y NaOH. Se calculó el p-nitrofenol contenido en los filtrados por referencia a la gráfica de calibración que contiene patrones de 0, 10, 20, 30, 40 y 50 µg de p-nitrofenol. Para preparar esta recta de calibrado se pipeteó 1 ml de la solución standard de p-nitrofenol (1g de p-nitrofenol diluido en 1 litro de agua destilada) y se lleva a 100 ml con agua destilada (Solución A). De aquí se pipetearon 0, 1, 2, 3, 4 y 5 ml, se ajustó el volumen a 5 ml añadiendo agua destilada, se añadió 1 ml de CaCl₂ 0.5 M y 4 ml de NaOH 0.5 M, se agitó, se filtró con filtros Albet 150 y se midió la intensidad del color a 400 nm en un espectrofotómetro CARY 50 PROBE. Si la muestra excedía la absorbancia del patrón de 50 µg, se diluía una alícuota con agua destilada hasta alcanzar valores de absorbancia dentro de la recta de calibrado.

Para calcular los µg de p-nitrofenol liberados se restan los valores de absorbancia de los controles a los de la muestra y se procede del siguiente modo:

$$\mu\text{g de p-nitrofenol g}^{-1}\text{dwt h}^{-1} = \frac{C \times V}{\text{DWT} \times \text{SW} \times \text{T}}$$

donde:

C = concentración medida.

V = volumen total (10 ml).

dwt = peso seco de 1 g de suelo húmedo.

SW = peso del suelo usado (1 g).

T = tiempo de incubación.

El color debido al p-Nitrofenol es estable durante 24 horas.

-Microbiota total y microbiota movilizadora de fosfato.

Se pesaron 10 g de suelo de cada muestra en matraces Erlenmeyer con 90 ml de agua destilada, previamente esterilizados en autoclave AUTESTER MOD 437-G a 120 °C de temperatura, durante 20 minutos. Dichos matraces se agitaron durante 30 minutos en un agitador AUTESTER. A continuación se realizaron diluciones seriales hasta una dilución de $1/10^6$.

Una vez preparadas las disoluciones, se procedió a sembrarlas en placa. Para ello se tomaron alícuotas de 200 μ l de las disoluciones 10^4 , 10^5 y 10^6 en número de tres por dilución y muestra y se dispusieron en placas Petri de 90 mm de diámetro que contenían medio nutritivo sólido YED con fosfato tricálcico como fuente de fosfato insoluble, y cuya composición es la siguiente:

Agar bacteriológico: 14 g

Glucosa: 4.9 g

Extracto de levadura: 3.5 g

Las alícuotas se sembraron en superficie extendiéndolas sobre las placas Petri con un asa de Digrafsky, y se incubaron invertidas en cámara a 28 °C durante 5 días, tras los cuales se procedió al recuento de colonias. Se contaron las placas que contenían entre 30 y 300 colonias, calculándose la media de las tres réplicas de cada muestra. De este modo se hizo recuento de la microbiota total y de la microbiota solubilizadora de fosfato. Éstas últimas presentaban a su alrededor un halo transparente de solubilización de fósforo insoluble.

Una vez hecho el recuento, se procedió al aislamiento de las colonias movilizadoras de fosfato, para lo cual fueron recogidas con un asa de siembra y

resembradas por agotamiento en estría en placas que contenían medio YED, con el fin de obtener cultivos puros de las cepas.

Con el fin de conservar las cepas, las colonias aisladas se resembraron en placas YED y se incubaron en una estufa MEMMERT durante 48 horas, tras lo cual se les añadió agua estéril para preparar una suspensión del cultivo. Estas suspensiones se conservaron en glicerol al 25% a -80°C de temperatura.

3.3.3.4. Actividad arilsulfatasa.

El método usado para el análisis de la actividad arilsulfatasa está basado en la estimación colorimétrica del p-Nitrofenol liberado por la actividad sulfatasa cuando el suelo es incubado con p-Nitrofenil Sulfato (Tabatabai y Bremner, 1970). Se pesó 1 g de suelo húmedo y tamizado ($< 2\text{ mm}$), se añadieron 4 ml de Buffer pH 5.8 y 1 ml de solución p-Nitrofenil Sulfato. El resto del ensayo es igual al empleado para las fosfatasas ácidas.

3.3.3.5. Actividad β -glucosidasa.

El método usado para el análisis de la actividad β -glucosidasa está basado en la estimación colorimétrica del p-Nitrofenol liberado por la actividad glucosidasa cuando el suelo es incubado con p-Nitrofenil Glucosido. (Tabatabai, 1982; Eivazi y Tabatabai, 1988). Se pesó 1 g de suelo húmedo y tamizado ($< 2\text{ mm}$), se añadieron 4 ml de Buffer pH 6.0 y 1 ml de solución p-Nitrofenil Glucosido. El resto del ensayo es igual al empleado para las fosfatasas ácidas y arylsulfatasas, pero empleando para la extracción del p-Nitrofenol después de la incubación THAM 0.1 M pH 12 (se disolvían 12.1 g de tris(hidroximetil)aminometano, se ajustó a pH 12 con NaOH 0.5 M y se llevó a un litro con agua destilada) en lugar de NaOH 0.5 M. Es importante tratar el suelo incubado con THAM pH 12 en lugar de NaOH 0.5 M por que el substrato de la β -Glucosidasa, el p-Nitrofenil Glucosido, es hidrolizado en presencia de un exceso de NaOH. Este tratamiento con CaCl_2 -THAM para la extracción del p-Nitrofenol liberado cumple las mismas funciones que el usado con CaCl_2 -NaOH en la extracción de este producto enzimático en los ensayos de las actividades fosfatasas ácidas y arylsulfatasa.

Si la muestra excedía la absorbancia del patrón de 50 µg, se diluía una alícuota con THAM 0.1 M pH 10 hasta alcanzar valores de absorbancia dentro de la recta de calibrado.

El resto del ensayo es igual al empleado para las fosfatasas ácidas y arilsulfatasas.

3.3.4. Respiración microbiana del suelo.

En nuestro trabajo la respiración del suelo se estimó por el método de Isermeyer (1952). Esta técnica está basada en la estimación del CO₂ desprendido durante la incubación del suelo en un sistema cerrado. El CO₂ es atrapado en una solución de NaOH, que será valorada después con HCl.

Este método se describe a continuación: en frascos de 250 ml con cierre hermético, se colocaron 50 g de suelo (tamizado a 2 mm) humedecido al 55 % de su capacidad de retención de agua (WHC) y 25 ml de NaOH 0.05 M. Se cerró herméticamente el frasco y se colocó en una estufa a 25° C y en oscuridad durante tres días. Se emplearon como controles de tres a cinco frascos sin suelo pero con los 25 ml de NaOH 0.05 M.

Una vez pasado los tres días se procedió a la estimación del CO₂ desprendido por el suelo. Para ello se añadió a los frascos conteniendo la disolución de NaOH 5 ml de cloruro de bario 0.5 M, a fin de precipitar el CO₂ adsorbido, y unas gotas de indicador (fenolftaleína en nuestro caso) y se valoró con una disolución de HCl 0.5 M lentamente y con agitación hasta que la disolución viró de rojo a incoloro.

Los valores de respiración se calculan mediante la siguiente formula:

$$\text{CO}_2 \text{ (mg)/SW/t} = \frac{(V_0 - V) \times 1.1}{\text{dwt}}$$

donde:

SW = peso de suelo seco en gramos.

t = tiempo de incubación en horas.

V_o = volumen medio (ml) de HCl empleado en la valoración de los blancos.

V = volumen (ml) de HCl empleado en la valoración de las muestras de suelo.

dwt = peso seco de 1 g de suelo húmedo.

1.1 = factor de conversión (1 ml de NaOH 0.05 M equivale a 1.1 mg CO_2)

3.3.5. Capacidad máxima de retención de agua (WHC).

El método está basado en que una cantidad excesiva de agua es percolada a través de un cantidad conocida de suelo húmedo; el volumen del agua filtrada es determinada y el agua retenida en el suelo es calculada (Foster, 1995).

Se pesaron 20 g de suelo húmedo y se colocaron en un embudo de vidrio con papel de filtro sobre un matraz previamente pesado. Se añadieron 100.00 ± 0.01 g de agua destilada en pequeñas porciones y se dejó toda la noche cubriendo el embudo con papel de aluminio para prevenir pérdidas por evaporación. Pasado este tiempo se quitó el embudo suavemente y se pesaron los matraces. Se llevaron a cabo dos blancos con el embudo con el papel de filtro pero sin suelo.

La capacidad de retención de agua se calcula mediante la siguiente formula:

$$\% \text{ capacidad de retención de agua} = \frac{[(100 - W_p) + W_i]}{dwt \times 100}$$

donde:

W_p = son los gramos de agua percolada

W_i = gramos de agua contenidos en la muestra

dwt = peso seco de suelo húmedo

3.4. Análisis estadísticos.

Para la realización de los distintos test estadísticos se empleó el programa SPSS 14. Las diferencias estadísticas en los valores medios de los parámetros estudiados en este trabajo se estimaron a partir ANOVAS de una o doble vía. Cuando a través de este

análisis de la varianza se detectaron diferencias significativas se llevó a cabo pruebas *pos hoc* a través de la prueba LSD ($p < 0,05$) para determinar donde se encontraban dichas diferencias significativas.

Previamente al análisis de la varianza se comprobó la normalidad y homocedasticidad de los datos a través de la prueba de Shapiro-Wilk. Cuando no se cumplían estas premisas, se optó por transformar los datos logarítmicamente. Estas transformaciones solamente fueron necesarias en el caso de los datos relativos a los pesos de producción de hojarasca.

Los datos relativos a los pesos del desfronde se correlacionaron con las variables climáticas a través de un análisis parcial de componentes principales (RDA).

Dentro del descomposición de la hojarasca, para determinar las relaciones entre la pérdida de peso y las variables climáticas se emplearon análisis de correlación de Pearson ($p < 0,05$). En este mismo capítulo se llevaron a cabo regresiones lineales con el fin de determinar la relación entre la masa remanente y la concentración de nutrientes.

Con el fin de relacionar la actividad de los parámetros bioquímicos tanto con los nutrientes del suelo se llevó a cabo un Análisis de Correlación Canónico (ACC) y posteriormente se realizó una representación biplot de la matriz de estructura de correlaciones entre parámetros bioquímicos y nutrientes basada en este ACC. Para la realizar este análisis se empleó el programa estadístico XLSTAT. Hemos usado los métodos biplot como una herramienta para rastrear las interrelaciones en diferentes grupos de variables de tan forma que se puedan visualizar relaciones e interrelaciones entre ellos. En este tipo de representación las variables con longitudes pequeñas es que ellas presentan, en general, correlaciones más bajas con las demás variables o correlacionan con menos variables.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

4.1. BIOMASA ARBÓREA.

4.1.1. Estimación de la biomasa arbórea.

La estimación de la biomasa aérea forestal es de gran importancia y juega un papel fundamental en el desarrollo sostenible de los ecosistemas forestales. Su conocimiento es relevante en el estudio de los ciclos biogeoquímicos ya que nos va a permitir conocer las reservas de carbono que contiene el bosque además de proporcionar información sobre la composición, estructura y función del ecosistema (Parresol, 1999). Como ponen de manifiesto Fernández-Palacios *et al.* (1991) esta variable no solamente proporciona un gran valor teórico sobre los flujos de energía y nutrientes dentro del ecosistema, sino que además posee una enorme importancia desde un punto de vista práctico como indicador del impacto ecológico.

Los parámetros y datos relativos al análisis de la biomasa arbórea fueron obtenidos según se describe en el apartado correspondiente de materiales y métodos. Las características dendrométricas y el peso de las fracciones de los árboles cortados en el castañar de madera y en el rebollar se recogen en las Tablas 5 y 6.

Tabla 5. Características dendrométricas y de peso de los árboles cortados en el castañar.

	DBH (cm)	Altura (m)	Biomasa hojas (Kg)	Biomasa ramas (Kg)	Biomasa tronco (Kg)	Biomasa madera (Kg)	Biomasa total (Kg)
5<D>10	6,21	10,35	0,13	3,51	25,07	28,58	28,71
	6,53	8,00	0,23	6,41	23,67	30,08	30,31
	7,64	10,00	0,09	2,43	15,57	18,00	18,09
10<D>15	11,46	12,00	0,14	5,22	36,69	41,91	42,05
	11,52	7,80	0,33	12,05	23,20	35,25	35,58
	12,73	11,70	0,22	7,94	39,31	47,25	47,47
	13,69	10,15	0,49	17,72	45,32	63,04	63,53
15<D>20	17,03	10,75	1,33	24,25	66,35	90,60	91,93
	19,42	13,15	0,92	16,76	119,60	136,36	137,28
20<D>25	20,37	11,35	2,82	50,16	92,12	142,28	145,10
	22,60	13,70	1,93	34,37	127,53	161,90	163,83
			8,63	180,82	614,43	795,25	803,88

Tabla 6. Características dendrométricas y de peso de los árboles cortados en el rebollar.

DBH (cm)	DBH (cm)	Altura (m)	Biomasa hojas (Kg)	Biomasa ramas (Kg)	Biomasa tronco (Kg)	Biomasa madera (Kg)	Biomasa total (Kg)
5<D>10	5,09	5,70	0,13	3,32	12,72	16,04	16,17
	6,05	4,90	0,05	1,37	6,18	7,55	7,60
	6,68	5,30	0,05	1,38	8,45	9,83	9,88
	7,96	6,00	0,10	2,56	11,30	13,86	13,96
	9,55	7,15	0,13	3,23	14,91	18,14	18,27
10<D>15	10,19	8,65	0,57	8,69	28,54	37,23	37,80
	10,60	8,25	0,60	9,12	29,10	38,22	38,82
	14,64	7,23	0,98	14,92	45,33	60,25	61,23
15<D>20	15,60	9,25	1,87	18,86	63,84	82,70	84,57
	17,82	8,10	2,08	21,06	75,52	96,58	98,66
			6,56	84,51	295,89	380,40	386,96

Los pesos obtenidos para las hojas, ramas, troncos y biomasa total se correlacionaron con el DBH (diámetro a la altura del pecho) usando análisis de regresión. El parámetro más comúnmente empleado como variable independiente es el DBH debido a la facilidad y precisión con que puede ser calculada y porque relaciona el volumen total de biomasa con procesos funcionales tales como el transporte y la edad del árbol (Satoo y Madgwick, 1982). Aunque otros modelos que incorporan otras variables como la altura o el área basal pueden dar un buen ajuste, en muchas ocasiones dichos modelos no son prácticos debido a la dificultad para medir con exactitud las variables empleadas, particularmente en bosques cerrados (Segura, 2005). Por este motivo en este estudio se empleó el DBH como variable independiente para los análisis de regresión.

Con el fin de obtener el mejor ajuste posible, se aplicaron para estos análisis de regresión cuatro ecuaciones de regresión: lineal, logarítmica, potencial y exponencial. En el caso del castaño, los mejores ajustes se consiguieron mediante la regresión exponencial mientras que en el rebollar la regresión lineal fue la que mostró el mejor ajuste (Tablas 7 y 8).

Tabla 7. Relación entre el DBH y el peso de hojas, ramas, troncos y biomasa total mediante el análisis de regresión correspondiente a la parcela del castañar.

Biomasa	Regresión	r^2	d.f.	F	Sig	b_0	b_1
Biomasa total	Lineal	0.916	9	98.10	0.000	-47.573	8.8953
	Logarítmica	0.796	9	35.05	0.000	-188.50	103.827
	Potencial	0.869	9	59.54	0.000	1.2117	1.5297
	Exponencial	0.931	9	122.12	0.000	10.2824	0.1265
Biomasa tronco	Lineal	0.865	9	57.63	0.000	-33.170	6.5637
	Logarítmica	0.746	9	26.40	0.000	-136.43	76.3255
	Potencial	0.825	9	42.45	0.000	1.2128	1.4286
	Exponencial	0.899	9	79.78	0.000	8.8230	0.1191
Biomasa ramas	Lineal	0.708	9	21.82	0.000	-13.401	2.1999
	Logarítmica	0.630	9	15.31	0.000	-49.027	25.9849
	Potencial	0.780	9	31.93	0.000	0.1014	1.8663
	Exponencial	0.802	9	36.41	0.000	1.4396	0.1511
Biomasa hojas	Lineal	0.697	9	20.71	0.000	-1.0016	0.1317
	Logarítmica	0.590	9	12.93	0.000	-3.0369	1.5168
	Potencial	0.759	9	28.33	0.000	0.0015	2.2502
	Exponencial	0.833	9	45.02	0.000	0.0333	0.1883

Tabla 8. Relación entre el DBH y el peso de hojas, ramas, troncos y biomasa total mediante el análisis de regresión correspondiente a la parcela del rebollar.

Biomasa	Regresión	r^2	d.f.	F	Sig	b_0	b_1
Biomasa total	Lineal	0.928	8	103.29	0.000	-36.994	7.2653
	Logarítmica	0.836	8	40.67	0.000	-121.61	70.7713
	Potencial	0.850	8	45.49	0.000	0.3058	1.9835
	Exponencial	0.878	8	57.64	0.000	3.5342	0.1963
Biomasa tronco	Lineal	0.926	8	100.82	0.000	-27.094	5.4409
	Logarítmica	0.832	8	39.52	0.000	-90.281	52.9202
	Potencial	0.859	8	48.93	0.000	0.2846	1.9076
	Exponencial	0.889	8	64.14	0.000	2.9900	0.1890
Biomasa ramas	Lineal	0.927	8	101.74	0.000	-8.8326	1.6590
	Logarítmica	0.845	8	43.55	0.000	-28.375	16.2579
	Potencial	0.806	8	33.24	0.000	0.0357	2.2216
	Exponencial	0.828	8	38.44	0.000	0.5578	0.2193
Biomasa hojas	Lineal	0.880	8	58.67	0.000	-1.0668	0.1654
	Logarítmica	0.775	8	27.56	0.000	-2.9528	1.5932
	Potencial	0.822	8	37.05	0.000	0.0003	3.0845
	Exponencial	0.848	8	44.72	0.000	0.0124	0.3051

Las Figuras 17 a 20 representan las mejores ecuaciones obtenidas para cada fracción del árbol en las dos parcelas estudiadas.

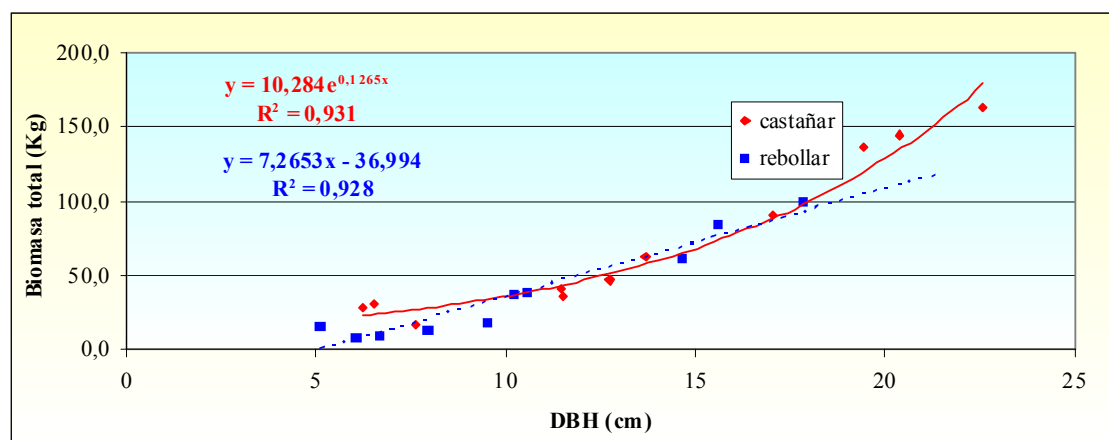


Figura 17. Biomasa total en relación al DBH

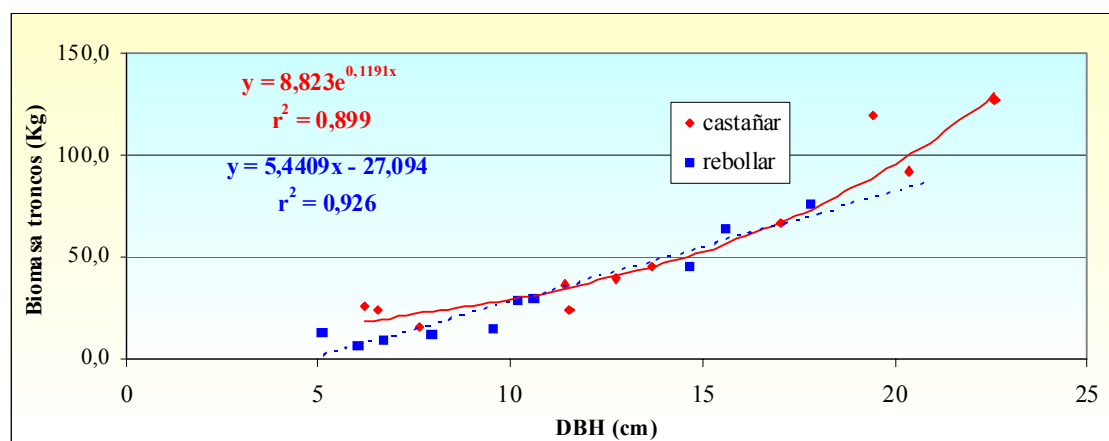


Figura 18. Biomasa de los troncos en relación al DBH

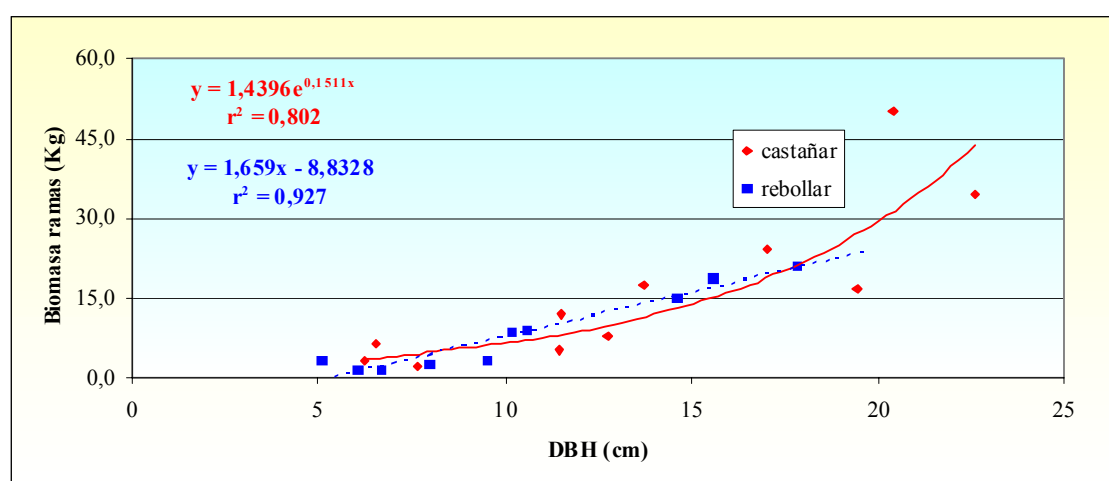


Figura 19. Biomasa de las ramas en relación al DBH

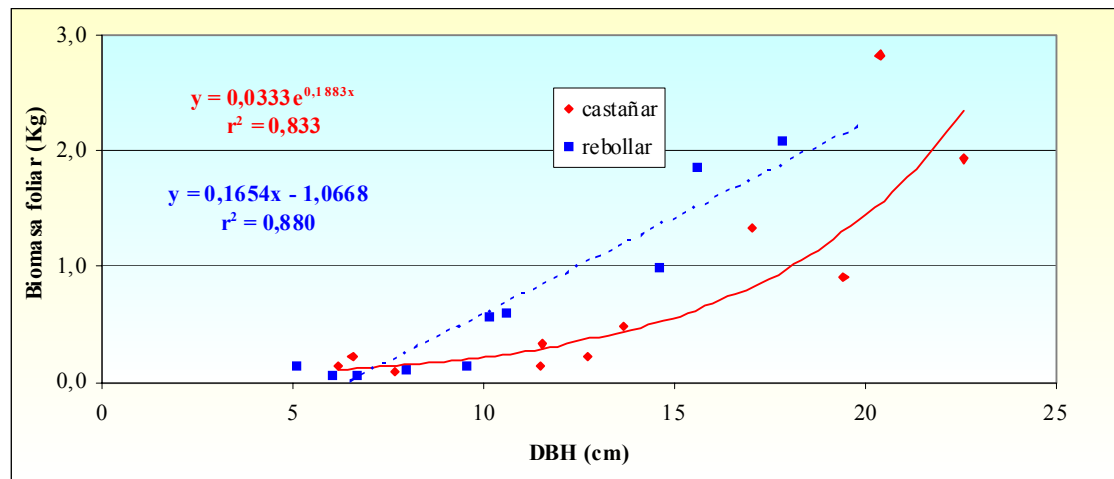


Figura 20. Biomasa foliar en relación al DBH

Hay que tener en cuenta que las ecuaciones alométricas obtenidas solamente son válidas para un cierto intervalo de la variable independiente; la extrapolación por encima o debajo de estos rangos puede inducirnos a establecer altas desviaciones entre los valores reales y los predichos (Zianis y Mencuccini, 2003).

La extrapolación de los resultados obtenidos debe hacerse con precaución ya que los factores que afectan a la productividad varían considerablemente en un determinado bosque debido a que están afectados por la orientación, profundidad del suelo, fertilidad, tipo de sustrato, características microclimáticas, densidad, edad, tipo de manejo, etc. (Leonardi *et al.*, 1992; Rapp *et al.*, 1992). Así, es frecuente obtener estimaciones incorrectas de la biomasa cuando las ecuaciones obtenidas para una determinada zona son extrapoladas a otras zonas geográficas. (Harding y Grial, 1986; Neyrinck *et al.*, 1998; Wang y Kimmins, 2002; Zianis y Mencuccini, 2003; Zabek y Prescott, 2006). Pese a ello, debido al coste y a la dificultad de medir la biomasa arbórea, es frecuente la extrapolación de los resultados (Zabek y Prescott, 2006). No obstante, Wirth *et al.*, (2004) creen que las ecuaciones de regresión desarrolladas en una región pueden razonablemente predecir la biomasa de los árboles de otros lugares. Siempre que es necesario estimar la biomasa forestal existe un gran número de ecuaciones predictivas que permiten obtener la biomasa arbórea de una manera alternativa a los métodos destructivos. Así, en la bibliografía podemos encontrar numerosas colecciones de ecuaciones de biomasa para distintas especies de árboles en un amplio rango de condiciones ambientales (Eamus *et al.*, 2000 para Australia; para Norte-América Jenkins *et al.*, 2004; Zianis *et al.*, 2005 para Europa). La mayoría de

estas ecuaciones han sido desarrolladas empleando árboles de un sitio específico o bien de lugares que representan pequeñas regiones solamente. Es por ello que el uso de estas ecuaciones a escala global no es apropiado (Jenkins *et al.*, 2004).

Los valores de biomasa arbórea (Mg ha^{-1}) obtenidos en las dos parcelas se muestran en la Tabla 9. En el castañar la biomasa total es de 125.1 Mg ha^{-1} mientras que en el rebollar es de 74 Mg ha^{-1} . En ambas parcelas el tronco es la parte del árbol que más contribuye a la biomasa total, aportando 96 Mg ha^{-1} en el castañar (77.0% del total) y 56.0 Mg ha^{-1} en el Rebollar (75.7%). Las ramas son la segunda fracción en importancia cuantitativa, presentando valores de 26.0 Mg ha^{-1} en el castañar (20.8% del total) y 15 Mg ha^{-1} en el rebollar (20.3%). Por último, las hojas tuvieron una biomasa de 2.9 Mg ha^{-1} en el castañar (2.3% del total) y 3.0 Mg ha^{-1} en el rebollar (3%).

Tabla 9. Biomasa arbórea en el castañar y en el rebollar (Mg ha^{-1}).

Parcela	DBH (cm)	Biomasa hojas	Biomasa ramas	Biomasa tronco	Biomasa madera	Biomasa total
Castañar	5<D>10	6,21				
		6,53	0,3	2,8	14,5	17,6
		7,64				
	10<D>15	11,46				
		11,52	0,7	6,5	21,8	29,0
		12,73				
	15<D>20	13,69				
		17,03	1,0	8,8	39,9	49,7
		19,42				
	20<D>25	20,37	0,9	7,9	20,1	28,9
		22,60				
	Total	a 2,9 d	a 26,0 c	a 96,3 b	a 122,3 a	a 125,1 a
	%	2,3	20,8	77,0	97,7	100,0
Rebollar	5<D>10	5,09				
		6,05	1,0	5,8	26,3	33,3
		6,68				
	10<D>15	7,96				
		9,55	1,2	7,0	22,1	30,5
		10,19				
	15<D>20	10,60	0,2	2,2	7,6	10,2
		14,64				
		15,60				
	Total	17,82	b 2,4 d	b 15,0 c	b 56,0 b	b 71,0 a
			3,0	20,3	75,7	96,0
		%				100,0

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para las distintas fracciones dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas entre parcelas para cada fracción de la biomasa.

Los valores obtenidos para la biomasa total para el castañar ($125,1 \text{ Mg ha}^{-1}$) y el rebollar (74 Mg ha^{-1}) se encuentran dentro del rango obtenido por otros autores para ambas especies en distintas localizaciones geográficas. Así, en castañares dedicados a la producción de madera en España, Santa Regina (2000) obtuvieron valores de $120,4 \text{ Mg ha}^{-1}$; en Francia, Santa Regina *et al.*, 2000; Ranger *et al.*, 1990 y Ranger y Colin-Belgrand (1996) establecieron valores de $153,3$, 120 y 120 Mg ha^{-1} ; en Italia, con valores de 107 (La Marca, 1984) y 108 Mg ha^{-1} (Cutini, 2000) o en Eslovenia, Tokár y Krekulova (2004) encontraron valores de biomasa entre $95,1$ y $174,2 \text{ Mg ha}^{-1}$. Análogamente, los valores obtenidos en este trabajo para el rebollar están en el rango de $64,5$ a $131,8 \text{ Mg ha}^{-1}$ obtenidos por otros autores Rapp *et al.*, 1999).

Los análisis de la varianza realizados dentro de cada parcela para el factor órgano mostraron, tanto en el castañar como en el rebollar, la existencia de diferencias significativas entre la biomasa total, la de troncos, la de ramas y la de hojas de modo que siguió el siguiente orden: Biomasa total > troncos > ramas > hojas (Tabla 9).

Igualmente se llevó a cabo un análisis paramétrico para cada fracción de la biomasa arbórea entre las dos parcelas, el cual mostró que la biomasa total, de los troncos, de las ramas y de las hojas del castañar fue significativamente mayor en el castañar que la medida en el rebollar. A pesar de las diferencias para las distintas fracciones en las cantidades de biomasa entre las dos parcelas estudiadas, las proporciones de cada fracción respecto al total se mantuvieron similares (Tabla 9).

4.1.2. Nutrientes en la biomasa arbórea.

El conocimiento de la distribución de los nutrientes en las distintas secciones que comprenden la biomasa arbórea es de gran importancia para realizar predicciones realistas sobre la exportación de nutrientes bajo diferentes manejos forestales (Augusto *et al.*, 2000). Así, en este trabajo además de estimar la cantidad de cada fracción de la biomasa del árbol se estimó la concentración de los principales nutrientes del ciclo biogeoquímico en ecosistemas forestales.

4.1.2.1. Concentración de nutrientes.

La composición química de los diferentes componentes del árbol en el castañar y en el rebollar se muestra en la Tabla 10. De acuerdo con los resultados obtenidos, la concentración de carbono registrada entre tronco, ramas y hojas no mostró diferencias significativas ni en el castañar ni en el rebollar. Sin embargo, en el castañar para el resto de nutrientes si se observaron diferencias significativas entre hojas, ramas y tronco, encontrándose las mayores concentraciones en las hojas, seguidas de las ramas y del tronco. En el rebollar también se observó este orden de concentración a excepción de para el calcio, que no mostró diferencias significativas entre hojas y ramas, y para el potasio, cuya concentraciones no manifestaron diferencias significativas entre las ramas y el tronco.

Tabla 10. Concentración media \pm error estándar de elementos minerales (mg g^{-1}) en los distintos órganos de los árboles cortados en el castañar y en el rebollar.

Parcela	Órgano	C	C/N	N	P	Ca	Mg	K
Castañar	Tronco	459,53 a ($\pm 6,57$)	165,83 c ($\pm 13,15$)	2,79 c ($\pm 0,12$)	0,29 c ($\pm 0,01$)	2,66 c ($\pm 0,96$)	0,47 c ($\pm 0,33$)	0,55 c ($\pm 0,05$)
	Ramas	447,28 a ($\pm 1,22$)	70,64 b ($\pm 3,35$)	6,51 b ($\pm 0,18$)	0,59 b ($\pm 0,04$)	3,83 b ($\pm 0,50$)	1,27 b ($\pm 0,08$)	2,01 b ($\pm 0,09$)
	Hojas	440,04 a ($\pm 8,56$)	31,70 a ($\pm 1,63$)	14,15 a ($\pm 0,56$)	1,11 a ($\pm 0,08$)	5,90 a ($\pm 0,37$)	3,10 a ($\pm 0,21$)	8,96 a ($\pm 0,33$)
Rebollar	Tronco	430,95 a ($\pm 5,31$)	142,83 c ($\pm 14,08$)	3,14 c ($\pm 0,25$)	0,40 c ($\pm 0,02$)	1,86 c ($\pm 0,23$)	0,40 c ($\pm 0,04$)	1,97 b ($\pm 0,09$)
	Ramas	439,2 a ($\pm 4,74$)	74,45 b ($\pm 6,64$)	6,58 b ($\pm 0,33$)	0,72 b ($\pm 0,04$)	4,30 a ($\pm 0,49$)	1,05 b ($\pm 0,06$)	1,80 b ($\pm 0,21$)
	Hojas	428,34 a ($\pm 7,18$)	28,95 a ($\pm 0,68$)	14,83 a ($\pm 0,25$)	0,87 a ($\pm 0,05$)	4,36 a ($\pm 0,25$)	1,93 a ($\pm 0,11$)	6,15 a ($\pm 0,21$)

Las letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD entre órganos dentro de cada parcela

Según los resultados observados, es evidente que las concentraciones más altas de nutrientes se encuentran en las hojas. Similares resultados han sido encontrados por autores como Rapp *et al.*, 1999; Santa Regina *et al.*, 2000; Caldeira *et al.*, 2002; Frangi *et al.*, 2005; Uri *et al.*, 2007. Las concentraciones de los nutrientes foliares está influenciada por diversos factores como son la edad del árbol, características del sitio, época del año, etc. (Van den Driessche, 1984).

Las comparaciones entre las concentraciones de cada elemento para los distintos órganos para las dos parcelas se muestran en la Tabla 11. En el caso del tronco se encontraron diferencias significativas para las concentraciones de carbono, fósforo, calcio, potasio, y sodio. En las ramas las diferencias significativas fueron en el caso de las concentraciones de fósforo, magnesio y calcio. Por último, en el caso de las hojas, observamos diferencias significativas para los valores de fósforo, calcio, magnesio, potasio y calcio.

Tabla 11. Concentración media \pm error estándar de elementos minerales (mg g^{-1}) en los troncos, ramas y hojas de los distintos árboles cortados en el castaño y en el rebollar.

Órgano	Parcela	C	C/N	N	P	Ca	Mg	K
Tronco	CT	459,53 a ($\pm 6,57$)	165,83 a ($\pm 13,15$)	2,79 a ($\pm 0,12$)	0,29 a ($\pm 0,01$)	2,66 a ($\pm 0,96$)	0,47 a ($\pm 0,33$)	0,55 a ($\pm 0,05$)
	RB	430,95 b ($\pm 5,31$)	142,83 a ($\pm 14,08$)	3,14 a ($\pm 0,25$)	0,40 b ($\pm 0,02$)	1,86 b ($\pm 0,23$)	0,40 a ($\pm 0,04$)	1,97 b ($\pm 0,09$)
Ramas	CT	447,28 a ($\pm 1,22$)	70,64 a ($\pm 3,35$)	6,51 a ($\pm 0,18$)	0,59 a ($\pm 0,04$)	3,83 a ($\pm 0,50$)	1,27 a ($\pm 0,08$)	2,01 a ($\pm 0,09$)
	RB	439,2 a ($\pm 4,74$)	74,45 a ($\pm 6,64$)	6,58 a ($\pm 0,33$)	0,72 b ($\pm 0,04$)	4,30 a ($\pm 0,49$)	1,05 b ($\pm 0,06$)	1,80 a ($\pm 0,21$)
Hojas	CT	440,04 a ($\pm 8,56$)	31,70 a ($\pm 1,63$)	14,15 a ($\pm 0,56$)	1,11 a ($\pm 0,08$)	5,90 a ($\pm 0,37$)	3,10 a ($\pm 0,21$)	8,96 a ($\pm 0,33$)
	RB	428,34 a ($\pm 7,18$)	28,95 a ($\pm 0,68$)	14,83 a ($\pm 0,25$)	0,87 b ($\pm 0,05$)	4,36 b ($\pm 0,25$)	1,93 b ($\pm 0,11$)	6,15 b ($\pm 0,21$)

4.1.2.2. Mineralomasa.

Para calcular el contenido de nutrientes en la biomasa aérea, es decir, la mineralomasa, se multiplicó la masa seca de cada componente del árbol (Tabla 9) por las concentraciones medias de nutrientes (Tabla 10). Los valores de mineralomasa para el castaño y el rebollar se muestran en la Tabla 12.

En las dos parcelas, el orden de acumulación de nutrientes en la biomasa total fue el siguiente:

$$C > N > Ca > K > Mg > P$$

En los troncos si se observaron diferencias para la cantidad de mineralomasa entre las dos parcelas estudiadas. En el castañar la relación de nutrientes fue de esta manera:

$$C > N > Ca > K > Mg > P$$

mientras que en el rebollar se siguió este orden:

$$C > N > K > Ca > Mg - P \text{ (los Kg ha}^{-1} \text{ de P y Mg son iguales)}$$

En las ramas de ambas parcelas, el orden de acumulación de nutrientes tanto en ramas como en hojas fue igual en ambas parcelas. El patrón obtenido fue el siguiente:

$$\text{para las ramas; } C > C/N > N > Ca > K > Mg > P$$

$$\text{para las hojas; } C > C/N > N > K > Ca > Mg > P$$

Tabla 12. Mineralomasa de los nutrientes en la biomasa arbórea (Kg ha⁻¹).

Parcela	Órganos	C	N	C/N	P	Ca	Mg	K
Castañar	Tronco	44253,8	268,8	15969,8	27,8	256,5	45,5	52,5
	Ramas	11616,7	169,1	1834,7	15,4	99,4	33,1	52,2
	Hojas	1254,7	40,4	90,4	3,2	16,8	8,9	25,6
	Total	57125,2	478,2	17895,0	46,3	372,7	87,4	130,3
Rebollar	Tronco	24132,8	175,8	7998,2	22,4	104,2	22,4	110,3
	Ramas	6605,3	99,0	1119,5	10,8	64,7	15,8	27,1
	Hojas	1274,7	44,1	86,2	2,6	13,0	5,7	18,3
	Total	32012,8	318,9	9203,9	35,8	181,8	43,9	155,7

La cantidad de nutrientes acumulados en las hojas fue cuantitativamente más baja que en ramas y tronco debido a que la biomasa foliar solamente representa un 2,9 y 3,0% de la biomasa total en el castañar y en el rebollar respectivamente. No obstante, desde un punto de vista cualitativo, la cuantía de nutrientes foliares es de gran importancia ya que, al tratarse de especies caducifolias, las hojas están sujetas a ciclos anuales de caída con lo que esta biomasa foliar retornará al suelo. La cantidad de nutrientes almacenados en la hojas depende, sobre todo, de la biomasa foliar del bosque. Por consiguiente, este valor varía considerablemente entre lugares, con un

almacenamiento medio del 25% para el nitrógeno y un 15% para el fósforo y el potasio. Esta distribución de los nutrientes tiene importantes implicaciones prácticas a la hora de realizar prácticas selvícolas (Jokela *et al.*, 1981; Saur *et al.*, 1992). No obstante, la distribución de los nutrientes dentro del árbol está fuertemente relacionada con la actividad biológica de los distintos compartimentos del árbol, principalmente con la actividad fisiológica de las hojas (Santa Regina, 2000).

4.2. DINÁMICA DE LOS NUTRIENTES EN LAS HOJAS DEL ÁRBOL

La concentración de nutrientes en las hojas del árbol es de gran importancia ya que transmite información sobre procesos como los ciclos de nutrientes, la capacidad de crecimiento de la planta, proporción entre fotosíntesis y respiración además de influir notablemente en la descomposición de la hojarasca (Melillo *et al.*, 1982; Aerts y Chapin, 2000).

La reabsorción de nutrientes hace referencia al porcentaje de nutrientes translocados desde las hojas antes de la abscisión, considerándose a modo de autorreciclaje de los nutrientes en el árbol (Aerts, 1996). Se trata de un proceso que permite a los árboles una relativa independencia respecto a la cantidad de nutrientes en el suelo (Ryan y Bormann, 1981).

Killingbeck (1996) definió la habilidad o proficiencia de la reabsorción que se define como el mínimo nivel al cual la planta puede reducir un elemento en las hojas antes de su senescencia. Aquellas hojarascas que contienen unos niveles más bajos de nutrientes son las que poseen unas proficiencias más altas.

4.2.1. Dinámica del nitrógeno.

4.2.1.1. Evolución temporal en las hojas.

La Figura 21 muestra la dinámica de la concentración de nitrógeno en las hojas del castaño y el rebollo en las tres parcelas estudiadas. En las hojas de ambos tipos de castaños y del rebollar, en los tres años de estudio la tendencia del nitrógeno en cada ciclo es similar, de modo que las concentraciones máximas de nitrógeno foliar se alcanzaron al inicio del desarrollo de la hoja y según avanza el ciclo vegetativo las concentraciones de nitrógeno descenden. Durante la primavera, el crecimiento foliar es acompañado de una actividad alta mitótica por lo que se produce una fuerte demanda de nutrientes, en especial de nitrógeno (Ryan y Bormann, 1981). La concentración de macronutrientes en hojas, sobre todo el nitrógeno, está fuertemente correlacionada con la capacidad fotosintética (Reich *et al.*, 1995), la cual decrece a lo largo de la vida de la

hoja. Los valores más altos se observaron en junio de 2002 con 22,72 mg g⁻¹ en el castaño de fruto; 20,67 mg g⁻¹ en el castaño de madera y 21,98 mg g⁻¹ en el rebollo. Las concentraciones más bajas se observaron en octubre de 2003 para las hojas de los árboles representativos de las tres parcelas (9,04 mg g⁻¹ en el castaño de fruto; 9,65 mg g⁻¹ en el castaño de madera y 9,63 mg g⁻¹ para el rebollo).

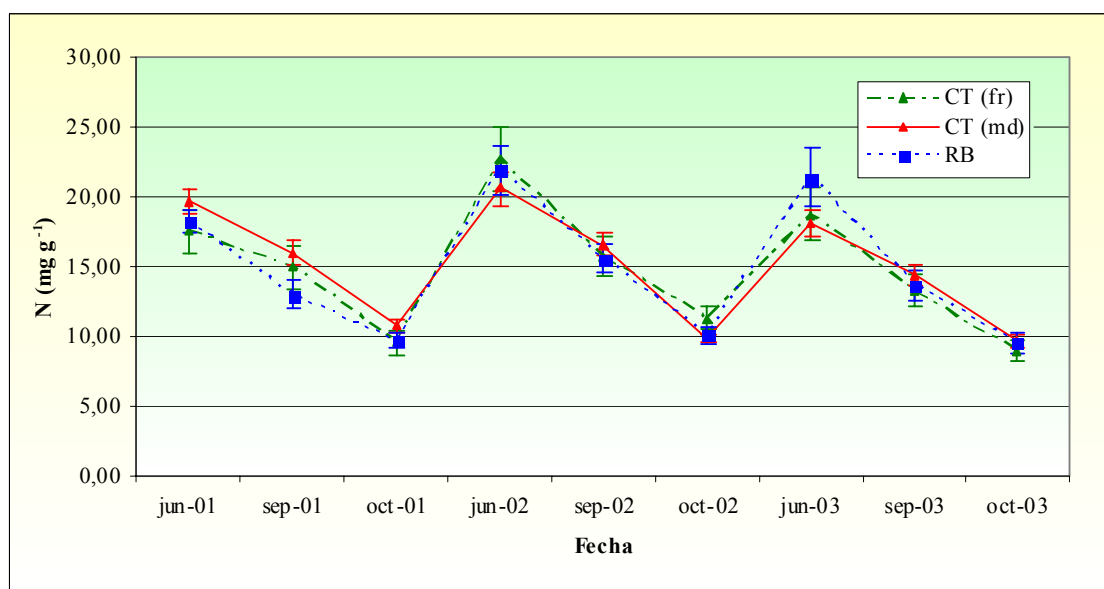


Figura 21. Evolución temporal del contenido de nitrógeno foliar en las tres parcelas estudiadas. Cada punto representa la media \pm error estándar.

Esta tendencia a la disminución en la concentración de nitrógeno foliar a largo del ciclo vegetativo ha sido observada por numerosos autores en diversas especies forestales como en *Castanea sativa* (Santa Regina *et al.*, 2001), *Quercus pyrenaica* (Silla, 2001); en *Quercus robur* y *Pinus pinaster* (Covelo y Gallardo, 2002); *Pinus sylvestris* (Oleksyn *et al.*, 2002), o *Quercus suber* (Orgeas *et al.*, 2002).

En la Tabla 13 se muestran las concentraciones de nitrógeno en hojas del árbol en cada muestreo anual así como las diferencias significativas detectadas entre ellas. En los tres casos, para cada año estudiado se detectaron diferencias significativas entre los tres meses muestreados anualmente, siendo la concentración de nitrógeno foliar de junio significativamente mayor que en septiembre y en octubre.

Tabla 13. Evolución temporal del contenido de nitrógeno foliar (mg g^{-1}) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

	2001			2002			2003		
	jun	sept	oct	jun	sept	oct	jun	sept	oct
CT (fruto)	17,57 a	15,00 b	9,59 c	22,72 a	15,67 b	11,33 c	18,73 a	13,28 b	9,04 c
CT(madera)	19,68 a	15,99 b	10,82 c	20,67 a	16,61 b	9,87c	18,16 a	14,43 b	9,65 c
Rebollo	18,27 a	13,03 b	9,70 c	21,98 a	15,60 b	10,12 c	21,49 a	13,64 b	9,63 c

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

El análisis de la varianza de tres vías, localización, año y altura de desarrollo de la hoja (alta, media y baja), no detectó diferencias significativas ni para el factor parcela, ni para el año y ni la altura de la hoja en el árbol (Tabla 14). Es decir, en nuestro estudio, según el análisis estadístico, la dinámica del nitrógeno foliar fue similar en las dos especies, independiente del año y de la altura del árbol donde se desarrolla la hoja. No observamos diferencias entre la dinámica del nitrógeno en las hojas del castaño y las hojas del rebollo, ni entre ambos tipos de castaños.

Tabla 14. Análisis de la varianza con tres factores (Tipo de parcela, fecha y altura de la hoja en el árbol) para la evolución temporal del nitrógeno.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	F	Sig.
Tipo de parcela	10,516	2	0,235	0,790
Año	231,589	3	3,457	0,117
Altura de la hojas	23,101	2	0,517	0,597
Tipo de parcela x Año	45,100	3	0,673	0,569
Tipo de parcela x Altura de la hoja	11,611	4	0,130	0,971
Año x Altura de la hoja	11,950	6	0,089	0,997
Tipo de parcela x Año x Altura de la hoja	9,366	6	0,070	0,999
Error	8440,765	378	0,235	0,790

La Tabla 15 muestra las concentraciones de nitrógeno en hojas de los dos tipos de castaños y del rebollar en los tres años de estudio y las diferencias significativas detectadas entre estas concentraciones. Los niveles de nitrógeno no mostraron diferencias significativas entre las hojas de las tres parcelas.

Tabla 15. Evolución del nitrógeno foliar en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003
CT (fruto)	a 14,50 a	a 16,57 a	a 13,69 a
CT (madera)	a 15,50 a	a 15,71 a	a 14,08 a
Rebollar	a 13,70 a	a 15,90 a	a 14,92 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la concentración de nitrógeno entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada parcela dentro de cada año.

En nuestro caso, las distintas concentraciones de nitrógeno del medio edáfico de las tres parcelas no parecen afectar a los niveles de nitrógeno en las hojas de los árboles. Como se observa en la Tabla 16, se detectaron diferencias significativas para las concentraciones de nitrógeno en el suelo entre las tres parcelas, siendo el rebollar la parcela con mayores concentraciones para este nutriente seguida del castaño de madera y, por último, del castaño de fruto.

Tabla 16. Concentración de nitrógeno edáfico (mg g^{-1}) en las tres parcelas durante los tres años de estudio.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	2,45	2,36	2,11	2,31 c
CT (madera)	2,99	2,84	2,75	2,86 b
Rebollo	3,15	3,37	2,79	3,10 a

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

Sabaté *et al.* (1999) señalan que el mayor contenido de nitrógeno en el suelo podría facilitar su uso por parte de los árboles y por lo tanto, provocar un mayor contenido en las hojas. No obstante, la concentración de nutrientes en las hojas del árbol no solamente está determinada por la disponibilidad de dichos nutrientes, sino que otros factores como manejo forestal, régimen hídrico, ataques de plagas, etc. (Del Arco *et al.* 1991; Gallardo *et al.*, 1998).

4.2.1.2. Reabsorción.

Los valores obtenidos para la reabsorción de nutrientes en las tres parcelas durante los años 2001, 2002 y 2003 se muestran en la Figura 22. Estos valores oscilan entre un 44,37% (castaño de madera, 2001) y 55,24% (rebollo, 2003).

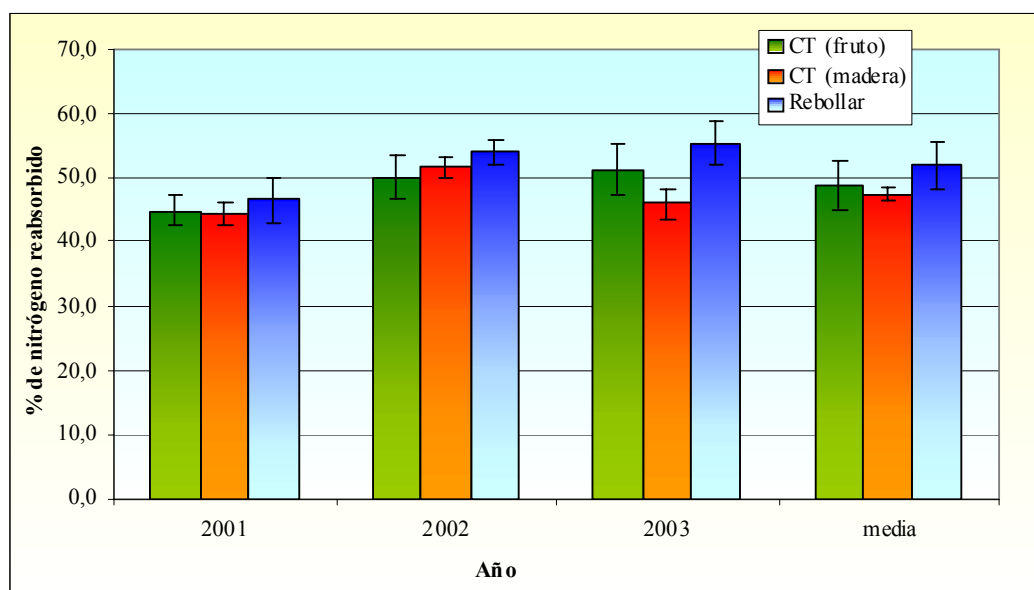


Figura 22. Eficiencia en la reabsorción del nitrógeno en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

En la bibliografía encontramos una amplia variedad de resultados para la reabsorción de nitrógeno; así valores de un 87% se encontraron en *Picea mariana* (Chapin y Kedrowski, 1983), 50% en *Quercus ilex* (Escudero *et al.* 1992a), 62% en *Fagus grandiflora* (Côté *et al.*, 2002), 68% en *Avicennia marina* (Ochieng y Erftemeijer, 2002), 63,7% en *Pinus taeda* (Piatek y Allen, 2000), 56-71% en formas arbustivas (Killingbeck y Whitford, 2001), 70% en *Fagus crenata* (Yasumura *et al.*, 2005), 82% en *Betula platyphylla* o 42% en especies de *Prunus* (Yuan *et al.*, 2005), 58% en *Quercus robur* o 40% en *Fraxinus excelsior* (Hagen-Thorn *et al.*, 2006), 27-65% en *Castanea mollissima*, *Castanopsis fargesii* y *Castanopsis sclerophylla* (Huang *et al.* 2007). Los valores observados para el rebollo se encuentran por encima de los obtenidos por Gallardo *et al.* (1999) que hallaron valores para la reabsorción de *Quercus pyrenaica* en la Sierra de Gata (Cáceres) que variaban entre un 27% y un 58% o los 46% obtenidos por Escudero *et al.* (1992a) en el centro de España.

El límite máximo de reabsorción de nitrógeno ha sido establecido en torno al 80% (Aerts y Chapin, 2000; Escudero *et al.*, 1992b; Escudero y Mediavilla, 2003b). Los valores encontrados en las tres parcelas se encontraron ligeramente por debajo de la media propuesta por Aerts (1996) para especies caducifolias con un valor del 57%.

Pugnaire y Chapin (1993) relacionan el valor de la reabsorción con la razón de formas solubles e insolubles de nitrógeno. Según ellos, las plantas que poseen una

proporción alta de nitrógeno en forma soluble poseen unas eficiencias en la reabsorción mayores, debido a que hay menos nitrógeno en partes estructurales y, de este modo, es más accesible a la hidrólisis y posterior reabsorción. No obstante, autores como Cartaxana y Catarino (2002) no encontraron correlaciones entre la eficiencia en la reabsorción de nitrógeno y el porcentaje de nitrógeno total soluble.

Las especies del género *Quercus* poseen una gran cantidad de compuestos secundarios en las hojas. Estos compuestos, normalmente involucrados en funciones defensivas anti-herbívoro, pueden tener una influencia negativa sobre la eficiencia en la reabsorción del nitrógeno ya que producen la precipitación de proteínas durante los procesos de degradación celular. Por ejemplo, los taninos son cadenas estructurales que contienen grupos fenólicos y son capaces de unirse a proteínas, formar precipitados produciendo una disminución en la eficiencia en la reabsorción (Aerts, 1990). No obstante, a pesar de los fundamentos teóricos que existen sobre la relación entre los compuestos fenólicos y la eficiencia de la reabsorción, no se conoce ningún trabajo experimental que haya abordado este tema (Silla, 2001).

El nitrógeno reabsorbido desde las estructuras foliares se acumula fundamentalmente en partes perennes de la planta. Silla (2001) encontró en tres especies de *Quercus*, entre ellas, *Quercus pyrenaica*, que la principal fracción donde se acumula el nitrógeno es el lignotuber. Este nitrógeno reabsorbido desde las hojas jugará un papel fundamental en el desarrollo de nuevos tejidos (Fife y Nambiar, 1984). La intensidad con la que el nitrógeno almacenado, tanto en estructuras foliares como leñosas, es retranslocado hacia los nuevos tejidos va a depender de la capacidad de la planta para suplir los requerimientos de nitrógeno a través de la absorción desde el suelo. En los casos en que por medio de la absorción desde el suelo no es suficiente para satisfacer la demanda de nitrógeno de los nuevos tejidos se produce la movilización desde las estructuras leñosas y foliares. Por el contrario, cuando la toma de nitrógeno desde el suelo es capaz de suplir las necesidades de nitrógeno no se observa retranslocación desde otras partes de la planta. En nuestra investigación, como el castaño y el rebollo son especies caducifolias, el desarrollo de la nueva cohorte foliar es bastante rápido por lo que se necesita una gran cantidad de nitrógeno en un tiempo relativamente corto que no puede ser satisfecho únicamente a través de la absorción desde el suelo. Además de la velocidad del desarrollo foliar, la cantidad de nitrógeno requerida va ser importante

para determinar la intensidad de la retranslocación del nitrógeno almacenado (Silla, 2001).

Se llevó a cabo un análisis de la varianza con el fin de determinar si existían diferencias para la reabsorción de nitrógeno entre las tres parcelas y para cada año de estudio dentro de cada. En la Tabla 17 se muestran las eficiencias observadas en los tres años de estudio junto con las diferencias significativas detectadas.

Tabla 17. Eficiencia en la reabsorción (%) para el nitrógeno en las dos especies estudiadas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	a 44,92 a	a 50,01 a	a 51,41 a	48,78 a
CT (madera)	a 44,37 b	a 51,67 a	b 46,00 b	47,35 a
Rebollo	a 46,58 b	a 54,08 a	a 55,24 a	51,97 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la eficiencia en la reabsorción de nitrógeno entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

Aunque el rebollo presentó unos valores en la eficiencia media en la reabsorción de nitrógeno ligeramente superiores los observados en los dos castañares, no se detectaron diferencias significativas entre los tres tipos de parcelas. Teniendo en cuenta el año, tanto en 2001 como en 2002 no se detectaron diferencias significativas entre las tres parcelas; en 2003 los valores en el castañar de madera fueron significativamente menores que los del castañar de fruto y del rebollar.

En el castañar de fruto no se detectaron diferencias significativas entre los tres años de muestro, mientras que en el de madera la eficiencia en el año 2002 fue significativamente mayor respecto a la de 2001 y 2003. En el rebollar los valores para la eficiencia en 2001 fueron menores que en 2002 y 2003.

Los valores para la reabsorción de nitrógeno fueron significativamente iguales entre las tres parcelas, al igual que ocurría respecto a las concentraciones de nitrógeno en las hojas verdes de ambos tipos de castañares y del rebollar. Es decir, en nuestro estudio parece existir una relación entre las concentraciones de nitrógeno en las hojas y la reabsorción de nitrógeno, al igual que han observado otros autores como Chapin (1980), Anderson y Eickmeier (2000) o Yuan *et al.* (2005). Estos autores establecen que

las plantas con altas concentraciones de nitrógeno son capaces de llevar a cabo una reabsorción de nitrógeno mucho mayor que aquellas con concentraciones de nitrógeno inferiores. No obstante, en la bibliografía encontramos resultados que apoyan la teoría de que la reabsorción de nitrógeno no está determinada solamente por la concentración de dicho elemento en hojas (Chapin y Kedrowski, 1983; Aerts, 1996) sino que otros factores, como son las concentraciones de nitrógeno en el suelo, pueden jugar un papel importante en este proceso. En nuestra investigación tampoco parece que haya relación entre la reabsorción y los niveles de nitrógeno en el suelo de las tres parcelas estudiadas, que difieren significativamente entre sí, siendo la concentración de nitrógeno en el suelo del rebollar mayor que la de ambos castaños entre los cuales también se detectaron diferencias significativas. Pugnaire y Chapin (1993) indican que la eficiencia en la reabsorción no es una adaptación a la baja disponibilidad de nutrientes, sino una respuesta fenotípica frente a las variaciones en el estado nutricional y a las necesidades del momento.

4.2.1.3. Habilidad en la reabsorción.

Los valores observados para la proficiencia del nitrógeno se muestran en la Figura 23. Dichos valores oscilan entre un 0,90% en las hojas senescentes del castaño de fruto en 2001 y los 1,10% en las hojas senescentes del castaño de madera en 2001.

Estos valores están por encima de los obtenidos por Killingbeck y Whitford (2001) que encuentran valores de 0,80%, o los observados por Blanco (2004) con valores entre 0,82 y 0,84%; o los 0,84-1,33 % medidos por Yasumura *et al.* (2005). No obstante, los valores para la habilidad en la reabsorción de nuestro estudio se encuentran lejos del 0,30% propuesto por Killingbeck (1996), como el valor de máxima reabsorción, es decir, de concentraciones mínimas de nitrógeno en la hoja senescente. Además de este valor de máxima reabsorción, Killingbeck (1996) propone que por encima de proficiencias del 1,0% el proceso de reabsorción se puede considerar como incompleto. En nuestro caso, en las tres parcelas los valores medios para la proficiencia son prácticamente del 1,0%, por lo que consideramos que los dos castaños y el rebollo no consiguen llevar a cabo una reabsorción completa. Côté *et al.*, (2002) establecen que solamente las especies con unas bajas concentraciones de nutrientes en las hojas son capaces de efectuar una reabsorción completa, implicando que la posibilidad de alcanzar

la reabsorción máxima disminuye según aumenta la concentración de nutrientes foliares.

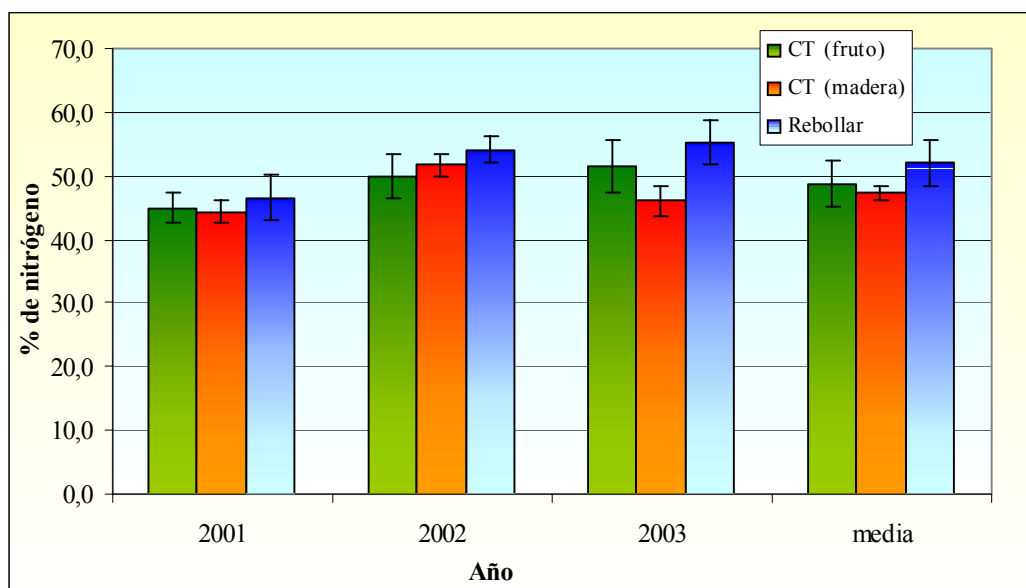


Figura 23. Habilidad en la reabsorción del nitrógeno para las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

Los valores obtenidos para la habilidad en la reabsorción del nitrógeno así como las diferencias significativas encontradas entre parcelas y años se muestran en la Tabla 18.

Tabla 18. Proficiencia en la reabsorción (%) para el nitrógeno en las tres parcelas durante los tres años de estudio.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	b 0,96 b	a 1,10 a	a 0,90 b	0,99 a
CT (madera)	a 1,08 a	b 0,99 b	a 0,97 b	1,01 a
Rebollo	b 0,97 a	b 1,01 a	a 0,96 a	0,98 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la habilidad en la reabsorción de nitrógeno entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

Al igual que al medir la eficiencia en la reabsorción de nitrógeno no observamos diferencias significativas para la eficiencia media, al medir la habilidad en la reabsorción tampoco se detectaron diferencias significativas entre las tres parcelas. No obstante, entre años, solamente en el 2003 no se observaron diferencias entre parcelas, si detectándose en 2001 y 2002.

En el rebollar no se detectaron diferencias significativas entre los tres años de estudio. Sin embargo, en los dos tipos de castaños sí hubo diferencias significativas entre los años de estudio.

4.2.2. Dinámica del fósforo.

4.2.2.1. Evolución temporal en las hojas.

Al igual que en el caso del nitrógeno, la concentración de fósforo foliar disminuye durante el periodo vegetativo (Fig. 24). En las dos parcelas de castaño los valores máximos de fósforo se observaron en junio de 2003 (1,60 mg g⁻¹ para el de fruto y 1,55 mg g⁻¹ para el de madera) mientras que en el rebollo la concentración más alta (1,37 mg g⁻¹) se estableció en junio del 2002. Las concentraciones más bajas para el castaño de fruto y el rebollo se obtuvieron en octubre de 2003 (1,25 y 0,73 mg g⁻¹ respectivamente), mientras que en el castaño de madera se observaron en octubre de 2002 (1,13 mg g⁻¹).

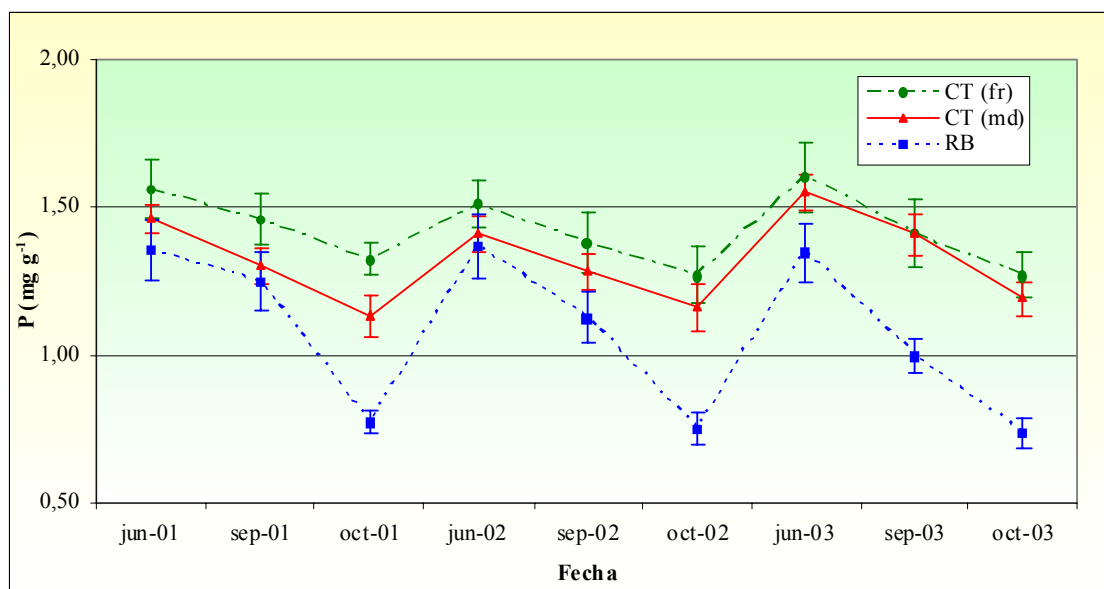


Figura 21. Evolución temporal del contenido de fósforo foliar en las tres parcelas estudiadas. Cada punto representa la media \pm error estándar.

Comportamientos similares para la dinámica del fósforo foliar han sido observados por otros autores como Santa Regina *et al.* (2001); Covelo y Gallardo (2002); Oleksyn *et al.*, (2002); Orgeas *et al* (2002) y Blanco (2004).

La Tabla 19 muestra para cada tipo de parcela las diferencias significativas entre las fechas de cada año. Las dos parcelas donde más diferencias entre fechas se detectaron fueron el castaño de madera y en el rebollo. Generalmente, las concentraciones de fósforo en junio, es decir, al comienzo del desarrollo foliar, fueron significativamente superiores a las de septiembre y octubre.

Tabla 19. Evolución temporal del contenido de fósforo foliar (mg g^{-1}) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

	2001			2002			2003		
	junio	sept	oct	junio	sept	oct	junio	sept	oct
CT (fruto)	1,56 a	1,46 ab	1,32 b	1,51 a	1,38 ab	1,27 b	1,60 a	1,41 b	1,25 b
CT (madera)	1,46 a	1,30 b	1,13 c	1,41 a	1,28 b	1,16 c	1,55 a	1,41 b	1,19 c
Rebollo	1,35 a	1,25 a	0,77 b	1,37 a	1,13 b	0,75 c	1,34 a	0,99 b	0,73 c

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

El fósforo, al igual que el nitrógeno, aunque en menor medida, está correlacionado con la capacidad fotosintética, la cual decrece durante la senescencia de la hoja, por lo que normalmente las concentraciones de fósforo en las hojas senescentes son menores que aquellas de las hojas verdes. En las especies perennifolias, el descenso en el fósforo foliar es debido frecuentemente a la dilución del fósforo durante la senescencia más que a la reabsorción desde las hojas (Chapin y Kedrowski, 1983).

El análisis de la varianza de tres factores (Tipo de parcela, año y altura de la hoja en el árbol) mostró diferencias significativas para el tipo de parcela, mientras que no lo hizo ni para el año y la interacción. Para la altura de la hoja y las interacciones en las que participa no se detectaron dichas diferencias significativas (Tabla 20).

El análisis estadístico llevado a cabo detectó diferencias significativas para la concentración de fósforo entre los tres tipos de manejos estudiados, siendo los niveles de fósforo foliar del castaño de fruto significativamente mayores que los del castaño de madera y los del rebollar, entre los cuales también se detectaron diferencias significativas para los niveles de fósforo. En cuanto al año, en ninguna de las tres parcelas se observaron diferencias significativas entre los tres años estudiados (Tabla 21). De acuerdo a nuestros resultados, el manejo forestal parece influir en los niveles de

fósforo en hojas.

Tabla 20. Análisis de la varianza con tres factores (Tipo de parcela, año y altura de la hoja en el árbol) para la evolución temporal del fósforo.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	F	Sig.
Tipo de parcela	4,785	2	41,339	0,000
Año	0,209	3	1,201	0,309
Altura de la hojas	0,113	2	0,975	0,378
Tipo de parcela x Año	0,118	3	0,680	0,565
Tipo de parcela x Altura de la hoja	0,231	4	0,997	0,409
Año x Altura de la hoja	0,116	6	0,335	0,918
Tipo de parcela x Año x Altura de la hoja	0,413	6	1,188	0,312
Error				

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

Tabla 21. Evolución del fósforo foliar en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003
CT (fruto)	a 1,45 a	a 1,41 a	a 1,43 a
CT (madera)	b 1,31 a	b 1,25 a	b 1,38 a
Rebollar	c 1,12 a	c 1,05 a	c 1,08 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la concentración de nitrógeno entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada parcela dentro de cada año.

Los niveles de fósforo en hojas fueron inversamente proporcionales a las concentraciones de fósforo en el suelo de las tres parcelas. Los mayores niveles de fósforo se observaron en el suelo del rebollar, que fueron significativamente mayores respecto a las concentraciones en el suelo del castaño de fruto. Los valores de fósforo en el suelo del castaño de madera no fueron significativamente diferentes a los de las otras dos parcelas (Tabla 22). Los suelos del rebollar poseen las concentraciones más altas de fósforo y, sin embargo, el rebollo es el árbol con menores concentraciones de fósforo foliar.

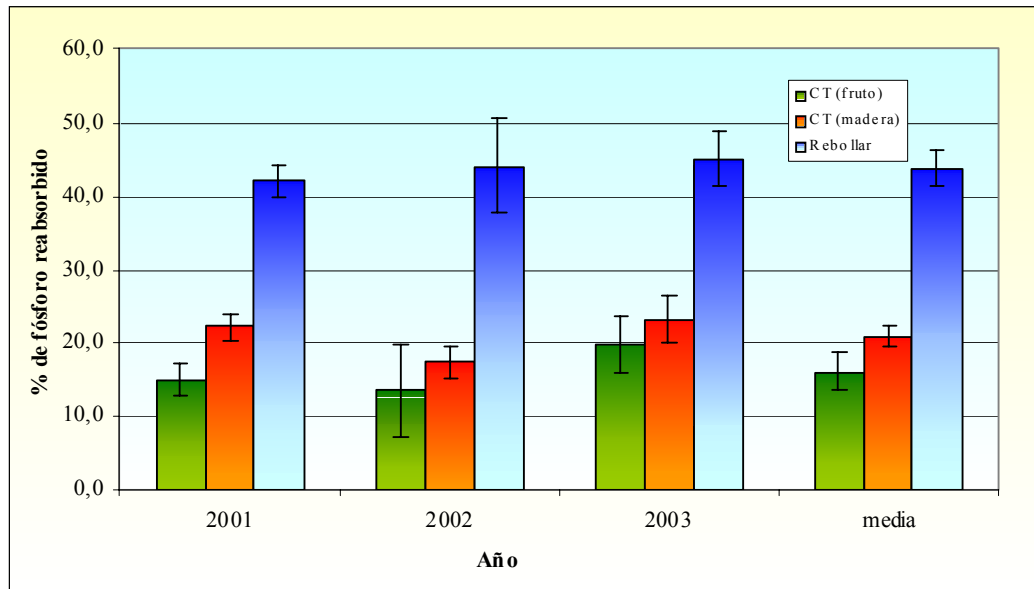
Tabla 22. Concentración de fósforo edáfico (mg g^{-1}) en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	0,06	0,06	0,05	0,05 b
CT (madera)	0,10	0,06	0,07	0,07 ab
Rebollo	0,13	0,08	0,09	0,10 a

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

4.2.2.2. Reabsorción.

La Figura 25 muestra los valores obtenidos para la reabsorción de fósforo en las tres parcelas durante los años 2001, 2001 y 2002. Los valores oscilan entre un 13,52% (castaño fruto, 2001) y un 45,03% (rebollar, 2003).

**Figura 25. Eficiencia en la reabsorción del fósforo para las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).**

Al igual que para el nitrógeno, en la bibliografía encontramos una amplia variedad de valores para la reabsorción del fósforo: desde un 45% en *Quercus ilex* (Escudero *et al.*, 1992b), 70% en *Pinus taeda* (Piatek y Allen, 2000), 61% en *Avicennia marina* (Ochieng y Erftemeijer, 2002), 50% en formas arbustivas (Killingbeck y Whitford, 2001), 77% en *Fagus grandiflora* (Côté *et al.*, 2002), 65-75% en *Pinus halepensis* (Sardans *et al.*, 2005); 37-59% en *Fraxinus excelsior* (Hagen-Thorn *et al.*, 2006), 27-65% en *Castanea mollissima*, *Castanopsis fargesii* y *Castanopsis sclerophylla* (Huang *et al.* 2007), 44,0-55,0% (Kozovits *et al.*, 2007), 12,2-70,5% en *Quercus robur* (Covelo *et al.*, 2008). El valor máximo para la eficiencia en la reabsorción de fósforo ha

sido propuesto en valores cercanos al 90% (Pugnaire y Chapin, 1993; Aerts y Chapin, 2000; Escudero y Mediavilla, 2003b).

En nuestro estudio la eficiencia en la reabsorción obtenida para el fósforo tiene valores inferiores a los observados para el nitrógeno, al contrario de lo que ocurre en otros ecosistemas, donde el fósforo posee mayores eficiencias que el nitrógeno debido a que las estructuras funcionales en las que participa el fósforo son más fácilmente degradables (Aerts y Chapin, 2000), con lo que posee un carácter más móvil que el nitrógeno (Escudero *et al.*, 1992b). Según Anderson y Eickmeier (2000) las reabsorciones de ambos elementos están relacionadas, por lo que una mayor eficiencia en la retranslocación de nitrógeno puede provocar una eficiencia más elevada en la reabsorción de fósforo.

De acuerdo con los resultados obtenidos, parece existir una relación entre las concentraciones de fósforo en las hojas y la eficiencia en la reabsorción del fósforo ya que el rebollo, que posee menores concentraciones foliares de fósforo que ambos tipos de castaños, presenta una mayor eficiencia en la reabsorción. Estos resultados coinciden con los encontrados por otros autores como Pugnaire y Chapin (1993), Blanco (2004) pero contradicen a los obtenidos por Kutbay y Ok (1983), Del Arco *et al.* (1991), Huang *et al.* (2007). Sin embargo, otros autores como Chapin y Kedrowski (1983) no encuentran una relación entre la concentración de fósforo foliar y el grado de eficiencia en la reabsorción de dicho elemento, al contrario de lo que observaron con el nitrógeno, donde sí había una correlación positiva entre la cantidad de nitrógeno en las hojas verdes y el grado de reabsorción. Como ya se ha señalado, hay que tener en cuenta que el proceso de retranslocación está controlado por diversos factores, por lo cual es muy complicado llegar a conclusiones claras que apunten a un solo agente como responsable de una mayor o menor eficiencia en la reabsorción (Aerts y Chapin, 2000). Wright y Westoboy (2003) y Rentería *et al.* (2005) encontraron que uno de los factores más influyentes en la reabsorción de fósforo es la distribución de las precipitaciones de modo que en los periodos secos, obtuvieron mayores valores para la reabsorción de fósforo. Estos autores sugieren que un número bajo de precipitaciones promueve una mejor conservación de fósforo en las hojas. No obstante, en nuestro trabajo observamos una tendencia contraria, de modo que en los dos castaños la reabsorción en el año 2002, caracterizado por unos escasos niveles de precipitaciones estivales ($0,85 \text{ lm}^{-2}$) fue

inferior a la obtenida en los años 2001 y 2003, en los cuales se registraron mayores precipitaciones estivales (25,18 y 34,52 lm^{-2} respectivamente).

Las concentraciones de fósforo en los suelos tampoco se relacionaron de las tres parcelas con la eficiencia en la reabsorción. En nuestro estudio, la mayor eficiencia en la reabsorción del citado elemento observada en el rebollo frente a los tipos de castaño puede estar relacionada con las menores concentraciones de fósforo foliar del rebollo.

Los valores para la reabsorción del fósforo, así como las diferencias significativas encontradas para la eficiencia en la reabsorción del fósforo entre las tres parcelas y los tres años se muestran en la Tabla 23.

Tabla 23. Eficiencia en la reabsorción (%) para el fósforo en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	c 15,02 ^a	b 13,52 ^a	b 19,86 ^a	16,13 ^b
CT (madera)	b 22,18 ^a	b 17,31 ^a	b 23,20 ^a	20,90 ^b
Rebollo	a 42,13 ^a	a 44,09 ^a	a 45,03 ^a	43,75 ^a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la eficiencia en la reabsorción de fósforo de nitrógeno entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

La reabsorción media de fósforo desde las hojas senescentes fue significativamente mayor en el rebollo respecto tanto al castaño de fruto como al castaño de madera, entre los cuales no se obtuvieron diferencias significativas. En los tres años de estudio, dentro de cada año de estudio no se detectaron diferencias significativas entre las tres parcelas. También fue muy estable la eficiencia en la reabsorción de fósforo cuando comparamos valores entre años para una misma parcela de modo que tampoco se encontraron diferencias significativas entre años.

4.2.2.3. Habilidad en la reabsorción.

La Figura 26 muestra los valores para la habilidad en la reabsorción encontrada en las tres parcelas. Los valores oscilaron dentro del rango 0,07 (hojas senescentes del rebollo en 2003) y 0,14 (hojas senescentes del castaño de fruto en 2001).

Estos valores son más altos que los observados por otros autores en la bibliografía como los 0,07% obtenidos por Chapin y Kedrowski (1983), 0,06% de Killingbeck y Whitford (2001), 0,06 % de Killingbeck (1996), 0,09% de Côté *et al.* (2002) o 0,04-0,08% observados por Blanco (2004). Al igual que para el nitrógeno, en el caso del fósforo el valor propuesto por Killingbeck (1996) para considerar una especie altamente habilidosa en la reabsorción (0,05%) se encuentra lejos de nuestros valores. No obstante, el grado de utilización de los nutrientes de la hojarasca va a depender de las condiciones particulares de cada ecosistema forestal, por lo que es complicado establecer comparaciones generales entre distintas especies empleando los valores de concentración de fósforo de las hojas senescentes (Aerts, 1996; Aerts y Chapin, 2000). Según Killingbeck (1996) las especies caducifolias y perennifolias apenas difieren en sus habilidades para reducir la concentración de nitrógeno en las hojas senescentes. Sin embargo, sí que lo hacen substancialmente en su habilidad a la hora de reducir los niveles de fósforo.

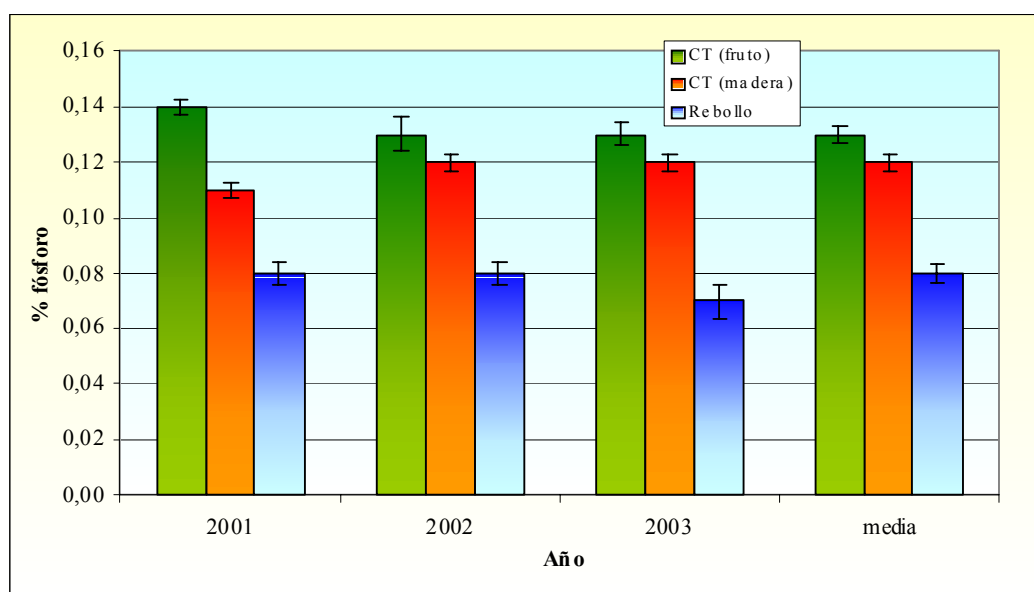


Figura 26. Habilidad en la reabsorción del fósforo para las tres parcelas durante el periodo de estudio (media \pm error estándar).

Côté *et al.* (2002), al igual que en el caso del nitrógeno, encontraron que las especies con bajos contenidos en fósforo conseguían unas reabsorciones más completas que aquellas especies con altas concentraciones de fósforo foliar. En nuestro estudio, también llegamos a esta conclusión ya que el rebollo, que posee unas menores concentraciones de fósforo foliar presenta una mayor eficiencia en la reabsorción y una habilidad en la reabsorción también superior respecto a la observada en ambos tipos de

castañares.

Los valores observados para la proficiencia en la reabsorción del fósforo, así como las diferencias observadas entre parcelas y entre años se muestran en la Tabla 24.

Tabla 24. Proficiencia en la reabsorción (%) para el fósforo en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	a 0,14 a	a 0,13 a	a 0,13 a	0,13 a
CT (madera)	b 0,11 a	a 0,12 a	a 0,12 a	0,12 a
Rebollo	c 0,08 a	b 0,08 a	b 0,07 a	0,08 b

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la habilidad en la reabsorción de fósforo entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

La habilidad en la reabsorción del fósforo mostró diferencias significativas entre los dos castañares y el rebollar de modo que las concentraciones de fósforo en las hojas senescentes del rebollo fueron menores que las de los dos tipos de castañares. Según nuestros resultados, parece ser que el rebollo es una especie más eficiente en la reabsorción de fósforo que el castaño. Estas diferencias entre las dos especies estudiadas podrían indicar diferencias en los requerimientos de los árboles.

No se detectaron diferencias significativas ni entre parcelas ni entre años de estudio, la reducción de las concentraciones de fósforo en hojas antes de su caída es un proceso bastante estable en nuestro caso.

4.2.3. Dinámica del calcio.

4.2.3.1. Evolución temporal en las hojas.

En el caso del calcio, a diferencia de lo observado para el nitrógeno y el fósforo, su concentración en las hojas va aumentando a lo largo del ciclo vegetativo, encontrándose los valores más altos de dicho elemento antes de la abscisión de las hojas (Fig. 27). Los valores más elevados de calcio para el castaño de fruto se observaron en octubre del 2003 ($5,88 \text{ mg g}^{-1}$) y en octubre de 2001 para el castaño de fruto ($5,80 \text{ mg g}^{-1}$).

¹) y para el rebollo (6,46 mg g⁻¹). Los valores más bajos se obtuvieron en junio de 2002 (3,04 mg g⁻¹ para el castaño de fruto; 3,82 mg g⁻¹ para el castaño de madera y 2,91 mg g⁻¹ para el rebollo).

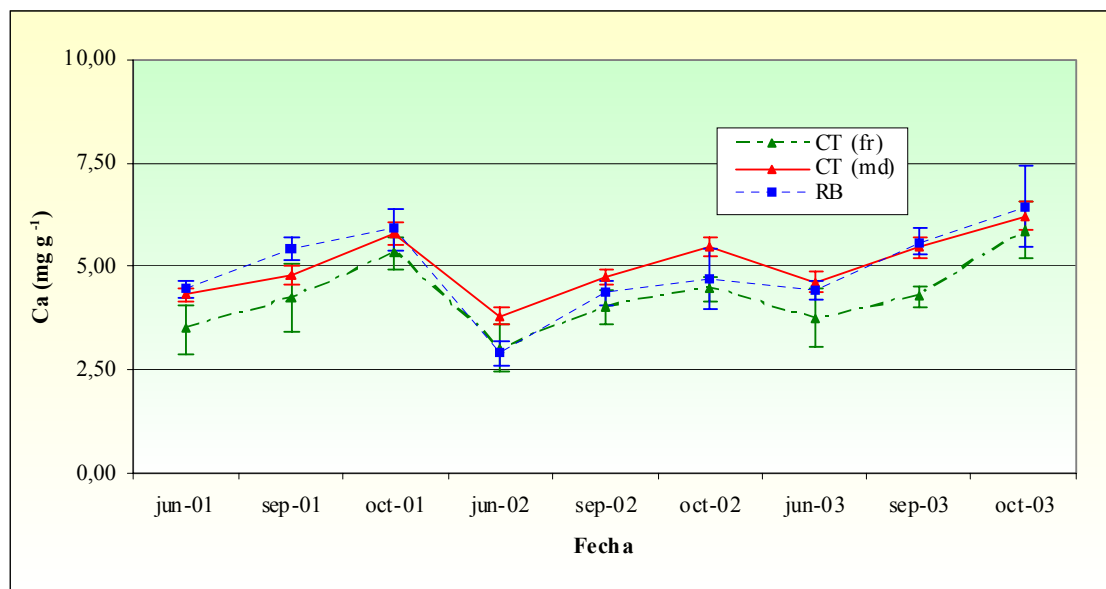


Figura 27. Evolución temporal del contenido de calcio foliar en las tres parcelas estudiadas. Cada punto representa la media \pm error estándar.

El aumento de este nutriente a lo largo de la vida de la hoja ha sido descrito por numerosos autores como Santa Regina y Tarazona, (1999); Orgeas *et al.* (2002); Blanco, (2004); Sariyildiz *et al.* (2005). El calcio es un elemento relacionado con la pared celular y con compuestos de naturaleza estructural de la hoja, posee, por tanto, un carácter poco móvil. Según va aumentando la edad de la hoja, aumenta la lignificación de los tejidos, por lo que la concentración de calcio también incrementa (Chapin, 1980).

Las concentraciones de calcio en cada uno de los tres muestreos estacionales, así como las diferencias significativas detectadas a través de los análisis estadísticos realizados, se muestran en la Tabla 25. Las concentraciones de este elemento al inicio del desarrollo de la hoja, es decir de las muestras tomadas en junio, fueron significativamente menores respecto a las de septiembre y octubre, entre las cuales también se detectaron diferencias significativas.

Tabla 25. Evolución temporal del contenido del calcio foliar (mg g⁻¹) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

	2001			2002			2003		
	junio	sept	oct	junio	sept	oct	junio	sept	oct
CT (fruto)	3,49c	4,23b	5,35a	3,04b	4,03a	4,46a	3,77c	4,26b	5,88a
CT (madera)	4,31c	4,81b	5,80a	3,82b	4,75a	5,10a	4,63c	5,47b	6,21a
Rebollo	4,47c	5,43b	5,91a	2,91b	4,37a	4,69a	4,44c	5,60b	6,46a

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

El análisis de la varianza de tres vías (Tipo de parcela, año y altura de la hoja en el árbol) realizados detectaron diferencias significativas para el tipo de parcela y el año, no encontrándose significación ni para la altura de la hoja ni para ninguna de las interacciones en las que este factor participa (Tabla 26).

Tabla 26. Análisis de la varianza con tres factores (Tipo de parcela, a y altura de la hoja) para la evolución temporal del calcio.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	F	Sig.
Tipo de parcela	32,685	2	9,891	0,000
Año	207,659	8	10,460	0,000
Altura de la hojas	1,950	2	0,476	0,622
Tipo de parcela x Año	20,811	16	1,506	0,213
Tipo de parcela x Altura de la hoja	2,230	4	0,740	0,565
Año x Altura de la hoja	8,404	16	0,768	0,596
Tipo de parcela x Año x Altura de la hoja	25,551	32	0,406	0,875
Error	32,685	324		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

En la Tabla 27 se muestran los valores obtenidos para las tres parcelas en los tres años de estudio. La concentración de calcio en hojas del castaño de fruto fue significativamente menor que la observada en las hojas del castaño de madera y del rebollo, entre ambos no se detectaron diferencias significativas. Teniendo en cuenta el año, en las tres parcelas, las concentraciones de calcio en 2003 fueron significativamente superiores a las de 2001 y estas a su vez, también fueron significativamente superiores a las de 2002. El calcio en las hojas del árbol presentó una dinámica muy variable entre años, al contrario de lo que observamos para el nitrógeno y el fósforo.

Tabla 27. Evolución del calcio foliar en las tres parcelas estudiadas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003
CT (fruto)	^b 4,06 ^b	^c 3,81 ^b	^a 4,64 ^b
CT (madera)	^b 4,96 ^a	^c 4,68 ^a	^a 5,44 ^a
Rebollar	^b 5,27 ^a	^c 4,30 ^a	^a 5,50 ^a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el prueba LSD para la concentración de calcio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada parcela dentro de cada año.

Las concentraciones de calcio en las hojas verdes de los dos tipos de castaños y del rebollar no parece que estuvieran influidas por los niveles de calcio en los suelos de las tres parcelas, ya que, como se muestra en la Tabla 28 no presentaron diferencias significativas entre ellas.

Tabla 28. Concentración de calcio edáfico (mg g^{-1}) en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	3,09	2,90	2,65	2,88 ^a
CT (madera)	3,26	3,14	3,31	3,24 ^a
Rebollo	3,27	2,41	3,10	2,93 ^a

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para las concentraciones de calcio en el suelo entre parcelas.

4.2.3.2. Reabsorción.

La eficiencia en la reabsorción para el calcio presentó resultados inferiores a cero para las tres parcelas en los tres años de estudio. Los valores para dicha eficiencia están comprendidos entre un -36,49% (rebollo, 2001) y -57,36% (castaño de fruto, 2003) (Fig. 28).

Como puede observarse, en todos los casos se obtuvieron valores negativos para la reabsorción de calcio. Estos valores inferiores a cero observados para este elemento; considerado como un elemento inmóvil, coinciden con la mayoría de los datos descritos en la bibliografía (Santa Regina *et al.*, 1997; Blanco, 2004; Sardans *et al.*, 2005; Hagen-Thorn *et al.*, 2006). Esto nos indica que este elemento no sufre retranslocación hacia las partes perennes de la planta como ocurre en el caso del nitrógeno, fósforo o potasio; sino que se va acumulando en la hoja según aumenta la edad de ésta.

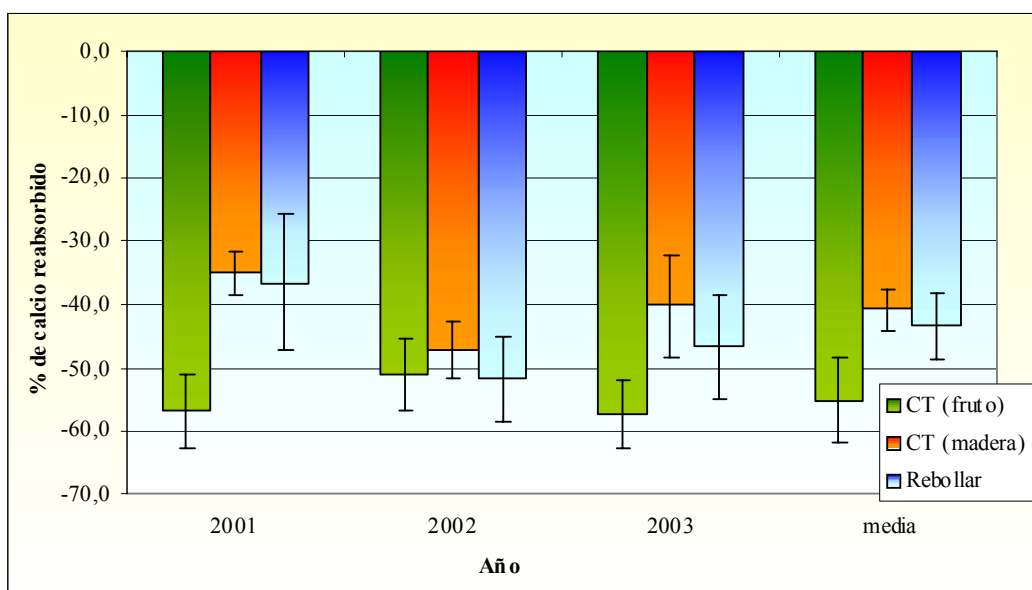


Figura 28. Eficiencia en la reabsorción del calcio en las tres parcelas durante el periodo de estudio (media \pm error estándar).

La Tabla 29 muestra las eficiencias en la reabsorción para este nutriente y las diferencias significativas detectadas entre parcelas y años después de realizar el análisis estadístico.

Tabla 29. Eficiencia en la reabsorción (%) para el calcio en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	a -56,80 a	a -51,05 a	a -57,36 a	-55,07 b
CT (madera)	b -35,04 a	a -47,15 a	a -40,09 a	-40,76 a
Rebollo	b -36,49 a	a -51,81 a	a -46,61 a	-43,31 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la eficiencia en la reabsorción de calcio de nitrógeno entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

Los valores medios para la eficiencia en la reabsorción de calcio en el castaño de fruto fueron significativamente menores que los observados en el castaño de madera y en el rebollar. Dentro de cada parcela no se detectaron diferencias significativas ni entre años, así como tampoco en cada año al comparar parcelas entre sí. Las diferencias observadas para la reabsorción de este nutriente entre parcelas podrían estar relacionadas con el contenido de calcio en las hojas de los árboles. De este modo, el castaño de fruto, que posee unos niveles de calcio en hojas más bajos que el castaño de madera y el rebollo, presenta una eficiencia en la reabsorción menores respecto a la observada en el castaño de madera y el rebollo. Por el contrario, los niveles de calcio en

suelo, que no presentaban diferencias significativas entre parcelas, parecen no tener efecto sobre la reabsorción.

4.2.3.3. Habilidad en la reabsorción.

Los valores medidos para la proficiencia de la reabsorción del calcio en los dos tipos de castañares y en el rebollar se muestran en la Figura 29. Los datos obtenidos van desde los 0,44 (rebollo, 2002) y los 0,65% (rebollo, 2003).

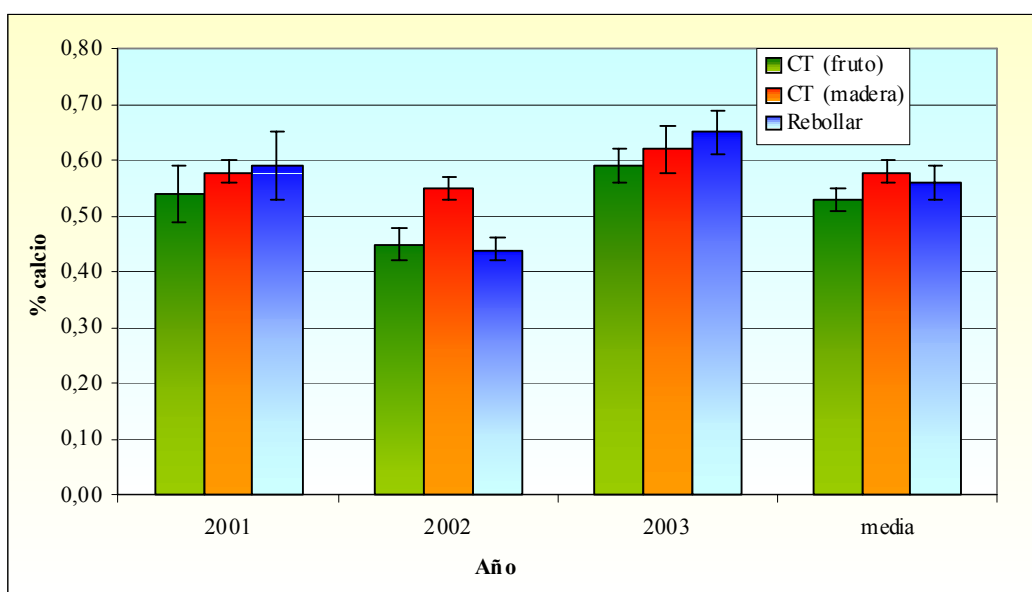


Fig. 29. Habilidad en la reabsorción del calcio en las tres parcelas durante el periodo de estudio (media \pm error estándar).

En la bibliografía encontramos una gran amplitud de resultados para la habilidad de la reabsorción del calcio como son los 0,14% (Kavavadias *et al.*, 2001); los 1,40% de Navarro (2001) o los 0,60-0,66% de Blanco (2004). Como se ha observado al evaluar la evolución temporal del calcio en hojas y la eficiencia en la reabsorción, no se puede hablar de un proceso de retranslocación ya que su concentración es mayor en las hojas senescentes que en las hojas verdes (Chapin, 1980).

Los valores para la habilidad en la reabsorción, así como las diferencias significativas detectadas tras realizar el análisis de la varianza se muestran en la Tabla 30. Pese a que anteriormente observamos diferencias significativas en la concentración de calcio en hojas verdes (las hojas del castaño de fruto presentan mayores niveles de

calcio respecto al castaño de madera y el rebollo) y en la eficiencia en la reabsorción (los valores en el castaño de fruto fueron menores que en las otras dos parcelas), no se detectaron diferencias significativas para la habilidad en la reabsorción del calcio entre las tres parcelas. En el caso de este nutriente los valores para la habilidad en la reabsorción parecen estar más relacionados con los niveles de calcio en el suelo (donde no observamos diferencias significativas entre las tres parcelas) que en hojas verdes.

Tabla 30. Proficiencia en la reabsorción (%) para el calcio en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	a 0,54 a	b 0,45 b	a 0,59 a	0,53 a
CT (madera)	a 0,58 ab	a 0,55 b	a 0,62 a	0,58 a
Rebollo	a 0,59 a	b 0,44 ab	a 0,65 a	0,56 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el prueba LSD para la habilidad en la reabsorción de calcio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

Al igual que ocurría para el nitrógeno y el fósforo, entre ambos tipos de castañares no se detectaron diferencias significativas para la habilidad en la reabsorción del calcio. Los dos tipos de manejos forestales a los que han sido sometidos ambos tipos de castañares parecen que no afectan al genotipo de los árboles. No obstante, la proficiencia también posee un componente fenotípico, pero los posibles cambios producidos como consecuencia de los dos manejos forestales no han sido lo suficientemente importantes para influir en la habilidad de la reabsorción de estos tres elementos.

4.2.4. Dinámica del magnesio.

4.2.4.1. Evolución temporal en las hojas.

La evolución del magnesio en las hojas a lo largo de su ciclo se representa en la Figura 30. Las concentraciones de magnesio resultan más o menos constantes a lo largo del ciclo vegetativo. En las tres parcelas los valores máximos para el magnesio se observaron en octubre de 2003 (4,07 mg g⁻¹ para el castaño de fruto; 4,07 mg g⁻¹ para el castaño de madera y 2,90 mg g⁻¹ para el rebollo). Las concentraciones más bajas se midieron en junio de 2002 (2,42 mg g⁻¹ para el castaño de fruto; 2,42 mg g⁻¹ para el

castaño de madera y 1,56 mg g⁻¹ para el rebollo).

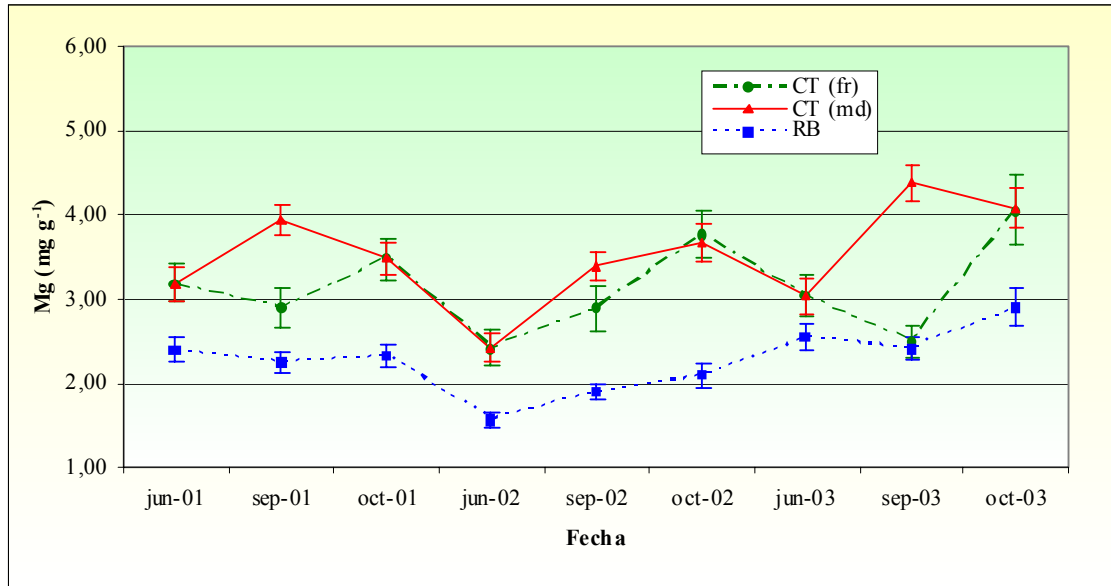


Figura 30. Evolución temporal del contenido de magnesio foliar en las tres parcelas estudiadas. Cada punto representa la media \pm error estándar.

Santa Regina *et al.* (2001) también observaron un comportamiento similar para este nutriente en castaños de España, Italia y Francia.

La Tabla 31 muestra las concentraciones de magnesio en cada muestreo para cada tipo de parcela, así como las diferencias significativas observadas entre estos muestreos. En los dos castaños se detectaron bastantes más diferencias entre meses de muestreo respecto al rebollo, que fue la especie donde menos diferencias significativas se establecieron entre meses. Según nuestros resultados, el magnesio presente en las hojas del árbol no presenta una tendencia clara a lo largo del desarrollo de la hoja, al contrario de lo que observamos para otros nutrientes como nitrógeno, fósforo o calcio.

Tabla 31. Evolución temporal del contenido del magnesio foliar (mg g⁻¹) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

	2001			2002			2003		
	jun	sept	oct	jun	sept	oct	jun	sept	oct
CT (fruto)	3,19ab	2,89b	3,48a	2,42b	2,89b	3,77a	3,04b	2,49c	4,07a
CT (madera)	3,17b	3,94a	3,48a	2,42b	3,39b	3,67a	3,04b	4,38a	4,07b
Rebollo	2,40a	2,24a	2,33a	1,56b	1,90a	2,09a	2,54b	2,41b	2,90a

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

Se realizaron análisis de la varianza de tres vías (Tipo de parcela, año y altura del desarrollo de la hoja) que detectaron diferencias significativas para el tipo de parcela y el año, no observándose la presencia de diferencias significativas ni para la interacción tipo de parcela-año, ni para la altura del árbol donde se desarrolla la hoja ni para las interacciones en las que participa este factor (Tabla 32).

Tabla 32. Análisis de la varianza con tres factores (Tipo de parcela, Año y altura de la hoja) para la evolución temporal del magnesio.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	F	Sig.
Tipo de parcela	180,542	2	134,467	0,000
Año	19,931	3	9,896	0,000
Altura de la hojas	1,783	2	1,328	0,266
Tipo de parcela x Año	4,231	3	2,101	0,100
Tipo de parcela x Altura de la hoja	3,018	4	1,124	0,345
Año x Altura de la hoja	1,009	6	0,250	0,959
Tipo de parcela x Año x Altura de la hoja	1,145	6	0,284	0,944
Error	253,761	378		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

Como se muestra en la Tabla 33, los valores de magnesio en las hojas de los dos tipos de castaño y del rebollo mostraron diferencias significativas entre sí, de manera que el castañar de madera presentó las concentraciones más altas, seguido del de fruto y por último, del rebollar. En cuanto al año, las concentraciones de magnesio en 2002 fueron significativamente inferiores a las de 2001 y 2003, entre las cuales no se detectaron diferencias significativas. Observamos la enorme variabilidad que presenta este nutriente en cuanto a su dinámica en las hojas verdes tanto del castaño, como del rebollo.

Tabla 33. Evolución del magnesio foliar en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003
CT (fruto)	a 3,18 b	b 2,99 b	a 3,20 b
CT (madera)	a 4,20 a	b 3,58 a	a 4,61 a
Rebollar	a 2,33 c	b 1,85 c	a 2,62 c

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el prueba LSD para la concentración de magnesio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada parcela dentro de cada año.

4.2.4.2. Reabsorción.

Los valores encontrados para la eficiencia en la reabsorción de magnesio en las tres parcelas se muestran en la Figura 31. Como se puede observar, encontramos una gran variabilidad entre parcelas y años, obteniéndose tanto valores negativos como positivos. La media de los tres años mostró una eficiencia negativa para los tres manejos forestales estudiados.

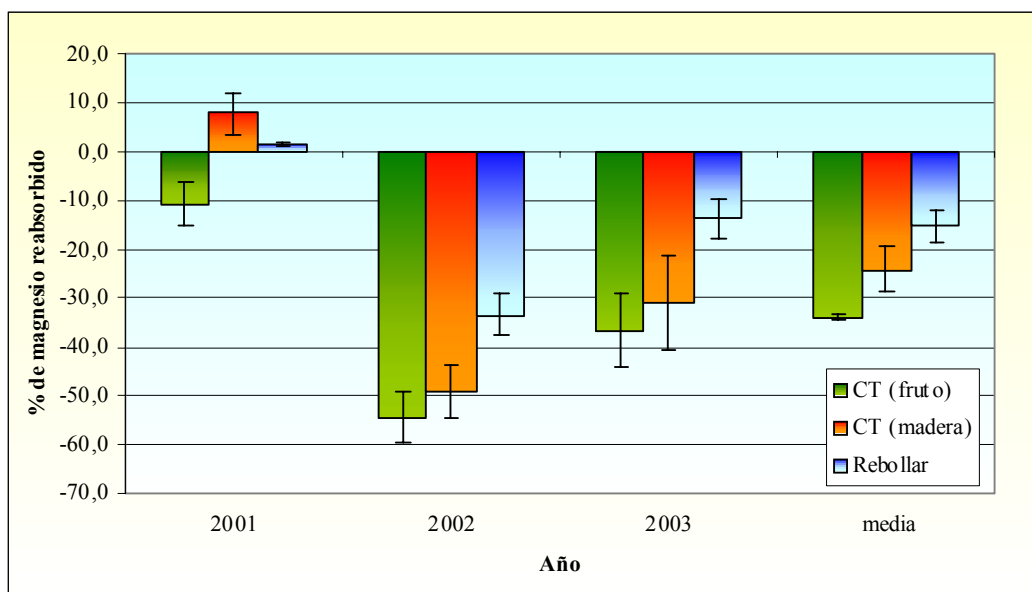


Figura 31. Eficiencia en la reabsorción del magnesio en las tres parcelas durante el periodo de (estudio media \pm error estándar).

Santa Regina *et al.*, (2001) también encontraron tanto valores negativos como positivos en castañares de la cuenca mediterránea. Sardans *et al.* (2005) hablan de eficiencias para el magnesio entre un 3 y un 30%. La mayoría de estudios en los que se observa una reabsorción positiva para este nutriente muestran valores bastante moderados, no siendo frecuente el sobrepasar el 30% (Hagen-Thorn *et al.*, 2006). Feger (1997) propone que las necesidades de magnesio pueden ser perfectamente cubiertas a través de la absorción radicular. El magnesio es un elemento que, la igual que el calcio, suele aumentar su concentración a lo largo del ciclo de desarrollo de la hoja, y es poco susceptible al lavado y a la reabsorción (Ryan y Bormann, 1981).

Los valores medios para la eficiencia en la reabsorción de magnesio reflejaron diferencias significativas entre las tres parcelas. También se detectaron un gran número de diferencias significativas entre años y entre parcelas dentro de cada año, de modo

que no es posible establecer unas conclusiones generales y determinar que factor o factores son los determinantes en la reabsorción de magnesio (Tabla 34).

Tabla 34. Eficiencia en la reabsorción (%) para el magnesio en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	c -10,67 a	b -54,49 c	b -36,74 b	-33,97 c
CT (madera)	a 8,01 a	b -49,10 b	b -31,01 b	-24,03 b
Rebollo	b 1,53 a	a -33,44 c	a -13,63 b	-15,18 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la eficiencia en la reabsorción de magnesio de magnesio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

4.2.4.3. Habilidad en la reabsorción.

Los valores observados para la habilidad en la reabsorción del magnesio durante los tres años de muestreo en las dos especies de árboles estudiadas se muestran en la Figura 32. Los valores mínimos se observaron en el rebollo en 2001 (0,24 %), mientras que los máximos se midieron en el castaño de madera en el año 2003 (0,53 %).

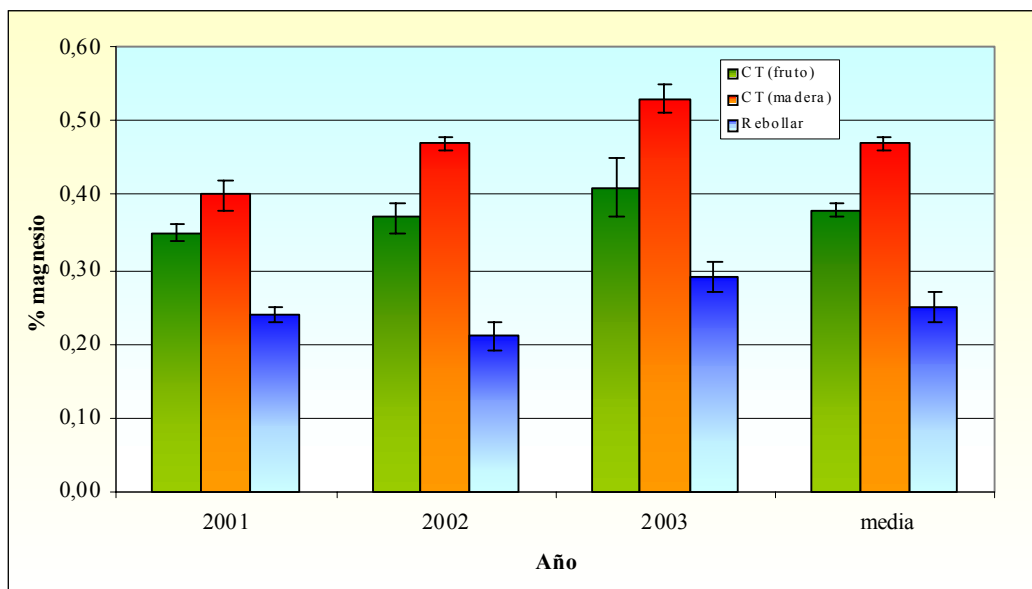


Figura 32. Habilidad en la reabsorción del magnesio en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

Según Killingbeck (1996) las condiciones locales a las que se ve sometido el ecosistema juegan un papel importante en las concentraciones mínimas de magnesio en la hojarasca. En nuestro caso, los diferentes manejos del castaño pueden influir en los

valores observados para la habilidad en la reabsorción. No obstante, no es fácil determinar que factor o factores determinan las concentraciones de magnesio en la hoja antes de su caída al suelo forestal.

Los valores observados en nuestro estudio para la proficiencia en la reabsorción del magnesio se indican en la Tabla 35. Al igual que al estudiar las concentraciones de magnesio en hojas verdes y la eficiencia en la reabsorción, donde observamos diferencias significativas entre las tres parcelas, al calcular la proficiencia en la reabsorción también observamos diferencias significativas entre los dos tipos de castaños y el rebollar. Dada la variabilidad encontrada para este nutriente es muy difícil establecer un patrón de conducta para el magnesio. Es complicado establecer si las diferencias observadas en la dinámica de este nutriente en las hojas del árbol se deben al manejo forestal, a la especie de estudio, régimen hídrico, etc.

Tabla 35. Proficiencia en la reabsorción (%) para el magnesio en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	c 0,35 a	b 0,37 a	b 0,41 a	0,38 b
CT (madera)	a 0,40 c	a 0,47 b	a 0,53 a	0,47 a
Rebollo	b 0,24 b	c 0,21 b	c 0,29 a	0,25 c

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la habilidad en la reabsorción de magnesio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

4.2.5. Dinámica del potasio.

4.2.5.1. Evolución temporal en las hojas.

Dentro del estudio del reciclado de nutrientes en cualquier ecosistema, el potasio es uno de los elementos más móviles, junto al nitrógeno y al fósforo. La Figura 33 muestra la evolución del potasio en las hojas de los dos tipos de castaños y del rebollar. Las concentraciones más altas de potasio se encontraron al principio del ciclo, indicando que existe un gran requerimiento de este elemento; esto podría ser debido a la intensa transpiración o la actividad de los estomas. Así, las concentraciones más altas de potasio se registraron en junio de 2001 para el castaño de fruto ($9,68 \text{ mg g}^{-1}$) y en junio de 2003 para el castaño de madera y el rebollo con valores de $11,30$ y $11,10 \text{ mg g}^{-1}$

respectivamente. El contenido relativo decrece después del periodo de máxima actividad fotosintética debido a la necesidad por parte de los componentes más jóvenes de la planta; no obstante, estas diferencias son frecuentemente determinadas por la lixiviación y por la movilidad de este elemento de unos órganos a otros (Waring y Schlesinger, 1985). Debido a que el potasio es un elemento fácilmente sujeto a pérdidas por lixiviación, cuanto más edad tienen las hojas, más precipitaciones han soportado por lo que sus concentraciones de potasio son menores (Blanco, 2004). Hagen-Thorn *et al.*, (2006) encontraron que las pérdidas de potasio por lavado desde la canopia vegetal oscilan entre un 10 y un 30%. En el caso del potasio, las primeras pérdidas están fuertemente afectadas por la concentración inicial de este elemento (Prescott *et al.*, 1989). En nuestro estudio los valores más bajos para las concentraciones de potasio se observaron en octubre del 2002 para el castaño de fruto (5,01 mg g⁻¹); octubre de 2001 para el castaño de madera (5,02 mg g⁻¹) y octubre de 2003 para el rebollo (5,13 mg g⁻¹).

Otros autores también observaron este descenso en las concentraciones de potasio a lo largo del ciclo vegetativo (Santa Regina *et al.*, 2001; Covelo y Gallardo 2002; Oleksyn *et al.*, 2002 y Blanco 2004).

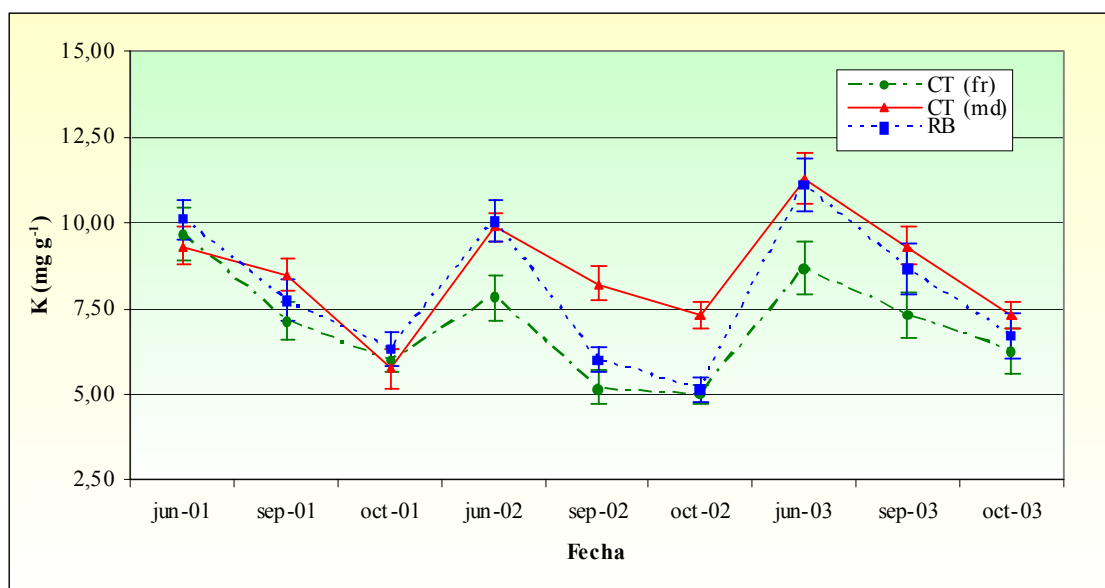


Figura 33. Evolución temporal del contenido de potasio foliar en las tres parcelas estudiadas. Cada punto representa la media \pm error estándar.

La Tabla 36 muestra, para cada parcela, las concentraciones de potasio foliar en los tres muestreos anuales durante los tres años de estudio. Como ya hemos observado, en las tres parcelas las concentraciones superiores de potasio se observaron en junio; en

todos los casos durante los tres años de estudio estas concentraciones fueron superiores significativamente a las observadas en septiembre y octubre, a excepción del año 2001 en el castaño de madera, donde no se detectaron diferencias significativas entre los meses de junio y septiembre. Entre los meses de septiembre y octubre en 2001 y 2003 se detectaron diferencias significativas para los niveles de potasio, mientras que en 2002 los valores de potasio no fueron significativamente distintos.

Tabla 36. Evolución temporal del contenido del potasio foliar (mg g^{-1}) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

	2001			2002			2003		
	jun	sept	oct	jun	sept	oct	jun	sept	oct
CT (fruto)	9,68a	7,13b	5,97c	7,82a	5,20b	5,01c	8,68a	7,30b	6,27c
CT (madera)	9,33a	8,49a	5,76b	9,88a	8,21b	7,30c	11,30a	9,32b	7,31c
Rebollar	10,11a	7,76b	6,32c	10,07a	6,01b	5,15b	11,10a	8,66b	6,71c

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

El análisis de la varianza de tres factores (Tipo de parcela, fecha y altura del árbol donde se desarrolla la hoja) mostró diferencias significativas para el tipo de parcela, el año y la interacción entre ambos factores. No se observaron diferencias significativas para la altura de la hoja, ni para las interacciones en las este factor participa (Tabla 37).

Tabla 37. Análisis de la varianza con tres factores (Tipo de parcela, año y altura de la hoja) para la evolución temporal del potasio.

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	gl	F	Sig.
Tipo de parcela	143,553	2	24,558	0,000
Año	781,497	8	33,423	0,000
Altura de la hojas	21,481	2	3,675	0,226
Tipo de parcela x Año	113,729	16	2,432	0,002
Tipo de parcela x Altura de la hoja	17,464	4	1,494	0,204
Año x Altura de la hoja	20,837	16	0,446	0,969
Tipo de parcela x Año x Altura de la hoja	65,052	32	0,696	0,893
Error	946,969	324		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

La concentración de potasio en las hojas de los dos tipos de castaño y del rebollo mostraron diferencias significativas entre sí (Tabla 38) de modo que los niveles más altos se observaron en el castañar de madera, seguido del rebollar y del castañar de fruto. Como la interacción tipo de parcela-año resultó ser significativa, cada parcela mostró un diferente comportamiento a lo largo de los tres años de estudio. En el castañar de fruto, los niveles de potasio en 2002 fueron significativamente inferiores a los presentes en 2001 y 2003, entre los cuales no se detectaron diferencias significativas

Tabla 38. Evolución del potasio foliar en las tres parcelas estudiadas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003
CT (fruto)	a 6,90 c	b 5,99 c	a 7,41 c
CT (madera)	b 8,10 a	b 8,46 a	a 9,31 a
Rebollar	b 7,60 b	b 7,13 b	a 8,82 b

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para la concentración de potasio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada parcela dentro de cada año.

4.2.5.2. Reabsorción.

La eficiencia en la reabsorción del potasio en las dos especies sometidas a tres manejos forestales se muestra en la Figura 34. Los valores encontrados para la eficiencia del potasio muestran una alta eficiencia en la reabsorción para este elemento. Los valores observados oscilan entre un 47,17% (rebollo, 2002) y un 26,80% (castaño fruto, 2003).

Los resultados para la reabsorción de potasio encontrados en la bibliografía muestran unos valores altos: 44,26% (Ralhan y Singh, 1987); (70% (Navarro, 2001); 45,9-59,8% (Blanco, 2004); 77-84 % (Sardans *et al.*, 2005); 38-51% (Hagen-Thorn *et al.*, 2006). Los valores sobre la reabsorción de potasio deben analizarse con precaución ya que, debido al alto grado de lixiviación del potasio, se trata de un elemento que se pierde fácilmente desde las copas de los árboles y este método de medida de la reabsorción no tiene en cuenta esta pérdida por lavado (Bockheim y Leide, 1991).

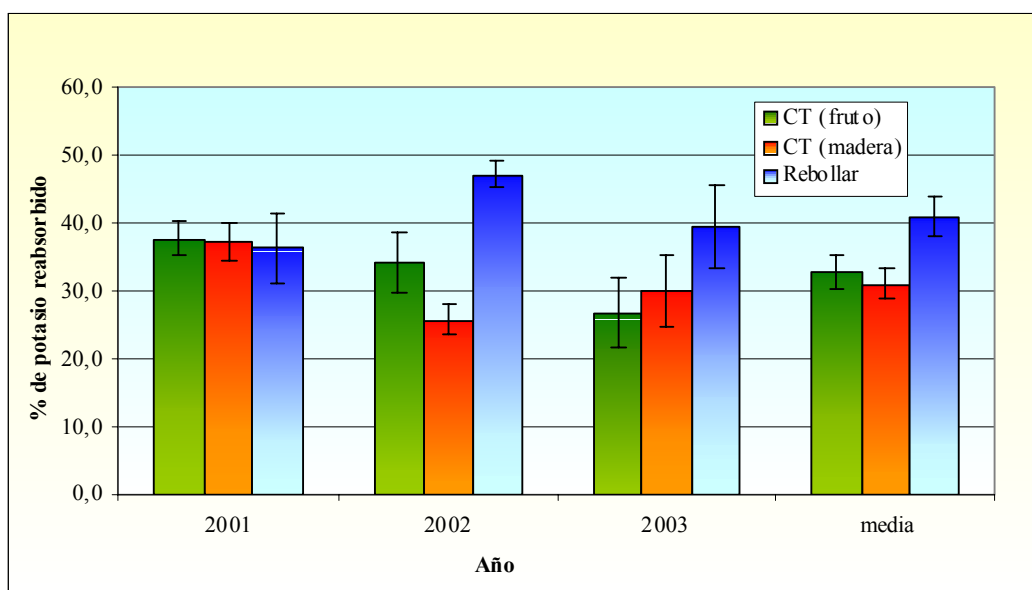


Figura 34. Eficiencia en la reabsorción del potasio en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

En la Tabla 39 se muestran las eficiencias medidas para los tipos de castaños y en el rebollar en los tres años de estudio, así como las diferencias significativas detectadas entre parcelas y años. La eficiencia media en la reabsorción de potasio fue significativamente mayor en el rebollar respecto a la observada en ambos tipos de castaños, entre los cuales no se detectaron diferencias significativas entre ellos, aunque en 2001 no se detectaron diferencias significativas entre las tres parcelas. Las concentraciones de potasio tanto en hojas como en suelo no parecen tener un efecto definitivo en la reabsorción de este elemento. Como ya se ha señalado, debido a la elevada facilidad de lavado que presenta el potasio, es bastante complicado realizar una interpretación muy rigurosa de los resultados para este nutriente.

Tabla 39. Eficiencia en la reabsorción (%) para el potasio en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	a 37,77 a	b 34,06 a	b 26,80 a	32,88 b
CT (madera)	a 37,28 a	c 25,72 b	ab 29,96 a	30,99 b
Rebollo	a 36,42 b	a 47,17 a	a 39,38 ab	40,99 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el prueba LSD para la eficiencia en la reabsorción de potasio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas

4.2.5.3. Habilidad en la reabsorción.

Los valores obtenidos para la proficiencia en la reabsorción del potasio se muestran en la Figura 35. Estos valores se encuentran entre los 0,58 % (castaño madera, 2001) y los 0,73 % (castaño madera, 2002 y 2003).

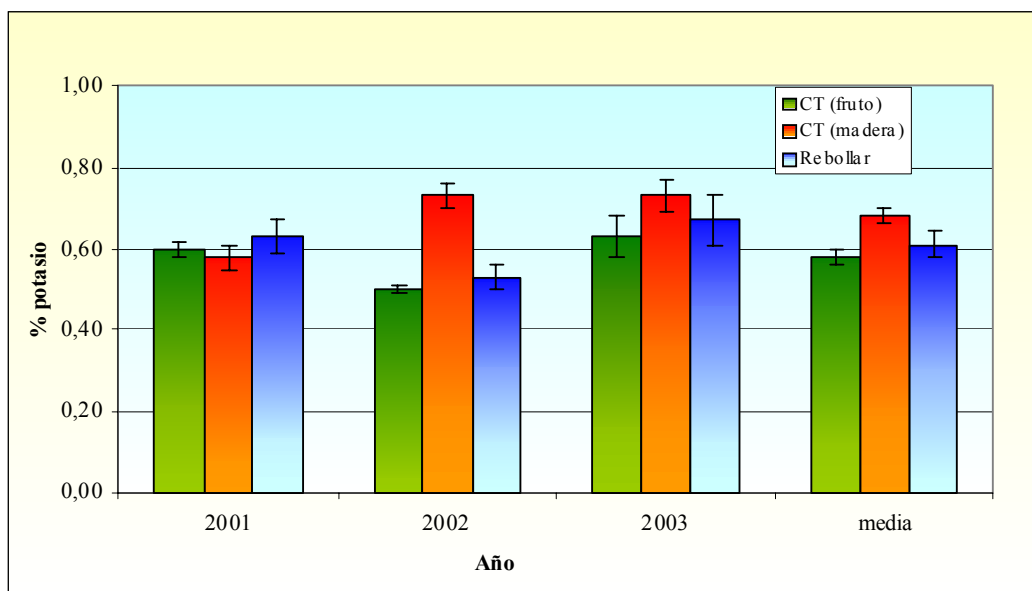


Figura 35. Habilidad en la reabsorción del potasio en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

Estos valores se encuentran por encima de los observados por Blanco (2004) en especies de *Pinus* con valores entre un 0,27 y 0,30% pero cerca de los 0,71% encontrados por Bargali y Singh (1997) en *Pinus patula*.

En los estudios de reabsorción para el potasio, hay que tener en cuenta la facilidad con la que este nutriente es lixiviado, tanto desde las hojas verdes como de las senescentes, por lo que la retranslocación previa a la caída foliar no es el proceso más importante en la circulación del potasio dentro del ecosistema forestal (Vitousek, 1982).

En la Tabla 40 se muestran los valores y las diferencias significativas para la habilidad en la reabsorción de potasio en las tres parcelas durante los tres años de estudio. El castaño de fruto y el rebollar mostraron una superior habilidad en la reabsorción de magnesio frente a la observada para el castaño de madera.

Tabla 40. Proficiencia en la reabsorción (%) para el potasio en las tres parcelas durante los tres años estudiados.

	2001	2002	2003	Media
CT (fruto)	a 0,60 a	b 0,50 b	a 0,63 a	0,58 b
CT (madera)	a 0,58 b	a 0,73 a	a 0,73 a	0,68 a
Rebollo	a 0,63 a	b 0,53 ab	a 0,67 a	0,61 b

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para la habilidad en la reabsorción de potasio entre años dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada año entre parcelas.

4.3. PRODUCCIÓN DE HOJARASCA.

La producción de hojarasca se evaluó en las tres parcelas de estudio debido a la gran importancia que tiene el desfronde para cualquier ecosistema forestal. El conjunto de estas fracciones, junto con las raíces muertas, conforman la principal fuente de materia orgánica incorporada al suelo en los ecosistemas forestales (Lousier y Parkinson, 1976).

4.3.1. Producción de las distintas fracciones de la hojarasca.

4.3.1.1. Producción de hojarasca total.

La producción media de hojarasca recogida durante los cuatro ciclos vegetativos estudiados fue de 4972,2 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castaño de fruto; 5236,6 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castaño de madera y 3492,9 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el rebollar (Tabla 41).

Tabla 41. Producción de hojarasca total (Kg ha⁻¹ año⁻¹) durante los cuatro ciclos en las tres parcelas de estudio.

Ciclo	Castaño fruto		Castaño madera		Rebollar	
	Producción	% producción total	Producción	% producción total	Producción	% producción total
1	5420,6	100,0	5077,8	100,0	3266,0	100,0
2	4781,7	100,0	5073,9	100,0	3679,1	100,0
3	4101,9	100,0	5278,5	100,0	3482,9	100,0
4	5584,5	100,0	5516,2	100,0	3543,5	100,0
media	4972,2 ^{±675,7}	100,0	5236,6 ^{±209,5}	100,0	3492,9 ^{±172,1}	100,0

El orden ponderal de las distintas fracciones de la hojarasca en las tres parcelas fue el siguiente:

Castaño de fruto: Hojas > cúpulas > frutos > ramas > otros > inflorescencias.

Castaño de madera: Hojas > ramas > cúpulas > inflorescencias > frutos > otros.

Rebollar: Hojas > ramas > otros > inflorescencias > cúpulas > otros.

El ciclo anual de caída de restos vegetales en las tres parcelas está prácticamente limitado a los meses de octubre y noviembre, meses durante los cuales se produce la caída mayoritaria de la hoja, con picos de caída menos pronunciados durante los meses de julio, debido a la caída de inflorescencias (Fig. 36). Estos valores de producción son similares a otros obtenidos por otros autores en castañares (O'Neill y De Angelis, 1981; Santa Regina *et al.*, 2000, 2001) y en rebollares (Carceller *et al.*, 1989; Gallardo *et al.*, 1998; Rapp *et al.*, 1999).

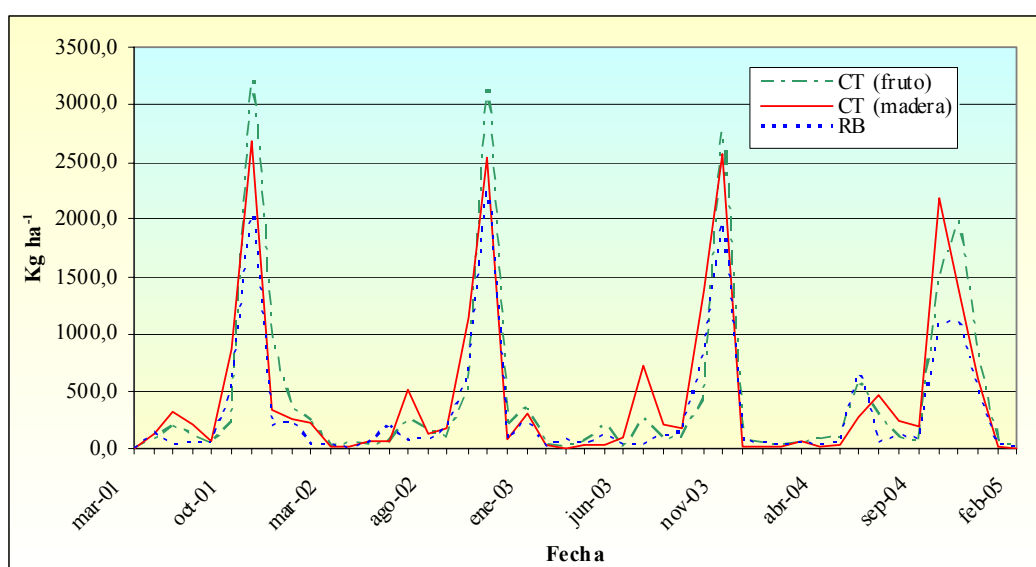


Figura 36. Producción total de hojarasca (Kg ha⁻¹) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

El análisis paramétrico de dos factores, tipo de parcela y ciclo, no mostró diferencias significativas para ninguno de los dos factores ni para la interacción entre ellos (Tabla 42).

Tabla 42. Análisis de la varianza para la hojarasca total con dos factores (Tipo de parcela y ciclo).

Factor	g.l.	Suma de cuadrados	F	Sig.
Tipo de parcela	2	0,195	0,418	0,660
Ciclo	3	0,390	0,835	0,477
Tipo de parcela x Ciclo	6	0,109	0,233	0,965
Error	124	0,467		

Aunque significativamente no se detectaron diferencias significativas para los valores totales de producción total entre las tres parcelas estudiadas, en los dos tipos de castaños las cantidades que alcanzaron el suelo forestal fueron algo superiores a la los observados en la parcela de *Quercus pyrenaica*. Los melojares de está localización no están sometidos a ningún tipo de manejo forestal, se trata de árboles de muy poco porte, que crecen muy juntos entre sí y por tanto, no alcanzan un gran desarrollo. Dentro de los dos tipos de castaños observamos mayor cantidad de producción en el de madera que en el de fruto. Además de esta mayor cantidad de restos vegetales que caen al suelo, en el castaño de madera la cobertura vegetal es mayor que en el castaño de fruto. La hojarasca presente en el suelo incide en un gran número de procesos ecológicos ya que rasca ejerce un efecto protector frente a la erosión y cambios de temperatura y/o humedad además de facilitar la infiltración de agua (Schutz, 1990).

4.3.1.2. Producción de hojas.

La producción media de hojas recogida durante los cuatro ciclos vegetativos se muestra en la Tabla 43. En el castaño de fruto fue de 2153,7 Kg ha⁻¹ año⁻¹; 3101,2 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castaño de madera y 2623,2 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el rebollar (Tabla 43).

Tabla 43. Producción de hojas (Kg ha⁻¹ año⁻¹) durante los cuatro ciclos en las tres parcelas de estudio.

Ciclo	Castaño fruto		Castaño madera		Rebollar	
	Producción	% producción total	Producción	% producción total	Producción	% producción total
1	2364,1	43,6	3051,4	60,1	2486,5	76,1
2	1961,9	41,0	3005,6	59,2	2819,5	76,6
3	2118,9	51,7	3175,2	60,2	2656,4	76,3
4	2169,6	38,9	3172,6	57,5	2530,4	71,1
media	2153,7 ^{±165,9}	43,3	3101,2 ^{±86,0}	59,2	2623,2 ^{±149,7}	75,1

Las hojas comprenden la fracción mayoritaria de la hojarasca total, sobre todo en el rebollar, que constituyeron un 75% del desfronde total, mientras que en los dos castaños, aún siendo también la fracción dominante, el porcentaje respecto al total

fue menor, siendo un 43% en el castañar de fruto y un 59% en el castañar de madera. Esto se debe a que en el rebollar, después de las hojas, prácticamente sólo las ramas y la fracción compuesta por otros restos vegetales contribuyen a la hojarasca total, mientras que en los dos castañares el resto de fracciones constituyeron un porcentaje más importante de la producción total de hojarasca.

En la mayoría de los ecosistemas forestales, las hojas representan la fracción más relevante de la hojarasca. Los numerosos estudios llevados a cabo sobre desfronde así lo demuestran (Singh *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2002; Ranger *et al.*, 2003; Inagaki *et al.*, 2004; Pavón *et al.*, 2005; Lin *et al.*, 2006; Caritat *et al.*, 2006; Meier *et al.*, 2006; Barlow *et al.*, 2007; Pandey *et al.*, 2007; Imgraben y Dittmann, 2008; Wang *et al.*, 2008).

Al tratarse de dos especies caducifolias, su ciclo de caída anual muestra una clara estacionalidad, reduciéndose prácticamente al mes de noviembre durante los cuatro ciclos estudiados (Fig. 37).

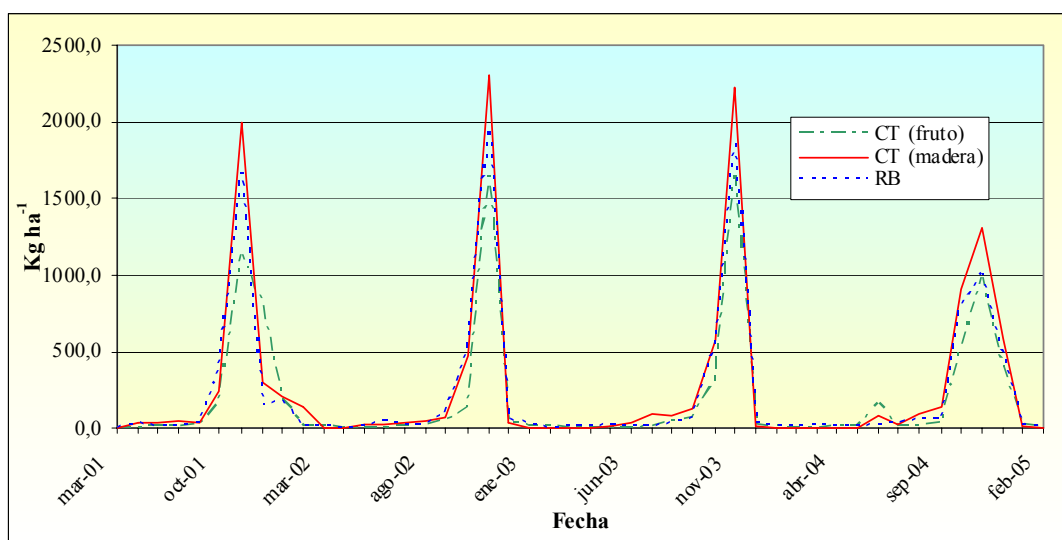


Figura 37. Producción total de hojas (Kg ha^{-1}) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

La caída mayoritaria de hojas a lo largo de los cuatro ciclos se produjo durante el mes de noviembre, comprendiendo entre un 60 y un 65 % de la producción anual

total de hojarasca en las tres parcelas. En el castañar de fruto, durante los meses de octubre y diciembre se recogieron valores en torno a un 14% de la producción total; en el castañar de madera y en el rebollar el segundo mes donde más producción foliar se recogió fue octubre con un 18% y un 21% respectivamente. En el resto de meses la producción de hojas fue escasa, influido por la dominancia de los vientos, más que por su ciclo biológico de caída. En el rebollar estos aportes posteriores también son debidos a que las hojas que aún quedan sobre las ramas más jóvenes, situadas en la parte inferior del árbol, tienen una acentuada marcescencia, conservando sus hojas durante gran parte del invierno (Tabla 44).

Tabla 44. Cantidad de hojas mensual (kg ha^{-1}) en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos).

	CT (fruto)		CT (madera)		Rebollar	
	Kg ha^{-1}	%	Kg ha^{-1}	%	Kg ha^{-1}	%
Marzo	4,07	0,19	1,70	0,05	17,54	0,67
Abril	3,93	0,18	1,45	0,05	7,58	0,29
Mayo	4,81	0,22	9,46	0,30	12,63	0,48
Junio	43,20	2,00	45,87	1,48	30,78	1,17
Julio	10,35	0,48	48,46	1,56	23,09	0,88
Agosto	20,80	0,96	69,57	2,24	34,37	1,31
Septiembre	45,38	2,10	90,64	2,92	65,57	2,49
Octubre	284,63	13,20	548,98	17,68	562,33	21,36
Noviembre	1355,45	62,84	1964,21	63,27	1625,55	61,74
Diciembre	319,89	14,83	233,25	7,51	180,12	6,84
Enero	56,75	2,63	54,68	1,76	64,85	2,46
Febrero	7,65	0,35	36,06	1,16	8,38	0,32
	2156,89	100,00	3104,33	100,00	2632,77	100,00

Se llevó a cabo un análisis de la varianza de dos factores (Tipo de parcela y ciclo), el cual no detectó diferencias significativas ni para el tipo de parcela, ni para el ciclo ni para la interacción (Tabla 45). En los dos castañares la cantidad de hojas que caen al suelo forestal en las tres parcelas parece que no se ve afectada por el tipo de manejo al que el castaño se ve sometido. No obstante, aunque no pudimos hablar de diferencias significativas, es cierto que la cantidad de hojas que caen al suelo en el castañar de madera es superior a la registrada en el castañar de fruto, por lo que podemos decir que el tipo de manejo influye en la cantidad de hojas que caen al suelo del bosque.

Tabla 45. Análisis de la varianza para la producción de hojas con dos factores (Tipo de parcela y ciclo).

Factor	g.l.	Suma de cuadrados	F	Sig.
Tipo de parcela	2	0,827	1,160	0,317
Ciclo	3	1,077	1,510	0,215
Tipo de parcela x Ciclo	6	0,171	0,240	0,962
Error	124	0,713		

4.3.1.3. Producción de ramas.

Las ramas constituyeron la segunda fracción en porcentaje de la hojarasca en el castañar de madera y en el rebollar mientras que en el castañar de fruto quedó relegada a la cuarta posición por detrás de hojas, frutos y cúpulas. La producción media de ramas recogida durante los cuatro ciclos vegetativos tuvo valores parecidos en las tres parcelas estudiadas de modo que se registraron 523,6 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castañar de fruto; 509,0 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castañar de madera, y 514,9 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el rebollar (Tabla 46).

Tabla 46. Producción de ramas (Kg ha⁻¹ año⁻¹) durante los cuatro ciclos en las tres parcelas de estudio.

Ciclo	Castañar fruto		Castañar madera		Rebollar	
	Producción	% producción total	Producción	% producción total	Producción	% producción total
1	512,6	9,5	276,1	5,4	481,7	14,7
2	696,2	14,6	670,0	13,2	448,7	12,2
3	373,9	9,1	334,3	6,3	497,6	14,3
4	511,7	9,2	755,5	13,7	631,6	17,7
media	523,6 ^{±132,2}	10,5	509,0 ^{±239,1}	9,7	514,9 ^{±80,4}	14,7

La cantidad de ramas que retornan al suelo a través del desfronde es importante pero su aportación al suelo es relativamente poco conocida. Los datos sobre la caída de hojas si están bien documentados en distintas partes del globo y en diferentes especies, pero las reseñas sobre la caída de ramas son escasas, muy específicas de cada sitio, y difíciles de medir a escala regional (Lehtonen *et al.*, 2004).

En la Figura 38 se aprecia la dinámica de la caída de ramas en las tres parcelas durante los cuatro ciclos estudiados. El ritmo de caída es similar en los tres casos; al contrario que en el caso de las hojas, no se observó un comportamiento estacional en desfronde de las ramas, presentando un comportamiento más errático a lo largo de los cuatro ciclos. La caída de ramas está más relacionada con fenómenos tormentosos y de vientos fuertes que pudieran provocar una mayor caída de ramas secas. Se observaron ciertos picos de caída durante los meses de enero, indicando que el desfronde de ramas puede estar también relacionado con las heladas.

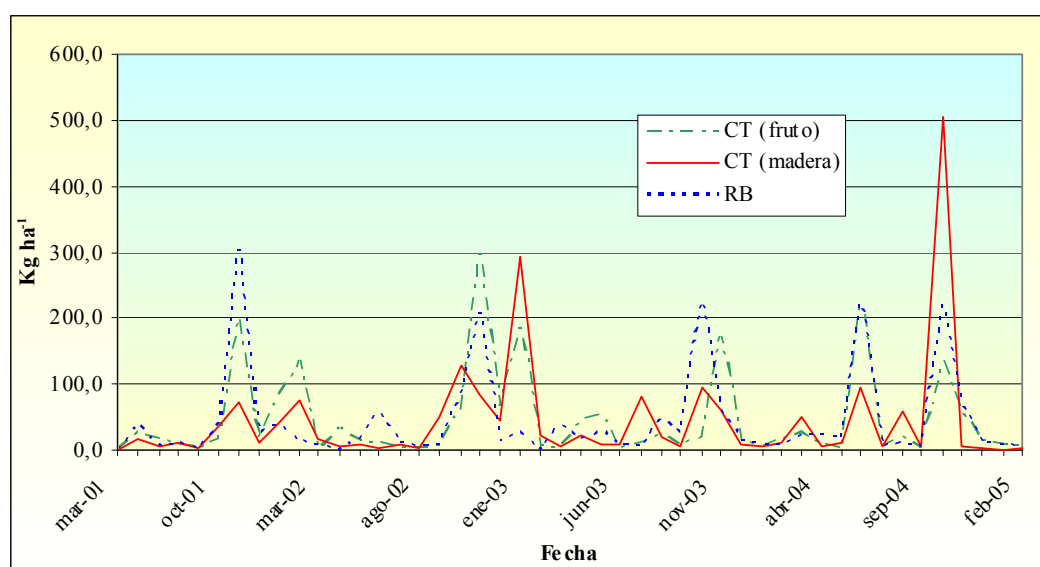


Figura 38. Producción total de ramas (Kg ha^{-1}) en las tres parcelas estudiadas a lo largo del periodo de estudio.

La Tabla 47 muestra las cantidades medias registradas en cada mes para las tres parcelas estudiadas. En el castañar de fruto el mes que más ramas aportó fue noviembre con un 34% seguido de junio, enero y octubre con valores entre el 10 y el 15% de la producción total. En el castañar de madera en el mes que más ramas se registraron fue octubre con un 37% seguido de enero (16%) y noviembre (11%). En el resto de los meses el aporte medio de ramas estuvo por debajo del 3%. Por ultimo, en el rebollar la producción de ramas más alta se obtuvo durante los meses de octubre y noviembre con valores del 30% del total seguido de junio con un 15%.

Tabla 47. Cantidad de ramas media mensual (kg ha^{-1}) en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos).

	CT (fruto)		CT (madera)		Rebollar	
	Kg ha^{-1}	%	Kg ha^{-1}	%	Kg ha^{-1}	%
Marzo	11,01	2,04	24,26	4,66	23,21	4,38
Abril	28,28	5,24	12,07	2,32	13,45	2,54
Mayo	24,12	4,47	10,22	1,96	22,16	4,18
Junio	65,68	12,18	31,11	5,98	83,11	15,69
Julio	9,85	1,83	25,20	4,84	6,93	1,31
Agosto	12,31	2,28	23,84	4,58	20,04	3,78
Septiembre	4,42	0,82	16,24	3,12	11,70	2,21
Octubre	58,33	10,81	191,52	36,79	142,41	26,89
Noviembre	182,76	33,88	55,76	10,71	161,79	30,55
Diciembre	28,73	5,33	17,18	3,30	17,06	3,22
Enero	71,92	13,33	85,15	16,36	20,26	3,83
Febrero	42,03	7,79	28,04	5,39	7,48	1,41
	539,43	100,00	520,60	100,00	529,60	100,00

El análisis de la varianza de dos vías (tipo de parcela y ciclo) realizado no mostró diferencias significativas ni para el tipo de parcela, ni el ciclo ni la interacción entre ambos factores (Tabla 48).

Tabla 48. Análisis de la varianza para la producción de ramas con dos factores (tipo de parcela y ciclo).

Factor	g.l.	Suma de cuadrados	F	Sig.
Tipo de parcela	2	0,039	0,118	0,889
Ciclo	3	0,026	0,078	0,972
Tipo de parcela x Ciclo	6	0,098	0,295	0,938
Error	124	0,332		

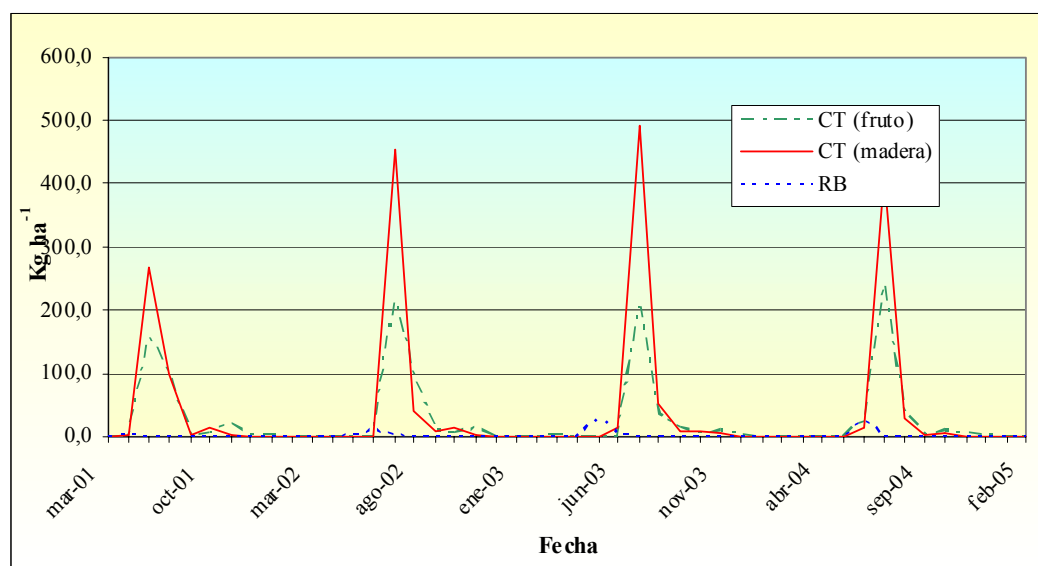
4.3.1.4. Producción de inflorescencias.

La producción media de inflorescencias recogida durante los cuatro ciclos vegetativos fue de $305,5 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el castañar de fruto; $487,3 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el castañar de madera, y $18,22 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el rebollar (Tabla 49).

Tabla 49. Producción de inflorescencias ($\text{Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) durante los cuatro ciclos en las tres parcelas.

Ciclo	Castañar fruto		Castañar madera		Rebollar	
	Producción	% producción total	Producción	% producción total	Producción	% producción total
1	289,3	5,3	389,0	7,7	1,7	0,1
2	348,4	7,3	515,6	10,2	14,1	0,4
3	268,4	6,5	581,4	11,0	32,5	0,9
4	315,8	5,7	463,4	8,4	24,6	0,7
media	$305,5^{\pm 34,5}$	6,1	$487,3^{\pm 81,4}$	9,3	$18,22^{\pm 13,4}$	0,5

La Figura 39 muestra la dinámica de caída de las inflorescencias en las tres parcelas; en los tres casos, la producción media de inflorescencias se recogió durante uno o dos meses, en el resto del año obedece casi con toda seguridad a que estos órganos quedan enganchados en el follaje o esclerotizados en su pedúnculo y van cayendo con la acción del viento.

**Figura 39. Producción total de inflorescencias en las tres parcelas estudiadas a lo largo del periodo de estudio.**

Como se indica en la Tabla 50, en el castañar de fruto la producción de inflorescencias representó solamente un 6% de la producción total de hojarasca siendo la fracción cuantitativamente menos importante. Aquí la mayor parte de la producción de inflorescencias se establece durante los meses de julio (66%) y agosto (21%). En el

castañar de madera la producción de inflorescencias ocupa el 4º lugar en orden de importancia en cuanto a su aporte al suelo, estando su ciclo anual de caída prácticamente limitado al mes de julio con un 83% del total. Por último, en el rebollar también ocuparon el 4º lugar, representando solamente un 0,5% de la producción total. La caída de inflorescencias en esta parcela se limita prácticamente en su totalidad a los meses de mayo (49%) y junio (45%), en el resto de los meses el aporte de inflorescencias es prácticamente insignificante. Además de la menor cantidad de esta fracción del desfronde en el rebollar frente a ambos tipos de castaños, cabe destacar el adelanto en su caída de modo que en el rebollar durante el mes de julio, donde se produce la mayoría del desfronde de inflorescencia en los castaños, prácticamente ya han caído todas las inflorescencias.

Tabla 50. Cantidad de inflorescencias media mensual (Kg ha^{-1}) en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos).

	CT (fruto)		CT (madera)		Rebollar	
	Kg ha^{-1}	%	Kg ha^{-1}	%	Kg ha^{-1}	%
Marzo	1,01	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00
Abril	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Mayo	0,42	0,14	0,25	0,05	10,13	48,84
Junio	5,98	1,95	6,36	1,30	9,35	45,05
Julio	204,49	66,86	406,35	83,39	0,78	3,77
Agosto	64,77	21,18	54,63	11,21	0,26	1,27
Septiembre	6,72	2,20	6,82	1,40	0,15	0,71
Octubre	7,62	2,49	9,65	1,98	0,00	0,01
Noviembre	11,75	3,84	2,86	0,59	0,07	0,31
Diciembre	2,35	0,77	0,09	0,02	0,01	0,04
Enero	0,74	0,24	0,28	0,06	0,00	0,00
Febrero	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00
Total	305,84	100	487,38	100,00	20,75	100,00

La Tabla 51 muestra el análisis de la varianza de dos vías realizada para el tipo de parcela y ciclo, realizadas. Se detectaron diferencias para el tipo de parcela pero no para el ciclo ni para la interacción.

La producción de inflorescencias fue ligeramente mayor en el castañar de madera respecto a la del castañar de fruto, pero no se observaron diferencias significativas entre ambos. Sin embargo, esta cantidad de inflorescencias registrada en

los dos castañares fue significativamente mayor que la del rebollar. Observamos una producción muy escasa de esta fracción en el melojar estudiado debido probablemente a la excesiva densidad del arbolado y a la ausencia de manejo del bosque

Tabla 51. Análisis de la varianza para la producción de inflorescencias con dos factores (Tipo de parcela y ciclo).

Factor	g.l.	Suma de cuadrados	F	Sig.
Tipo de parcela	2	4,578	9,520	0,000
Ciclo	3	0,089	0,186	0,906
Tipo de parcela x Ciclo	6	0,099	0,207	0,974
Error	124	0,481		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

4.3.1.5. Producción de frutos.

La cantidad de frutos recogida anualmente en los dos tipos de castañares y en el rebollar se muestra en la Tabla 52. La producción media de frutos registrada durante los cuatro ciclos vegetativos fue de 644.6 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castañar de fruto; 363.7 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castañar de madera, y 10.4 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el rebollar. Lógicamente, la producción de frutos fue superior en el castañar de fruto frente al de madera, éste último tipo de castañar produce castañas de menor tamaño y calidad respecto al primero. En el rebollar, la cantidad de frutos que llegan al suelo es muy escasa, similares a los registrados por autores como Gallardo *et al.* (1998), que registraron valores entre 8 y 16 Kg ha⁻¹ año⁻¹ de frutos en melojares de la Sierra de Gata.

En las tres parcelas estudiadas se observa que la producción total de frutos fluctúa entre ciclos. Esto es un hecho muy común ya que en la mayoría de especies forestales, normalmente la producción de frutos varía considerablemente entre años (Escudero *et al.*, 1992a), especialmente en especies del género *Quercus* (Caritat *et al.*, 2006). Frecuentemente, la producción de frutos afecta a la producción de otros órganos del árbol. Así, es bastante normal observar que cuando en un ciclo se produce una cantidad considerable de frutos, en el ciclo siguiente la producción de hojas es menor

(Gloaguen y Touffet, 1982). En nuestro estudio este hecho se pone de manifiesto en ambos castañares, de modo que el primer ciclo fue el más productivo en cuanto a frutos y en el segundo las cantidades de hojas que retornaron al suelo fueron las menos cuantiosas de los cuatro ciclos estudiados.

Tabla 52. Producción de frutos ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) durante los cuatro ciclos en las tres parcelas.

Ciclo	Castañar fruto		Castañar madera		Rebollar	
	Producción	% producción total	Producción	% producción total	Producción	% producción total
1	880,2	16,2	511,5	10,1	2,4	0,1
2	587,4	12,3	223,4	4,4	37,7	1,0
3	386,9	9,4	359,5	6,8	1,5	0,0
4	723,8	13,0	360,2	6,5	0,0	0,0
media	$644,6^{\pm 209,3}$	13,0	$363,7^{\pm 117,7}$	6,9	$10,4^{\pm 18,2}$	0,3

Como se observa en la Figura 40 el aporte de frutos al dosel herbáceo durante los cuatro ciclos estudiados es mucho más concentrado en el tiempo que el de otras fracciones como hojas o ramas.

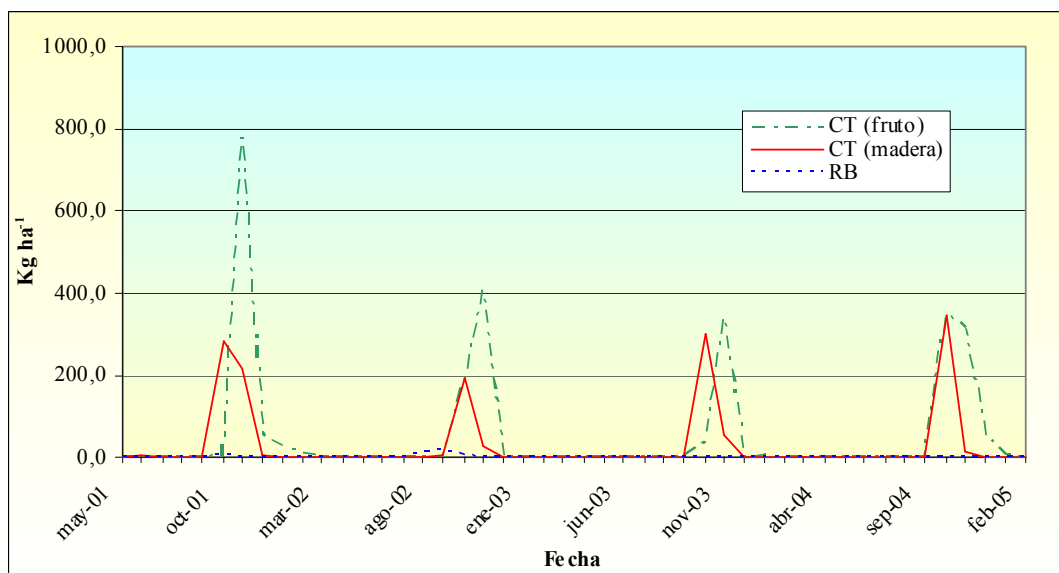


Figura 40. Producción total de frutos (Kg ha^{-1}) en las tres parcelas estudiadas a lo largo del periodo de estudio.

En el castañar dedicado a la producción de fruto, el mes más productivo fue noviembre, con una cantidad media de 461,9 Kg ha⁻¹ año⁻¹ (71,7%) seguido de octubre con 143,2 Kg ha⁻¹ año⁻¹ (22,22 %). En el castañar de madera octubre fue el mes donde mayor cantidad de frutos se registraron con 281,9 mientras que noviembre fue el segundo mes en el cual se recogió más cantidad de dicho órgano con 77,88 Kg ha⁻¹ año⁻¹ (21,41%). En el rebollar la escasa producción, un 0,3% del total, se repartió entre los meses de agosto, septiembre y octubre, no llegándose en ningún caso a sobrepasar los 5 Kg ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 53). Cabe destacar la diferencia entre ambos tipos de castaños en cuanto al mes de mayor cantidad de frutos registrada; el que en el castañar de madera la mayoría de frutos se recogieran en octubre puede ser debido al menor grado de desarrollo que alcanzan en dicha parcela respecto al castañar de fruto.

Tabla 53. Cantidad de frutos media mensual (Kg ha⁻¹) en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos).

	CT (fruto)		CT (madera)		Rebollar	
	Kg ha ⁻¹	%	Kg ha ⁻¹	%	Kg ha ⁻¹	%
Marzo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Abril	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Mayo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Junio	0,00	0,00	0,75	0,21	0,00	0,00
Julio	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Agosto	0,00	0,00	0,00	0,00	3,21	30,86
Septiembre	0,00	0,00	1,05	0,29	4,54	43,56
Octubre	143,20	22,22	281,92	77,52	2,66	25,53
Noviembre	461,89	71,66	77,88	21,41	0,00	0,00
Diciembre	28,42	4,41	1,77	0,49	0,00	0,00
Enero	8,38	1,30	0,32	0,09	0,00	0,00
Febrero	2,67	0,41	0,00	0,00	0,00	0,00
Total	644,55	100,00	363,68	100,00	10,41	100,00

El análisis de la varianza de dos vías, tipo de parcela y ciclo, mostraron la existencia de diferencias significativas para el tipo de parcela, mientras que para el ciclo y la interacción entre ambos no se observaron diferencias significativas. (Tabla 54)

Tabla 54. Análisis de la varianza para la producción de frutos con dos factores (Tipo de parcela y ciclo).

Factor	g.l.	Suma de cuadrados	F	Sig.
Tipo de parcela	2	2,666	4,760	0,010
Ciclo	3	0,311	0,555	0,646
Tipo de parcela x Ciclo	6	0,238	0,425	0,861
Error	124	0,560		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

El aporte medio anual de frutos en los dos tipos de castañares fue significativamente mayor que el registrado en el rebollar, aunque en este caso, al contrario que en las inflorescencias, la cantidad de frutos fue mayor en el castañar de fruto que en el de madera. Es bien sabido que muchos de los frutos del rebollo cuando caen al suelo lo hacen sin haber alcanzado su desarrollo completo, lo que puede explicar, los menores aportes registrados debido a su menor tamaño y por tanto, menor peso que el de los frutos de ambos castañares.

4.3.1.6. Producción de cúpulas.

En la Tabla 55 se muestra la producción de cúpulas registrada durante los 4 ciclos estudiados y la producción media de estos ciclos. La producción media de cúpulas recogida durante los cuatro ciclos vegetativos fue de 765,4 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castañar de fruto; 507,2 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el castañar de madera y 17,6 Kg ha⁻¹ año⁻¹ en el rebollar.

Tabla 55 Producción de cúpulas (Kg ha⁻¹ año⁻¹) durante los cuatro ciclos en las tres parcelas.

Ciclo	Castañar fruto		Castañar madera		Rebollar	
	Producción	% producción total	Producción	% producción total	Producción	% producción total
1	1115,5	20,6	614,6	12,1	0,2	0,0
2	672,7	14,1	404,9	8,0	7,6	0,2
3	508,1	12,4	556,4	10,5	47,9	1,4
4	1158,0	20,7	452,8	8,2	14,8	0,4
media	765,4 $\pm 314,2$	15,4	507,2 $\pm 95,6$	9,7	17,63 $\pm 21,1$	0,5

Normalmente, las fracciones de la hojarasca que aportan un menor tanto por ciento a la producción total son las que más variaciones interanuales presentan (Ranger *et al.* 2003). Así, en nuestro estudio, las fracciones como inflorescencias, frutos o cúpulas, cuyo porcentaje respecto al total del desfronde es bastante bajo, presentan una gran variabilidad entre años. Por el contrario, la fracción correspondiente a las hojas, que es la mayoritaria del desfronde, presenta la menor variabilidad interanual.

La caída de cúpulas en los dos castañares estuvo muy concentrada en el tiempo, siendo recogida durante los meses de octubre y noviembre la práctica totalidad de las mismas. En el rebollar la cantidad de cúpulas fue muy escasa como se observa en la Figura 41.

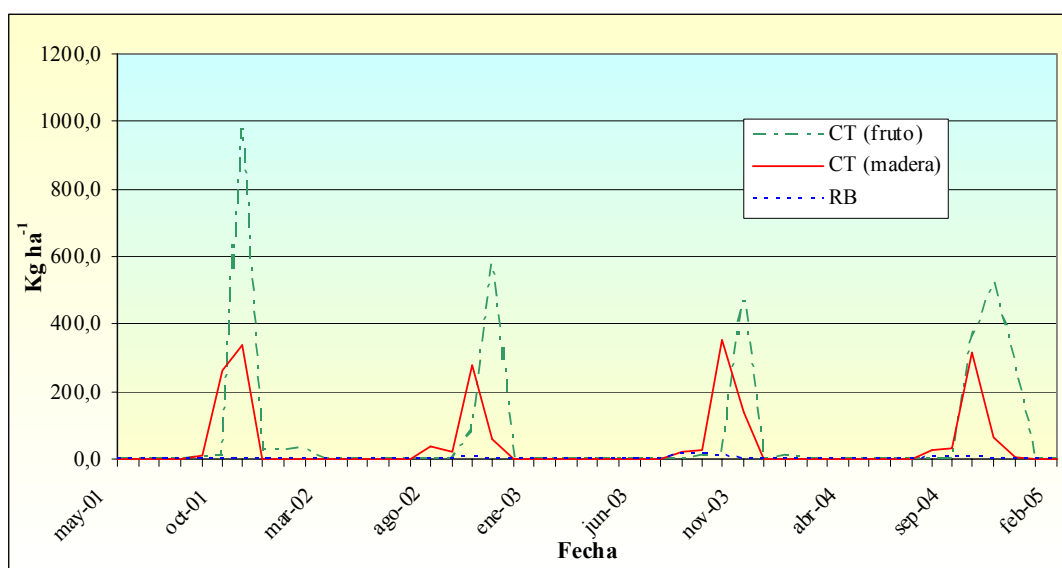


Figura 41. Producción total de cúpulas (Kg ha^{-1}) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

La producción máxima de cúpulas en el castañar de fruto se obtuvo durante el mes de noviembre con $648,9 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (75,1%); en el castañar de madera el mes en el cual se apreció una mayor producción de cúpulas fue octubre con $334 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (65,9%) y, por último, en el rebollar la producción se repartió entre los meses de agosto, septiembre y octubre (Tabla 56).

Tabla 56. Cantidad de cúpulas media mensual (Kg ha⁻¹) en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos).

	CT (fruto)		CT (madera)		Rebollar	
	Kg ha ⁻¹	%	Kg ha ⁻¹	%	Kg ha ⁻¹	%
Marzo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Abril	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Mayo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Junio	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Julio	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Agosto	0,00	0,00	3,28	0,65	6,30	1,94
Septiembre	2,87	0,33	4,09	0,81	32,93	10,16
Octubre	118,61	13,74	334,25	65,90	31,34	9,67
Noviembre	648,88	75,14	163,8	32,30	0,00	0,00
Diciembre	74,51	8,63	1,38	0,27	0,00	0,00
Enero	10,8	1,25	0,4	0,08	0,00	0,00
Febrero	7,88	0,91	0,00	0,00	0,00	0,00
Total	863,56	100,00	507,19	100,00	324,06	100,00

El análisis de la varianza de dos factores, tipo de parcela y ciclo, mostró diferencias significativas para el tipo de parcela pero no para el ciclo ni para la interacción (Tabla 57). La producción de cúpulas fue significativamente menor en el rebollar frente a la de los dos castañares, entre los cuales no se observaron diferencias significativas. Sin embargo, como cabría esperar, la producción de frutos en el castañar de fruto fue superior a la registrada en el castañar de madera.

Tabla 57. Análisis de la varianza para la producción de cúpulas con dos factores (Tipo de parcela y ciclo).

Factor	g.l.	Suma de cuadrados	F	Sig.
Tipo de parcela	2	3,622	5,322	0,006
Ciclo	3	0,223	0,328	0,805
Tipo de parcela x Ciclo	6	0,281	0,413	0,869
Error	124	0,681		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

4.3.1.7. Producción de otros restos de hojarasca.

La fracción compuesta por otros restos de hojarasca (constituida por líquenes, helechos, yemas y otros restos sin clasificar) fue de 481,3 Kg ha⁻¹ año⁻¹ (10,3%) en el

castañar de fruto; 267,9 Kg ha⁻¹ año⁻¹ (6% de la producción total) en el castañar de madera y 312,3 Kg ha⁻¹ año⁻¹ (9,2 % del total) en el rebollar (Tabla 58).

Tabla 58. Producción de fracción otros (Kg ha⁻¹ año⁻¹) durante los cuatro ciclos en las tres parcelas.

Ciclo	Castañar fruto		Castañar madera		Rebollar	
	Producción	% producción total	Producción	% producción total	Producción	% producción total
1	258,9	4,8	235,3	4,6	293,4	9,0
2	515,3	10,8	254,3	5,0	351,4	9,6
3	445,8	10,9	271,7	5,1	246,9	7,1
4	705,3	12,6	310,3	5,6	357,3	10,0
media	481,3 ^{±184,4}	9,7	267,9 ^{±31,9}	5,1	312,3 ^{±52,2}	8,9

La Figura 42 muestra la dinámica de caída de la fracción otros restos de hojarasca. Observamos un comportamiento totalmente variable en las tres parcelas durante los cuatro ciclos en los que se midió el desfronde aéreo en los castaños y en el rebollar.

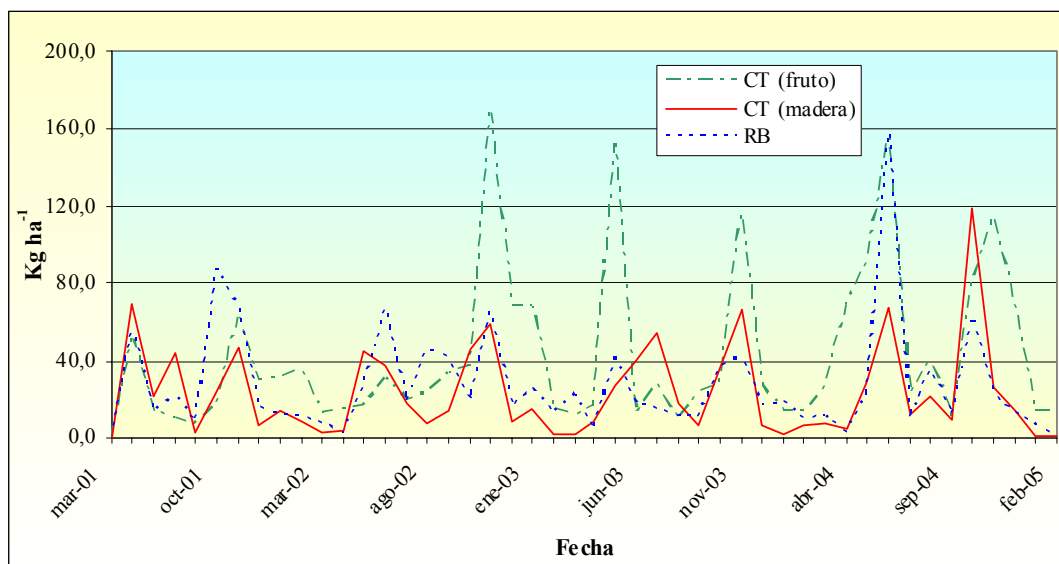


Figura 42. Producción total de otros restos de hojarasca (Kg ha⁻¹) en las tres parcelas estudiadas a lo largo del periodo de estudio.

El análisis de la varianza bifactorial, tipo de parcela y ciclo, indicó diferencias significativas para el tipo de parcela, pero no para el ciclo ni para la interacción (Tabla 59). La producción de la fracción otros restos de hojarasca sin clasificar fue significativamente mayor en el castañar de fruto que en el castañar de madera y en el rebollar, entre las cuales no se observaron diferencias significativas.

Tabla 59. Análisis de la varianza para la producción otros con dos factores (Tipo de parcela y ciclo).

Factor	g.l.	Suma de cuadrados	F	Sig.
Tipo de parcela	2	0,663	3,349	0,038
Ciclo	3	0,032	0,162	0,922
Tipo de parcela x Ciclo	6	0,142	0,717	0,637
Error	124	0,198		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

4.3.2. Influencia del clima en la producción de hojarasca.

A escala regional las dos variables climáticas que mejor controlan los procesos ecológicos son la temperatura y la precipitación (Berg y Meentemeyer, 2001). Dependiendo de la fisiología y ecología entre las especies de árboles, la producción de hojarasca en algunos bosques estará más relacionada con la temperatura, mientras que en otros lo estará más con la precipitación. En bosques caducifolios, el desfronde de hojarasca incrementa significativamente más rápido con la temperatura media anual y con la precipitación que en los bosques de coníferas. En ambos tipos de ecosistemas forestales, un cambio relativo en la temperatura media anual tiene una influencia mayor en la producción de hojarasca que el que tendría el mismo cambio en la precipitación anual (Liu *et al.*, 2004).

Con el fin de determinar la incidencia que las variables climáticas pueden tener sobre el desfronde arbóreo se relacionaron las distintas fracciones de la hojarasca en las tres parcelas y las siguientes variables climáticas: precipitación, temperatura media, temperatura máxima, temperatura mínima, y relación precipitación/temperatura media.

Para ello se llevó a cabo un análisis de análisis principales parciales (RDA) que se muestra en la Figura 43. La variabilidad de los factores climáticos se explica en dos ejes principales, en conjunto explican el 27% de la variabilidad de los factores de producción, siendo mayor la explicación del eje horizontal (19,9%) y la del segundo (6,8%). Este es un porcentaje alto de explicación y el modelo mostrado es una fiel representación multivariante de los datos, el porcentaje restante no es explicado por las variables climáticas introducidas ni tampoco el manejo o tiempo de evaluación por si solos explican los resultados.

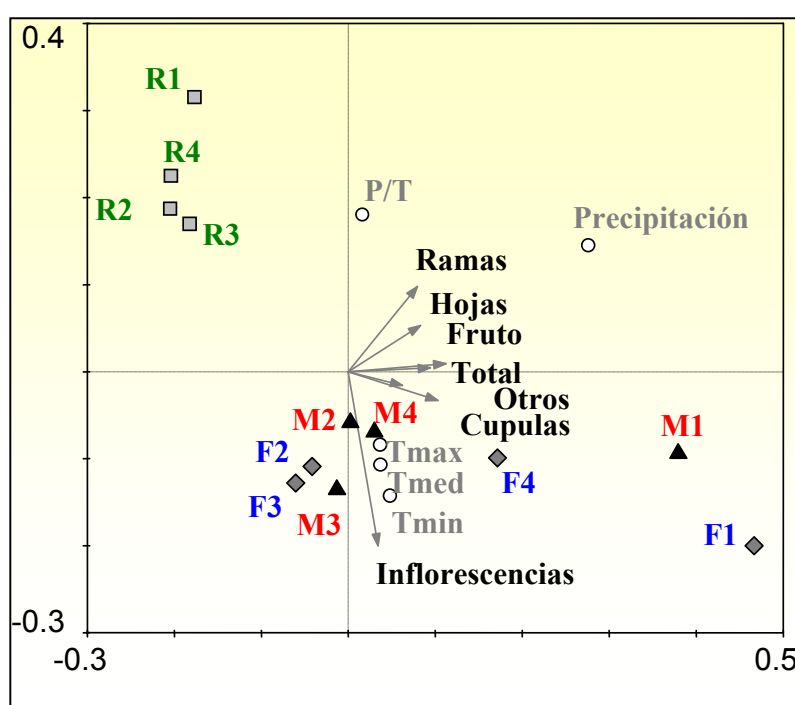


Fig. 43. Análisis de componente principales (RDA) entre los componentes del desfronde y las variables climáticas.

La tendencia general de los datos indica que el rebollar se separa de los dos castañares debido sobre todo a que las inflorescencias no son tan importantes en este sitio como lo son en los castañares de fruto y madera. Al mismo tiempo la relación P/T es un buen estimador en este tipo de bosque. En los dos castañares la precipitación parece ser el factor climático mejor relacionado con la caída de hojas, ramas, frutos, cúpulas y otros restos, mientras que la temperatura gobierna el desfronde de las

inflorescencias, lógico si se tiene en cuenta que el desprendimiento de esta fracción del árbol se produce en su mayoría durante los meses de estivales, cuando se alcanzan mayores temperaturas.

En nuestro estudio, debido a que las condiciones climáticas son similares en las tres parcelas de experimentación, las variaciones en la producción de hojarasca se atribuyen a otros factores distintos a los climáticos, como pueden ser la especie y el manejo forestal. A escalas locales, las variaciones en el desfronde inducidas por las variables climáticas se deben, más que a la temperatura media anual y a la precipitación total, a la distribución de esta temperatura y precipitación a lo largo del año. Así, aunque en nuestro caso, la pluviometría total registrada durante el año 2004 fue menor que en los años 2001, 2002 y 2003, este hecho no influyó en la producción total de hojarasca de ese año ya que se encontraron valores similares o incluso, como observamos en los dos castaños, superiores. No obstante, cabe destacar que en este último ciclo caracterizado por una menor cantidad de precipitaciones, la caída de hojas (es decir, la fracción dominante del desfronde) se adelantó notablemente, repartiéndose más entre los meses de noviembre y octubre. En los otros tres ciclos, noviembre fue el mes donde se registró una mayor caída de hojas, siendo esta cantidad bastante superior a la registrada en octubre. Es decir, en el año con menores precipitaciones el aporte de hojas al suelo por medio del desfronde sufrió un adelanto (Tabla 60).

Tabla 60. Pluviometría anual y producción de hojas durante los meses de octubre y noviembre en las tres parcelas durante los cuatro ciclos.

Año	Pluviometría anual (lm ⁻²)	Fecha	CT (fruto)		CT (madera)		Rebollar	
			Hojas (Kg ha ⁻¹)	%	Hojas (Kg ha ⁻¹)	%	Hojas (Kg ha ⁻¹)	%
2001	1462,68	oct	163,6	6,9	241,9	7,9	376,5	15,1
		nov	1145,5	48,5	2003,9	65,7	1670,8	67,2
2002	1419,18	oct	137,8	6,4	471,9	15,7	528,3	18,7
		nov	1650,6	77,1	2304,5	76,7	1962,4	69,6
2003	1488,15	oct	312,6	14,7	575,8	18,1	539,9	20,3
		nov	1648,6	77,8	2236,8	70,4	1861,1	70,1
2004	979,9	oct	524,5	24,2	906,3	28,6	804,5	31,8
		nov	977,1	45,0	1311,6	41,4	1007,8	39,8

Debido al déficit hídrico, el árbol solamente es capaz de mantener una biomasa foliar menor, por lo que se adelanta en el tiempo el desprendimiento de las hojas, ya que el estrés hídrico desencadena una mayor producción de ácido abscísico, el cual a su vez provoca una mayor caída de hojarasca (Sundarapandian y Swamy, 1999). Este adelanto de la caída debido al déficit hídrico también ha sido observado por otros autores como Blanco (2004), Pausas (2000) o Wang *et al.* (2008).

Cuando se ha establecido una relación positiva entre producción de hojarasca y precipitación, puede deberse a que precipitaciones de intensidad elevada de carácter tormentoso están acompañadas de vientos de gran velocidad, con lo cual, los mayores valores de producción de hojarasca, supuestamente relacionados con tales eventos de lluvia, son en realidad producto del golpe de la masa de aire que ocasiona el desprendimiento de hojas en proceso de abscisión, de manera anticipada que también puede explicarse, de forma análoga, por el impacto físico producido por las gotas de lluvia (Huber y Oyarzum 1983). El efecto negativo que la precipitación elevada puede tener sobre el desfronde posiblemente se deba al elevado número de días nublados y a la baja radiación solar, lo cual reduce la tasa fotosintética y como resultado se obtiene una menor productividad y por tanto, unos valores de producción menores (Berg y Laskowski, 2006). Liu *et al.* (2004) hablaron de una relación positiva entre producción de hojarasca y precipitación hasta que ésta alcanza un valor máximo de 2500 mm anuales, por encima de este valor el desfronde tiende a descender.

Varios autores han encontrado correlaciones positivas con la temperatura (Liu *et al.*, 2002; Pavón *et al.*, 2005; Roig *et al.*, 2005; Barlow *et al.*, 2007); con la precipitación (Bray y Gorham 1964; Pavón *et al.*, 2005); con ambas variables (Pavón *et al.*, 2005; Caritat *et al.*, 2006); pero también en algunos casos se ha visto una relación negativa entre el desfronde y la temperatura (Pandey *et al.* 2007) y la precipitación (Bray y Gorham 1964; Liu *et al.*, 2002; Barlow *et al.*, 2007).

En cuanto al efecto que la temperatura media anual tiene sobre los valores de desfronde, Jordan (1985) señala que temperaturas altas constantes producen el

crecimiento continuo de las plantas, lo que origina elevadas tasas de producción, las cuales llevan a su vez a una producción continua de hojas.

Caritat *et al.* (2006) observaron un efecto positivo de la temperatura en la caída de las hojas de *Quercus suber*. En los climas Mediterráneos, el agua tiende a ser el factor más limitante y la densidad de la copa del árbol es un balance con la cantidad de precipitaciones y los nutrientes del suelo (Hoff y Rambal, 2003). Este hecho se reflejaba en una alta correlación entre la producción de hojarasca y la precipitación media anual (Caritat *et al.*, 2006). Debido a las fluctuantes condiciones típicas del clima mediterráneo como son la existencia de un periodo seco durante el verano, es en los periodos más favorables de temperatura y humedad cuando las plantas llevan a cabo los periodos de máxima fotosíntesis, estos periodos suelen ser durante la primavera y parte del otoño. Durante y después de la aparición de nuevos vástagos, la planta se deshace de las hojas viejas, una vez que ha tenido lugar la retranslocación de nutrientes que serán destinados a las nuevas hojas que son fotosintéticamente más activas (Kozlowski, 1971). Durante los meses secos los estomas normalmente permanecen cerrados al mediodía para evitar la transpiración lo que provoca una reducción de la actividad fotosintética. Cuando las condiciones de sequía son muy extremas se produce una caída prematura de hojarasca (Caritat *et al.*, 2006).

4.3.3. Nutrientes en la hojarasca.

Cada tipo de órgano de un árbol es susceptible de presentar una composición en elementos minerales que le es propia, siendo, asimismo una característica de la especie, en relación con la naturaleza y la función fisiológica de los tejidos que la componen, dependiendo en cierta medida del sustrato edáfico. Estos materiales sufren una serie de procesos a lo largo de su senescencia y abscisión, que afectan en diverso grado a su composición química y que, en su mayor parte, están a disposición de la estrategia adoptada por el ecosistema, respecto de la circulación de cada elemento (Santa Regina, 1987).

A continuación se describe la dinámica de cada nutriente en cada fracción del desfronde que se desprende del árbol anualmente. En el caso del rebollar, no se analizaron las concentraciones de elementos en frutos y cúpulas ya que la cantidad de estos dos órganos en el desfronde fue muy escasa.

4.3.3.1. Carbono.

La Figura 44 muestra las concentraciones de carbono en las distintas fracciones del desfronde aéreo en ambos tipos de castañares y en el rebollar. Se trata de un elemento que, en general, presenta altos valores en todas las fracciones del desfronde. Destacan los valores altos que observamos en las inflorescencias de las tres parcelas y en los de frutos en el castañar de fruto.

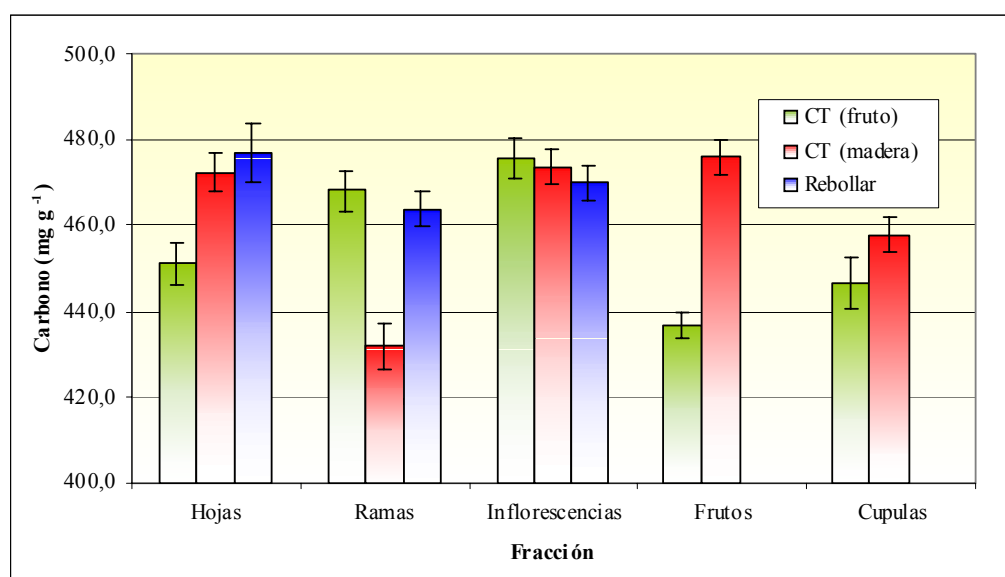


Figura 44. Contenido de carbono en cada fracción del desfronde en las tres parcelas estudiadas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

En la Tabla 61 se muestran las concentraciones medias en las distintas fracciones del desfronde aéreo así como las diferencias significativas detectadas entre ellos después de realizar el análisis de la varianza.

Tabla 61. Concentración media de carbono (mg g^{-1}) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	^a 451,30 ^a	^a 468,22 ^a	^a 475,74 ^a	^b 436,81 ^a	^a 446,71 ^a
CT (madera)	^a 472,44 ^a	^a 432,01 ^a	^a 473,74 ^a	^a 476,10 ^a	^a 457,84 ^a
Rebollo	^a 477,01 ^a	^a 463,81 ^a	^a 470,23 ^a	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para la concentración de carbono entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

De acuerdo con los resultados obtenidos no se detectaron diferencias significativas para las concentraciones de carbono entre las distintas fracciones del desfronde en ninguna de las tres parcelas.

Solamente se observaron diferencias significativas para la concentración de carbono entre los frutos de los dos castañares. Para el resto de órganos del árbol no se detectaron diferencias significativas para los niveles de carbono (Tabla 61).

4.3.3.2. Nitrógeno.

El contenido en nitrógeno en cada fracción del desfronde en las tres parcelas estudiadas se muestra en la Figura 45. Hojas e inflorescencias fueron las fracciones del desfronde con concentraciones más altas para este nutriente, mientras que las cúpulas de los dos tipos de castañares fueron donde se observaron valores más bajos. Se trata de un elemento con una buena representación en los distintos órganos del desfronde. Similares resultados en castañares y rebollares del Sistema Central han sido descritos por Santa Regina (1987) y Gallardo *et al.*, (1998).

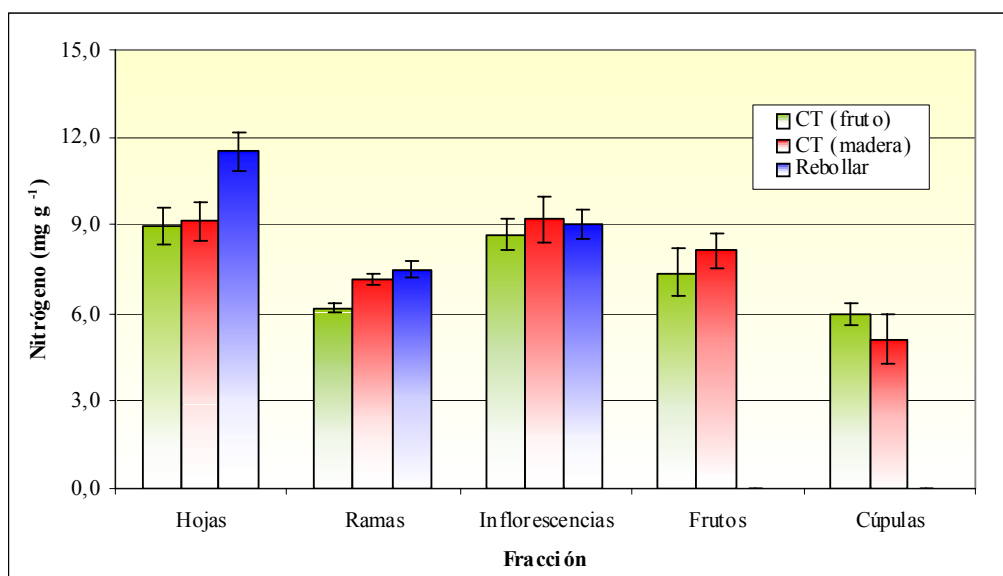


Figura 45. Contenido de nitrógeno en cada fracción del desfronde en las tres parcelas estudiadas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

Se realizaron análisis de la varianza para determinar las diferencias entre la concentración de nitrógeno de cada fracción del desfronde en cada parcela. Los resultados de este análisis se muestran en la Tabla 62.

En los dos tipos de castañares, la concentración de nitrógeno presente en las hojas no presentó diferencias significativas con la observada en inflorescencias y frutos. Las cúpulas fueron la fracción del desfronde que menores niveles de nitrógeno presentaron, en el castañar de fruto solamente fueron significativamente inferiores al nitrógeno contenido en las hojas e inflorescencias, mientras que en el castañar de madera su concentración fue significativamente menor respecto a la de hojas, frutos e inflorescencias. En el rebollar la mayor concentración de nitrógeno se observó en las hojas, seguido de las inflorescencias y por último, de las ramas.

Considerando cada uno de los órganos que anualmente retornan al suelo la concentración de nitrógeno en hojas del rebollar fue significativamente mayor respecto a la observada en los dos castañares. La cantidad de nitrógeno en ramas del castaño de fruto fue significativamente mayor a la de las ramas del castañar de madera y del rebollo. La concentración de nitrógeno en inflorescencias para las tres parcelas al igual

que la observada en cúpulas y en frutos entre los dos castañares no presentó diferencias significativas

Tabla 62. Concentración media de nitrógeno (mg g^{-1}) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	^b 8,98 ^a	^b 6,20 ^b	^a 8,70 ^a	^a 7,40 ^{ab}	^a 5,99 ^{bc}
CT (madera)	^b 9,16 ^a	^a 7,18 ^{bc}	^a 9,22 ^a	^a 8,16 ^{ab}	^a 5,13 ^c
Rebollo	^a 11,53 ^a	^a 7,49 ^c	^a 9,03 ^b	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para la concentración de nitrógeno entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

4.3.3.3. Fósforo.

El contenido en fósforo en los distintos órganos del desfronde en los dos castañares y en el rebollar se muestra en la Figura 46. Además del alto contenido en las hojas, destaca los altos valores para este elemento observados en los frutos de ambos castañares.

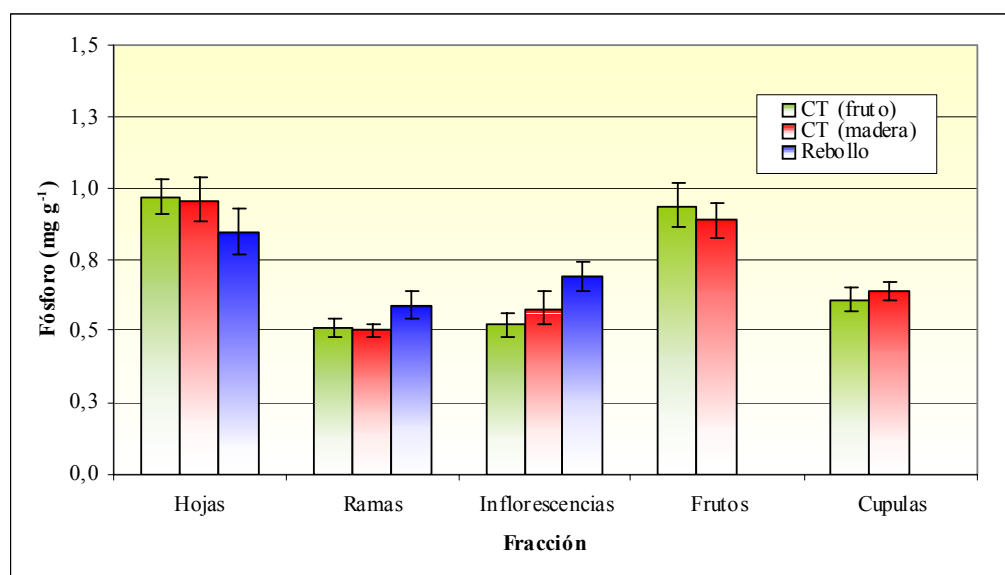


Figura 46. Contenido de fósforo en cada fracción del desfronde en las tres parcelas estudiadas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

En la Tabla 63 se pueden observar las diferencias significativas detectadas para la concentración de fósforo en las distintas partes del desfronde aéreo. En ambos tipos de castañares la concentración de fósforo presente en hojas y frutos que alcanzaron el suelo fue significativamente mayor que la observada en ramas, inflorescencias y cúpulas; entre estas tres fracciones no se detectaron diferencias significativas para la concentración de fósforo. En el rebollar se detectaron diferencias significativas para los tres órganos del árbol estudiados de modo que la cantidad de fósforo en hojas fue significativamente superior a la de inflorescencias y ramas.

Tabla 63. Concentración media de fósforo (mg g^{-1}) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	a 0,97 a	b 0,51 b	b 0,52 b	a 0,94 a	a 0,61 b
CT (madera)	a 0,96 a	b 0,50 c	b 0,58 c	a 0,89 ab	a 0,64 bc
Rebollo	a 0,85 a	a 0,59 c	a 0,69 b	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para la concentración de fósforo entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

Como se observa en la Tabla 63 no se detectaron diferencias significativas para la concentración de fósforo entre las hojas caídas al suelo en las tres parcelas; tampoco frutos y cúpulas de los dos tipos de castañares mostraron diferencias significativas para la concentración de fósforo. Las concentraciones de fósforo en ramas e inflorescencias fueron significativamente mayores en rebollar que en los dos castañares. Coincidiendo con nuestros resultados, Gallardo *et al.* (1998) también encontraron que las inflorescencias en *Quercus pyrenaica* presentaban mayores concentraciones de fósforo que las de *Castanea sativa*.

4.3.3.4. Calcio.

Dentro de las fracciones del desfronde aéreo que retornaron al suelo forestal, además de en las hojas, en las ramas también se observaron concentraciones altas de calcio, mientras que los frutos fueron los órganos donde menores niveles se observaron (Fig 47). Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por Leonardi *et al.*

(1996). En frutos se establecen unas necesidades nutricionales escasas de este elemento, por lo que el árbol pone en funcionamiento un mecanismo fisiológico que minimiza las posibles pérdidas de calcio (Santa Regina, 1987).

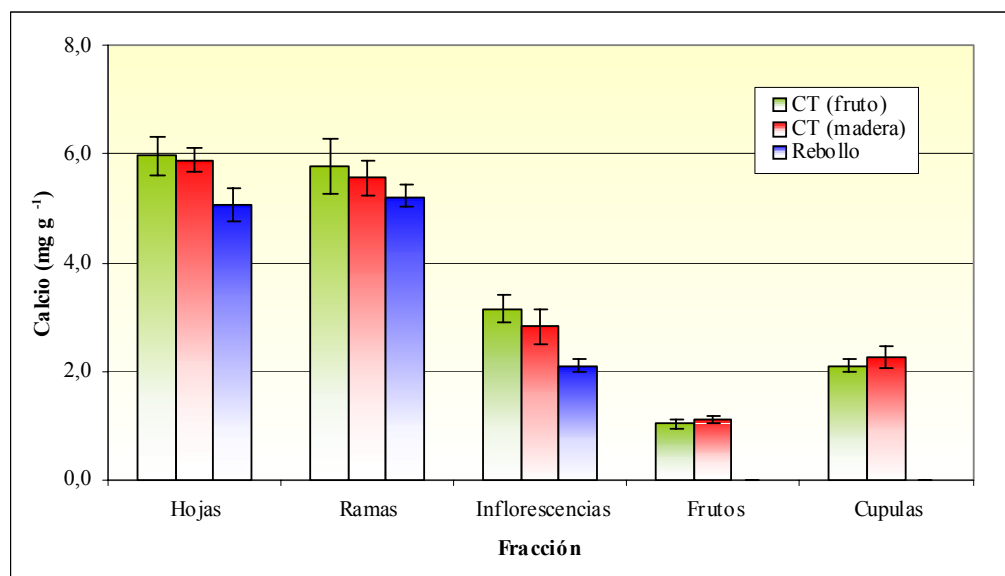


Figura 47. Contenido en calcio en cada fracción del desfronde en las tres parcelas estudiadas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

Las concentraciones de calcio en las fracciones del desfronde y las diferencias significativas observadas entre ellas en las tres parcelas se muestran en la Tabla 64. Para las tres parcelas, no se detectaron diferencias significativas en las concentraciones de calcio presentes en hojas y ramas desprendidas del árbol. Dichos niveles de calcio fueron significativamente superiores a los observados en inflorescencias, frutos y cúpulas.

La concentración de calcio en las hojas del rebollar fue significativamente menor que la observada en los dos castañares, entre los cuales no se detectaron diferencias significativas. No se observaron diferencias significativas para las concentraciones de calcio ni entre ramas ni entre inflorescencias entre las tres parcelas.

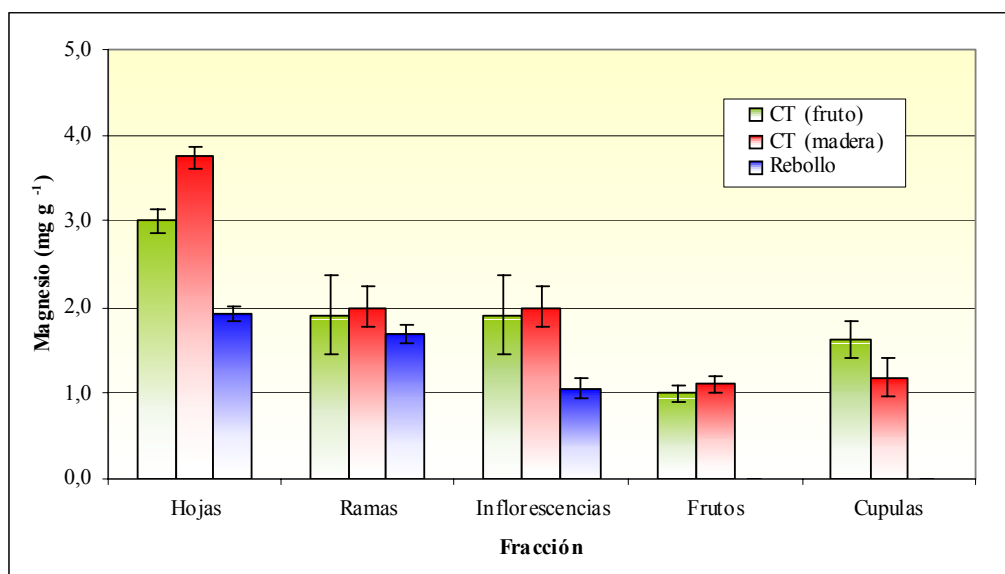
Tabla 64. Concentración media de calcio (mg g^{-1}) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	a 5,96 a	a 5,08 a	a 3,15 b	a 1,02 b	a 2,11 b
CT (madera)	a 5,90 a	a 5,58 a	a 2,81 b	a 1,11 c	a 2,26 bc
Rebollo	b 5,06 a	a 5,23 a	a 2,10 b	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para la concentración de calcio entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

4.3.3.5. Magnesio.

Como se muestra en la Figura 48 las mayores concentraciones de magnesio en los órganos del desfronde se observaron en las hojas, aunque se trata de un elemento con una buena representación en todos los órganos vegetales que caen al suelo anualmente.

**Figura 48. Contenido en magnesio en cada fracción del desfronde en las tres parcelas estudiadas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).**

Las concentraciones de magnesio, así como las diferencias significativas entre los diferentes órganos del desfronde se muestran en la Tabla 65. En los dos tipos de castaños estudiados, la concentración de magnesio en las hojas caídas del árbol presentaba unos valores significativamente superiores a los observados en el resto de

los órganos del desfronde. En el rebollar no se detectaron diferencias significativas entre las tres fracciones del desfronde analizadas.

Tabla 65. Concentración media de magnesio (mg g^{-1}) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	b 3,01 a	a 1,91 b	a 1,91 b	a 0,99 c	a 1,62 b
CT (madera)	a 3,75 a	a 2,00 b	a 2,00 b	a 1,12 c	a 1,18 c
Rebollo	c 1,92 a	a 1,69 a	a 1,05 a	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para la concentración de magnesio entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

En cuanto a las hojas, se detectaron diferencias significativas en las tres parcelas estudiadas, siendo mayores en el castañar de madera respecto al de fruto y al rebollar. Para el resto de fracciones del desfronde aéreo no se observaron diferencias significativas para las concentraciones de magnesio (Tabla 65).

4.3.3.6. Potasio.

Las cantidades encontradas de potasio en los distintos órganos del desfronde recogido en ambos tipos de castaños y en el rebollar se muestran en la Figura 49.

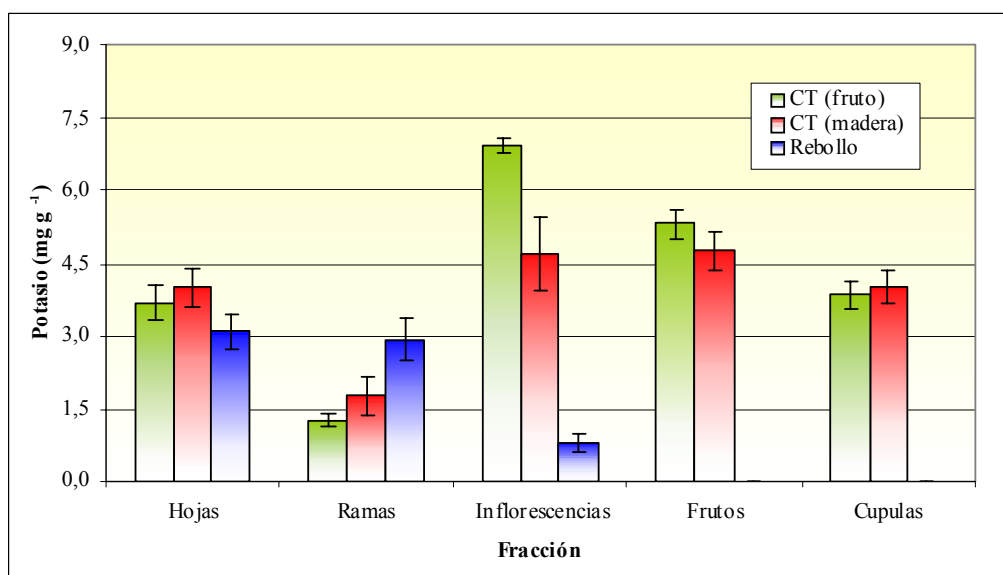


Figura 49. Contenido en potasio en cada fracción del desfronde en las tres parcelas estudiadas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

Destacan los altos contenidos en las inflorescencias, frutos y cúpulas de ambos castaños. Al igual que en nuestro estudio, otros autores como Escudero *et al.* (1983) y Santa Regina (1987) también han observado este hecho. En el rebollo, por el contrario, las hojas presentan las mayores concentraciones de potasio seguido de las ramas y por último, de las inflorescencias.

En la Tabla 66 se observan las diferencias significativas detectadas para la concentración de potasio en los distintos órganos del desfronde en las tres parcelas. El comportamiento del potasio en los distintos restos del desfronde aéreo fue diferente en las tres parcelas. En el castaño de fruto solamente no se detectaron diferencias significativas entre las concentraciones de potasio de hojas y cúpulas. En el castaño de madera, las concentraciones de potasio en ramas fueron significativamente menores que las de frutos, inflorescencias, cúpulas y hojas, entre las cuales no se detectaron diferencias significativas. En el rebollar, no se detectaron diferencias significativas entre hojas y ramas, cuyas concentraciones fueron superiores a las de inflorescencias.

Tabla 66. Concentración media de potasio (mg g^{-1}) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	^a 3,68 ^a	^b 1,25 ^d	^a 6,92 ^b	^a 5,31 ^b	^a 3,85 ^a
CT (madera)	^a 4,00 ^a	^b 1,75 ^b	^a 4,68 ^a	^a 4,76 ^a	^a 4,02 ^a
Rebollo	^a 3,18 ^a	^a 2,93 ^a	^b 1,57 ^b	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para la concentración de potasio entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

El comportamiento del potasio en los distintos restos del desfronde aéreo fue diferente en las tres parcelas. En el castaño de fruto solamente no se detectaron diferencias significativas entre las concentraciones de potasio de hojas y cúpulas. En el castaño de madera, las concentraciones de potasio en ramas fueron significativamente menores que las de hojas, inflorescencias, frutos, y cúpulas, entre las cuales no se detectaron diferencias significativas. En el rebollar, no se detectaron diferencias significativas entre hojas y ramas, cuyas concentraciones fueron superiores a las de inflorescencias.

No se detectaron diferencias significativas para la concentración de potasio entre las hojas que retornan al suelo de las tres parcelas. Sin embargo, las concentraciones de potasio en ramas e inflorescencias del rebollar fueron significativamente diferentes respecto al potasio de ramas e inflorescencias de los dos castaños.

4.3.4. Retorno potencial de nutrientes.

Debido a que la mayor parte de los nutrientes que retornan al suelo lo hacen a través del desfronde se calculó la cantidad media durante los cuatro ciclos de cada nutriente en cada parcela. Conociendo la cantidad de cada fracción de la hojarasca que retorna anualmente al suelo y el contenido en nutrientes presentes en esta hojarasca se puede calcular el llamado retorno potencial de elementos. Por retorno potencial de elementos se conoce la suma de bioelementos que alcanzan el suelo después de la caída de los restos vegetales. Esto no significa que estos nutrientes estén disponibles de forma inmediata para las plantas, pues algunos, como el nitrógeno, tienden a retenerse más en el material en descomposición y otros, como el potasio, lo hacen mucho menos.

La caída de hojarasca y la restitución al suelo de los elementos que la constituyen, representa uno de los flujos más importantes del ciclo biogeoquímico en cualquier ecosistema forestal (Santa Regina, 1987).

4.3.4.1. Carbono.

De acuerdo con los resultados obtenidos para el carbono las cantidades de este elemento que retornan al suelo son bastante altas, coincidiendo con lo observado por otros autores (Gallardo *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2008) De las distintas partes del árbol que anualmente caen desde el árbol por medio del desfronde, son las hojas las que mayor cantidad de carbono al suelo de las tres parcelas

estudiadas. En la Figura 50 observamos como el resto de fracciones contribuye en mucha menor medida en cuanto al retorno de carbono al suelo forestal.

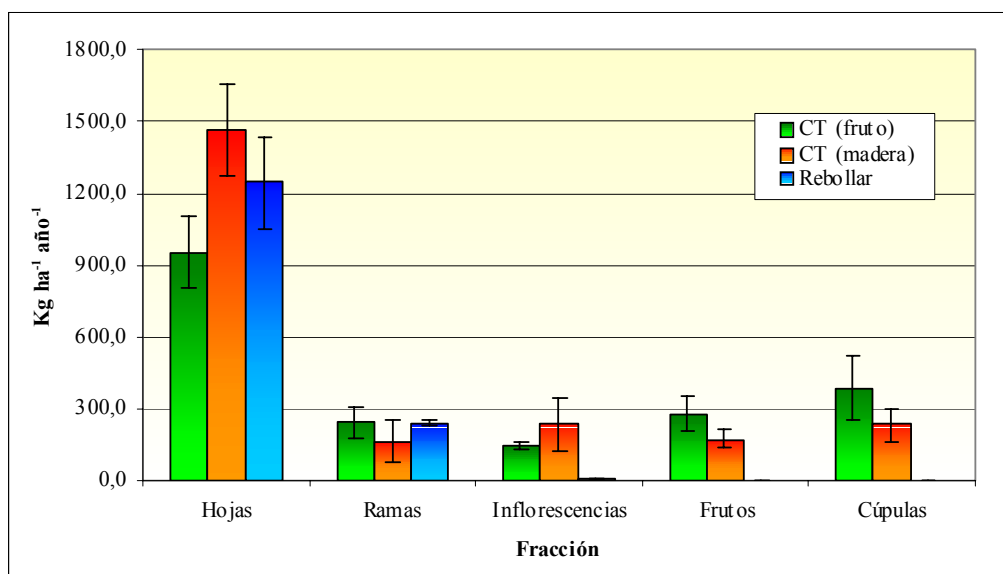


Fig. 50. Cantidad de carbono ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) que retorna anualmente al suelo en cada fracción en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

La Tabla 67 recoge las cantidades potenciales de carbono que por medio de las distintas partes del desfronde retornan al suelo así como las diferencias significativas observadas entre las distintas parcelas y fracciones del árbol.

En ambos tipos de castañares la cantidad de carbono aportada por las hojas es significativamente superior a la que retorna al suelo por medio del resto de fracciones del desfronde, entre las cuales no se detectaron diferencias significativas. En el rebollar también son las hojas el principal vector para el retorno de carbono, siendo esta cantidad significativamente mayor a la que aportan ramas e inflorescencias, entre las cuales también se detectaron diferencias significativas.

En ramas de las tres parcelas y entre frutos y cúpulas de los dos castañares no se detectaron diferencias significativas. En cambio, las hojas del castañar de madera y del rebollar contribuyeron con más carbono que las hojas del castañar de fruto. También al considerar las cantidades de carbono aportadas por las inflorescencias

detectamos diferencias significativas, de modo que ambos castañares contribuyen al suelo forestal con mayores cantidades de carbono que el rebollo.

Tabla 67. Retorno potencial de carbono ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	^b 949,36 ^a	^a 243,35 ^b	^a 145,39 ^b	^a 279,12 ^b	^a 384,67 ^b
CT (madera)	^a 1466,24 ^a	^a 162,33 ^b	^a 231,12 ^b	^a 173,95 ^b	^a 231,69 ^b
Rebollo	^a 1244,80 ^a	^a 238,97 ^b	^b 8,56 ^c	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para el retorno potencial de carbono entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

4.3.4.2. Nitrógeno.

La Figura 51 muestra los $\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de nitrógeno en cada fracción que retornan anualmente al suelo en las tres parcelas de estudio. Las hojas son el órgano que más nitrógeno aporta al suelo de modo que en el castañar de fruto, las hojas contienen $15,12 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de los $30,25 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de nitrógeno total que retorna al suelo a través de la hojarasca; en el castañar de madera son $23,14 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de los $35,40 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ totales y, por último, en el rebollar, de los $27,0 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de nitrógeno que retornan al suelo, $23,75 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ lo hacen a través de las hojas.

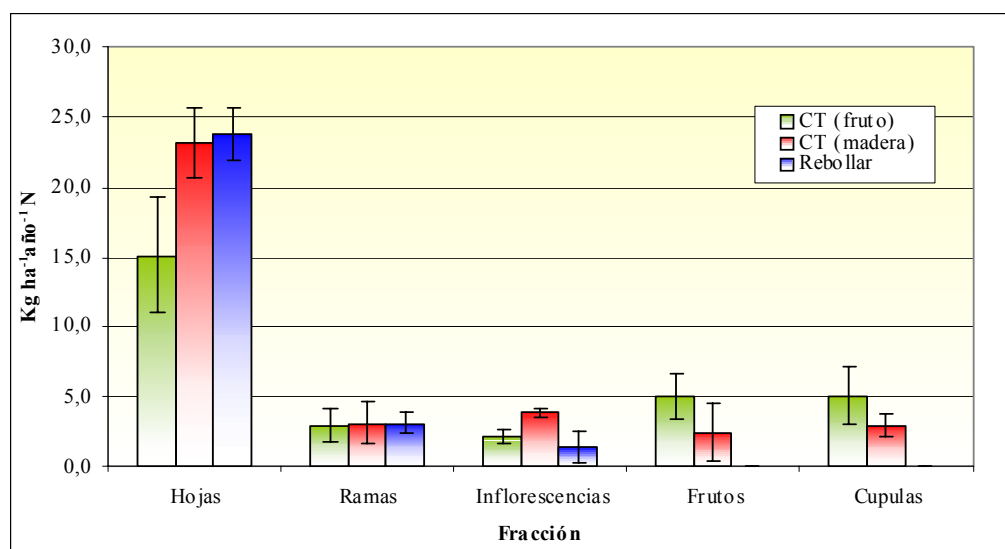


Figura 51. Cantidad de nitrógeno ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) que retorna anualmente al suelo en cada fracción en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

En la Tabla 68 se puede observar la cantidad de nitrógeno que retorna al suelo a través de cada fracción en cada una de las tres parcelas de estudio. La cantidad de nitrógeno aportada por medio de las hojas fue significativamente mayor que la que retorna a través del resto de fracciones del desfronde en los tres tipos de bosques.

Tabla 68. Retorno potencial de nitrógeno ($\text{Kg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	b 15,12 a	a 2,92 c	a 2,12 c	a 5,04 b	a 5,05 b
CT (madera)	a 23,14 a	a 3,10 b	a 3,83 b	b 2,42 b	b 2,91 b
Rebollo	a 23,75 a	a 3,10 b	a 1,37 b	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para el retorno potencial de nitrógeno entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

La cantidad de nitrógeno que retorna a través de las hojas del castañar de fruto fue significativamente menor que el obtenido para el castañar de madera y el rebollar entre las cuales no hubo diferencias significativas. A tenor de nuestros resultados, la cantidad de nitrógeno, uno de los elementos fundamentales en el ciclo de nutrientes que vuelve al suelo forestal, se ve favorecida por el tipo de manejo al que el castaño es sometido, de modo que el suelo del castañar dedicado a la producción de madera recibe una mayor cantidad anual de este nutriente. El nitrógeno contenido en ramas e inflorescencias no presentó diferencias significativas entre las tres parcelas mientras que el presente en frutos y cúpulas del castañar de fruto fue significativamente mayor que en el castañar de madera.

4.3.4.3. Fósforo.

La fracción del desfronde que más fósforo aporta al suelo forestal es la correspondiente a las hojas. Así, por medio de ellas en el castañar de fruto, en el de madera y en el rebollar llegan al suelo 1.94, 2.17 y 1.50 $\text{Kg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ de fósforo respectivamente. En los dos castañares, después de las hojas, fueron frutos y cúpulas los órganos que más contribuyeron al retorno potencial de fósforo. El aporte por medio

de ramas e inflorescencias fue insignificante (Fig. 52). Similares resultados fueron encontrados por Leonardi *et al.* (1996) y Santa Regina *et al.* (2000) en castañares de la Europa mediterránea o por Blanco (2004) en bosques de *Pinus sylvestris*.

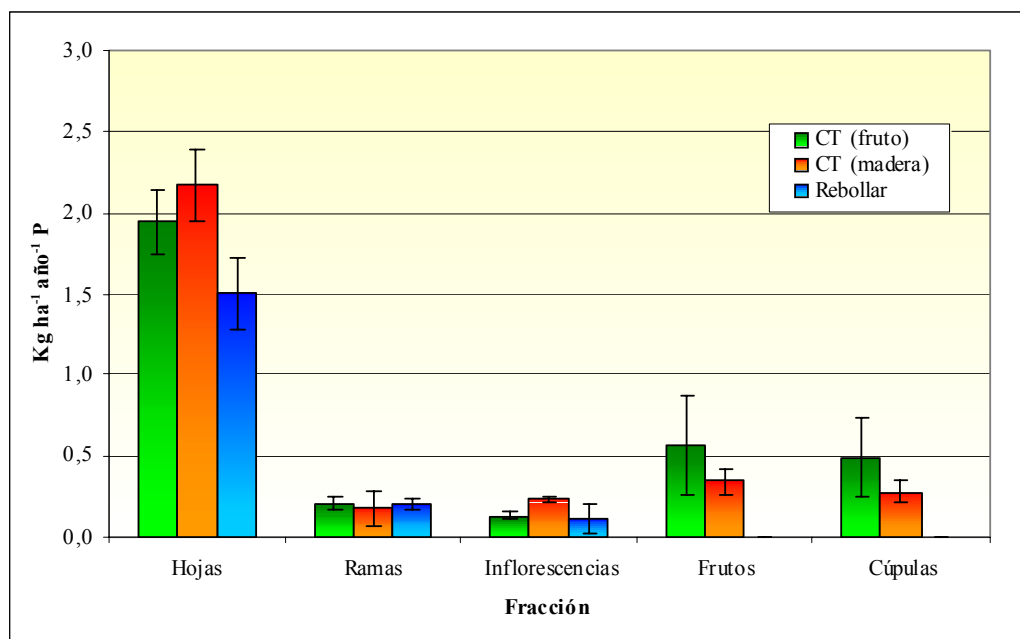


Figura 52. Cantidad de fósforo ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) que retorna anualmente al suelo en cada fracción en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

La Tabla 69 muestra las distintas cantidades de fósforo aportadas al suelo forestal por cada fracción en cada parcela y las diferencias significativas encontradas entre ellas.

Tabla 69. Retorno potencial de fósforo ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	a 1,94 a	a 0,21 c	a 0,13 c	a 0,57 b	a 0,50 b
CT (madera)	a 2,17 a	a 0,18 b	a 0,23 b	a 0,34 b	a 0,28 b
Rebollo	b 1,50 a	a 0,20 b	a 0,11 b	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para el retorno potencial de fósforo entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

En el castañar de fruto las hojas fueron la fracción que más fósforo aportó, siendo dicha cantidad superior significativamente a la contribuida por frutos y cúpulas

y ésta, a su vez, superior a la de ramas e inflorescencias. En el castañar de madera y en el rebollar las hojas también fueron la parte del desfronde que con más fósforo contribuyeron, siendo esta cantidad significativamente superior a la aportada por el resto de fracciones del árbol.

El fósforo que potencialmente puede retornar al suelo a través de las hojas de los dos tipos de castañares fue significativamente mayor respecto al de las hojas del rebollar. Entre el resto de fracciones del árbol no se detectaron diferencias significativas.

4.3.4.4. Calcio.

Las hojas caídas a través del desfronde comprenden la fracción que más calcio aporta al suelo en las tres parcelas de modo que el castañar de fruto aporta 13.90 Kg ha⁻¹ año⁻¹, 18.09 Kg ha⁻¹ año⁻¹ el castañar de madera y 14,91 Kg ha⁻¹ año⁻¹ el rebollar. En segundo lugar, las ramas fueron el segundo órgano del desfronde aéreo que más calcio aportó en las tres parcelas, aunque en mucha menor medida que las hojas (Fig. 53).

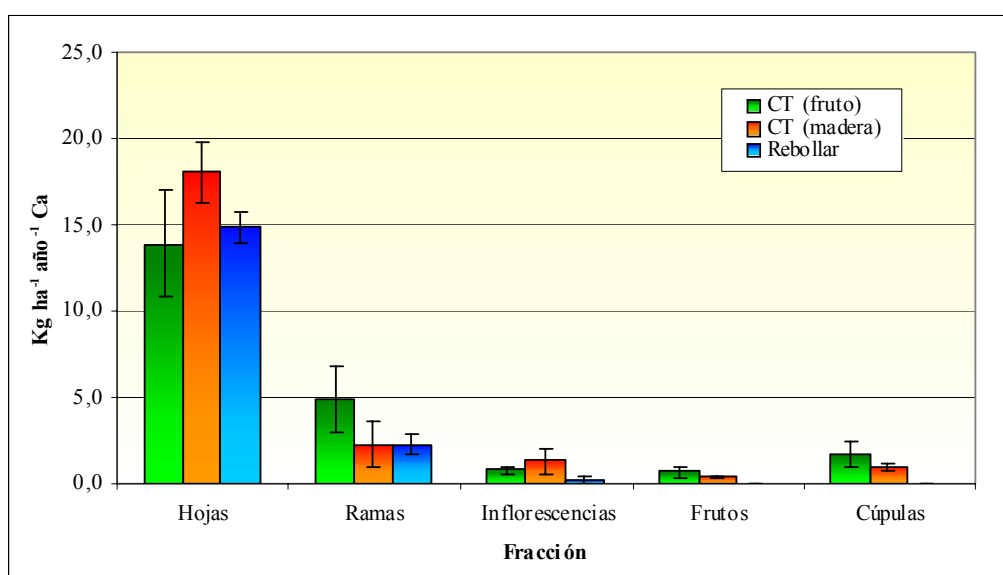


Figura 53. Cantidad de calcio (Kg ha⁻¹ año⁻¹) que retorna anualmente al suelo en cada fracción en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

Los aportes de calcio a través de los distintos órganos que retornan anualmente al suelo se muestran en la Tabla.70. Nuevamente, en las tres parcelas las hojas fueron los órganos a través de los cuales más calcio retorna al suelo, estableciéndose diferencias significativas respecto al resto de componentes del árbol.

Las hojas no mostraron diferencias significativas para las cantidades de fósforo entre las tres parcelas, ni frutos ni cúpulas entre los dos castañares. Sin embargo, el calcio aportado por las ramas del castaño de fruto fue significativamente mayor que el de ramas del castaño de madera y del rebollar.

Tabla 70. Retorno potencial de calcio ($\text{Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	a 13,90 a	a 4,82 b	b 0,74 c	a 0,62 c	a 1,71 c
CT (madera)	a 18,09 a	b 2,26 b	a 1,31 c	a 0,42 c	a 0,92 c
Rebollo	a 14,91 a	b 2,27 b	b 0,22 c	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para el retorno potencial de calcio entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas..

4.3.4.5. Magnesio.

A través de las hojas retorna la mayoría del magnesio al suelo forestal. Las hojas del castaño de madera son las que más magnesio aportan con $11,62 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, seguido del castaño de fruto con $7,38 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y del rebollar con $5,57 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Fig. 54). El magnesio que llega al suelo por medio del resto de órganos del desfronde en las tres parcelas es mucho menor que el que lo hace a través de las hojas, al igual que observaron otros autores como Hernández *et al.* (1995) o Gallardo *et al.* (1999).

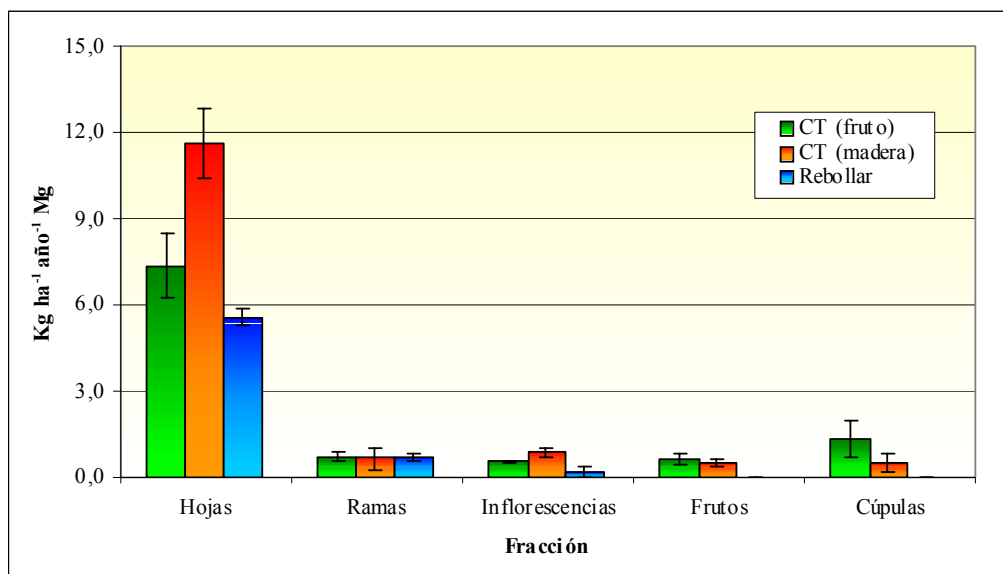


Figura 54. Cantidad de magnesio ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) que retorna anualmente al suelo en cada fracción en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

Los $\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ de magnesio que retornan anualmente al suelo por medio del desfronde en las tres parcelas de experimentación se muestran en la Tabla 71. Según los resultados obtenidos, a través de las hojas del castañar de madera retornan las mayores cantidades de este elemento, siendo significativamente superiores a las que lo hacen tanto por medio del castañar de fruto como del rebollar. Dentro de cada parcela, las hojas son la fracción que más magnesio aporta al suelo forestal, siendo dicha cantidad significativamente superior a la aportada por el resto de fracciones.

Tabla 71. Retorno potencial de magnesio ($\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	b 7,38 a	a 0,70 b	a 0,51 b	a 0,59 b	a 1,33 b
CT (madera)	a 11,62 a	a 0,65 b	a 0,87 b	a 0,46 b	a 0,50 b
Rebollo	b 5,57 a	a 0,66 b	b 0,18 b	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) para el retorno potencial de magnesio entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

4.3.4.6. Potasio.

Al igual que en el resto de nutrientes estudiados, las hojas son el principal vector para el retorno de potasio al suelo. Inflorescencias, frutos y cúpulas en los dos castañares también tuvieron importancia a la hora del aporte de potasio (Fig. 55). Así, el potasio que retorna a suelo forestal a través de las hojas alcanza valores en torno a los $7,60 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en ambos castañares y de $4,44 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el rebollar. Estos valores están ligeramente por debajo de los encontrados por Santa Regina *et al.* (2001) en castañares de la Sierra de Gata (Salamanca), que indicaron valores de 15,4 y 17,3 $\text{Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en castañares de España y Francia respectivamente, mientras que para el rebollar los datos obtenidos son similares a los establecidos por Gallardo *et al.* (1999) en melojares salmantinos.

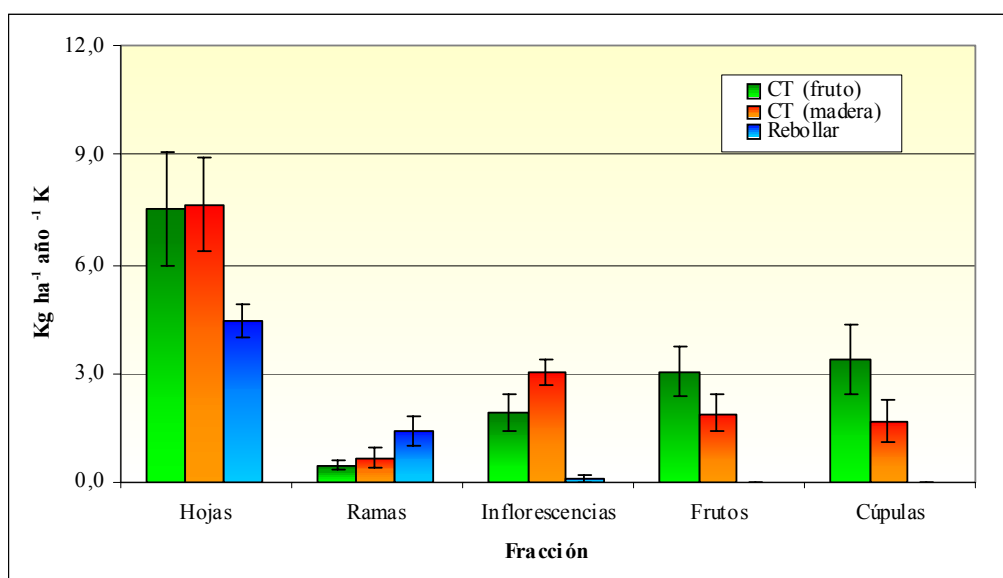


Figura 55. Cantidad de potasio ($\text{Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) que retorna anualmente al suelo en cada fracción en las tres parcelas (media de los cuatro ciclos, media \pm error estándar).

Las diferencias significativas detectadas para las cantidades de potasio que vuelven al suelo forestal por medio de la hojarasca se indican en la Tabla 72. En las tres parcelas, las hojas aportaron las mayores cantidades de potasio que retornan al suelo, siendo este aporte significativamente superior al del resto de fracciones.

Tabla 72. Retorno potencial de potasio ($\text{Kg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$) en cada fracción del desfronde en las tres parcelas.

	Hojas	Ramas	Inflorescencias	Frutos	Cúpulas
CT (fruto)	a 7,54 a	b 0,45 d	a 1,92 c	a 3,03 b	a 3,36 b
CT (madera)	a 7,62 a	b 0,66 d	a 3,01 b	a 1,89 c	a 1,68 c
Rebollo	b 4,44 a	a 1,41 b	b 0,13 c	-	-

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD para el retorno potencial de potasio entre fracciones del desfronde dentro de cada parcela. Letras de color azul indican diferencias significativas para cada fracción del desfronde entre parcelas.

En cuanto a las diferencias entre órganos, destaca el mayor aporte de potasio a través de las hojas e inflorescencias de ambos tipos de castañares frente al rebollar, mientras que en las ramas observamos lo contrario, las ramas del rebollar aportan una cantidad estadísticamente superior a la de las ramas de ambos tipos de castañares (Tabla 72).

4.4. DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA.

La descomposición de la hojarasca en los ecosistemas forestales es un proceso de gran importancia ya que como resultado de los procesos de descomposición de la materia orgánica los elementos nutritivos pasan a la solución del suelo, de donde serán absorbidos por las raíces, entrando en la dinámica del ciclo biogeoquímico (Swift, 1976).

4.4.1. Evolución de la pérdida de materia seca.

La dinámica de la pérdida de peso de las hojas de *Castanea sativa* y *Quercus pyreanica* confinadas en las bolsas de descomposición en las tres parcelas a lo largo de los 890 días que duró el ensayo de descomposición tal como se indicó en el apartado correspondiente de materiales y métodos se muestra en las Figuras 56 a 61. En todos los casos se observó una tendencia general a la disminución gradual del peso siguiendo un modelo bifásico. Durante los dos primeros meses de los nueve experimentos se estimó una fuerte pérdida de peso, posteriormente hasta el final del proceso siguió una fase de disminución de peso más débil caracterizada por incrementos y pérdidas. El elevado grado de mineralización inicial se debe a la lixiviación de los materiales solubles contenidos en la hojarasca y al consumo por parte de los microorganismos del material lábil de la hojarasca (Vinton y Burke, 1997; Smolander *et al.*, 1996). Los compuestos lábiles de la hojarasca proveen una fuente de energía prontamente disponible para la comunidad descomponedora, y, por tanto, tienen una gran influencia en los estadios iniciales del proceso. Además, estas fuertes pérdidas iniciales también son debidas a otras causas que actúan paralelamente a los procesos de lixiviación, como pueden ser fragmentación física de los restos vegetales, radiación solar y a la actividad de la microfauna del suelo (Arriaga y Maya, 2007; Martínez-Yrizar *et al.*, 2007).

Esta primera fase está controlada por la concentración de sustancias solubles fácilmente lixiviables y de nutrientes limitantes para la actividad microbiana como son el nitrógeno, fósforo, azufre,...(Berg, 1986) y ha sido observada por un gran número de autores (Gallardo y Merino, 1993; Moro y Domingo, 2000; García, 2001; Isaac y Nair, 2005; Webster *et al.*, 2005; Goma-Tchimbakala y Bernhard-Reversat, 2006; Huang *et al.* 2007; Martínez-Yrizar *et al.*, 2007; Imgraben y Dittmann, 2008).

La segunda fase del proceso de descomposición se caracteriza por una disminución en forma de dientes de sierra de la masa remanente. Al contrario de la primera fase del proceso de descomposición, en esta segunda el material orgánico de naturaleza más compleja y más resistente a la descomposición es quien regula el proceso (Almendros *et al.*, 2000). Los tipos de hojarasca que poseen mayores concentraciones de sustancias solubles y elementos nutritivos tendrán unas fases iniciales de descomposición bastante rápidas, no obstante, esto origina un aumento en el tiempo de la proporción de lignocelulosa en la hojarasca en descomposición, con lo que se reduce la tasa de descomposición. En los residuos vegetales con una menor concentración de materiales solubles no se produce una pérdida de peso inicial tan pronunciada; estos tipos de hojarasca se descomponen con una tasa de descomposición más constante de modo que en las últimas etapas la tasa de descomposición puede ser similar a la encontrada en hojarascas con composiciones químicas más favorables (Berg, 1986).

En la época estival, periodo con baja humedad en la capa superficial del suelo, el proceso de mineralización se ralentizó, mientras que a lo largo del otoño e invierno, coincidiendo con la época de lluvias, se favoreció la actividad de la microbiota descomponedora y se producen pérdidas más significativas de material. A lo largo de esta segunda fase, aunque hay una tendencia clara a la pérdida de peso, se hallaron algunos aumentos de masa en algunos muestreos. Estos incrementos de peso pueden estar debidos a la contaminación de polvo, al aumento de masa de heterótrofos asociados a la hojarasca y a las condiciones aleatorias a las que están sometidas las muestras debido a la variabilidad de las condiciones ambientales, de la composición química de la hojarasca y de la microbiota responsable de la degradación de los restos vegetales (Louiser y Parkinson, 1976). Otros factores que también influyen en estos aumentos de peso son la introducción de raíces en las bolsas de descomposición, procesos aleatorios en el ataque de la mesofauna o la variabilidad y cantidad de micronichos donde compiten las comunidades microbianas edáficas que aparecen en una superficie de suelo relativamente reducida (Aranda *et al.*, 1990).

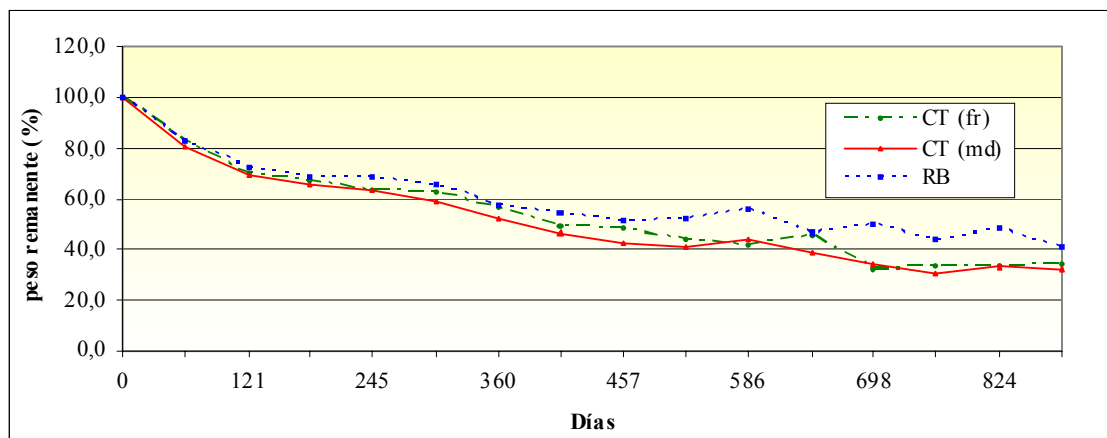


Figura 56. Evolución de la pérdida de materia seca durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de fruto a lo largo del periodo de estudio.

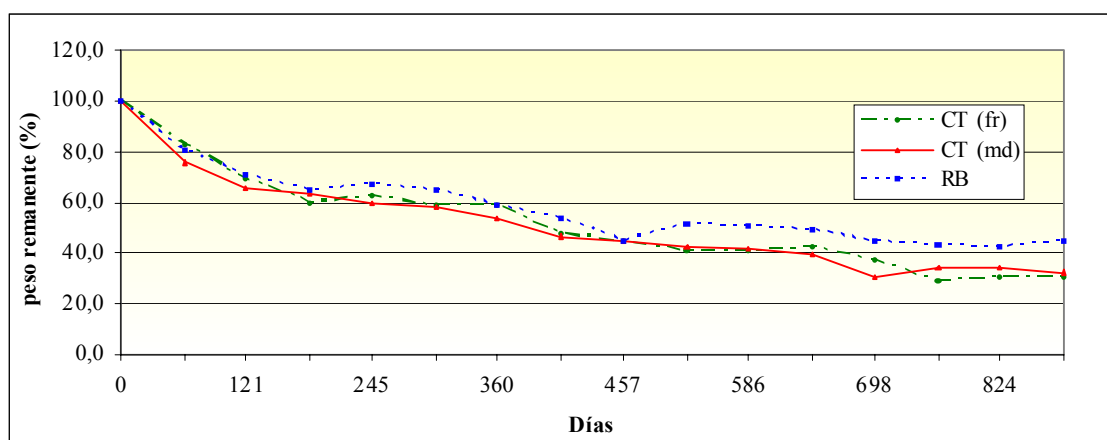


Figura 57. Evolución de la pérdida de materia seca durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de madera a lo largo del periodo de estudio.

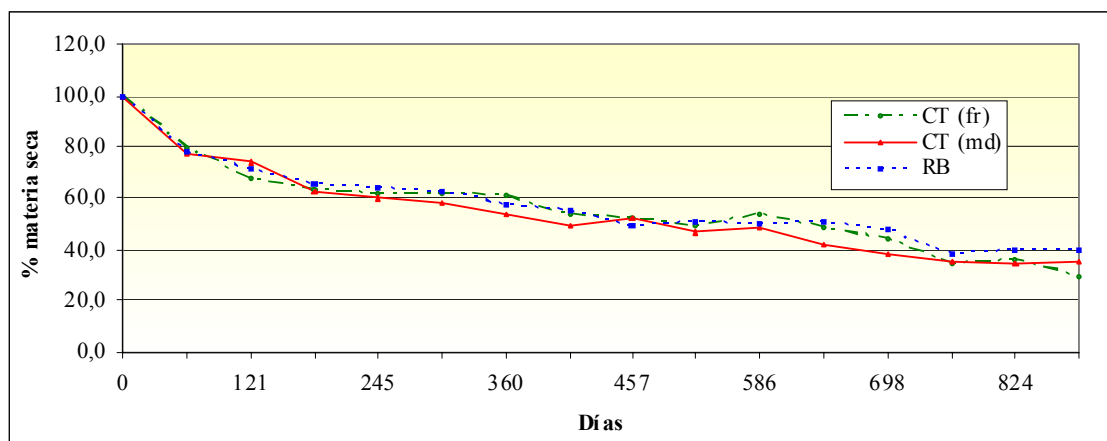


Figura 58. Evolución de la pérdida de materia seca durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

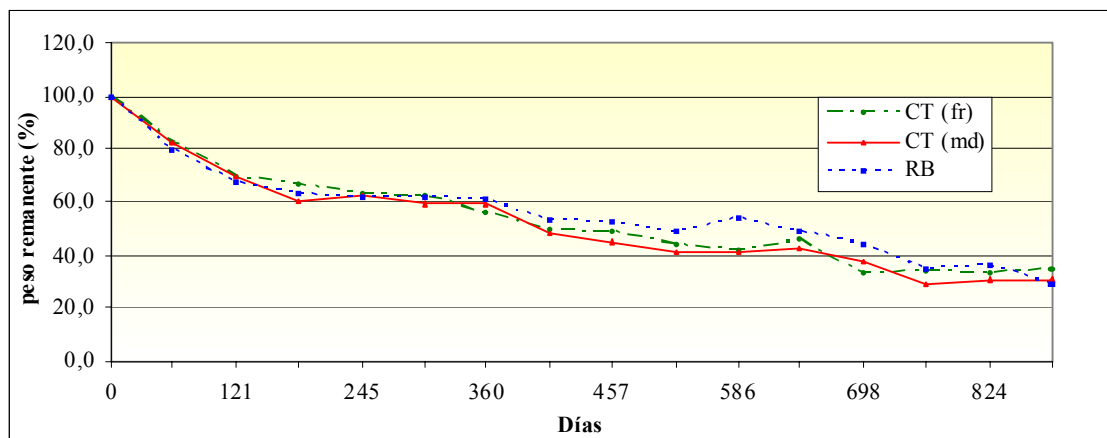


Figura 59. Evolución de la pérdida de materia seca durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

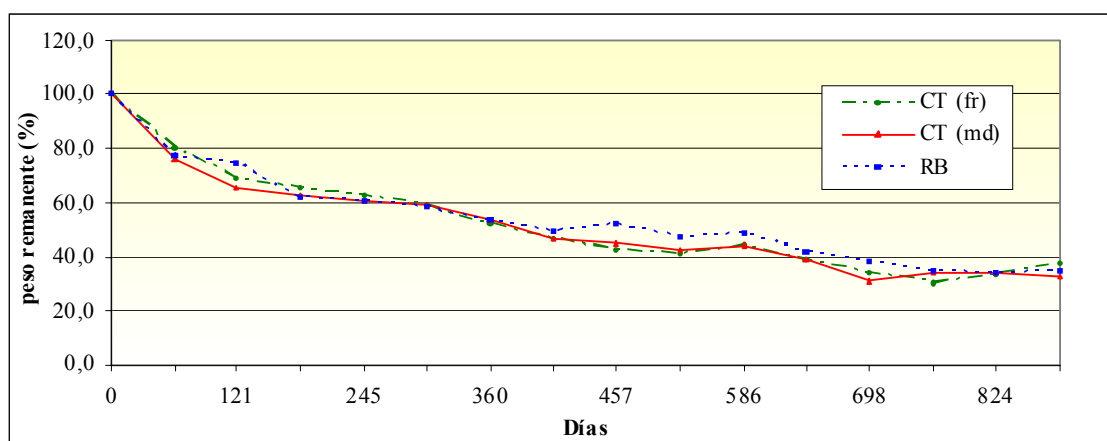


Figura 60. Evolución de la pérdida de materia seca durante la descomposición de hojas del castaño de madera en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

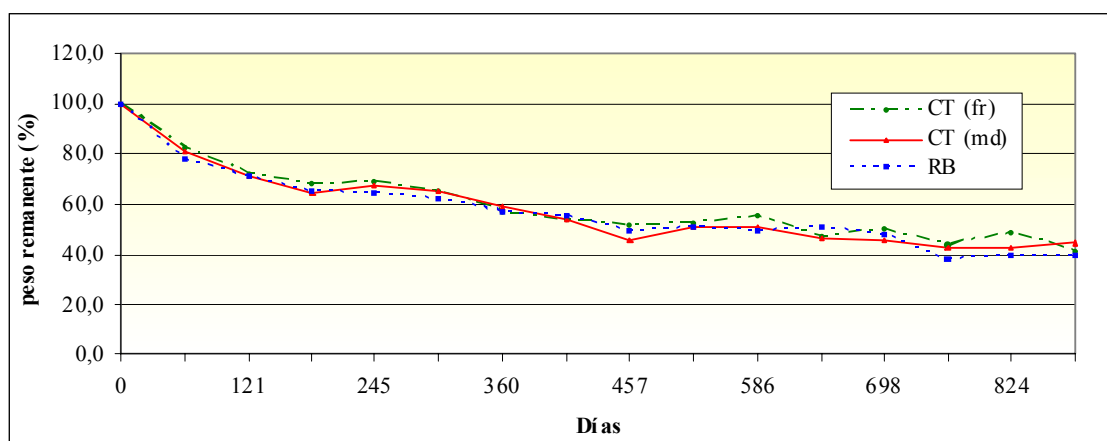


Figura 61. Evolución de la pérdida de materia seca durante la descomposición de hojas del rebollar en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

Con el fin de averiguar si existían diferencias significativas en la pérdida de materia seca durante el proceso de descomposición de los nueve experimentos del experimento, se realizaron análisis de la varianza de dos factores, experimento y año

(Tabla 73). Este análisis paramétrico de la varianza bifactorial únicamente detectó diferencias significativas para el año. Esto nos confirma que las masas remanentes de las hojas en descomposición fueron significativamente mayores el primer año respecto al segundo en los nueve experimentos pero no se encontraron diferencias en la pérdida de peso entre ellos a lo largo del proceso. En nuestro estudio, ni la especie ni el distinto manejo al que es sometido el castaño parece afectar a la dinámica de la pérdida de peso de la hoja en las bolsas de descomposición por lo que parece que el proceso de descomposición está controlado por otros factores. En otros trabajos sobre descomposición de hojarasca se observa que las hojas se descomponen más rápidamente bajo la clase de árbol del que procede. Esto indica una especialización de la comunidad microbiana que se adapta a determinadas características ambientales físicas y, sobre todo, químicas como pueden ser el pH, el contenido de nutrientes, etc., creadas por el tipo de hojarasca que cae al suelo (Fioretto *et al.*, 2005). En nuestro estudio, el hecho de no observar diferencias en el proceso de pérdida de masa entre los experimentos estudiados posiblemente se deba a la igualdad de las condiciones climáticas en las tres parcelas de estudio y a la similitud en la composición química y de factores físicos de las hojas como dureza o textura.

Tabla 73. Análisis de la varianza de las masas remanentes de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	8	1,683	0,110
Año	2	163,133	0,000
Experimento * Año	16	0,303	0,996

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

4.4.1.1. Tasas de descomposición.

Las tasas de descomposición (k) de cada tipo de hojas en las distintas parcelas, calculadas según Olson (1963) con el modelo exponencial simple a partir de las masas remanentes obtenidas a lo largo del proceso de descomposición se muestran en la Tabla 74. Los valores de estas tasas oscilaron entre 0.33 (experimento hojas de rebollo en el castañar de madera) y 0.50 (experimento hojas de castaño de fruto en el rebollar).

Las tasas más altas se correspondieron con los primeros meses cuando las pérdidas de materia seca fueron más intensas, posteriormente, a medida que el proceso avanzó las tasas de descomposición fueron tomando valores más bajos debido a la menor cantidad de materia seca mineralizada.

Estas tasas de descomposición se encuentran dentro del rango general de las estimaciones de k. Aerts (1997a), a través de una compilación de datos bibliográficos, reporta un valor medio de $0,35 \text{ año}^{-1}$ para la constante de descomposición k en la región mediterránea.

Tabla 74. Tasas de descomposición (año^{-1}) de las distintas hojas calculadas a partir de las masas remanentes según el modelo exponencial simple.

Año	Mes	Días	Castañar de fruto			Castañar de madera			Rebollo		
			CT (fr)	CT (md)	RB	CT (fr)	CT (md)	RB	CT (fr)	CT (md)	RB
2001	mar	72	0,98	1,12	0,97	0,98	1,43	1,10	1,20	1,32	1,29
	abr	121	1,09	1,12	0,98	1,12	1,29	1,04	1,20	0,91	1,02
	jun	182	0,82	0,86	0,77	1,04	0,94	0,89	0,93	0,96	0,87
	ago	245	0,69	0,70	0,56	0,71	0,77	0,59	0,73	0,76	0,67
	oct	301	0,58	0,63	0,52	0,64	0,65	0,53	0,59	0,66	0,59
	dic	360	0,58	0,66	0,57	0,53	0,64	0,54	0,51	0,64	0,56
2002	feb	398	0,65	0,70	0,56	0,68	0,71	0,57	0,58	0,66	0,54
	abr	457	0,58	0,69	0,53	0,64	0,64	0,64	0,52	0,52	0,58
	jun	518	0,58	0,63	0,46	0,63	0,60	0,48	0,51	0,54	0,48
	ago	586	0,54	0,51	0,37	0,56	0,55	0,42	0,39	0,46	0,44
	oct	643	0,45	0,54	0,43	0,49	0,53	0,41	0,41	0,49	0,39
	dic	698	0,59	0,57	0,37	0,52	0,61	0,42	0,43	0,51	0,39
2003	feb	771	0,52	0,57	0,39	0,59	0,52	0,40	0,51	0,50	0,46
	abr	824	0,49	0,49	0,32	0,52	0,48	0,38	0,45	0,48	0,41
	jun	890	0,44	0,46	0,37	0,48	0,46	0,33	0,50	0,43	0,38

La Tabla 75 muestra algunos valores encontrados según el modelo exponencial negativo (Olson, 1963) para algunas especies leñosas en diferentes zonas geográficas. Los valores más altos para las tasas de descomposición se corresponden con zonas tropicales donde las condiciones climáticas son muy favorables para la descomposición de la hojarasca.

Tabla 75. Tasas de descomposición de la hojarasca de especies leñosas calculadas según el modelo exponencial simple negativo.

Especie	Tasa (k)	Zona	Referencia
<i>Castanea sativa</i>	0,41-0,62	Inglaterra	Lousier y Parkinson, 1976
<i>Castanea sativa</i>	0,93	Francia	Cortez, 1998
<i>Castanea sativa</i>	1,43	Francia	Cortez, 1998
<i>Quercus pyrenaica</i>	0,34	España	Gallardo y Merino, 1993
<i>Quercus ilex L.</i>	0,30	Italia	Fioretto <i>et al.</i> , 2005
<i>Quercus ilex L.</i>	0,59	España	Garrido, 2001
<i>Quercus suber</i>	0,40	España	Gallardo y Merino, 1993
<i>Quercus coccifera</i>	0,40	España	Gallardo y Merino, 1993
<i>Quercus serrata</i>	2,37	India	Pandey <i>et al.</i> , 2007
<i>Pinus pinaster</i>	0,12	España	Moro y Domingo, 2000
<i>Mangifera indica</i>	2.35	India	Isaac y Nair, 2005
<i>Populus tremuloides</i>	1,16	Alaska	Lousier y Parkinson, 1976
<i>Castanopsis kawakamii</i>	4,46	China	Yang <i>et al.</i> , 2004a
<i>Cryptomeria japonica</i>	0,38	Japón	Joo <i>et al.</i> , 2006
<i>Castanopsis sieboldii</i>	0,87	Japón	Xu <i>et al.</i> , 2004

El análisis de la varianza de dos factores, experimento y año, al igual que ocurría con la pérdida de materia seca, revelaron la existencia de diferencias significativas sólo para el año, pero no se observaron ni para el experimento ni para la interacción (Tabla 76).

Tabla 76. Análisis de la varianza de las tasas de descomposición según el modelo exponencial simple de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	8	0,568	0,802
Año	2	12,480	0,000
Experimento * Año	16	0,094	1,000

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

Asumiendo que las tasas de descomposición recogidas en el último muestreo no cambian hasta el final del proceso de descomposición, se calculó el tiempo teórico necesario para que se descomponga el 50%, 95% y 99% de la hojarasca (Tabla 77). El tiempo transcurrido en descomponer el 50% de la masa inicial del material en descomposición se denomina vida media y es equivalente a $0,693/k$. Se trata de un parámetro descriptivo de gran utilidad para comparar la duración de la degradación de la hojarasca, incluso en aquellos casos donde no es aplicable el modelo exponencial (Olson, 1963). Cuanto más bajo sea su valor, mayor será la velocidad de descomposición de la materia orgánica y la liberación de nutrientes.

Tabla 77. Tasas de descomposición medias (k , años⁻¹) (Olson, 1963) y parámetros asociados ($1/k$, T_{50} , T_{95} ; T_{99}).

Parcela	Hojas	T _m			T ₅₀		T ₉₅		T ₉₉	
		K (año ⁻¹)	Años	Días	Años	Días	Años	Días	Años	Días
CT (fruto)	CT (fruto)	0,46	2,17	793	1,51	550	6,52	2380	10,87	3967
	CT (madera)	0,37	2,70	986	1,87	684	8,11	2959	13,51	4932
	Rebollar	0,44	2,27	830	1,58	575	6,82	2489	11,36	4148
CT (madera)	CT (fruto)	0,46	2,17	793	1,51	550	6,52	2380	10,87	3967
	CT (madera)	0,33	3,03	1106	2,10	767	9,09	3318	15,15	5530
	Rebollar	0,48	2,08	760	1,44	527	6,25	2281	10,42	3802
Rebollar	CT (fruto)	0,43	2,33	849	1,61	588	6,98	2547	11,63	4244
	CT (madera)	0,38	2,63	961	1,82	666	7,89	2882	13,16	4803
	Rebollar	0,50	2,00	730	1,39	506	6,00	2190	10,00	3650

Las hojas del rebollo en su propio medio presentaron los valores más bajos de vida media, es decir, es el tipo de hojarasca que más rápidamente se degradaría. Por el contrario, las hojas del castaño de madera situadas en su propia parcela mostraron los valores más elevados de vida media, por lo que serían las que se descomponen más lentamente. Estas hojas del castañar de madera serían las que más lentamente se degrada, no solamente en su parcela, sino también en las otras dos parcelas de estudio.

- Tasas mensuales.

La Tabla 78 muestra las tasas de descomposición mensuales (año⁻¹) de las distintas hojas calculadas a partir de las masas remanentes según el modelo exponencial simple. Los valores más altos se encontraron en los primeros meses, coincidiendo con

las pérdidas de masa más pronunciadas. En el resto de meses las tasas mensuales son considerablemente menores, incluso en ocasiones se obtuvieron tasas negativas. Éstas son consecuencia de la manera de evaluar la descomposición en base a los pesos de muestras diferentes tomadas en meses sucesivos. Puede resultar que, accidentalmente, una muestra tenga peso mayor a la del mes anterior. Como ya se mencionó al describir la pérdida de materia seca, estos aumentos son bastante frecuentes en las medidas de la descomposición de hojarasca a través del método de Bockock y Gilbert (1957), sobre todo en las fases más tardías del proceso. En nuestro estudio, las tasas mensuales negativas son más frecuentes en los meses estivales, periodo en el cual, debido a las altas temperaturas y a la baja humedad del suelo, el proceso se ralentiza. Durante los meses otoñales, mucho más favorables para la degradación del material vegetal, fue menos frecuente el encontrarnos con tasas mensuales negativas.

Tabla 78. Tasas de descomposición mensuales (año^{-1}) de las distintas hojas calculadas a partir de las masas remanentes según el modelo exponencial simple.

Año	Mes	Días	CT (fr)			CT (md)			RB		
			CT (fr)	CT (md)	RB	CT (fr)	CT (md)	RB	CT (fr)	CT (md)	RB
2001	mar	72	0,95	1,10	0,94	0,96	1,40	1,08	1,18	1,29	1,26
	abr	121	0,51	0,45	0,41	0,53	0,44	0,39	0,48	0,12	0,25
	jun	182	0,09	0,12	0,11	0,29	0,08	0,20	0,13	0,36	0,20
	ago	245	0,08	0,06	-0,01	-0,06	0,07	-0,07	0,04	0,05	0,03
	oct	301	0,02	0,06	0,06	0,06	0,03	0,05	0,00	0,04	0,04
	dic	360	0,10	0,13	0,13	0,00	0,09	0,10	0,02	0,08	0,07
2002	feb	398	0,13	0,11	0,05	0,20	0,14	0,09	0,12	0,08	0,03
	abr	457	0,01	0,07	0,04	0,05	0,02	0,14	0,02	-0,05	0,10
	jun	518	0,06	0,02	-0,01	0,07	0,03	-0,09	0,04	0,08	-0,02
	ago	586	0,03	-0,04	-0,04	0,00	0,02	0,00	-0,06	-0,02	0,01
	oct	643	-0,05	0,07	0,10	-0,02	0,03	0,02	0,06	0,08	-0,01
	dic	698	0,18	0,08	-0,03	0,07	0,12	0,04	0,05	0,05	0,03
2003	feb	771	-0,01	0,05	0,06	0,12	-0,04	0,02	0,12	0,04	0,11
	abr	824	0,01	-0,04	-0,04	-0,03	0,00	0,00	-0,02	0,01	-0,02
	jun	890	-0,02	0,00	0,07	0,00	0,02	-0,02	0,08	-0,01	0,00

La Tabla 79 muestra el análisis de la varianza de dos factores realizadas para los distintos experimentos estudiados. Solamente se observaron diferencias significativas para el año, mientras que no se observaron diferencias para el experimento ni para la interacción.

Tabla 79. Análisis de la varianza de las tasas de descomposición mensuales según el modelo exponencial simple de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	8	0,023	1,000
Año	2	13,949	0,000
Experimento * Año	16	0,018	1,000
Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD			

4.4.1.2. Ajustes de líneas de regresión.

La pérdida de masa remanente frente al tiempo transcurrido durante el proceso de descomposición de las hojas contenidas en las bolsas se ajustó a través del modelo exponencial simple:

$$(X_t = X_0 e^{-kt})$$

En todos los casos se obtuvo un grado de ajuste significativo. Los valores de r^2 de la ecuación exponencial simple oscilan entre 0.95 (hojas de castaño de madera en el rebollar) y 0.87 (hojas de rebollo en el castañar de madera) (Tabla 80). Esto indica que el modelo exponencial simple negativo explica entre el 95% y el 87% de la variación de la pérdida de masa con el tiempo.

El modelo exponencial simple negativo ha sido ampliamente utilizado por muchos autores (Jenny *et al.*, 1949; Olson, 1963; Santa Regina, 2001; Salamanca *et al.*, 2003; Allison y Vitousek, 2004; Kim y Rejmánková, 2004; Albers *et al.*, 2004; Blanco, 2004; Bayala *et al.*, 2005; Fioretto *et al.*, 2005; Martínez-Yrizar *et al.*, 2007; Barbhuiya *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2008). Aunque para describir el proceso de descomposición se pueden emplear otros modelos, el modelo exponencial simple negativo es el más usado

debido a que es capaz de describir de una manera correcta la descomposición y, con una sola constante, se caracteriza la pérdida de masa, facilitando las comparaciones con otros estudios (Wieder y Lang, 1982).

Tabla 80. Ecuaciones exponenciales entre las masas remanentes de hojas y el tiempo (años) para los experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	Ecuación	R ²	F	p	g.l.
CT (fr)	CT (fr)	$y = 84,422e^{-0,449x}$	0,943	231,660	0,0001	14
	CT (md)	$y = 83,743e^{-0,299x}$	0,889	112,168	0,0001	14
	RB	$y = 86,572e^{-0,435x}$	0,941	223,808	0,0001	14
CT (md)	CT (fr)	$y = 81,406e^{-0,4243x}$	0,933	193,996	0,0001	14
	CT (md)	$y = 81,574e^{-0,3023x}$	0,868	92,393	0,0001	14
	RB	$y = 85,861e^{-0,4588x}$	0,941	221,915	0,0001	14
RB	CT (fr)	$y = 83,855e^{-0,395x}$	0,946	246,454	0,0001	14
	CT (md)	$y = 82,714e^{-0,328x}$	0,917	155,543	0,0001	14
	RB	$y = 85,686e^{-0,388x}$	0,908	138,687	0,0001	14

Otros autores han empleado el modelo exponencial doble (Lousier y Parkinson, 1976; Wieder y Lang, 1982; Garrido, 2001; Don y Kalbitz, 2005). La ecuación general sería de la siguiente forma:

$$X_t = X_1 \cdot e^{-k_1 t} + X_2 \cdot e^{-k_2 t}$$

donde,

X_t = la cantidad de material remanente en el tiempo t.

X_1 = cantidad inicial de material lábil.

X_2 = cantidad inicial de material resistente.

k_1 = tasa de descomposición para la fracción lábil.

k_2 = tasa de descomposición para el componente resistente.

Este modelo supone que el material inicial es heterogéneo y está compuesto por dos tipos de fracciones, una lábil (azúcares, almidones, proteínas) y otra resistente (ligninas, celulosa, taninos, ceras). El componente más lábil, susceptible de lavado rápido, presenta un tasa de descomposición más alta que la de la fracción resistente (Hunt, 1977).

Otro modelo empleado para explicar el proceso de descomposición es el asintótico (Wieder y Lang, 1982) según el cual existe una fracción de la hojarasca que, teóricamente, no se llega a descomponer. La ecuación de este modelo sería:

$$X_t = X_1 \cdot e^{-k_1 t} + X_2$$

donde,

X_2 representa la fracción de la hojarasca resistente a la degradación.

Si bien es cierto que no existe materia orgánica totalmente inalterable, también lo es que existen fracciones de humus cuya tasa de descomposición es virtualmente cero (Kononova, 1982). En hojas con un alto contenido tanto de nitrógeno como de lignina la descomposición puede frenarse e incluso detenerse, debido a que dichos compuestos reaccionan dando lugar a compuestos recalcitrantes que no son fácilmente degradados por los microorganismos del suelo (Fog, 1988).

Aunque todavía se sabe poco de las razones por las que la descomposición de la materia vegetal parece detenerse, es posible que cambios en las condiciones climáticas o aportes de nutrientes sean necesarios para permitir que continúe la descomposición. (Coûteaux *et al.*, 1998).

4.4.1.3. Índices de descomposición.

Se establecieron varios índices de descomposición, considerando la hojarasca total en cada parcela o bien solo las hojas (Tabla 81). En los tres casos, los índices de descomposición considerados solamente para las hojas fueron mayores que los considerados para la hojarasca total. Esto se debe a que esta hojarasca total incluye material leñoso más lignificado que ralentiza el proceso de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer y Berg, 1986).

Considerando la hojarasca total, los mayores coeficientes de descomposición K_j y K_o se estimaron para el castañar de madera, seguido del rebollar y por último, del castañar de fruto. Sin embargo, al considerar las hojas solamente, los coeficientes de descomposición K_j y K_o en los dos castañares se igualaron, siendo más altos que para el

rebollar.

Tabla 81. Índices de descomposición para la hojarasca total y las hojas.

Parcelas	A (Kgha ⁻¹)	F (Kgha ⁻¹)	A+F (Kgha ⁻¹)	K _j	P	K ₀	K _d
Hojarasca total							
Castañar (fruto)	2153,69	8888,97	11042,66	0,20	420,04	0,24	0,80
CT (madera)	5236,59	9551,66	14788,25	0,35	1854,30	0,55	0,65
Rebollar	3492,87	8226,28	11719,15	0,30	1041,04	0,42	0,70
Hojas							
Castañar (fruto)	2153,69	2646,47	4800,16	0,45	966,30	0,81	0,55
CT (madera)	3101,18	3743,87	6845,05	0,45	1405,00	0,83	0,55
Rebollar	2623,21	4286,16	6909,37	0,38	995,93	0,61	0,62
Las constantes y los parámetros siguen las formulas: $K_j = A/(A+F)$, $P = AK_j$, $K_0 = A/F$, $K_d = (A-P)/A$. A, producción anual; F, hojarasca total u hojas acumuladas en el suelo del bosque, K _j , índice de Jenny; K ₀ , índice de Olson; P, pérdida anual de la hojarasca producida; K _d , coeficiente de acumulación anual.							

En nuestro estudio no se encontraron apenas diferencias entre las tasas de descomposición calculadas a partir del método de las bolsas de descomposición frente a las obtenidas a partir del material acumulado en el suelo y los aportes anuales. Por regla general, las constantes de descomposición deducidas a partir del método de las bolsas de descomposición son más altas. Esto se puede explicar debido a que las bolsas solamente incluyen hojas mientras que en el suelo se encuentra también material leñoso cuya descomposición más lenta, así como restos orgánicos parcialmente decompuestos que ya han perdido sus componentes lábiles por lo que su proceso de degradación es bastante lento (Attiwill y Adams, 1993). Además el ambiente dentro de las bolsas de descomposición es algo distinto del ambiente natural, ya que se consigue una mayor homogeneidad del sustrato y una mayor humedad en las hojas, factores que pueden llegar a producir una sobreestimación de la descomposición real (Lousier y Parkinson, 1976).

No obstante, en la bibliografía también encontramos casos en los que las constantes de descomposición calculadas a través del método de las bolsas son mayores (Hart, 1995; Santa Regina y Tarazona, 1995). Según Joergensen (1991) la mesofauna puede tener dificultades para su acceso al interior de las bolsas, con lo que disminuye la fragmentación y consumo de las hojas y además dentro de estas bolsas las condiciones microclimáticas serían menos favorables para la descomposición.

4.4.1.4. Control de la descomposición por medio del clima.

Como ya se ha mencionado, la descomposición de la hojarasca está controlada por tres factores: el clima, la composición química del material a descomponer y por la actividad de los organismos del suelo. Para determinar la influencia que las variables climáticas pueden tener sobre la degradación de la hojarasca en nuestro estudio se correlacionaron las tasas de descomposición con la precipitación, temperatura media, temperatura máxima, temperatura mínima, relación precipitación/temperatura media y contenido en humedad de la hojarasca. (Tabla 82).

En todos los experimentos estudiados se encontraron correlaciones significativas y positivas entre las constantes de descomposición y el contenido de humedad de las hojas del interior de las bolsas, es decir, la descomposición de las hojas confinadas en bolsas se ve favorecida por el contenido en humedad retenida en su interior. Otros autores también han observado esta relación positiva (Gallardo y Merino, 1993; Austin y Vitousek, 2000, Blanco, 2004; Girón, 2004). Gallardo *et al.* (1996) aconsejan utilizar los datos de humedad de la hojarasca y del suelo frente a los de precipitación, ya que la descomposición se lleva a cabo en el suelo y está más relacionada con la distribución de la precipitación que con la cantidad total. En nuestro estudio, la precipitación no está correlacionada con las tasas de descomposición. Generalmente, la precipitación produce un efecto positivo en la descomposición durante las primeras fases del proceso debido al lavado de componente solubles de la hojarasca (Salamanca *et al.*, 2003).

Tabla 82. Correlaciones entre las tasas de descomposición y las variables climáticas.

Parcela	Hojas	Precip. (lm^{-2})	T ^a Media (C°)	T ^a máxima (C°)	T ^a mínima (C°)	Precipitación/T ^a media ($\text{Lm}^{-2}/\text{C}^{\circ}$)	% Humedad
CT (fr)	CT (fr)	-0,439	0,040	0,021	0,061	-0,387	0,719(**)
	CT (md)	-0,440	0,045	0,021	0,072	-0,372	0,641(**)
	RB	-0,453	0,105	0,080	0,134	-0,397	0,652(**)
CT (md)	CT (fr)	-0,336	-0,005	-0,003	0,020	-0,193	0,587(*)
	CT (md)	-0,391	0,024	0,038	0,038	-0,254	0,595(*)
	RB	-0,534(*)	0,198	0,198	0,213	-0,439	0,593(*)
RB	CT (fr)	-0,347	0,003	0,008	0,029	-0,034	0,607(*)
	CT (md)	-0,360	-0,009	0,023	0,006	-0,029	0,587(*)
	RB	-0,416	0,070	0,104	0,086	-0,119	0,649(**)

Valores en rojo indican correlaciones significativas (coeficiente de correlación de Sperman: * = $p < 0,1$; ** = $p < 0,01$).

En climas mediterráneos, caracterizados por la alternancia entre estaciones húmedas y secas, la influencia de la humedad en la descomposición es bastante fuerte (Coûteaux *et al.*, 1995). Estos periodos de humectación y desecación influyen notablemente sobre el crecimiento de la población microbiana, afectando a los flujos de mineralización de carbono y nitrógeno (Bottner, 1985). Debido a las altas temperaturas durante el periodo estival se produce un secado de la superficie del suelo que impide el establecimiento de una microflora estable sobre la hojarasca, lo que provoca el desplazamiento de las condiciones idóneas de mineralización hacia horizontes más profundos donde la humedad tiende a ser constante (Rovira y Vallejo, 1997). Aunque se produzca una humectación repentina de la superficie del suelo, después de un periodo de sequía que lleve a un aumento de la mineralización, el efecto neto de los experimentos de secado afecta negativamente a la velocidad de descomposición y mineralización de la materia orgánica (Escudero *et al.*, 1987; Rovira y Vallejo, 1997).

En cuanto a los efectos de la temperatura, en ninguno de los nueve experimentos del ensayo se encontró una correlación de dicho factor con las tasas de descomposición. En el clima mediterráneo, las temperaturas no son tan altas como para inhibir la actividad microbiana más que en ocasiones puntuales a lo largo del año, más bien al contrario son suaves y favorables para la actividad de la microbiota descomponedora. Cuando se observa un efecto negativo sobre la descomposición se debe a la coincidencia en el tiempo de las temperaturas altas con los periodos de sequía (Garrido, 2001).

Los efectos que ejercen la temperatura y la humedad sobre la descomposición de la materia orgánica están muy relacionados y resulta complicado evaluar el efecto de cada una por separado (Boddy, 1983). En un estudio de especies mediterráneas en el sur de Francia, Cortez (1998) concluye que en los sitios más húmedos, donde la humedad no va a ser un factor limitante durante largos periodos de tiempo, la temperatura parece ser el factor determinante, mientras que en los sitios más áridos la humedad del suelo es el factor más importante durante los primeros estadios de la descomposición. Resultados similares han sido obtenidos por Escudero *et al.* (1987) para especies de *Quercus*, Virzo de Santo *et al.*, (1993) y Murphy *et al.* (1998), que observaron que cuando la hojarasca es hidratada se produce un aumento de la actividad microbiana. Santa Regina (2001) demuestra en una zona semi-árida del oeste español que se produce

una parada casi completa en la descomposición durante los periodos secos, reflejando en parte que la hojarasca seca antes el suelo, y también lo humedece antes debido al efecto del rocío, y la mineralización continúa cuando la humedad es alta a pesar de las bajas temperaturas. En este caso, un incremento de la temperatura de pocos grados durante el periodo húmedo tiene efectos significativos (Shanks y Olson, 1961). Durante las fases tardías de la descomposición, el efecto de los periodos secos no es detectable. Como resultado, en estos ecosistemas, la descomposición de la hojarasca está relacionada sobre todo con su propia humedad (Beyer y Irmeler, 1991), haciéndose la mineralización más lenta cuando la hojarasca está seca. Toutain (1981) subraya, no obstante, que hay procesos de descomposición durante el verano (pérdida de materia seca por acción de la fauna, el viento o el agua).

Bajo condiciones mediterráneas las temperaturas de invierno no parecen ser un factor limitante de primer orden; mejor dicho, la estacionalidad de la humedad (necesaria para la actividad biológica) y de las precipitaciones (necesaria para el lavado y eliminación de solutos y micropartículas a través de los horizontes minerales del suelo) es responsable. Los mayores efectos sobre la descomposición no provienen de la cantidad total de las precipitaciones, sino, al menos en la primeras etapas, de la distribución de ellas a lo largo del año junto con la temperatura del aire, textura y aireación del suelo, humedad y temperatura del horizonte superficial del suelo (Santa Regina, 2001).

Además de la distribución de las precipitaciones a lo largo del año, el efecto que el agua de lluvia pueda tener sobre la descomposición de la hojarasca depende de su captación por la canopia vegetal. La copa de los árboles constituye una barrera física para la lluvia, de tal manera que el suelo situado debajo del dosel arbóreo sufre menores fluctuaciones de evapotranspiración, humedad y temperatura. Estas condiciones propician unas mejores condiciones para los microorganismos descomponedores y por lo tanto, se produce un incremento de la velocidad de descomposición (Orgeas *et al.*, 1998). No obstante, en los casos en que se encuentran tasas de descomposición más altas en hojarasca situada lejos de los árboles se ha relacionado con la mayor temperatura de los suelos sin cobertura vegetal, que al estar expuestos a la radiación solar directa, pueden corregir las condiciones de encharcamiento provocadas por el impacto directo de la lluvia. Así, el efecto combinado de la temperatura alta con la

humedad edáfica podría acelerar la descomposición (Girón, 2004).

4.4.2. Dinámica de los nutrientes en las hojas en descomposición.

Un aspecto esencial en el estudio de nutrientes en cualquier ecosistema forestal lo constituye la dinámica de los nutrientes contenidos en la hojarasca en descomposición. La cuantificación de su aporte al suelo, su inmovilización y de su mineralización es fundamental para el conocimiento de los equilibrios tróficos y de los flujos de bioelementos en los ecosistemas forestales (Rapp y Leonardi, 1988).

La liberación de los nutrientes desde la hojarasca depende de varios factores como son las características del material a descomponer, el ambiente de descomposición, la concentración inicial del nutriente, la demanda del nutriente por parte de la microbiota descomponedora, su afinidad con productos secundarios de la descomposición o la naturaleza estructural del nutriente en la matriz de la hojarasca. Cada elemento mineral posee diferentes patrones de liberación a lo largo del tiempo de tal modo que para algunos será importante la rotura de los componentes orgánicos en que están integrados mientras que otros serán liberados mayoritariamente por procesos de lixiviación (Seastedt, 1984).

Cuando un nutriente no es limitante para el crecimiento microbiano, es liberado desde el inicio de la descomposición. Por el contrario, cuando se trata de un elemento que limita a la población microbiana del suelo, dicho elemento sufre una acumulación en la hojarasca hasta llegar a una concentración crítica y posteriormente es liberado de forma paralela a la materia orgánica (Staaf y Berg, 1982).

A continuación se describe la dinámica de los diferentes elementos estudiados durante el ensayo.

4.4.2.1. Carbono.

La dinámica que siguió el carbono en las hojas contenidas en las bolsas de descomposición se muestra en las Figuras 62 a 67. En los diferentes experimentos de nuestro ensayo se observó un descenso en la concentración de carbono en los casi dos

años y medio que duró el experimento. Este descenso fue ligeramente mayor en el primer muestreo debido principalmente a la pérdida de componentes hidrosolubles de la hojarasca como hidratos de carbono y sustancias proteicas de bajo peso molecular. Solamente en los experimentos hojas de rebollo en el castañar de fruto y hojas de rebollo en el castañar de madera y hojas de rebollo en su propia parcela no observamos esta disminución en la primera toma. En el resto del proceso la tendencia es a la disminución de la concentración, aunque en las últimas fases se registraron algunos aumentos. Este incremento en las etapas avanzadas de la degradación de la hojarasca también ha sido observado por otros autores (Santa Regina, 1987; García, 2001; Blanco, 2004) y podría deberse a la acumulación de nitrógeno y lignina en la hojarasca lo que lleva a la formación de compuestos similares a dicha lignina y de complejos lignina-proteína y lignina-polisacáridos que limitarían la acción de la microbiota responsable de la descomposición de la hojarasca (Dommergues, 1971). Al final de los 890 días que duró el ensayo solamente en los experimentos hojas de castaño de madera en rebollar y hojas de rebollo en rebollar se observaron unas concentraciones mayores a las iniciales, aunque en estos dos experimentos las concentraciones anteriores al muestreo estaban por debajo de las iniciales.

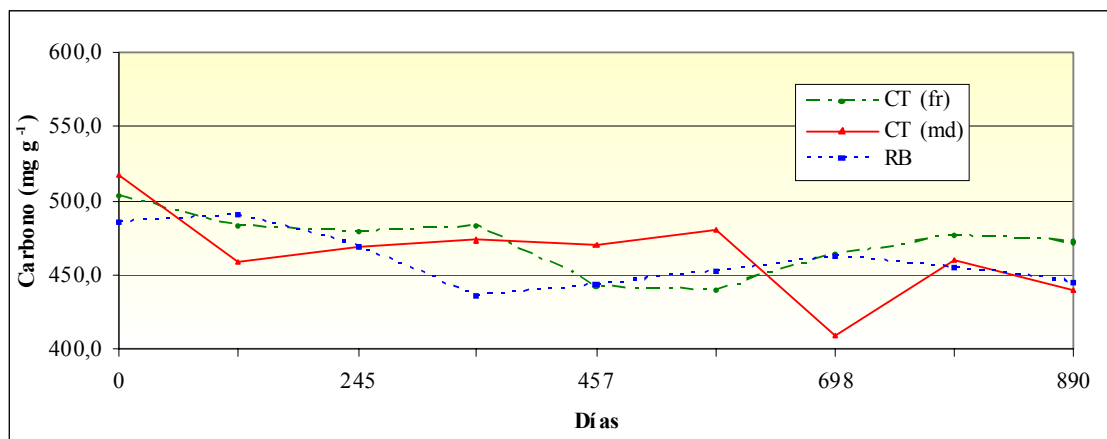


Figura 62. Evolución de la pérdida de carbono durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de fruto a lo largo del periodo de estudio.

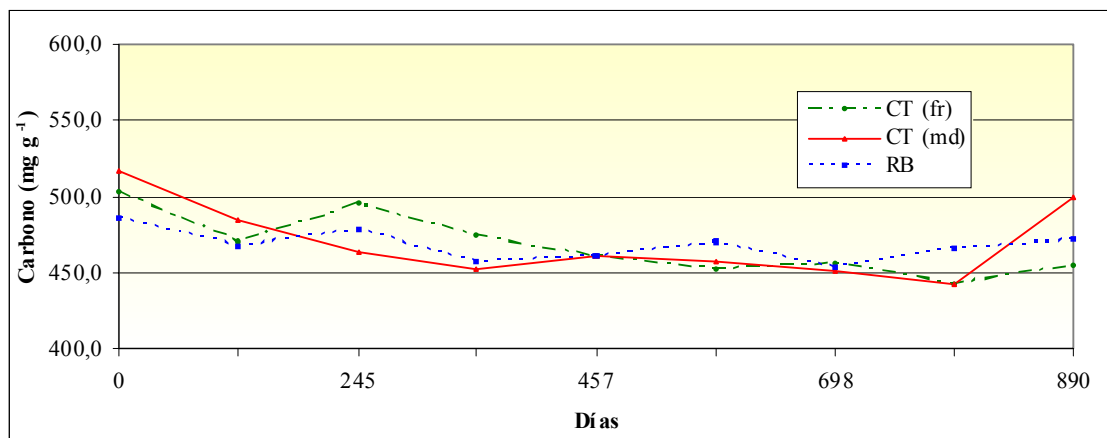


Figura 63. Evolución de la pérdida de carbono durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de madera a lo largo del periodo de estudio.

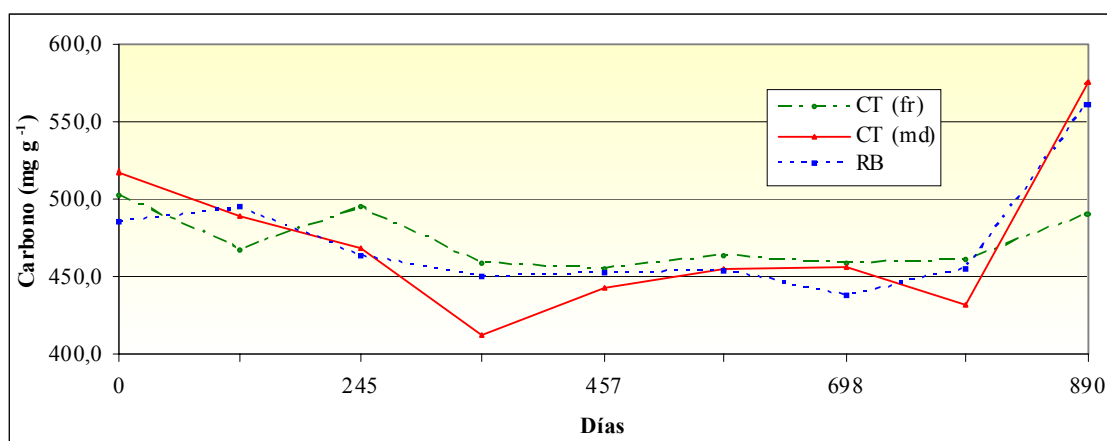


Figura 64. Evolución de la pérdida de carbono durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

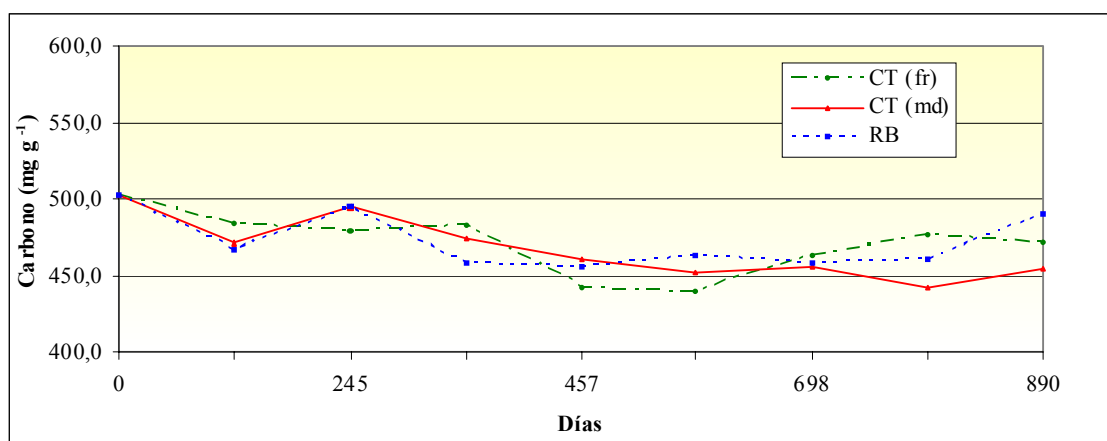


Figura 65. Evolución de la pérdida de carbono durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

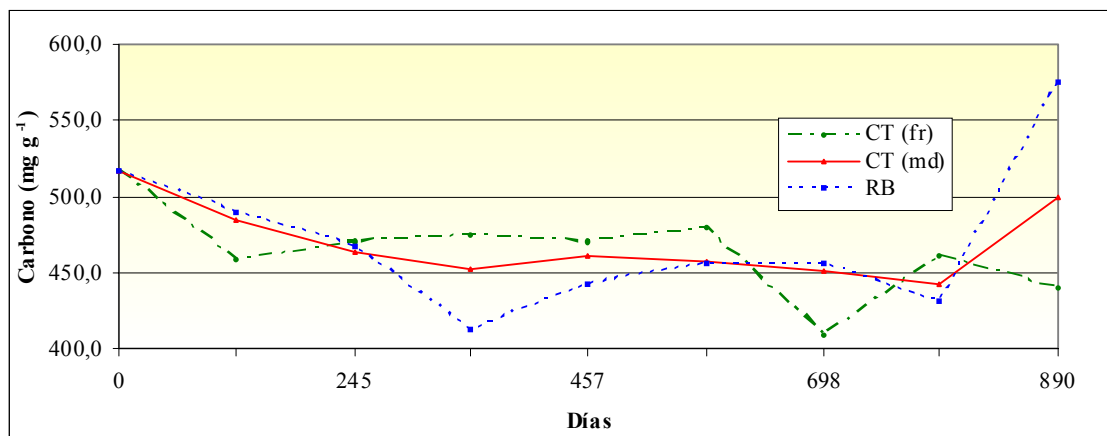


Figura 66. Evolución de la pérdida de carbono durante la descomposición de hojas del castaño de madera en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

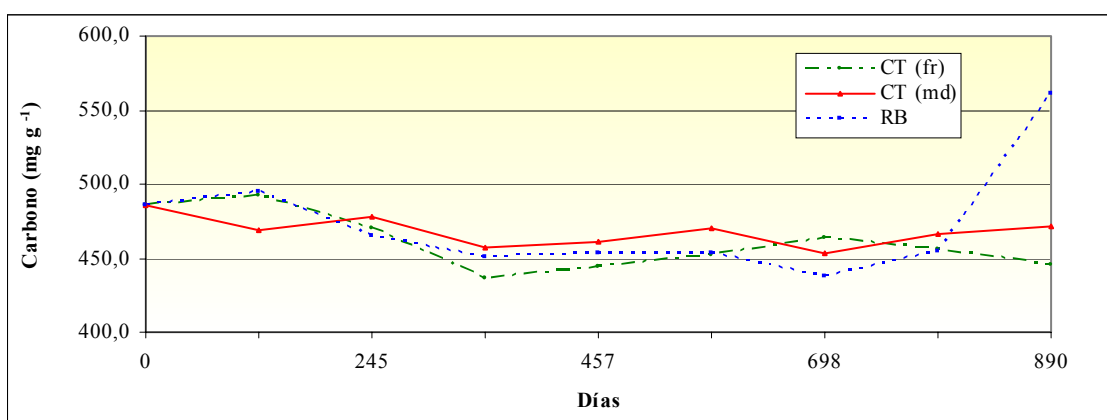


Figura 67. Evolución de la pérdida de carbono durante la descomposición de hojas del rebollo en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

Las regresiones lineales efectuadas entre las concentraciones de masas remanentes y las concentraciones de carbono resultaron significativas en cuatro de los nueve experimentos estudiados (hojas de castaño de madera en el castañar de fruto, hojas de rebollo en el castaño de fruto, hojas de rebollo en el castañar de madera y hojas de castaño de fruto en el castañar de madera) (Tabla 83). Generalmente, la evolución del carbono orgánico durante el proceso de descomposición es paralela a la pérdida de masa, ya que los compuestos estructurales de las hojas tienen como compuesto principal el carbono (García, 2001).

Tabla 83. Relación entre la masa remanente y la concentración de carbono para los 9 experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	R ²	F	df1	df2	Sig.	Constante	b1
CT (fr)	CT (fr)	0,555	8,726	1	7	0,021	310,364	-0,565
	CT (md)	0,573	9,407	1	7	0,018	363,915	-0,705
	RB	0,421	5,084	1	7	0,059	380,438	-0,708
CT (md)	CT (fr)	0,439	5,472	1	7	0,052	319,444	-0,576
	CT (md)	0,523	7,680	1	7	0,028	664,428	-1,331
	RB	0,817	31,165	1	7	0,001	518,688	-1,008
RB	CT (fr)	0,040	0,290	1	7	0,607	85,309	-0,086
	CT (md)	0,002	0,011	1	7	0,918	51,972	-0,020
	RB	0,197	1,718	1	7	0,231	278,611	-0,497

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Se realizaron análisis de la varianza de dos vías, experimento y año, que solamente mostraron diferencias significativas para el año, no encontrándose diferencias ni para el experimento ni para la interacción (Tabla 84). Es decir, la liberación de carbono desde las hojas en descomposición no difiere entre los 9 experimentos estudiados, pero sí hay diferencias entre los dos años de estudio, donde se observó una mayor liberación de carbono el primer año que en el segundo, debido a las fuertes pérdidas iniciales de materiales hidrosolubles de las hojas.

Tabla 84. Análisis de la varianza del carbono total remanente de la hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	2	0,242	0,981
Año	8	9,699	0,000
Experimento * Año	16	0,797	0,682

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.

4.4.2.2. Nitrógeno.

Generalmente, la dinámica del nitrógeno en las hojas en descomposición muestra tres fases: una primera fase de lavado, donde los compuestos nitrogenados lábiles son liberados; una segunda de inmovilización donde aumenta la concentración de nitrógeno y por último, una fase de mineralización en la cual el nitrógeno es liberado al medio (Berg y Staaf, 1981). No obstante, dependiendo de la especie y el ecosistema forestal en cuestión se observarán las tres fases o no (Prescott *et al.*, 1992).

Las Figuras 68 y 73 muestrean la evolución del contenido en nitrógeno de las hojas en descomposición. En nuestro trabajo observamos ligeras pérdidas iniciales en los experimentos hojas de rebollo en castañar de fruto, hojas de castaño de fruto en su propio medio, hojas de castaño de fruto en castañar de madera, hojas de rebollo en rebollar y hojas de castaño de madera en rebollar. Esta primera fase de disminución en la concentración de nitrógeno ha observada por otros autores (Berg y Staaf, 1981; Albers *et al.*, 2004; Blanco, 2004) y se atribuye al lavado de compuestos nitrogenados lábiles (Austin y Vitousek, 2000). Esta etapa tiene en nuestro estudio una duración variable entre dos y cuatro meses y a partir de aquí se produjo un incremento en la concentración de nitrógeno. En el resto de los experimentos este aumento en la concentración de nitrógeno se observó desde el primer muestreo. El incremento en la concentración de nitrógeno ha sido observado frecuentemente en la descomposición de hojarasca por numerosos autores (Santa Regina *et al.*, 1997; Garrido, 2001; Blanco, 2004; Teklay y Malmer, 2004; Bayala *et al.*, 2005; Fioretto *et al.*, 2005; Isaac y Nair, 2005; Joo *et al.*, 2006; Vargas *et al.*, 2006; Huang *et al.* 2007; Pandey *et al.*, 2007) y puede ser atribuido a varias causas, la principal es la inmovilización microbiana. Cuando un nutriente es limitante para el crecimiento microbiano es retenido o importado a la hojarasca hasta que alcanza un cierto nivel crítico a partir del cual dicho nutriente deja de ser limitante y comienza a ser liberado (Schlesinger, 2000). Otras causas para este aumento de nitrógeno son la fijación microbiana, aportes exógenos por excretas radicales, lixiviado de la canopia vegetal o entrada con el agua de lluvia (Austin y Vitousek, 2000; Aber y Melillo, 2001; Yang *et al.*, 2004b).

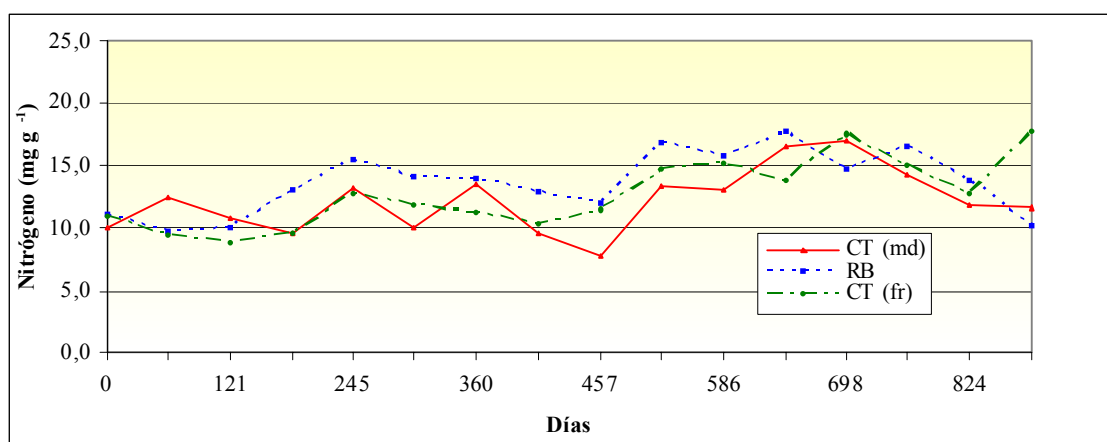


Figura 68. Evolución de la pérdida de nitrógeno durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de fruto a lo largo del periodo de estudio.

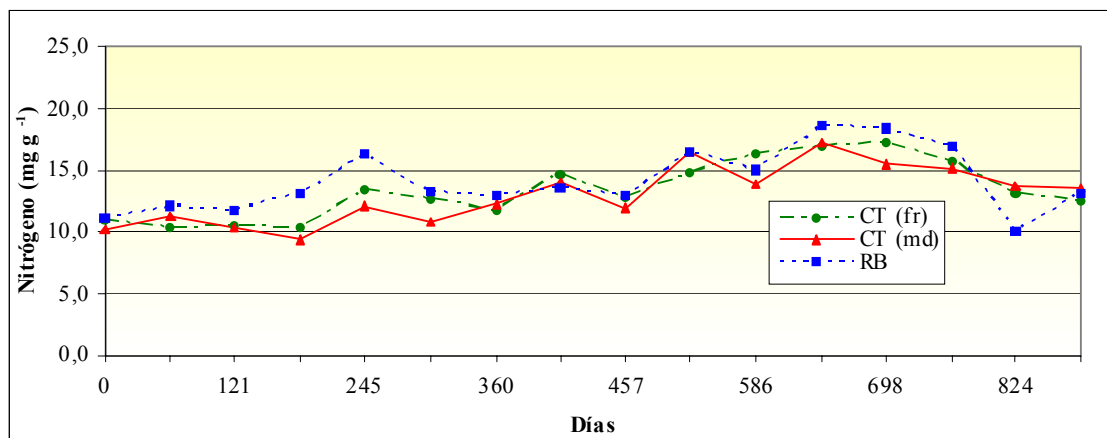


Figura 69. Evolución de la pérdida de nitrógeno durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de madera a lo largo del periodo de estudio.

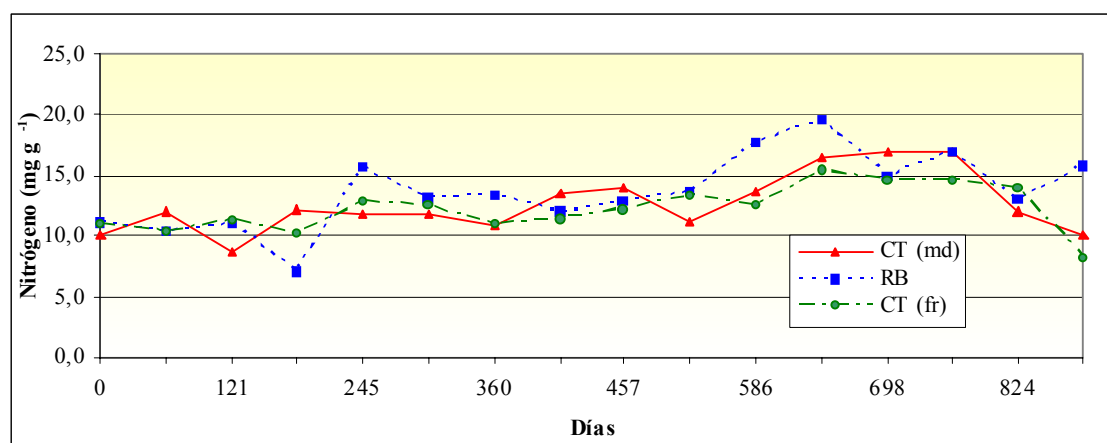


Figura 70. Evolución de la pérdida de nitrógeno durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

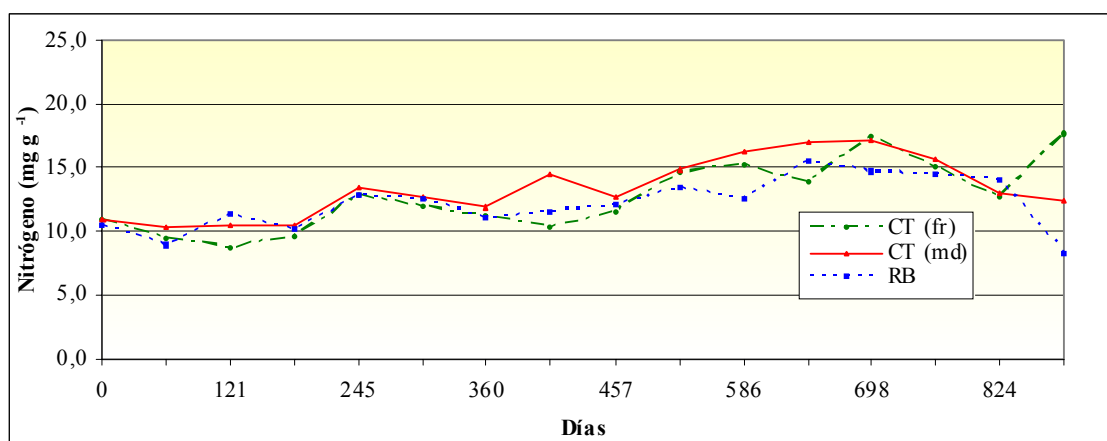


Figura 71. Evolución de la pérdida de nitrógeno durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

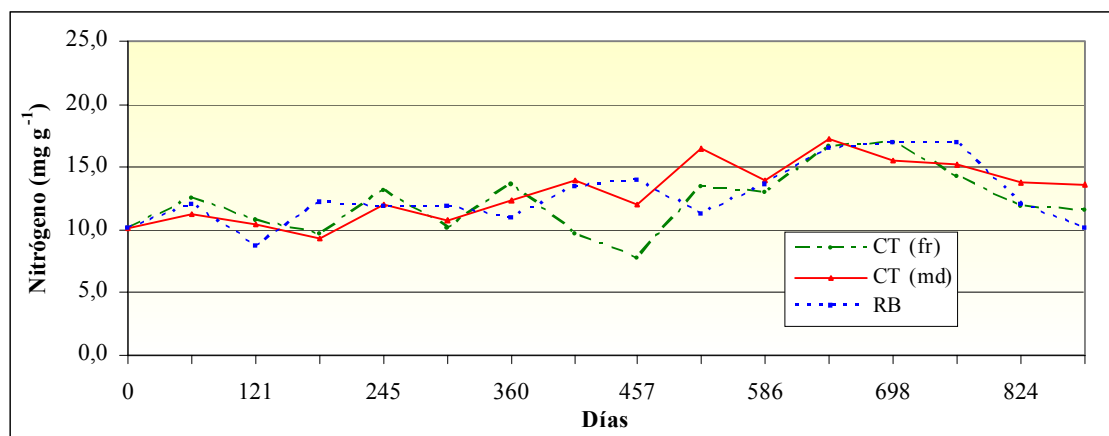


Figura 72. Evolución de la pérdida de nitrógeno durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

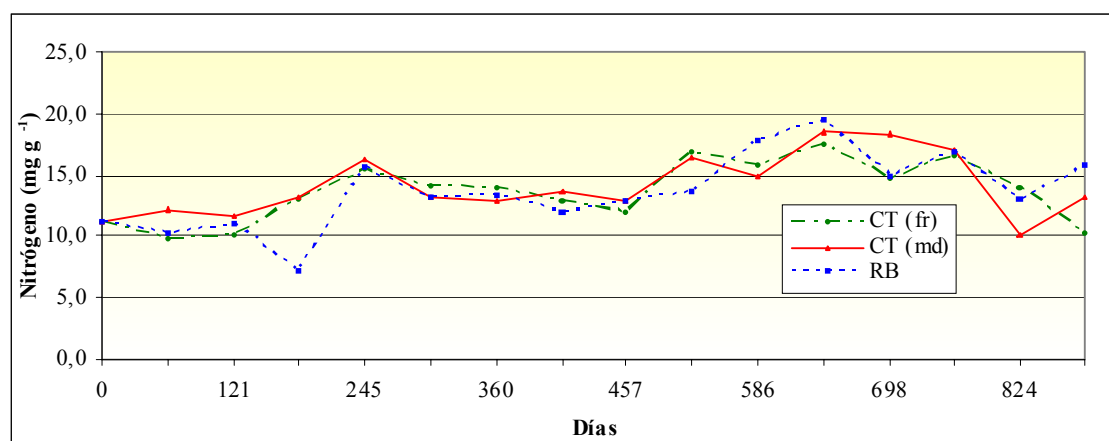


Figura 73. Evolución de la pérdida de nitrógeno durante la descomposición de hojas del rebollo en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

Al final de los 890 días que duró el ensayo en la mayoría de los experimentos del ensayo se obtuvieron concentraciones más altas que las iniciales. Sólo se observaron concentraciones más bajas a las iniciales en los experimentos hojas de castaño de fruto en el rebollar y hojas de rebollo en el castañar de fruto e iguales a las iniciales en el experimento hojas del castaño de madera en el rebollar. Sin embargo, en estos tres experimentos los muestreos anteriores al último mostraban unas concentraciones de nitrógeno mayores a las iniciales con lo que concluimos que la tendencia en ellos era también al aumento de concentración.

La duración de esta fase de acumulación puede variar entre unos pocos meses a varios años (Salamanca *et al.*, 1998; Gallardo y Merino, 1999; Moro y Domingo, 2000; Albers *et al.*, 2004; Fioretto *et al.*, 2005; Isaac y Nair, 2005). En nuestro caso, los dos años y medio que duró el experimento quizás no hayan sido suficientes para

comprender todo el proceso.

El hecho de que a lo largo del proceso se produzcan entradas y salidas de nitrógeno en la hojarasca revela que el depósito de nitrógeno en el material en descomposición es dinámico, con procesos de inmovilización y liberación. No obstante, se conoce poco sobre los mecanismos por los que ocurren y las formas que adopta el nitrógeno durante estas transferencias (Berg, 1986).

La Tabla 85 muestra las regresiones lineales realizadas entre la concentración de nitrógeno y el peso remanente resultaron significativas y negativas para cinco experimentos (hojas de castaño de fruto en su propio medio, hojas de castaño de madera en el castañar de madera, hojas de castaño de fruto en el castañar de madera, hojas de castaño de madera en el rebollar y hojas de rebollo en su parcela). Es decir, en estos cinco experimentos a medida que la hojarasca pierde peso se produce un aumento en la concentración de nitrógeno.

Tabla 85. Relación entre la masa remanente y la concentración de nitrógeno para los 9 experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	R ²	F	df1	df2	Sig.	Constante	b1
CT (fr)	CT (fr)	0,151	2,497	1	14	0,136	11,244	3,012
	CT (md)	0,233	4,265	1	14	0,058	-1,442	3,042
	RB	0,519	15,110	1	14	0,002	-18,087	5,053
CT (md)	CT (fr)	0,561	17,882	1	14	0,001	-28,887	5,962
	CT (md)	0,183	3,135	1	14	0,098	4,186	2,660
	RB	0,444	11,195	1	14	0,005	-27,656	5,632
RB	CT (fr)	0,293	5,808	1	14	0,030	-4,305	3,961
	CT (md)	0,308	6,239	1	14	0,026	-3,169	2,888
	RB	0,110	1,726	1	14	0,210	6,702	3,047

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

El análisis de la varianza de dos factores, experimento y año, realizado para conocer si existían diferencias significativas en las concentraciones remanentes de nitrógeno, mostró diferencias significativas solamente para el año, mientras que no lo hizo en el caso del experimento ni de la interacción (Tabla 86). Es decir, la liberación de nitrógeno fue mayor el primer año que el segundo en todos los experimentos estudiados. De acuerdo a nuestros resultados, la liberación de un elemento clave en el ciclo biogeoquímico como es el nitrógeno no se ve afectada por la especie, ni por el sustrato donde se descompone la hoja ni por el manejo forestal.

Tabla 86. Análisis de la varianza del nitrógeno total remanente de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	2	1,280	0,260
Año	8	24,331	0,000
Experimento * Año	16	0,597	0,880

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

4.4.2.3. Relación C/N.

Las Figuras 74 a 79 muestran la dinámica de la relación C/N a lo largo del proceso de descomposición. La tendencia general es a la disminución de esta relación, aunque durante el transcurso de la descomposición se observaron frecuentes aumentos. Solamente en los experimentos hojas de castaño de madera en el rebollar y hojas de castaño de fruto en el rebollar en la última toma se encontraron valores más altos que los iniciales. No obstante, en estos dos experimentos, en la penúltima recogida los valores de la relación C/N fueron similares a los otros experimentos, es decir, en torno a valores de 35-40. El comportamiento de la relación C/N es, de alguna manera, inverso al del nitrógeno, ya que cuando hay un alto contenido en nitrógeno, la relación C/N es baja y viceversa.

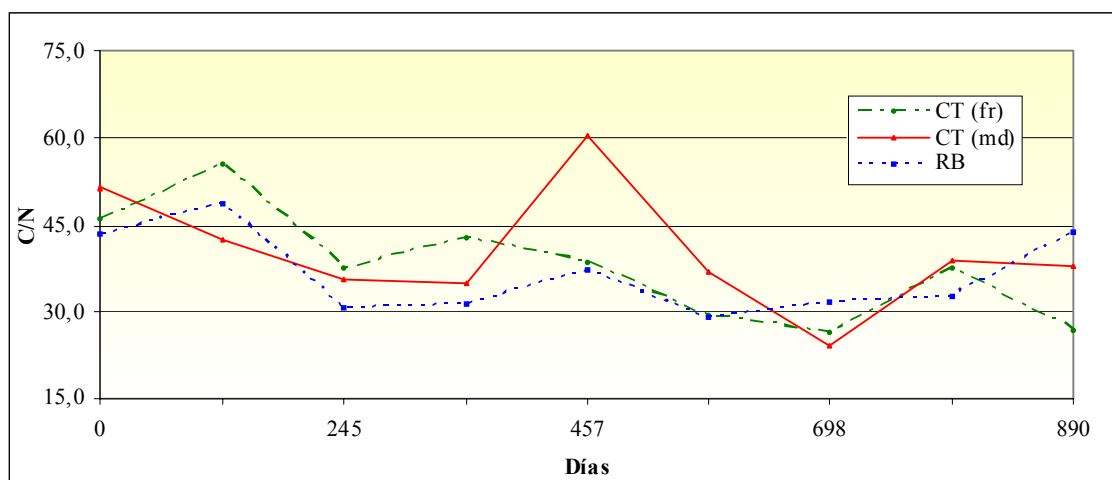


Figura 74. Evolución de la relación C/N durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de fruto a lo largo del periodo de estudio.

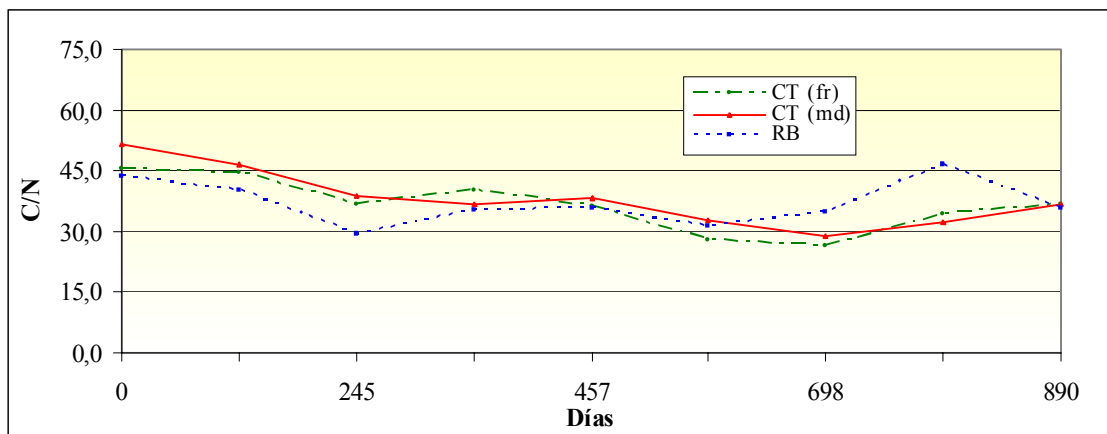


Figura 75. Evolución de la relación C/N durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de madera a lo largo del periodo de estudio.

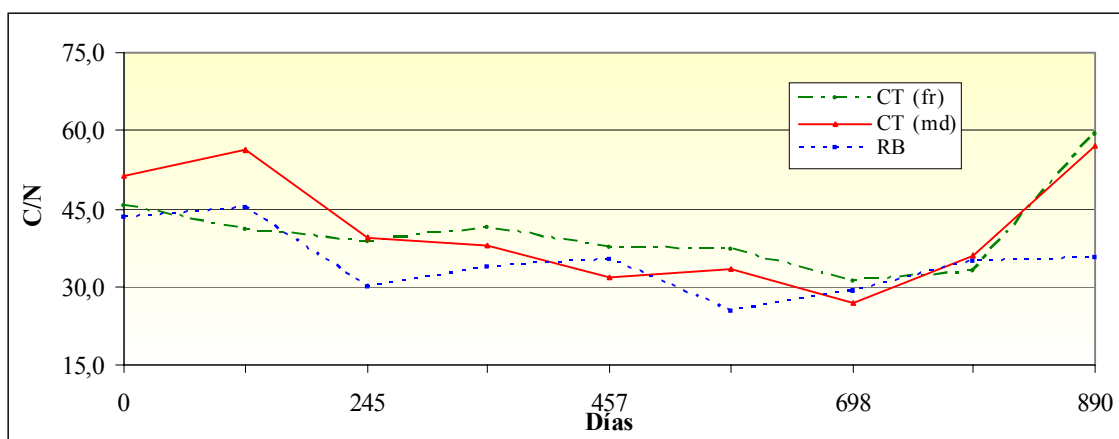


Figura 76. Evolución de la relación C/N durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

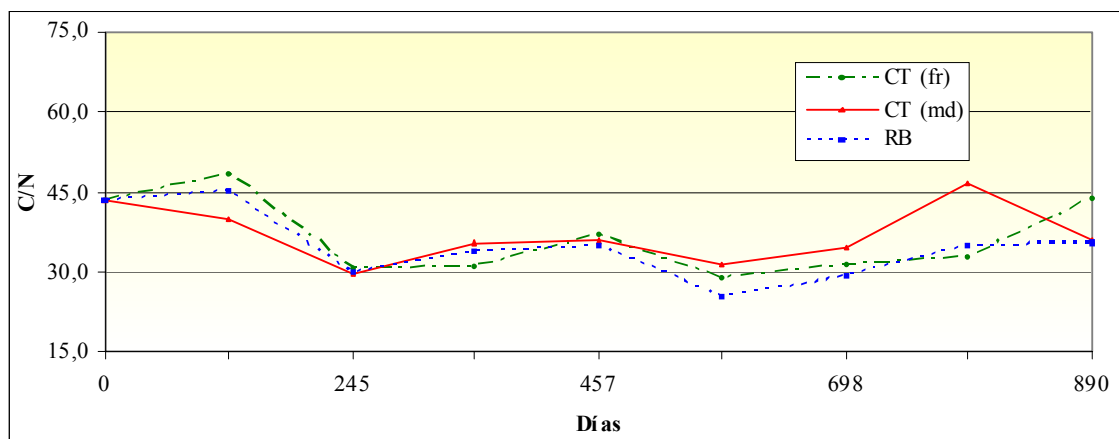


Figura 77. Evolución de la relación C/N durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

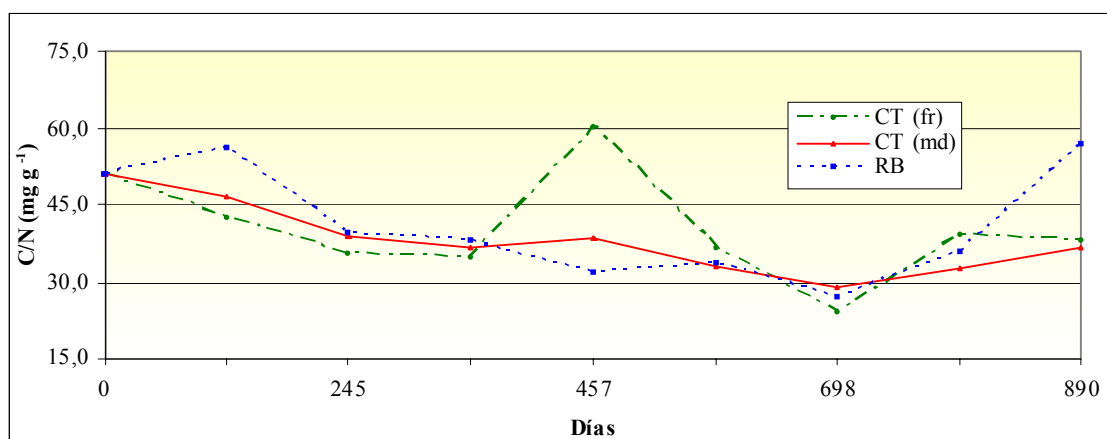


Figura 78. Evolución de la relación C/N durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

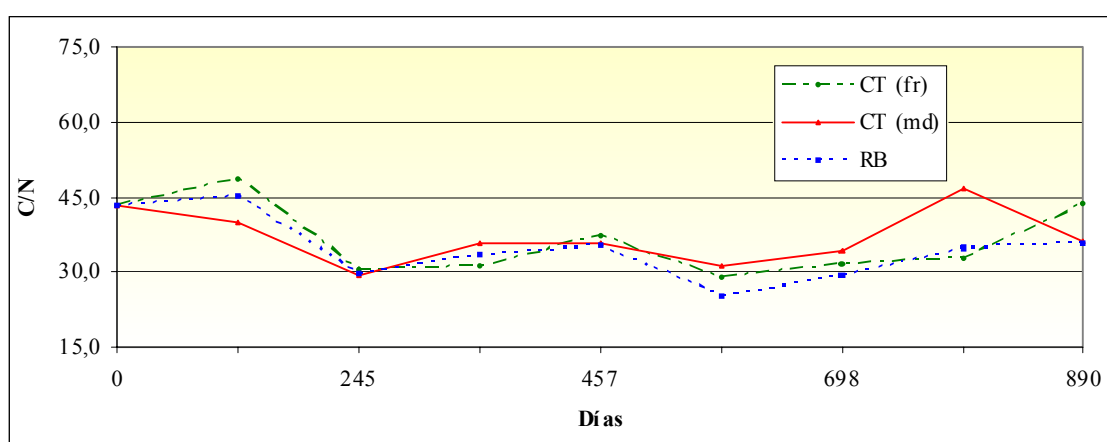


Figura 79. Evolución de la relación C/N durante la descomposición de hojas del rebollo en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

La mayoría de autores emplean la relación C/N para determinar el momento en el que el nitrógeno deja de ser limitante para la microbiota y comienza a mineralizarse. Se suele hablar de una razón C/N crítica por encima de la cual el nitrógeno es inmovilizado. Cuando existe una relación C/N alta significa que la cantidad de nitrógeno es reducida por lo que los microorganismos descomponedores lo que harán es inmovilizar este nitrógeno en sus tejidos. Según avanza la descomposición el carbono va siendo mineralizado con lo que la relación C/N va disminuyendo progresivamente y cuando llega por debajo del valor crítico comienza la liberación del nitrógeno de una manera proporcional a la pérdida de la masa (Berg y Saaf, 1981). El valor de esta relación C/N crítica depende de factores como el tipo de hojarasca, la composición de la microbiota descomponedora y las condiciones ambientales (Garrido, 2001). La relación C/N indica la relación entre la dinámica del nitrógeno y la pérdida de masa durante la descomposición. De este modo, el nitrógeno será liberado por mineralización o

lixiviado cuando aumenta dicha relación. Si permanece constante, la liberación de nitrógeno sigue un modelo similar al de la masa. En caso de que el cociente C/N disminuye, el nitrógeno se acumula en forma biológica, física o química.

Lousier y Parkinson (1978) establecen un valor de 30 para la relación C/N crítica por encima de la cual el nitrógeno es inmovilizado y por debajo es mineralizado. En nuestro trabajo los valores de la relación C/N varían entre 59,16 en el experimento de hojas del castaño de fruto en el rebollar y 26,81 en el experimento de hojas del castaño de fruto en el su propio medio. Dado que el nitrógeno al final del experimento sigue inmovilizado, estos valores podrían ser todavía demasiado altos y la relación C/N umbral ha de ser menor por lo que al final del período de estudio el proceso sigue en fase de inmovilización.

Las regresiones lineales realizadas entre la masa remanente y la relación C/N fue significativa para tres experimentos (hojas de castaño de fruto en el castañar de fruto; hojas de castaño de madera en el castañar de madera y hojas de castaño de fruto en el castañar de madera) (Tabla 87). El control que la relación C/N ejerce sobre la descomposición en nuestro estudio no es demasiado fuerte.

Tabla 87. Relación entre la masa remanente y la relación C/N de nitrógeno para los 9 experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	R ²	F	df1	df2	Sig.	Constante	b1
CT (fr)	CT (fr)	0,521	7,610	1	7	0,028	109,782	-1,671
	CT (md)	0,150	1,239	1	7	0,302	81,119	-0,831
	RB	0,138	1,120	1	7	0,325	72,946	-0,921
CT (md)	CT (fr)	0,587	9,932	1	7	0,016	142,034	-2,598
	CT (md)	0,831	34,343	1	7	0,001	157,242	-2,857
	RB	0,099	0,765	1	7	0,411	72,891	-0,854
RB	CT (fr)	0,000	0,001	1	7	0,974	45,091	-0,032
	CT (md)	0,205	1,801	1	7	0,222	80,681	-0,871
	RB	0,365	4,027	1	7	0,085	105,370	-1,816

Los valores en rojo indican diferencias significativas (p<0,05).

El análisis de la varianza de dos vías, experimento y mes, para la relación C/N mostró diferencias significativas solamente para el factor año (Tabla 88).

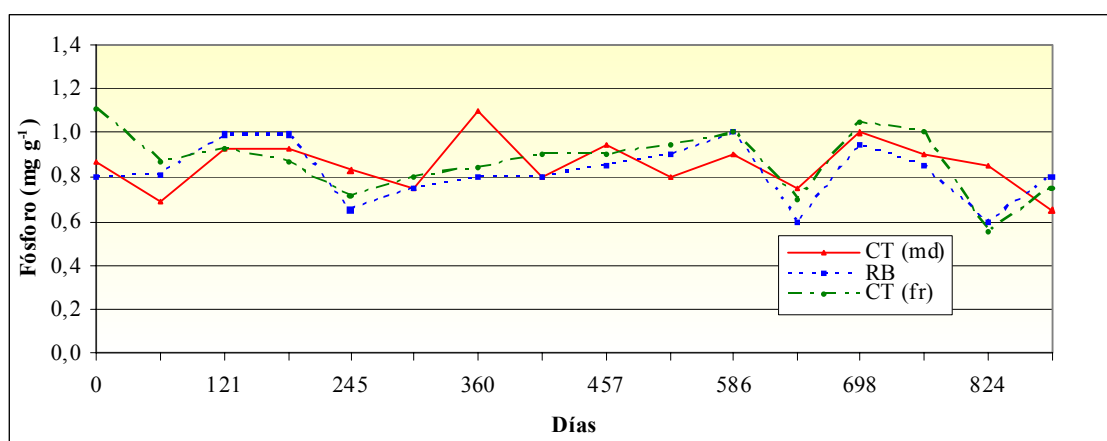
Tabla 88. Análisis de la varianza de la relación C/N remanente de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	8	0,747	0,650
Año	2	8,073	0,001
Experimento * Año	16	0,576	0,888

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

4.4.2.4. Fósforo.

La dinámica del fósforo en las hojas de las bolsas de descomposición se muestra en las Figuras 80 y 85. En el primer muestreo en algunos experimentos solamente el experimento hojas de rebollo en su medio mostró un aumento en la concentración de fósforo. En los experimentos hojas de castaño de fruto en su medio y hojas de castaño de madera en su propia parcela la concentración se mantuvo igual, mientras que en los experimentos restantes la concentración disminuyó. Después de esta fase de liberación por lo general le siguió una fase de tendencia al incremento de concentración, aunque a lo largo del proceso se observan bastantes oscilaciones. Finalmente, en los dos últimos muestreos, a los 824 días de experimento, se observó en todos los experimentos una clara disminución en la concentración siendo bastante más acusada en la última toma.

**Figura 80. Evolución de la pérdida de fósforo durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de fruto a lo largo del periodo de estudio.**

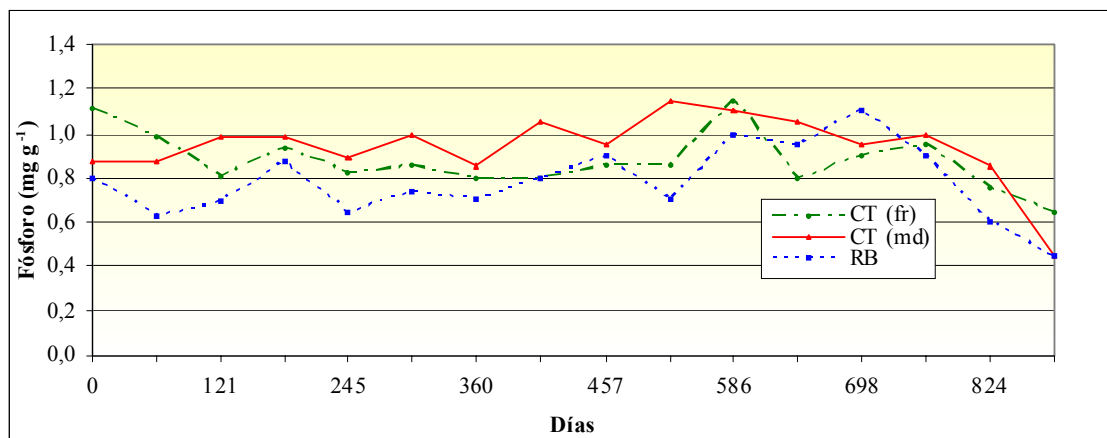


Figura 81. Evolución de la pérdida de fósforo durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de madera a lo largo del periodo de estudio.

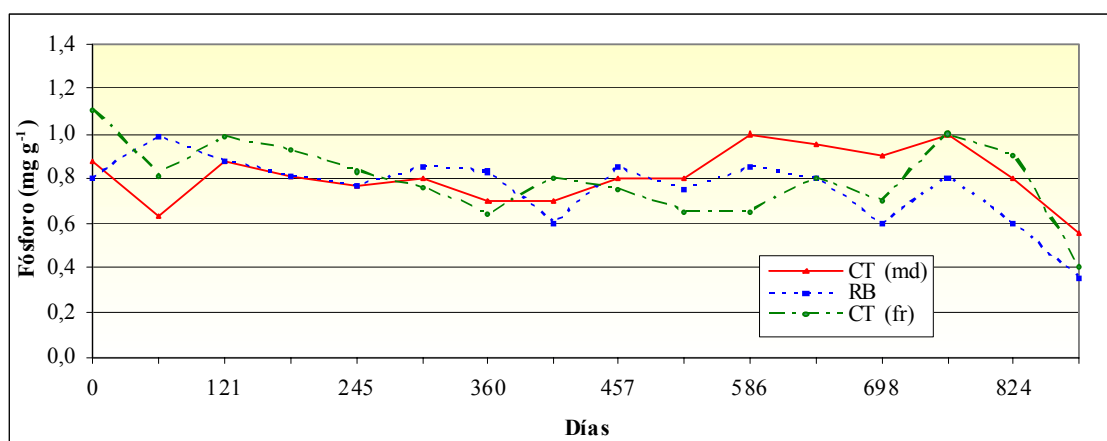


Figura 82. Evolución de la pérdida de fósforo durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

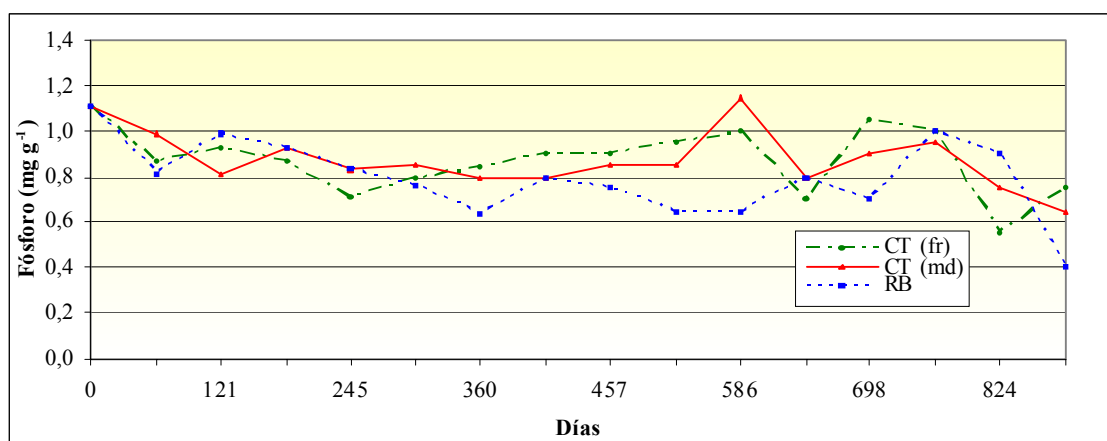


Figura 83. Evolución de la pérdida de fósforo durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

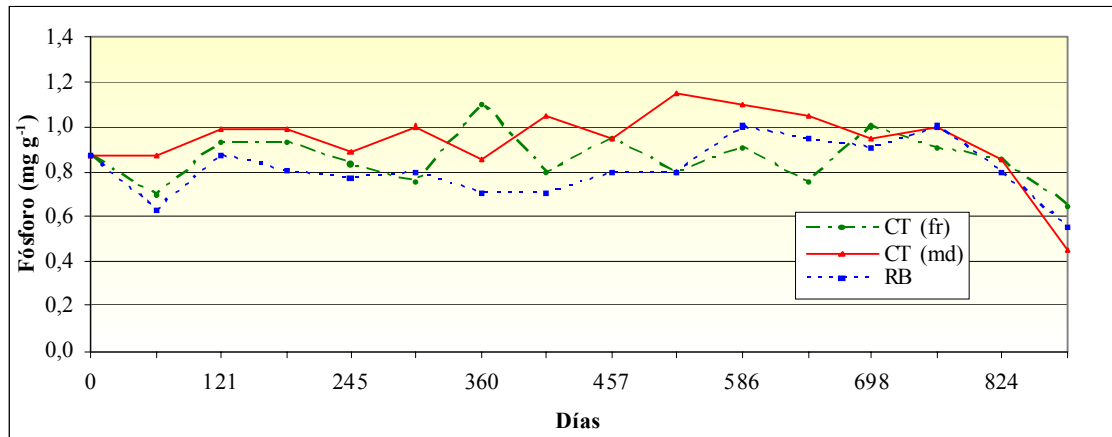


Figura 84. Evolución de la pérdida de fósforo durante la descomposición de hojas del castaño de madera en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

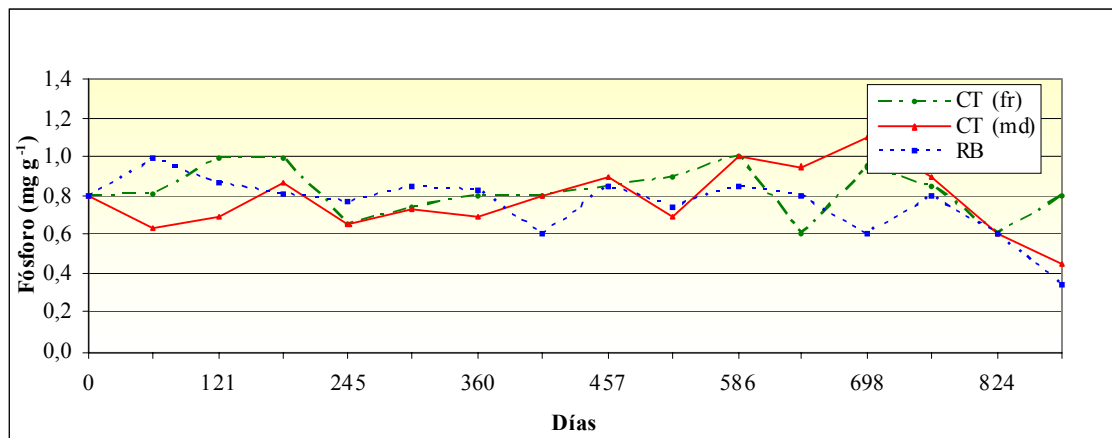


Figura 85. Evolución de la pérdida de fósforo durante la descomposición de hojas del rebollo en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

El descenso inicial en las concentraciones de fósforo es un fenómeno comúnmente observado (Martín, 1992; Santa Regina *et al.*, 1997; Gallardo y Merino, 1999; Moro y Domingo, 2000; Garrido, 2001; Blanco, 2004; Isaac y Nair, 2005; Weerakkody y Parkinson, 2006) que se produce por lixiviación debido a que se trata de un elemento bastante lixiviable ya que se encuentra predominantemente en enlaces éster (Staaf y Berg, 1982). Algunos autores no observan la pérdida inicial y desde el primer muestreo perciben un incremento en concentración (Allison y Vitousek, 2004; Kim y Rejmánková, 2004; Isaac y Nair, 2005; Barbhuiya *et al.*, 2008).

Los aumentos en las concentraciones de fósforo en la hojarasca en descomposición se producen preferentemente debido a la inmovilización microbiana (Schlesinger, 2000) aunque hay otras vías como pueden ser a través del agua de lluvia, por lavado del dosel arbóreo o por translocación a través de hifas fúngicas (Dunish *et*

al., 2002). Estos aumentos, al igual que ocurría en el caso del nitrógeno, muestran el papel limitante del fósforo en estos ecosistemas forestales (Gallardo *et al.*, 1995), de tal manera que la hojarasca acumulada en el suelo va a actuar como reservorio, tanto de nitrógeno como de fósforo (Blair, 1988a). El grado de limitación que tenga el fósforo para la comunidad microbiana es el factor que va a marcar si se produce acumulación o no de fósforo en la hojarasca en descomposición (Gallardo *et al.*, 1995). Generalmente, el nitrógeno es limitante para la microbiota descomponedora en las etapas más iniciales de la descomposición, mientras que el fósforo lo suele ser en fases más tardías (Gallardo y Merino, 1999). Ambos nutrientes suelen ser limitantes suelen tanto en ecosistemas de la región templada como en ecosistemas tropicales, no obstante, el fósforo presenta un carácter más limitante en estos últimos (Hobbie, 2000). En nuestro estudio, en el caso del nitrógeno al final de los 890 días que duró el experimento de descomposición todavía no había comenzado la mineralización mientras que el fósforo comenzó a liberarse al medio por regla general a partir de los 824 días.

El comportamiento del fósforo en la hojarasca durante el proceso de descomposición muestra resultados muy diversos dependiendo de la especie, de factores ambientales y de la metodología empleada (Teklay y Malmer, 2004).

Las regresiones lineales realizadas entre la masa remanente y las concentraciones de fósforo solamente revelaron significaciones para dos de los nueve experimentos (hojas de rebollo en su medio y hojas de castaño de fruto en el rebollar) (Tabla 89).

Tabla 89. Relación entre la masa remanente y la concentración de fósforo para los 9 experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	R ²	F	df1	df2	Sig.	Constante	b1
CT (fr)	CT (fr)	0,001	0,015	1	14	0,903	43,189	5,561
	CT (md)	0,012	0,164	1	14	0,691	50,791	-13,132
	RB	0,072	1,091	1	14	0,314	77,229	-35,923
CT (md)	CT (fr)	0,000	0,000	1	14	0,990	48,929	-0,414
	CT (md)	0,040	0,586	1	14	0,457	26,804	19,037
	RB	0,193	3,345	1	14	0,089	107,134	-67,981
RB	CT (fr)	0,006	0,078	1	14	0,784	37,106	10,743
	CT (md)	0,252	4,726	1	14	0,047	82,835	-53,194
	RB	0,263	4,985	1	14	0,042	85,455	-52,105

Los valores en rojo indican diferencias significativas (p<0,05).

Según estos resultados, el control que este nutriente ejerce sobre el proceso de descomposición es insignificante en los dos castaños, donde en ningún caso se establecieron correlaciones. En el rebollar, sin embargo, en dos experimentos sí que el fósforo correlacionó con el peso remanente.

El análisis de la varianza de dos factores, experimento y año, para las concentraciones remanentes de fósforo mostró diferencias significativas tanto para el experimento y para el año pero no para la interacción (Tabla 90).

Tabla 90. Análisis de la varianza del fósforo total remanente de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	2	2,459	0,017
Año	8	3,401	0,037
Experimento * Año	16	1,077	0,384
Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD			

Las diferencias observadas entre los distintos experimentos en cuanto a la mineralización de fósforo en los nueve experimentos que conformaron nuestro ensayo se muestran en la Tabla 91. Los experimentos de hojas en el castaño de fruto no presentaron diferencias significativas entre ellos y apenas con los experimentos de hojas en el castaño de madera. Sin embargo, los experimentos en el castaño de madera exhibieron diferencias significativas entre si. Los experimentos de hojas en el rebollar tampoco mostraron diferencias significativas entre ellos y pero difieren sobre todo con los experimentos de hojas en el castaño de madera. La dinámica del fósforo total en las hojas en descomposición parece tener una dinámica diferente entre los dos tipos de castaño, siendo en el castaño de fruto menos dependiente del tipo de hoja y del substrato donde se depositan las hojas en descomposición.

Tabla 91. Análisis de la varianza de la evolución del fósforo en los nueve experimentos estudiados.

Experimento		CT (fruto)			CT (madera)			Rebollar		
		Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB	Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB	Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB
CT (fruto)	Hojas CT (fr)									*
	Hojas CT (md)									*
	Hojas RB					*				
CT (madera)	Hojas CT (fr)									*
	Hojas CT (md)				*		**	**	*	***
	Hojas RB					*				

Anova de LSD *** significativo a $p < 0.001$; ** significativo a $p < 0.01$; * significativo a $p < 0.05$.

4.4.2.5. Calcio.

Las Figuras 86 a 91 muestran las concentraciones de calcio en la hojarasca observadas durante los distintos experimentos estudiados. En el castañar de fruto durante las tomas de muestra iniciales las concentraciones de calcio fueron más o menos estables hasta llegar a junio del 2002 (518 días de ensayo) donde se produjo un considerable aumento y a partir de aquí las concentraciones en los tres tipos de hojarasca descendieron hasta llegar a valores en torno a $4,60 \text{ mg g}^{-1}$, en los tres casos este valor es inferior a las concentraciones iniciales de los tres tipos de hojas allí dispuestas. En el castañar de madera, las hojas de rebollo alcanzaron al final del experimento concentraciones mayores a las iniciales, mientras que las de castaño de madera fueron menores, aunque solamente en la última toma, en las anteriores la concentración fue mayor. Respecto a las hojas del castaño de fruto dispuestas sobre el castaño de madera al final de 890 días, la concentración de calcio fue similar a la inicial. En el rebollar durante los primeros muestreos las concentraciones se mantienen estables con ligeras oscilaciones; en noviembre y diciembre del 2001 se produjo un descenso en

la concentración de calcio y a partir de aquí se observó un aumento y sus concentraciones se mantuvieron constantes hasta el final del experimento, donde se alcanzaron concentraciones ligeramente más altas que las iniciales.

El calcio es un elemento muy variable en cuanto a su dinámica en la hojarasca en descomposición, su comportamiento a lo largo del proceso es bastante impredecible. Así, algunos autores han encontrado que su concentración aumenta a lo largo de la descomposición debido a la inmovilización en las fases iniciales (Garrido, 2001; Blanco, 2004); en otros casos, la concentración se mantiene estable a lo largo del proceso (Liu *et al.*, 2000; Smit *et al.*, 2002) y, por último, se han observado casos en los que decrece a lo largo del proceso (Staaf y Berg, 1982; Santa Regina *et al.*, 1997).

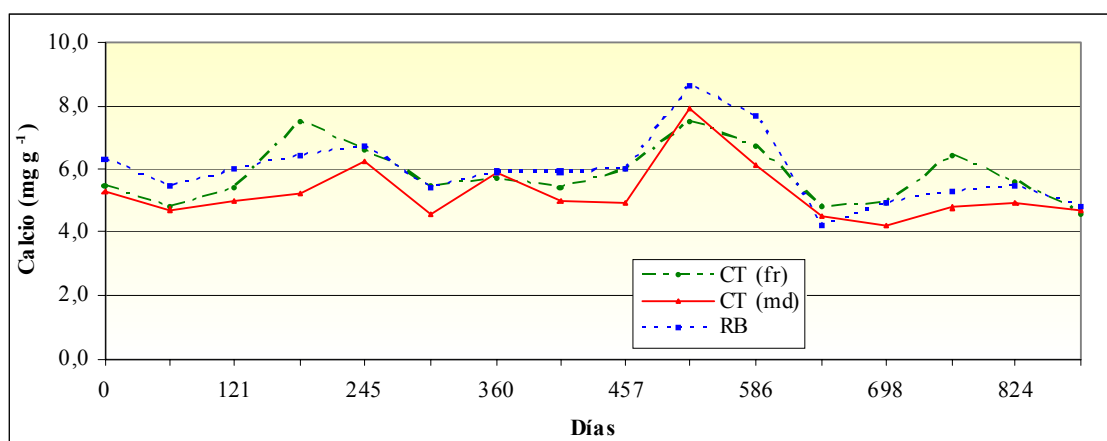


Figura 86. Evolución de la pérdida de calcio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castaño de fruto a lo largo del periodo de estudio.

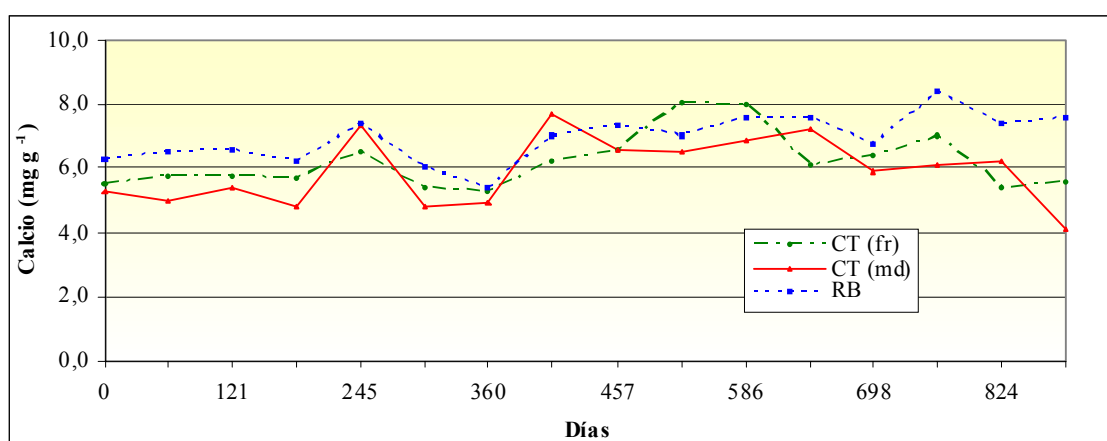


Figura 87. Evolución de la pérdida de calcio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castaño de madera a lo largo del periodo de estudio.

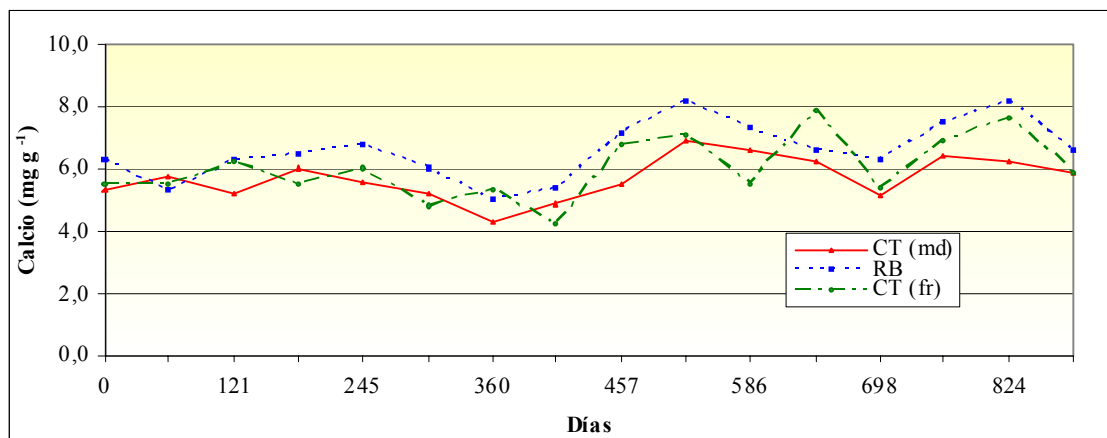


Figura 88. Evolución de la pérdida de calcio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

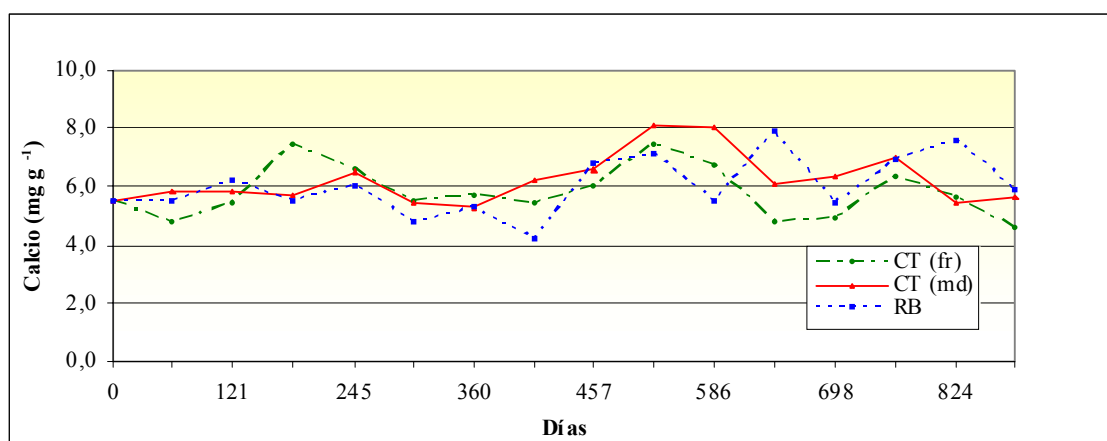


Figura 89. Evolución de la pérdida de calcio durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

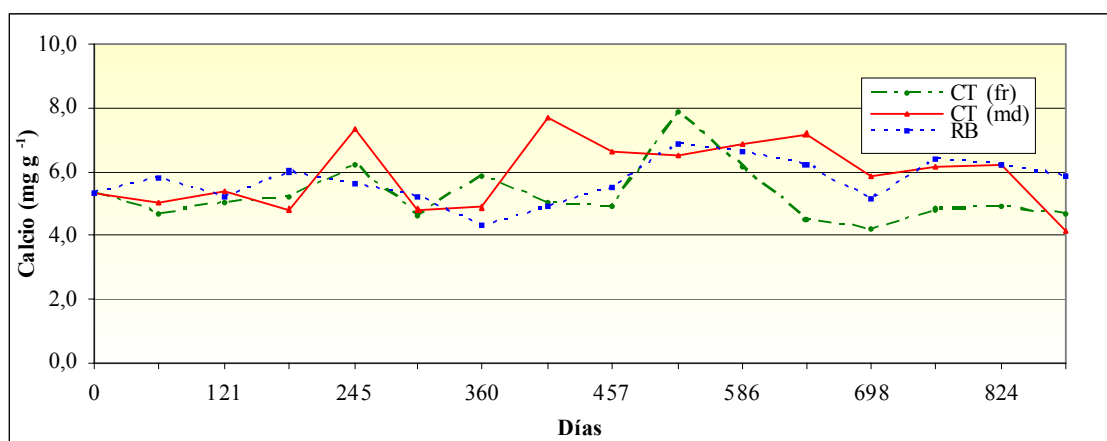


Figura 90. Evolución de la pérdida de calcio durante la descomposición de hojas del castaño de madera en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

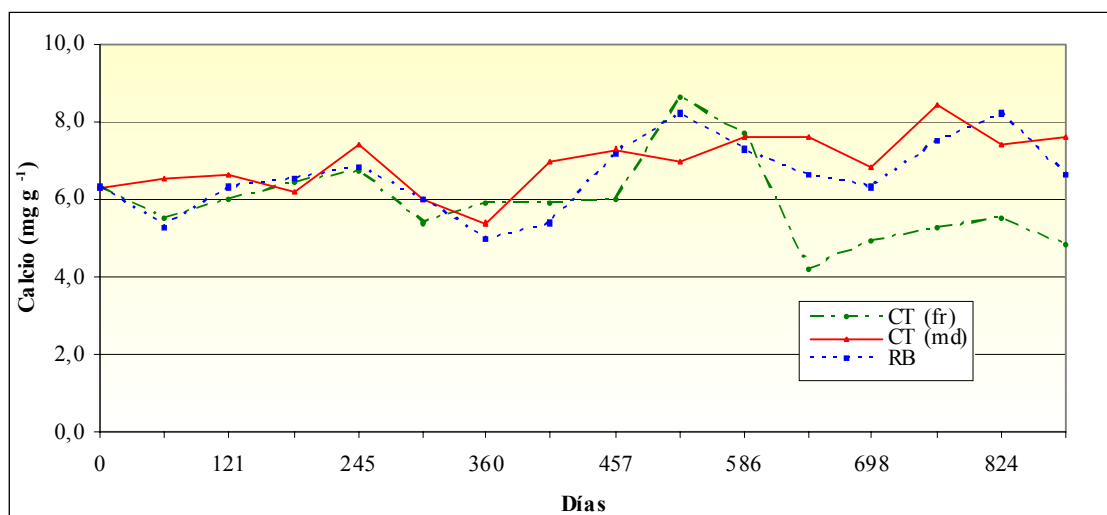


Figura 91. Evolución de la pérdida de calcio durante la descomposición de hojas del rebollo en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

La acumulación de calcio se puede deber a la fuerte inmovilización por parte de los microorganismos debido a la escasez de calcio en los suelos ácidos (Duchaufour, 1984). Además de la inmovilización biológica, el aumento de calcio también puede ser debido a aportes a través de la precipitación, a la translocación fúngica a partir de otras capas del suelo y a la formación de complejos de calcio con compuestos carbonados, que protegen tanto al calcio como al carbono de la descomposición (Laskowski *et al.*, 1995; Rovira y Vallejo, 2002).

Tradicionalmente se ha considerado que la acumulación de calcio es mayor en la hojarasca de las especies frondosas que en la de coníferas (Edmons, 1980). Sin embargo, Garrido (2001) se refiere más a las distintas especies de descomponedores que abundan más sobre uno u otro tipo de hojarasca y que están adaptados a distintas especies con concentraciones de calcio distintas. En especies con concentraciones altas de calcio la mineralización empieza desde el principio mientras que en las especies con concentraciones iniciales bajas (por debajo del 1%) en las primeras fases se produce inmovilización (Upadhyay y Sing, 1989).

La Tabla 92 muestra las regresiones lineales realizadas entre los pesos remanentes y las concentraciones de calcio para los nueve experimentos estudiados. El calcio es un elemento que por regla general no está sujeto a procesos de lixiviación en el material detrítico. Es un componente estructural de la planta y es bastante inmóvil durante las primeras fases de la descomposición (McClaugherty y Berg, 1987) y se

libera según se van degradando las sustancias que lo contienen como pueden ser celulosa, lignina o taninos. Por tanto, la dinámica del calcio está bastante ligada a la tasa de descomposición de la materia orgánica (Laskowski *et al.*, 1995). A pesar de ello, en nuestro trabajo, las regresiones lineales efectuadas entre el peso remanente y las concentraciones de calcio solamente mostraron significación en un caso (hojas del rebollo en el castañar de madera) (Tabla 92).

Tabla 92. Relación entre la masa remanente y la concentración de calcio para los 9 experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	R ²	F	df1	df2	Sig.	Constante	b1
CT (fr)	CT (fr)	0,003	0,035	1	14	0,854	53,621	-1,081
	CT (md)	0,047	0,690	1	14	0,420	58,647	-3,136
	RB	0,001	0,007	1	14	0,934	43,188	0,476
CT (md)	CT (fr)	0,089	1,375	1	14	0,261	17,579	5,231
	CT (md)	0,318	6,528	1	14	0,023	-40,879	11,886
	RB	0,154	2,545	1	14	0,133	-7,934	8,934
RB	CT (fr)	0,103	1,611	1	14	0,225	-2,115	8,416
	CT (md)	0,230	4,189	1	14	0,060	-11,846	8,248
	RB	0,161	2,677	1	14	0,124	2,474	6,919

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

El análisis paramétrico de dos factores, experimento y año, para las concentraciones remanentes de calcio mostraron diferencias significativas para el experimento, y el año, pero no para la interacción (Tabla 93).

Tabla 93. Análisis de la varianza del calcio total remanente de las hojas el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	2	5,714	0,000
Año	8	4,995	0,008
Experimento * Año	16	1,162	0,309

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD

Las diferencias observadas en la dinámica del calcio entre los experimentos estudiados se muestran en la Tabla 94. De todos los nutrientes estudiados en la hojarasca en descomposición, el calcio fue el que más diferencias significativas presentó en cuanto a su evolución en los nueve experimentos. Como ya hemos señalado, la dinámica del calcio en el material en descomposición es muy variable y realmente

impredecible por lo que es complicado establecer patrones generales de conducta para este elemento. En nuestro estudio, su comportamiento puede estar influenciado por el tipo de hoja en descomposición, es decir, por el factor especie y por el tipo de manejo forestal aplicado.

Tabla 94. Análisis de la varianza de la evolución del calcio en los nueve experimentos estudiados.

Experimento		CT (fruto)			CT (madera)			Rebollar		
		Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB	Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB	Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB
CT (fruto)	Hojas CT (fr)						**			*
	Hojas CT (md)			*	**	*	***	*		***
	Hojas RB		*				**			*
CT (madera)	Hojas CT (fr)		*				*			
	Hojas CT (md)	*					**			*
	Hojas RB	***	***	**	*	**		**	***	

Anova de LSD *** significativo a $p < 0.001$; ** significativo a $p < 0.01$; * significativo a $p < 0.05$.

4.4.2.6. Magnesio.

La evolución de la liberación de magnesio desde las hojas situadas en las bolsas de descomposición nos mostró un periodo inicial de descenso en todos los experimentos estudiados (Fig. 92-97). Esta disminución de magnesio se mantuvo hasta diciembre de 2001 (360 días de ensayo), posteriormente se produjo un leve incremento y de ahí hasta el final las concentraciones se mantuvieron estables.

En nuestro caso, al igual que en otros muchos reportados en la bibliografía (Berg y Staaf, 1980; Santa Regina *et al*, 1997; Blanco, 2004), el magnesio se comporta como un elemento susceptible de sufrir lixiviación ya que se trata, después del potasio y en

ocasiones, del fósforo, como uno de los elementos más solubles en agua por lo que en los estadios iniciales de la descomposición se produce un notable descenso en la concentración de magnesio (Blair, 1988b; Laskowski *et al.*, 1995). Sin embargo, en otros trabajos (Blair, 1988b; Salamanca *et al.*, 1998; Garrido, 2001) el magnesio no muestra esta solubilidad posiblemente debido a que es difícilmente desplazado de los lugares de cambio catiónico que ocupa en los compuestos que integran el mantillo (Cromack y Monk, 1975) y su dinámica de descomposición es paralela a la pérdida de peso.

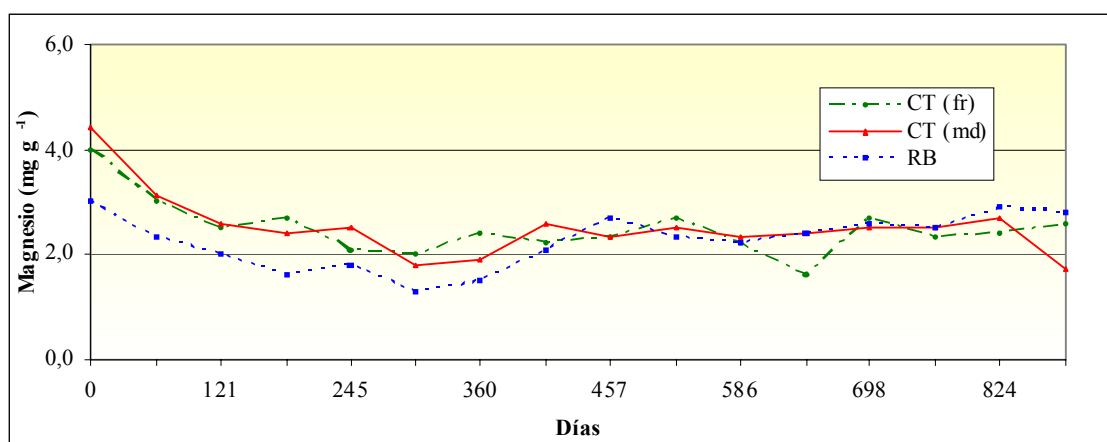


Figura 92. Evolución de la pérdida de magnesio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castaño de fruto a lo largo del periodo de estudio.

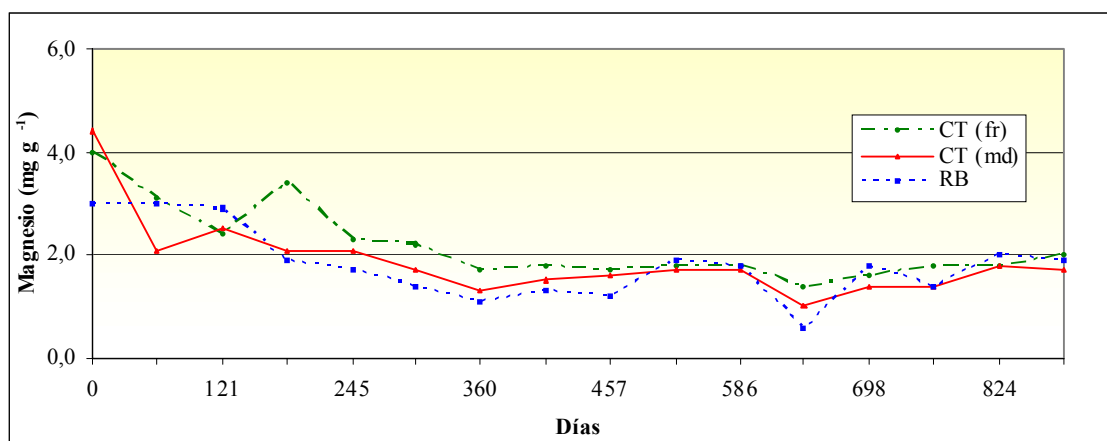


Figura 93. Evolución de la pérdida de magnesio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castaño de madera a lo largo del periodo de estudio.

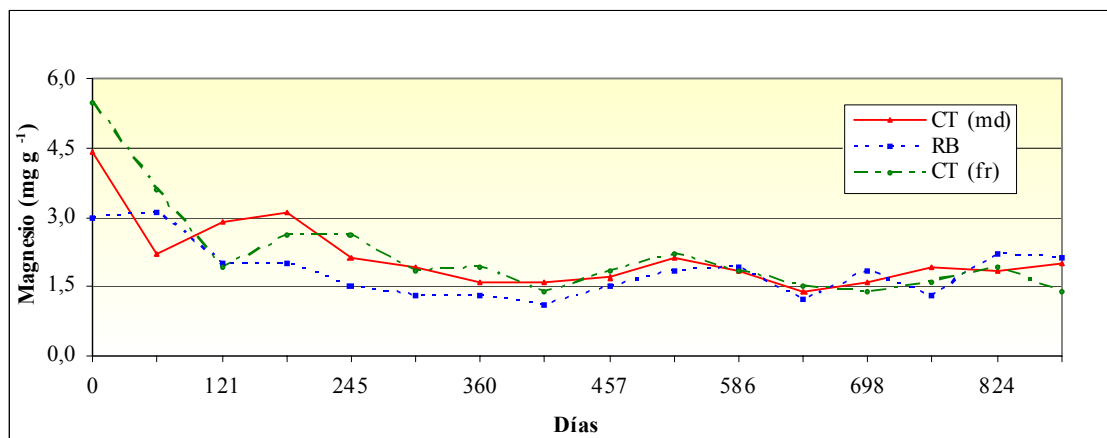


Figura 94. Evolución de la pérdida de magnesio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

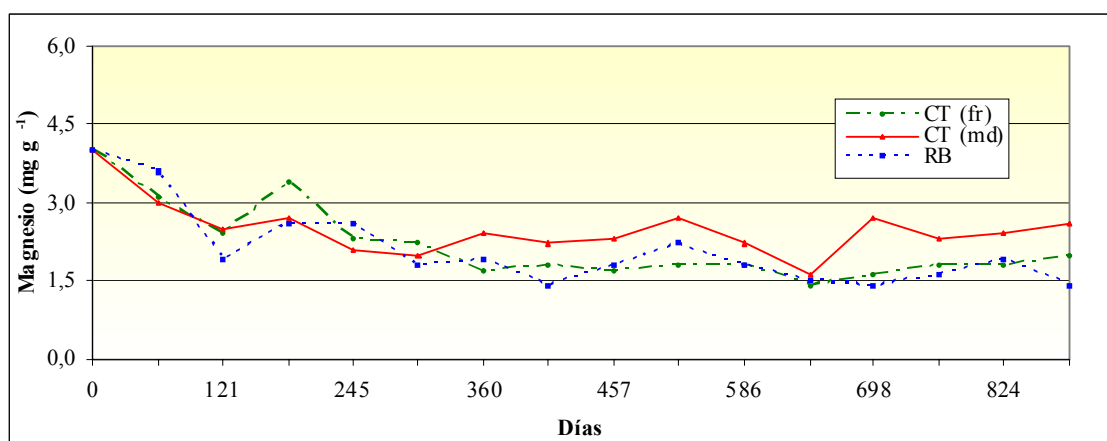


Figura 95. Evolución de la pérdida de magnesio durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

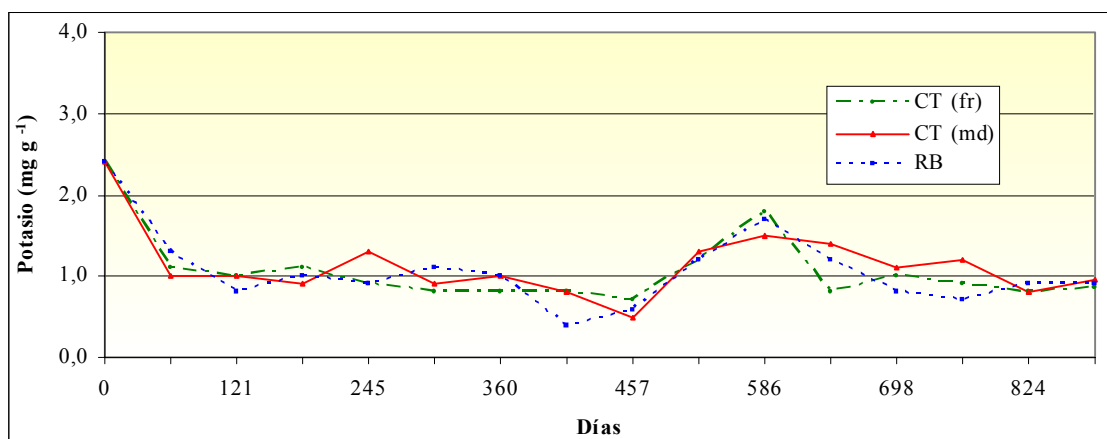


Figura 96. Evolución de la pérdida de magnesio durante la descomposición de hojas del castaño de madera en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

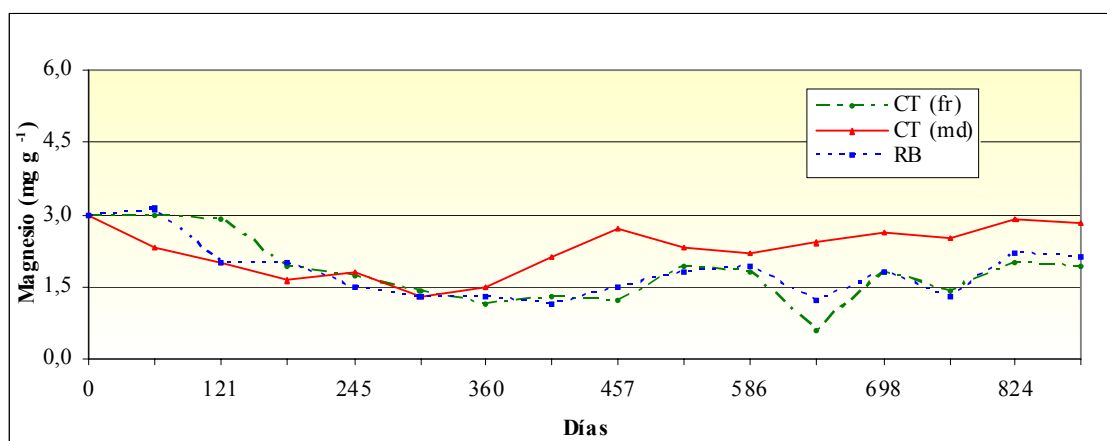


Figura 97. Evolución de la pérdida de magnesio durante la descomposición de hojas del rebollo en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

En los tipos de hojarascas que presentan un bajo contenido inicial en magnesio no son comunes los procesos de lixiviación; mientras que en las especies con contenidos iniciales altos se observan pérdidas al inicio del proceso de descomposición y posteriormente las concentraciones pueden llegar a aumentar como ocurre en nuestro caso. Es decir, los procesos de inmovilización son importantes en hojarascas pobres en magnesio o en las fases más avanzadas de la descomposición (Blair, 1988b). No obstante, el magnesio no es un elemento limitante para la comunidad descomponedora (Berg y Staaf, 1981).

Las regresiones lineales entre la concentración de magnesio y la masa remanente resultaron significativas y de carácter positivo en todos los experimentos a excepción de uno (hojas de rebollo en el castañar de madera) (Tabla 95).

Tabla 95. Relación entre la masa remanente y la concentración de magnesio para los 9 experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	R ²	F	df1	df2	Sig.	Constante	b1
CT (fr)	CT (fr)	0,678	29,477	1	14	0,000	87,429	21,056
	CT (md)	0,503	14,186	1	14	0,002	69,342	16,241
	RB	0,740	39,822	1	14	0,000	95,784	22,911
CT (md)	CT (fr)	0,463	12,087	1	14	0,004	100,503	20,681
	CT (md)	0,023	0,323	1	14	0,579	31,089	-4,695
	RB	0,368	8,141	1	14	0,013	104,282	22,858
RB	CT (fr)	0,651	26,111	1	14	0,000	86,604	19,145
	CT (md)	0,329	6,865	1	14	0,020	70,934	15,611
	RB	0,704	33,324	1	14	0,000	83,974	19,134

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

La dinámica del magnesio a lo largo de la descomposición de la hojarasca resulta muy paralela a la de la materia orgánica, su contenido disminuye de manera análoga a la pérdida de peso. Las pérdidas iniciales observadas en nuestro estudio se debieron posiblemente al magnesio hidrosoluble, mientras que el resto, formado por magnesio fijado, sigue unas pautas de liberación similares a las de la materia orgánica.

Con el fin de determinar si existían diferencias significativas para las concentraciones de magnesio en las hojas en descomposición entre los nueve experimentos que conformaban nuestro ensayo se llevó a cabo el análisis de la varianza de dos factores, experimento y año, mostró diferencias significativas para el experimento, el año y pero no para la interacción (Tabla 96).

Tabla 96. Análisis de la varianza del magnesio total remanente de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	2	3,629	0,001
Año	8	25,650	0,000
Experimento * Año	16	1,659	0,064
Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD			

La Tabla 97 muestra las diferencias observadas para las concentraciones de magnesio entre los experimentos estudiados. Los tres tipos de hojas dispuestos dentro de cada una de las parcelas de estudio no presentaron diferencias significativas entre sí, de modo que la dinámica del magnesio no parece ser afectada por el sustrato donde se sitúa la hoja en descomposición. Los experimentos de hojas dispuestas en el castañar de fruto y en el rebollar no mostraron diferencias entre si pero presentaron diferencias significativas frente a experimentos de hojas en el castañar de madera.

Tabla 97. Análisis de la varianza de la evolución del magnesio en los nueve experimentos estudiados.

Experimento		CT (fruto)			CT (madera)			Rebollar		
		Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB	Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB	Hojas CT (fr)	Hojas CT (md)	Hojas RB
CT (fruto)	Hojas CT (fr)									
	Hojas CT (md)				*	**				
	Hojas RB				**	**				
CT (madera)	Hojas CT (fr)		*	**						**
	Hojas CT (md)		**	**						**
	Hojas RB									

Anova de LSD *** significativo a $p < 0.001$; ** significativo a $p < 0.01$; * significativo a $p < 0.05$.

4.4.2.7. Potasio.

En cuanto al potasio, en todos los casos estudiados se observó un brusco descenso en las concentraciones de potasio en tan sólo un mes de permanencia de las hojas en el suelo. Durante el segundo y tercer muestreo este descenso en la concentración se mantiene pero en menor medida y a partir de aquí se estabilizó aunque experimentando pequeños aumentos y descensos en la concentración. Durante los dos meses de agosto comprendidos en el estudio, las concentraciones de potasio sufrieron un aumento, mucho más notorio en agosto de 2002 (586 días de ensayo) y a partir de aquí se volvió a advertir una disminución en la concentración (Fig. 98 a 103).

El descenso inicial es un fenómeno muy frecuente en los estudios sobre la dinámica del potasio en hojarasca en descomposición (Garrido, 2001; Teklay y Malmer, 2004; Xu *et al.*, 2004; Isaac y Nair, 2005; Xu, 2006; Pandey *et al.*, 2007). Este hecho se debe a que el potasio es un elemento no estructural, expuesto a pérdidas por lixiviación. Este nutriente está presente como catión libre, altamente móvil en el citoplasma de tal

manera que cuando se produce la disgregación celular el potasio es susceptible de ser lavado del material orgánico (Budelman, 1988).

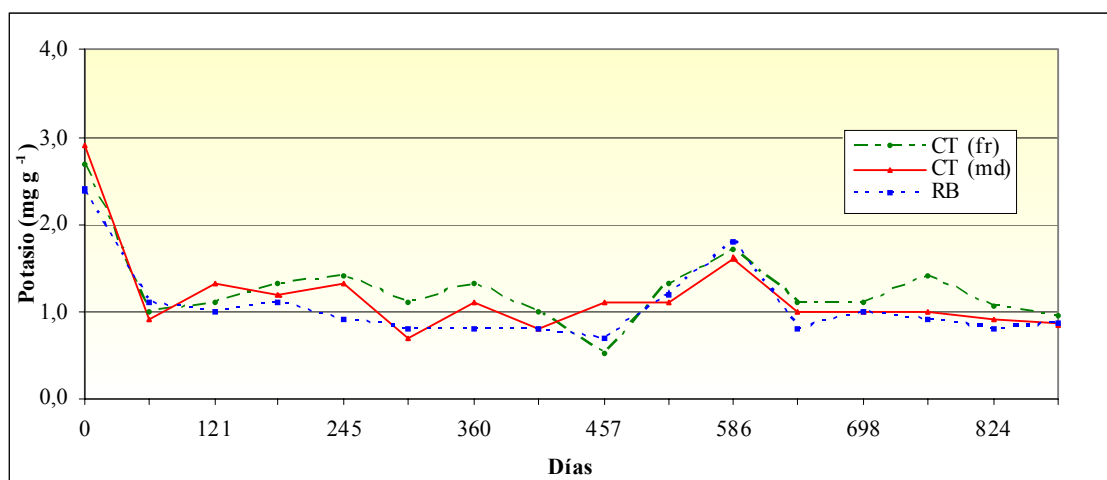


Figura 98. Evolución de la pérdida de potasio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de fruto a lo largo del periodo de estudio.

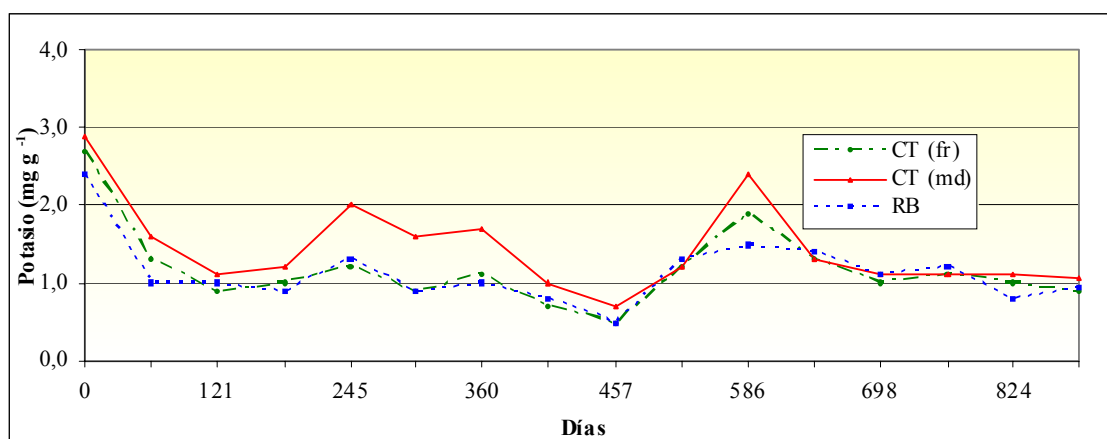


Figura 99. Evolución de la pérdida de potasio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el castañar de madera a lo largo del periodo de estudio.

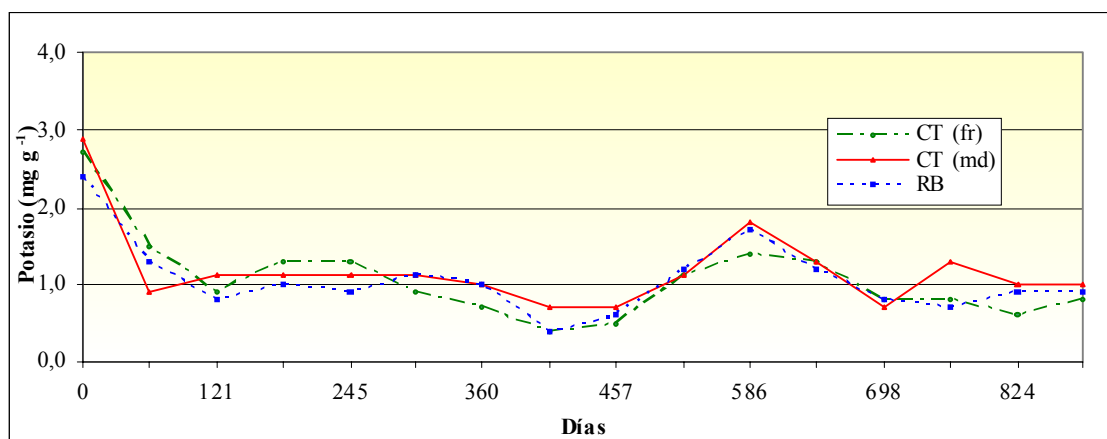


Figura 100. Evolución de la pérdida de potasio durante la descomposición de hojas de los tres manejos forestales en el rebollar a lo largo del periodo de estudio.

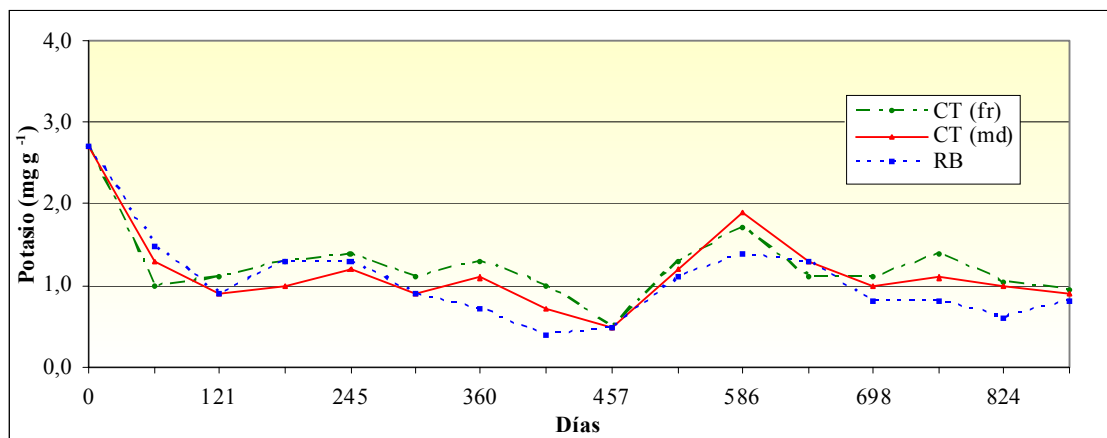


Figura 101. Evolución de la pérdida de potasio durante la descomposición de hojas del castaño de fruto en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

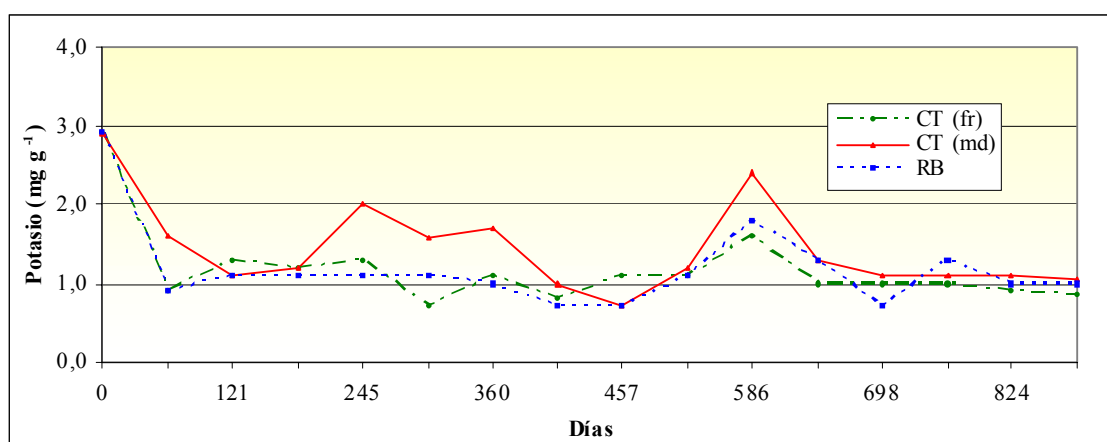


Figura 102. Evolución de la pérdida de potasio durante la descomposición de hojas del castaño de madera en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

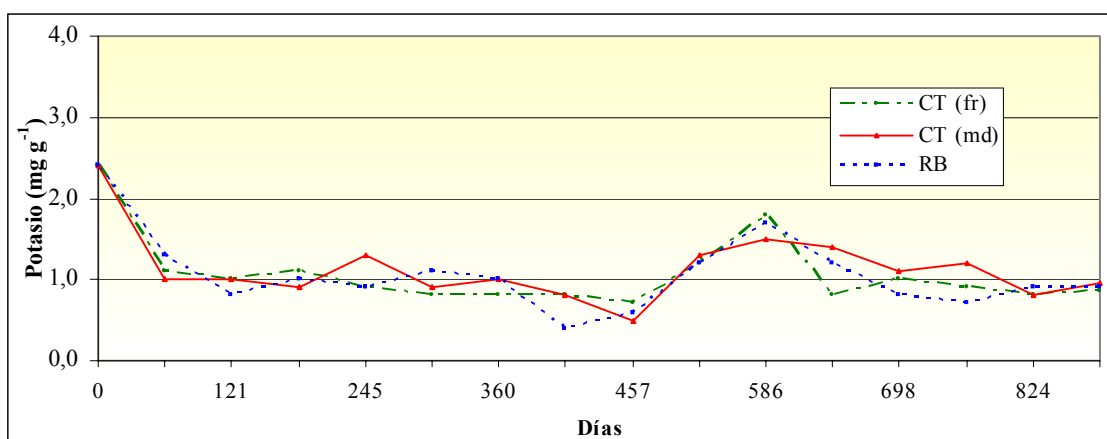


Figura 103. Evolución de la pérdida de potasio durante la descomposición de hojas del rebollo en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio.

En la materia orgánica existen dos formas de potasio, una bastante abundante de naturaleza bastante móvil y otra, en cantidades muy reducidas y que permanece en la hojarasca en descomposición durante largos periodos de tiempo (Staaf y Berg, 1982).

Así, los aumentos de concentración de potasio producidos en fases tardías pueden deberse a aumentos en la capacidad de cambio del material. Otras causas adicionales para este aumento en concentración podrían estar causadas por la inmovilización por parte de los microorganismos, aportes por pluviolavado y por la contaminación a partir de la fase mineral del suelo (Laskowski *et al.*, 1995).

La dinámica del potasio en la hojarasca de especies caducifolias, con altas concentraciones, sufre pérdidas a lo largo de todo el periodo y, paulatinamente, se aproximan a un valor de $1,2 \text{ mg g}^{-1}$. Laskowski *et al.* (1985) establecen que en las hojarascas con concentraciones medias de potasio, entre $0,60$ y $4,0 \text{ mg g}^{-1}$, el potasio sufre fuertes pérdidas al principio del proceso de descomposición y a partir de aquí se tiende hacia un valor cercano a $0,90 \text{ mg g}^{-1}$. Estas afirmaciones coinciden con lo observado en nuestro estudio, donde al final de los 890 días de experimento las concentraciones estuvieron alrededor de $1,00 \text{ mg g}^{-1}$.

Las regresiones lineales efectuadas entre el peso remanente y las concentraciones de potasio mostraron significación para los nueve experimentos que formaron parte del ensayo (Tabla 98).

Tabla 98. Relación entre la masa remanente y la concentración de potasio para los 9 experimentos estudiados.

Parcela	Hojas	R ²	F	df1	df2	Sig.	Constante	b1
CT (fr)	CT (fr)	0,452	11,525	1	14	0,004	75,615	-24,321
	CT (md)	0,456	11,723	1	14	0,004	63,022	-22,454
	RB	0,336	7,075	1	14	0,019	71,573	-21,461
CT (md)	CT (fr)	0,421	10,192	1	14	0,007	75,520	-19,288
	CT (md)	0,343	7,304	1	14	0,017	64,406	-20,684
	RB	0,305	6,158	1	14	0,026	71,480	-20,795
RB	CT (fr)	0,359	7,826	1	14	0,014	67,826	-19,256
	CT (md)	0,437	10,884	1	14	0,005	64,535	-21,458
	RB	0,601	21,114	1	14	0,000	69,179	-24,094

Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Este hecho nos indica que la liberación del potasio es más rápida que la liberación de la materia orgánica. El fuerte descenso observado al inicio de todos los experimentos se corresponde con la fuerte pérdida de peso que también experimentaba la materia orgánica de los restos vegetales durante los primeros meses del proceso. En nuestro estudio, en los nueve experimentos las regresiones obtenidas fueron

significativas y negativas. Esto indica que la liberación del potasio es más rápida que la desintegración de la materia orgánica debido a que la mayor parte de este nutriente se encuentra en estructuras fácilmente accesibles para los microorganismos descomponedores.

El análisis de la varianza de dos factores, experimento y año, entre las concentraciones remanentes de potasio mostró diferencias significativas solamente para el año, no para el experimento ni para la interacción (Tabla 99). La liberación de potasio desde la hojarasca fue mucho más intensa durante el primer año que el segundo debido, como ya hemos indicado, a las fuertes pérdidas que sufre este elemento en los primeros meses del proceso de descomposición.

Tabla 99. Análisis de la varianza del potasio total remanente de las hojas durante el periodo de descomposición con dos factores (experimento y año).

Fuente	gl	F	Significación
Experimento	2	0,723	0,671
Año	8	12,635	0,000
Experimento * Año	16	0,135	1,000
Los valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba LSD.			

4.5. PARÁMETROS BIOQUÍMICOS DEL SUELO.

La importancia que actualmente está adquiriendo el estudio de los parámetros bioquímicos del suelo, tanto de las actividades enzimáticas, como de aquellos relacionados con la biomasa microbiana, es cada vez mayor en los estudios avanzados de la Ciencia del suelo (García y Hernández, 2000).

La medida de los parámetros bioquímicos del suelo, tanto en los bosques de castaño como en los melojares empleados en nuestro trabajo, nos da una idea de la actividad metabólica del suelo. Se trata de una herramienta muy útil para evaluar la influencia de los distintos manejos forestales, y por ello abordamos su estudio considerando la respiración microbiana y distintas actividades microbianas en el suelo

4.5.1. Respiración microbiana del suelo.

La respiración del suelo refleja la actividad biológica del mismo y tiene un claro significado ecológico y una enorme importancia dentro del conocimiento y salud del suelo. A través de este parámetro se pretende conocer el estado biológico del suelo a partir del CO_2 desprendido en un tiempo determinado tras incubar las muestras, de acuerdo con el procedimiento descrito en el apartado correspondiente de materiales y métodos.

Los valores obtenidos en nuestro estudio para la respiración microbiana en las dos parcelas se muestran en la Figura 104. De acuerdo con los resultados obtenidos para las tres parcelas, noviembre de 2004 fue la fecha donde se registraron los valores máximos: $20,37 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para el castañar de fruto; $23,47 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para el castañar de madera y $21,52 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para el rebollo. Los valores mínimos de respiración del suelo en las tres parcelas también coincidieron en la fecha, siendo en el muestreo de julio de 2004 donde se obtuvieron valores de 10,41; 10,65 y 7,31 $\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para el castañar de fruto, el castañar de madera y el rebollar respectivamente.

La respiración del suelo presenta una gran variabilidad tanto espacial como temporal. La heterogeneidad espacial se relaciona con la biomasa radicular, biomasa

microbiana, cantidad de hojarasca, nitrógeno y carbón orgánico del suelo, capacidad de intercambio catiónico, porosidad, pH del suelo o la topografía de la zona (Hanson *et al.*, 1993; Fang *et al.*, 1998; La Scala *et al.*, 2000; Xu y Qi, 2001). Las variaciones estacionales están asociadas con cambios en la temperatura del suelo (Fang *et al.*, 1998) o cambios tanto en la temperatura como en la humedad del suelo (Epron *et al.*, 1999; Qi y Xu, 2001; Xu y Qi, 2001). Un incremento en la temperatura provoca una mayor respiración del suelo. Sin embargo, la humedad del suelo ejerce un mayor efecto que la temperatura sobre la respiración. Así, los aumentos en la respiración que puede producir un incremento de la temperatura están limitados por la humedad del suelo (Conant *et al.*, 1998; 2000).

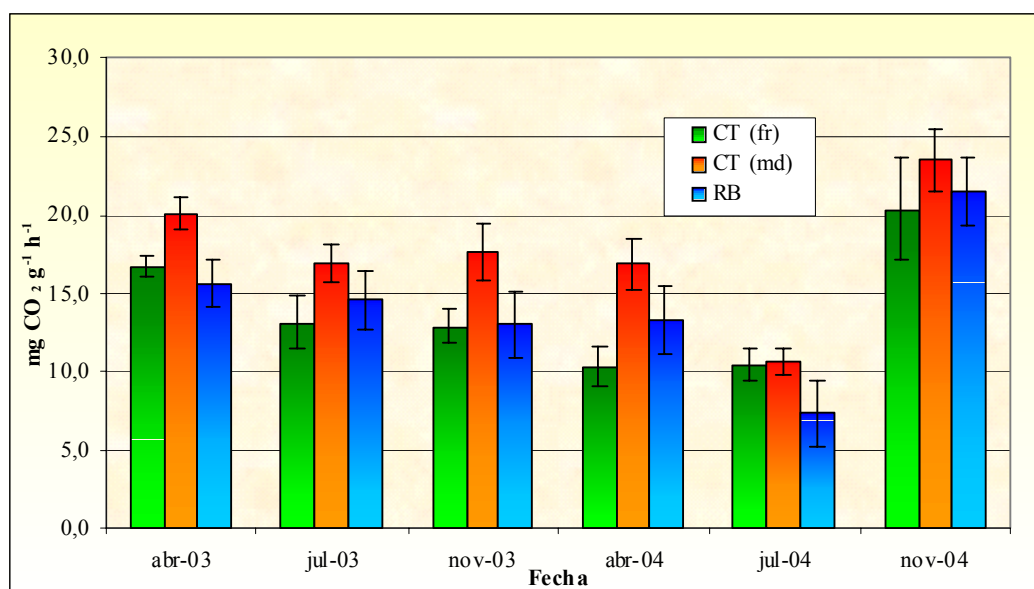


Figura 104. Respiración microbiana (mg CO₂ g⁻¹ h⁻¹) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media ± error estándar).

Mediante el análisis de la varianza de dos factores, tipo de parcela y año, solamente se detectaron diferencias significativas para el factor parcela (Tabla 100).

Tabla 100. Análisis de la varianza de la respiración microbiana con dos factores (tipo de parcela y año).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	370,715	2	5,563	0,005
Año	13,954	1	0,419	0,519
Tipo de parcela x Año	4,662	2	0,070	0,932
Error	3798,397	114		

Valores en rojo indican diferencias significativas (p<0,05) según el test LSD.

Los valores obtenidos para la respiración microbiana del suelo en los dos años de estudio fueron significativamente mayores en el castañar de madera respecto al castañar de fruto y al rebollar. Entre estas dos últimas parcelas no se detectaron diferencias significativas, aunque para las tres parcelas los valores de 2003 fueron ligeramente superiores a los registrados durante el año 2004, aunque no se detectaron diferencias significativas (Tabla 101).

Tabla 101. Respiración microbiana del suelo ($\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los dos años de estudio en las tres parcelas.

Parcela	Año	
	2003	2004
CT (fruto)	b 13,97 a	b 12,11 a
CT (madera)	a 18,23 a	a 17,16 a
Rebollar	b 14,23 a	b 13,64 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para la respiración microbiana del suelo entre los dos años de estudio en cada parcela. Letras de color azul indican diferencias entre parcelas para cada año de estudio.

Teniendo en cuenta las diferencias en cuanto a la cantidad de precipitaciones registradas entre los años 2003 y 2004, cabría esperar que los valores de respiración hubieran sido superiores en el año más húmedo, es decir, en el 2003, respecto a los obtenidos en el 2004, año mucho más seco. No obstante, algunos estudios hablan de la imposibilidad de predecir valores de respiración microbiana a partir de cambios en la temperatura y humedad del suelo, poniendo de manifiesto que la variación interanual de la respiración microbiana no puede deberse solamente a efectos climáticos directos (Epron *et al.*, 2004). A tenor de nuestros resultados, parece que serían necesarios estudios exhaustivos durante periodos más prolongados en el tiempo para poder establecer conclusiones más claras en torno a la variabilidad de la respiración microbiana del suelo. Los procesos que intervienen en las variaciones interanuales de la respiración microbiana del suelo son complejos y, en ocasiones, bastante complicados de medir. De este modo, Epron *et al.* (2004) concluyen que la respiración microbiana del suelo no puede ser explicada únicamente a través de variaciones en la temperatura y/o precipitación, sino que estas variables climáticas afectan a procesos como la fotosíntesis o la fenología de la planta, los cuales se encuentran estrechamente relacionados con la respiración del suelo. En esta misma línea, Rey *et al.* (2002) también indican la falta de claridad existente entre la respiración y el porcentaje de

humedad del suelo, de modo que atribuyen las variaciones en los valores de respiración también a factores biológicos, como son los cambios que se producen en las comunidades microbianas.

Cuando se analizaron los datos través de un ANOVA bifactorial considerando el tipo de parcela y el mes de muestreo, se encontraron diferencias con significación estadística para las distintas parcelas y los meses de muestreo, aunque no para la interacción entre ambos factores, resultados que se recogen en la Tabla 102

Tabla 102. Análisis de la varianza de la respiración con dos factores (tipo de parcela y mes).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	370,715	2	9,366	0,000
Mes	1528,464	5	15,446	0,000
Tipo de parcela x Mes	97,212	10	0,491	0,892
Error				
Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD				

La Tabla 103 muestra los valores obtenidos para la respiración microbiana del suelo en los dos años de estudio. En el 2003, la respiración del suelo fue significativamente mayor en el mes de abril respecto a los meses de julio y noviembre, entre los cuales no se detectaron diferencias significativas. En los datos correspondientes a 2004, se observaron tendencias similares a las obtenidas en 2003 aunque con valores ligeramente inferiores, hallándose diferencias significativas entre abril y julio de 2003, si bien en el muestreo de noviembre de 2004 se obtuvieron valores muy altos, incluso más que en el muestreo del mismo mes en 2003, coincidiendo con lo observado por Vanhala (2002) en suelos de bosques de coníferas, donde encontró valores máximos de respiración en otoño y mínimos en primavera y verano. En cualquier caso, en general en nuestro estudio se obtuvieron valores más altos en los muestreos de abril y de noviembre que en julio para todas las parcelas, lo cual está de acuerdo con los resultados obtenidos por otros autores, que observaron en ecosistemas mediterráneos que los mayores flujos de respiración se encontraron durante la primavera y el otoño, mientras que durante los meses estivales la respiración estaba limitada por la falta de humedad del suelo (Conant *et al.*, 2000; Rey *et al.* 2002; Asensio *et al.*, 2007).

Tabla 103. Respiración microbiana del suelo ($\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los distintos meses de muestreo en las tres parcelas estudiadas.

	Fecha					
	2003			2004		
	Abril	julio	noviembre	abril	julio	noviembre
CT (fruto)	16,71 a	13,15 b	12,88 b	14,31 b	10,41 c	20,37 a
CT (madera)	20,06 a	16,96 b	17,67 b	16,86 b	10,65 c	23,47 a
Rebollar	15,63 a	14,58 b	13,03 b	13,31 b	7,31 c	21,52 a

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.

En el caso particular de noviembre de 2004, como se observó en el capítulo del desfronde este año estuvo caracterizado por una menor cantidad de precipitaciones respecto al 2003; debido a ello se produjo un adelanto en la caída de las hojas al suelo forestal, de modo que durante el mes de octubre se registró una mayor cantidad de hojarasca al suelo que los años anteriores. Esto podría influir en los valores de respiración microbiana de modo que en noviembre, cuando se realizó el muestreo, las cantidades de materia orgánica fueron mayores que en noviembre del 2003, provocando una mayor actividad microbiana. Autores como Reichstein *et al.* (2002) o Rey *et al.* (2002) ponen de manifiesto la importancia del desfronde en la dinámica de la respiración del suelo en los bosques mediterráneos. Estos autores explican gran parte de la variabilidad estacional en la respiración del suelo a través de la estacionalidad del desfronde, debido a que esta caída de restos vegetales al suelo forestal conduce a la incorporación de compuestos solubles y materia orgánica fácilmente degradable. Además del efecto del desfronde, la existencia de valores de respiración tan altos podría deberse al aumento temporal de temperatura en el suelo, ya que si bien la media de los valores de temperatura en las tres parcelas fue similar en noviembre de 2003 y de 2004, si observamos los valores obtenidos de temperatura media en los dos años para las tres parcelas en el mes de octubre, se puede apreciar un incremento medio de 2 a 3 °C en 2004 respecto a 2003. Teniendo en cuenta que el muestreo de noviembre se llevó a cabo, a primeros de noviembre, esta elevación de temperatura podría influir decisivamente en los valores de respiración obtenidos, tal como ya se ha observado previamente en otros estudios por varios autores (Blanco, 2004; Zerva *et al.*, 2005).

Autores como Rey *et al.* (2002) han observado en estudios sobre ecosistemas forestales mediterráneos que durante el otoño se produce una gran cantidad de raíces finas que produce un aumento en la respiración microbiana del suelo.

Estos valores tan elevados observados durante el otoño de 2004 provocaron un notable incremento en los valores medios de la respiración microbiana del suelo durante este año. Debido a ello, no se detectaron diferencias significativas entre los dos años de estudio. Sin embargo, los muestreos en las tres parcelas, tanto de primavera como de verano del 2003, reportaron valores superiores a los registrados en las mismas épocas durante el año siguiente, reflejando en este caso la importancia de la humedad del suelo en la respiración. En todo caso, independientemente de las variaciones estacionales anteriormente descritas, el tipo de manejo del castaño mostró influencia sobre la tasa de respiración del suelo, apreciándose siempre valores más altos en el castaño de madera que en el de fruto.

4.5.2. Actividad enzimática del suelo.

Las enzimas son biocatalizadores de numerosos procesos esenciales para la vida de los microorganismos, y la medida simultánea de varias actividades enzimáticas es muy útil para evaluar la actividad microbiana del suelo (Nanipieri *et al.*, 1990), dado que son bioindicadores del estado de la microbiota y las condiciones fisicoquímicas del suelo (Sardans *et al.*, 2008). Las bacterias y los hongos producen enzimas extracelulares tales como ureasas, glucosidasas, proteasas, etc que constituyen una parte importante de la matriz del suelo.

4.5.2.1. Actividad deshidrogenasa.

Las deshidrogenasas son enzimas intracelulares que intervienen en el metabolismo microbiano del oxígeno. Esta actividad depende del estado metabólico de las bacterias y puede ser un buen indicador de la actividad microbiana del suelo en zonas semiáridas (Tabatabai, 1982).

La Figura 105 muestra los valores obtenidos para las deshidrogenasas en las tres parcelas durante el periodo de estudio. Para el castaño de fruto los máximos valores se registraron en abril de 2003 ($0,23 \mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$); en el de madera fueron los muestreos de abril y noviembre de ambos años con valores alrededor de $40 \mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ los que presentaron mayor actividad deshidrogenasa mientras que en el rebollar los

valores máximos se observaron en noviembre de 2003 con valores de $0,16 \mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$. En las tres parcelas fue en julio del 2004 donde se observaron los valores de mínima actividad, con valores de $0,12$; $0,16$ y $0,07 \mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para el castañar de fruto, el de madera y el rebollar.

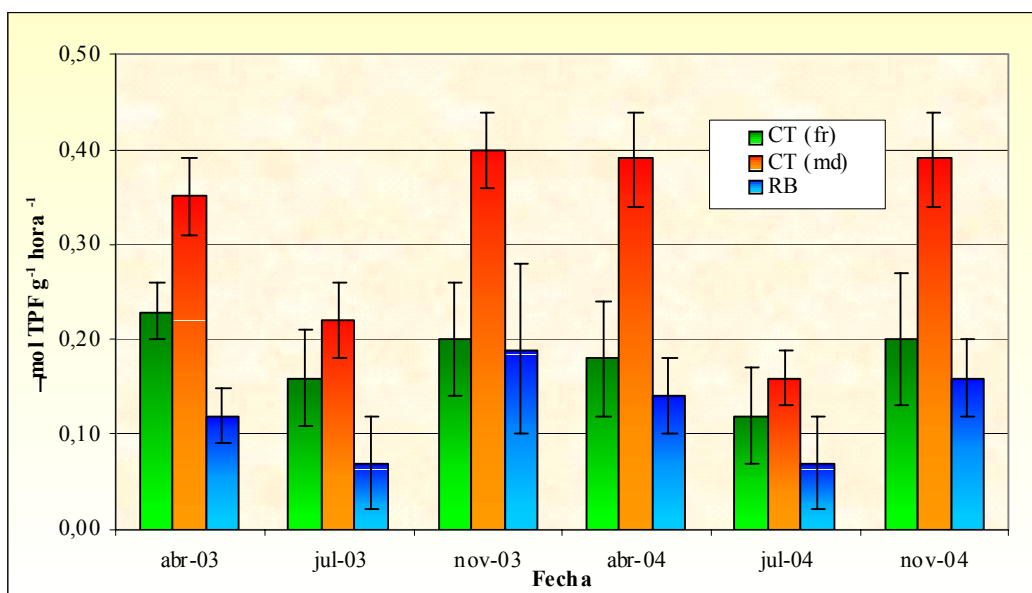


Figura. 105. Actividad deshidrogenasa ($\mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

El resultado del análisis de la varianza de dos vías, tipo de parcela y año, detectó diferencias significativas solamente para el tipo de parcela pero no para el año ni para la interacción (Tabla 104). La concentración de deshidrogenasas fue significativamente mayor en el castañar de madera respecto al castañar de fruto y al rebollar, entre las cuales no se detectaron diferencias significativas (Tabla 105).

Tabla 104. Análisis de la varianza de la actividad deshidrogenasa con dos factores (tipo de parcela y año).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	370,715	2	26,566	0,000
Año	13,954	1	0,588	0,445
Tipo de parcela x Año	4,662	2	0,083	0,921
Error	370,715	114		
Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD				

En cuanto al año, no se observaron diferencias significativas para la actividad de la deshidrogenasa entre los dos años de estudio (Tabla 105), lo cual indica que en este

caso la mayor cantidad de precipitaciones registradas en el año 2003 respecto a 2004 no han inducido tantos cambios en la actividad de esta enzima, pareciendo éste parámetro menos sensible a éstas variaciones que otras enzimas estudiadas.

Tabla 105. Actividad deshidrogenasa ($\mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los dos años de estudio en las tres parcelas.

Parcela	Año	
	2003	2004
CT (fruto)	b 0,20 a	b 0,17 a
CT (madera)	a 0,32 a	a 0,30 a
Rebollar	b 0,13 a	b 0,11 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para la actividad deshidrogenasa del suelo entre los dos años de estudio en cada parcela. Letras de color azul indican diferencias entre parcelas para cada año de estudio.

Como se puede observar, el tipo de manejo en el castañar hace variar significativamente la actividad deshidrogenasa, lo cual confirma la validez de éste parámetro al igual que la biomasa de C microbiano para analizar la influencia del manejo del terreno en la calidad del suelo (Gil-Sotres *et al.*, 2005). Sin embargo, se han encontrado resultados contradictorios en cuanto a incrementos o descensos de actividad deshidrogenasa en respuesta al mismo tipo de manejo en distintos suelos, por ejemplo tras arado o tras añadir fertilizantes orgánicos u otros aditivos (Langer y Gunther, 2001). Por otra parte, se ha visto que otro factor que influye en la actividad deshidrogenasa es la textura del suelo (Quilchano y Maraño, 2002), y en este sentido cabe decir que la profundidad marcadamente menor del suelo en el rebollar, donde incluso aflora la roca madre en algunas zonas, altera claramente la textura, lo cual podría explicar los resultados tan bajos de actividad deshidrogenasa respecto a los obtenidos para los castaños.

El análisis de la varianza de dos factores, tipo de manejo y mes, detectó diferencias significativas nuevamente para el tipo de manejo y en éste caso también para el mes, pero no para la interacción entre ambos factores (Tabla 106).

Tabla 106. Análisis de la varianza de la actividad deshidrogenasa con dos factores (tipo de parcela y mes).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	0,010	2	34,648	0,000
Mes	0,003	5	3,966	0,003
Tipo de parcela x Mes	0,002	10	1,617	0,112
Error	0,014	102		
Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.				

La Tabla 107 muestra la actividad deshidrogenasa en los distintos muestreos anuales, así como las diferencias significativas detectadas entre estos valores. En el 2003, la actividad deshidrogenasa durante el mes de julio fue significativamente menor respecto a los meses de abril y noviembre, entre los cuales no se observaron diferencias significativas. En el año 2004, los valores medidos para los meses abril y noviembre fueron significativamente mayores que los tomados durante el mes de julio. En ambos casos los resultados muestran un descenso de actividad deshidrogenasa en el muestreo de verano como cabría esperar, coincidiendo con el periodo seco que conlleva una menor actividad microbiana en general.

Tabla 107. Actividad deshidrogenasa ($\mu\text{mol TPF g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los distintos meses de muestreo en las tres parcelas estudiadas.

	Fecha					
	2003			2004		
	abril	julio	noviembre	abril	julio	noviembre
CT (fruto)	0,23 a	0,16 b	0,20 a	0,18 a	0,12 b	0,20 a
CT (madera)	0,35 a	0,22 b	0,40 a	0,39 a	0,16 b	0,39 a
Rebollar	0,12 a	0,07 b	0,19 a	0,14 a	0,07 b	0,16 a
Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD						

Quilchano y Marañón (2002) encontraron en bosques mediterráneos del sur de España dominados por *Quercus suber*, y *Quercus canariensis* que la actividad deshidrogenasa medida durante el otoño era el doble que la existente en verano. Durante la época otoñal, el incremento en agua en el suelo podría favorecer la actividad microbiológica. Otros autores también han encontrado una relación positiva entre la actividad de esta enzima y el contenido de humedad en el suelo (García *et al.*, 1994; Banerjee *et al.*, 2000). Además de la humedad del suelo en la época otoñal, durante esta época del año se produce una entrada de residuos orgánicos debido al desfronde arbóreo

que podrían contribuir al incremento de la actividad deshidrogenasa. Los restos vegetales que han llegado al suelo van a sufrir diversos procesos que contribuyen a la descomposición de la materia orgánica, por lo que se liberan desde ellos diversos productos que proveen sustratos orgánicos lábiles para los microorganismos (Görres *et al.*, 1998).

A pesar de que la actividad deshidrogenasa en suelos frecuentemente se usa como indicador de la actividad metabólica del mismo, si no se realizan otras medidas como la biomasa microbiana u otra serie de enzimas, la medida de dicha actividad puede presentar datos confusos y las conclusiones a las que se lleguen pueden ser erróneas (García *et al.* 1994).

4.5.2.2. Actividad ureasa.

Las ureasas son un tipo de enzimas que intervienen en la mineralización del nitrógeno liberando este elemento a través de la hidrólisis de urea.

En la Figura 106 se muestran los valores obtenidos para la actividad ureasa en los dos tipos de castañares y en el rebollar en cada muestreo estacional durante los dos años de estudio.

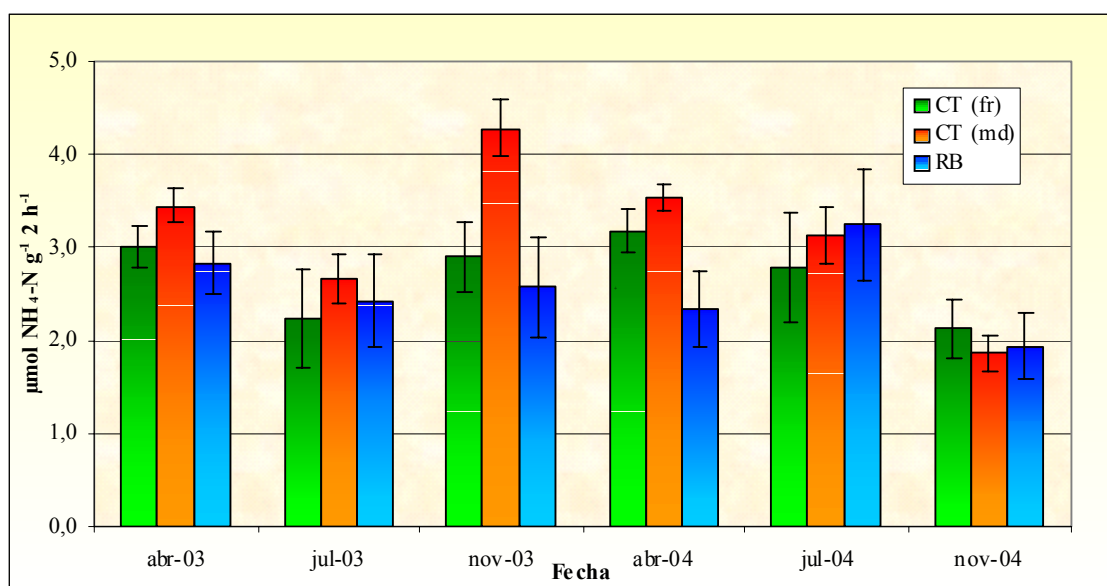


Figura. 106. Actividad ureasa ($\mu\text{mol NH}_4\text{-N g}^{-1} 2\text{h}^{-1}$) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

Los valores máximos de actividad de esta enzima fueron 3.17, 4.28 y 3.24 $\mu\text{mol NH}_4\text{-N g}^{-1} \text{ 2 h}^{-1}$ en el castañar de fruto, de madera y rebollar respectivamente, obtenidos en diferentes muestreos a lo largo de los dos años de estudio. Noviembre del 2004 fue la fecha en la que se registraron los valores más bajos para la actividad ureasa en todas las parcelas estudiadas, siendo los valores 2,12; 1,87 y 1,94 $\mu\text{mol NH}_4\text{-N g}^{-1} \text{ 2 h}^{-1}$ para el castañar de fruto, el de madera y el rebollar respectivamente).

Para determinar la existencia o no de variaciones entre parcelas y años de estudio, se realizó un análisis de la varianza de dos vías, considerando el tipo de parcela y el año de muestreo. De acuerdo con los resultados obtenidos, se encontraron diferencias significativas para los distintos tipos de parcelas, no detectándose diferencias con significación estadística ni para el año ni para la interacción entre ambos factores como se observa en la Tabla 108.

Tabla 108. Análisis de la varianza de la actividad ureasa con dos factores (tipo de parcela y año).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	8,473	2	4,200	0,017
Año	1,624	1	1,610	0,207
Tipo de parcela x Año	2,264	2	1,122	0,329
Error	114,993	114		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.

La actividad ureasa fue significativamente mayor en el castañar de madera respecto a la observada en las otras dos parcelas de estudio, entre las cuales no se detectaron diferencias significativas, repitiéndose la misma tendencia en los datos durante los dos años de muestreo. En cuanto al factor año, no se detectaron diferencias significativas entre los años 2003 y 2004 en ninguna de las tres localizaciones (Tabla 109).

En otros estudios se ha observado que la actividad de esta enzima se ve escasamente afectada por la desecación o la temperatura ya que se trata de una enzima bastante estable (Kandeler y Gerber, 1988). Nuestros resultados confirman estos datos, y, aunque los valores observados en 2003 fueron ligeramente superiores a los de 2004, estas diferencias no presentaron un carácter significativo para la actividad enzimática

entre los dos años de muestreo, a pesar de las diferencias en las precipitaciones que se registraron entre ambos años.

Tabla 109. Actividad ureasa ($\mu\text{mol NH}_4\text{-N g}^{-1} 2\text{h}^{-1}$) en los dos años de estudio en las tres parcelas.

Parcela	Año	
	2003	2004
CT (fruto)	b 2,71 a	b 2,61 a
CT (madera)	a 3,46 a	a 2,95a
Rebollar	b 2,62 a	b 2,51 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para la actividad ureasa entre los dos años de estudio en cada parcela. Letras de color azul indican diferencias entre parcelas para cada año de estudio.

Sin embargo, cuando se consideraron el tipo de parcela y el mes de muestreo en el análisis de la varianza de dos factores, sí obtuvimos diferencias significativas para el tipo de parcela y también para el mes, aunque no para la interacción entre ambos factores, revelando diferencias estacionales en la medida de la actividad ureasa en los suelos analizados (Tabla 110).

Tabla 110. Análisis de la varianza de la actividad ureasa con dos factores (tipo de parcela y mes).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	8,473	2	5,589	0,005
Mes	20,350	5	5,369	0,000
Tipo de parcela x Mes	12,681	10	1,673	0,097
Error	77,324	102		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.

En la Tabla 111 se indican los valores de concentración de actividad ureasa obtenidos en las tres parcelas para cada mes de muestreo. Durante 2003, la actividad ureasa en el muestreo de verano (julio) fue en todas las parcelas estudiadas significativamente menor a la observada en los muestreos de primavera (abril) y otoño (noviembre), entre los cuales no se apreciaron diferencias significativas. En 2004 no se detectaron diferencias significativas para la actividad ureasa entre los meses de abril y julio, siendo las concentraciones de esta enzima durante el mes de noviembre significativamente menores que las medidas en abril y julio, probablemente debido a

que durante éste último año las precipitaciones fueron mucho menores que en 2003, lo cual pudo influir indirectamente en la actividad de las enzimas implicadas en el ciclo del nitrógeno mediante cambios en la disponibilidad de fuentes de carbono que pueden modelar la composición de la microbiota.

Tabla 111. Actividad ureasa ($\mu\text{mol NH}_4\text{-N g}^{-1} \text{ 2h}^{-1}$) en los distintos meses de muestreo en las tres parcelas estudiadas.

	Fecha					
	2003			2004		
	abril	julio	noviembre	abril	julio	noviembre
CT (fruto)	3,00 a	2,24 b	2,89 a	3,17 a	2,78 a	2,12 b
CT (madera)	3,44 a	2,66 b	4,28 a	3,54 a	3,14 a	1,87 b
Rebollar	2,84 a	2,43 b	2,58 a	2,34 a	3,24 a	1,94 b
Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD						

Como hemos observado en este trabajo, en los muestreos de abril generalmente obtuvimos resultados elevados para la actividad ureasa, superiores incluso a los de noviembre. Esto puede ser debido a que en esta época del año, la demanda de nitrógeno por parte de las plantas es bastante alta debido al desarrollo de nuevos tejidos por lo que se produce un incremento de esta enzima. Es decir, la actividad ureasa no solamente parece estar influenciada por la humedad del suelo, sino que factores como la demanda de nitrógeno por parte de la vegetación juega un papel importante en dicha actividad.

Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por Sardans y Peñuelas (2005) en encinares mediterráneos, donde detectaron valores de actividad ureasa en primavera cercanos al doble de los obtenidos en otoño. Como se puede observar, nuestros resultados en cuanto a la variedad estacional contrastan con los obtenidos para la variación interanual, lo que pone de manifiesto la complejidad de las relaciones entre los distintos parámetros de estudio en la dinámica de ecosistemas, y la necesidad de llevar a cabo más estudios que permitan establecer de manera clara qué factores son responsables de las variaciones en la actividad de distintas enzimas extracelulares en la rizosfera y de qué manera interaccionan entre ellos.

4.5.2.3. Actividad fosfatasa ácida.

Las fosfomonoesterasas son enzimas implicadas en la mineralización de las fracciones orgánicas e inorgánicas de fósforo en el suelo, que es un nutriente que se inmoviliza con mucha facilidad, volviéndose inasimilable para las plantas. Teniendo en cuenta que los suelos de nuestras parcelas presentaron un pH alrededor de 5, en nuestro estudio abordamos solamente el análisis de fosfatasa ácida dado que son generalmente las predominantes en suelos ácidos, mientras que las fosfatasa alcalinas predominan en los suelos básicos (Speir y Ross, 1978; George *et al.*, 2002).

Los valores obtenidos para la actividad fosfatasa ácida en las tres parcelas se representan en la Figura 107. Tanto como en ambos tipos de castañares como en el rebollar la máxima actividad fosfatasa ácida se observó en abril del 2003 con valores de 54,20; 85,70 y 77,10 $\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$ respectivamente. En cuanto a los valores mínimos de esta enzima, también en las tres parcelas hubo coincidencia en cuanto a la fecha, de modo que julio del 2004 se midieron los mínimos valores para el castañar de fruto (5,50 $\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$), para el de madera (9,90 $\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$) y para el rebollar (6,70 $\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$).

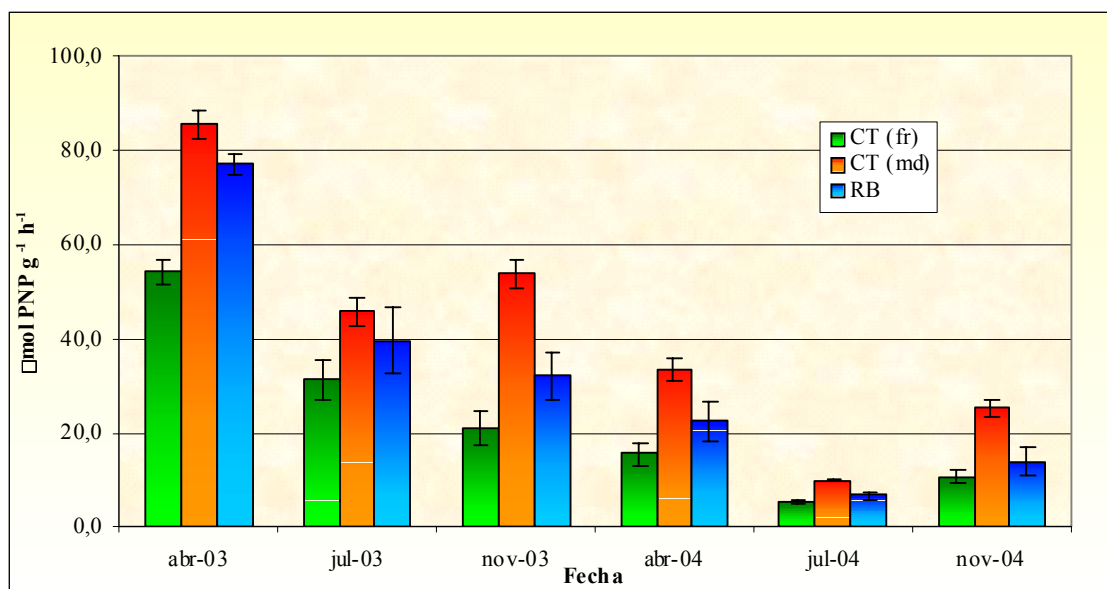


Figura. 107. Actividad fosfatasa ácida ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

Se llevó a cabo un análisis de la varianza de dos factores, tipo de parcela y año, que detectó diferencias significativas para el tipo de parcela y también para el año, pero no para la interacción entre ambos factores (Tabla 112).

Tabla 112. Análisis de la varianza de la actividad fosfatasa ácida con dos factores (tipo de parcela y año).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	7733,550	2	15,877	0,000
Año	29351,147	1	120,513	0,000
Tipo de parcela x Año	969,023	2	1,989	0,142
Error	27764,981	114		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.

La actividad fosfatasa mostró diferencias significativas entre las tres parcelas estudiadas, de manera que los valores medidos en el castañar de madera fueron significativamente mayores respecto a los obtenidos en el rebollar, y estos valores a su vez significativamente mayores que en el castañar de fruto, tal como se puede apreciar en la Tabla 113). Se ha descrito previamente en áreas del centro de España un descenso de la actividad enzimática del suelo proporcional a la disminución de cobertura vegetal (García *et al.*, 2002). En nuestro caso, dado que los valores en todos los muestreos fueron por orden mayores en el castañar de madera, seguido del rebollar y los más bajos en el castañar de fruto, se observa esta misma relación, puesto que la cobertura vegetal en los tres tipos de parcela estudiados va disminuyendo en el mismo orden, con lo que nuestros resultados corroboran las observaciones de otros autores en este sentido (Scheneider *et al.* 2001; Dinesh *et al.*, 2004; Gianfreda *et al.*, 2005).

Tabla 113. Actividad fosfatasa ácida ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los dos años de estudio en las tres parcelas.

Parcela	Año	
	2003	2004
CT (fruto)	b 35,53 a	b 10,63 b
CT (madera)	a 61,67 a	a 22,90 b
Rebollar	b 49,63 a	b 14,37 b

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para la actividad fosfatasa ácida entre los dos años de estudio en cada parcela. Letras de color azul indican diferencias entre parcelas para cada año de estudio.

En cuanto al año de muestreo, las tendencias observadas en lo que se refiere al tipo de parcela se repitieron en ambos años, y la actividad fosfatasa fue significativamente mayor durante el año 2003 respecto a los valores medidos durante 2004 para las tres parcelas, probablemente debido a la diferencia en la precipitación anual recogida en las parcelas, cuyo registro fue mucho mayor en 2003 que en 2004.

Con el fin de analizar la variabilidad estacional de la actividad fosfatasa, se llevó a cabo un análisis de la varianza de dos factores, tipo de parcela y mes de muestreo, y los resultados revelaron la existencia de diferencias significativas tanto para los dos factores considerados por separado (tipo de parcela y mes) como para la interacción entre ambos (Tabla 114).

Tabla 114. Análisis de la varianza de la actividad fosfatasa con dos factores (localización y mes).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Localización	7733,550	2	60,590	0,000
Mes	46572,602	5	145,954	0,000
Localización x Mes	2380,489	10	3,730	0,000
Error	6509,454	102		
Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.				

Dado que la interacción entre ambos factores resultó significativa, se llevaron a cabo análisis de la varianza para cada tipo de parcela por separado. Los resultados se muestran en la Tabla 115. Durante 2003, en ambos tipos de castañares, se obtuvieron diferencias significativas entre los tres muestreos, obteniéndose los mayores valores en abril, seguido de noviembre y julio. En el rebollar, la actividad máxima de esta enzima también se alcanzó en abril pero no se detectaron diferencias significativas entre los meses de julio y noviembre. En el 2004, en el castaño de madera, el comportamiento de la fosfatasa fue similar al del 2003, es decir, las concentraciones máximas se midieron en abril, seguido de noviembre y de julio, estableciéndose diferencias significativas entre los tres muestreos. En el castaño de fruto y en el rebollar la actividad mayor se detectó también en abril y la menor en julio, la actividad fosfatasa de noviembre no mostró diferencias significativas con los meses de abril y julio. En general, los valores obtenidos de actividad fosfatasa fueron cercanos al doble en primavera que en otoño, y esto se repitió para las tres parcelas, en especial en 2003, ya que en 2004 los valores

fueron menores aunque las tendencias se mantuvieron. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Sardans *et al.*, (2008), que observaron esta misma variedad estacional en encinares mediterráneos sometidos a restricción en el aporte de agua. No obstante, aunque normalmente la disponibilidad de agua es uno de los factores limitantes para la actividad de esta enzima, las diferencias estacionales observadas pueden ser también debidas a la disponibilidad de sustrato y a la demanda de fósforo a lo largo del año. En algunos estudios se han observado valores que reportan unos valores para la actividad fosfatasa más elevados durante la primavera que en el otoño, debido principalmente a que durante la época primaveral se produce el nacimiento de nuevas hojas, por lo que es necesario altas cantidades de fósforo (Schneider *et al.*, 2001) y nuestros resultados están en concordancia con los obtenidos por estos autores.

Tabla 115. Actividad fosfatasa ácida ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los distintos meses de muestreo en las tres parcelas estudiadas.

	Fecha					
	2003			2004		
	abril	julio	noviembre	abril	julio	noviembre
CT (fruto)	54,20 a	31,40 b	21,00 c	15,60 a	5,50 b	10,80 ab
CT (madera)	85,50 a	45,70 b	53,80 c	33,50 a	9,90 b	25,30 c
Rebollar	77,10 a	39,60 b	32,10 b	22,50 a	6,70 b	13,90 ab
Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD						

Los altos valores observados en el muestreo primaveral en nuestro estudio para la actividad enzimática tanto de fosfatasas ácidas como de ureasas, enzimas implicadas en el ciclo de fósforo y nitrógeno, ponen de manifiesto la importancia de estos dos nutrientes en los castaños y rebollares estudiados. En este trabajo hemos observado el papel que tienen ambos elementos al principio del desarrollo foliar, fundamental en ese momento del ciclo vegetativo del árbol, por lo que la planta necesita altas concentraciones de ambos.

- Recuentos de bacterias solubilizadoras de fosfato.

Teniendo en cuenta que la producción de fosfatasas es uno de los mecanismos más importantes de solubilización de fosfato por bacterias (Fuentes Yagüe, 1989), se decidió efectuar el aislamiento y recuento de bacterias solubilizadoras de fosfato para ver las fluctuaciones en éstos recuentos en los distintos tipos de bosque estudiados así

como la variación estacional, y ver su posible relación con los valores de actividad fosfatasa ácida, tal como se describe en el correspondiente apartado de Materiales y Métodos. De acuerdo con los resultados obtenidos (Tabla 116), destacan los altos valores observados en los recuentos de abril de 2003, coincidiendo con la alta actividad observada para la fosfatasa ácida en este muestreo. El castaño cultivado con el fin de producir fruto es la parcela con menores cantidades de solubilizadores de fosfato, hasta el punto que en algunos de los muestreos efectuados no se encontró ninguna bacteria solubilizadora de fosfato, lo cual también se corresponde con lo observado para la actividad fosfatasa ácida en este tipo de castaño, inferior tanto al castaño dedicado a la producción de madera como al rebollar.

Tabla 116. Bacterias solubilizadoras de fosfato (log UFC g⁻¹) en los distintos meses de muestreo en las tres parcelas estudiadas.

	Fecha					
	2003			2004		
	abril	julio	noviembre	abril	julio	noviembre
CT (fruto)	2,30	1,42	-	2,96	-	-
CT (madera)	4,60	0,67	1,30	0,63	0,60	1,80
Rebollar	4,24	1,38	1,34	2,68	1,60	3,66

Lo que sí se observó en general a lo largo del muestreo estacional y en las distintas parcelas estudiadas fue una gran variabilidad de los recuentos de bacterias solubilizadoras de fosfato respecto a la microbiota total, que se mostró en todos los recuentos bastante más uniforme, con valores en general cercanos a 7 log UFC g⁻¹ de suelo (datos no mostrados). Estos resultados concuerdan con los obtenidos previamente en nuestro laboratorio en estudios de diversidad de bacterias solubilizadoras de fosfato en ecosistemas agrícolas (Peix, 1999).

Por último hay que hacer notar que a diferencia de lo observado en la actividad fosfatasa, en el caso de los recuentos de bacterias solubilizadoras de fosfato los valores más altos se obtuvieron en general en el rebollar, pareciendo que la vegetación clímax de esta zona alberga en su suelo una mayor población de solubilizadores de fosfato, pudiéndose especular si la ausencia de actividad antropogénica favorece este tipo de comunidades microbianas al minimizar la alteración del terreno, aunque lógicamente es necesario llevar a cabo muchos más estudios en este tipo de ecosistemas para poder

esclarecer éstos aspectos de su dinámica en cuanto a la diversidad de grupos microbianos existentes en ellos.

4.5.2.4. Actividad arilsulfatasa.

Las arilsulfatasas son enzimas que catalizan la hidrólisis de ésteres sulfato aromáticos a fenoles y sulfato, por lo que son muy importantes en el ciclo del azufre y su movilización a las plantas, ya que los ésteres sulfato representan una fracción muy importante (25-93%) del S total del suelo (Fitzgerald, 1978).

La actividad arilsulfatasa medida en las tres parcelas de estudio se muestra en la Figura 108. La mayor actividad se observó en abril del 2003 para el castañar de madera ($33,20 \mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), y en julio del 2003 para el castañar de fruto ($18,40 \mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), y para el rebollar ($20,80 \mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Los valores mínimos se establecieron en julio del 2004 en el castañar de fruto ($5,90 \mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y el de madera ($8,90 \mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y en abril del 2004 en el rebollar ($4,90 \mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), si bien este valor fue levemente menor que el obtenido en julio de 2004, por lo que podemos afirmar que el muestreo de verano de 2004 fue el que evidenció valores más bajos de actividad arilsulfatasa para todas las parcelas estudiadas.

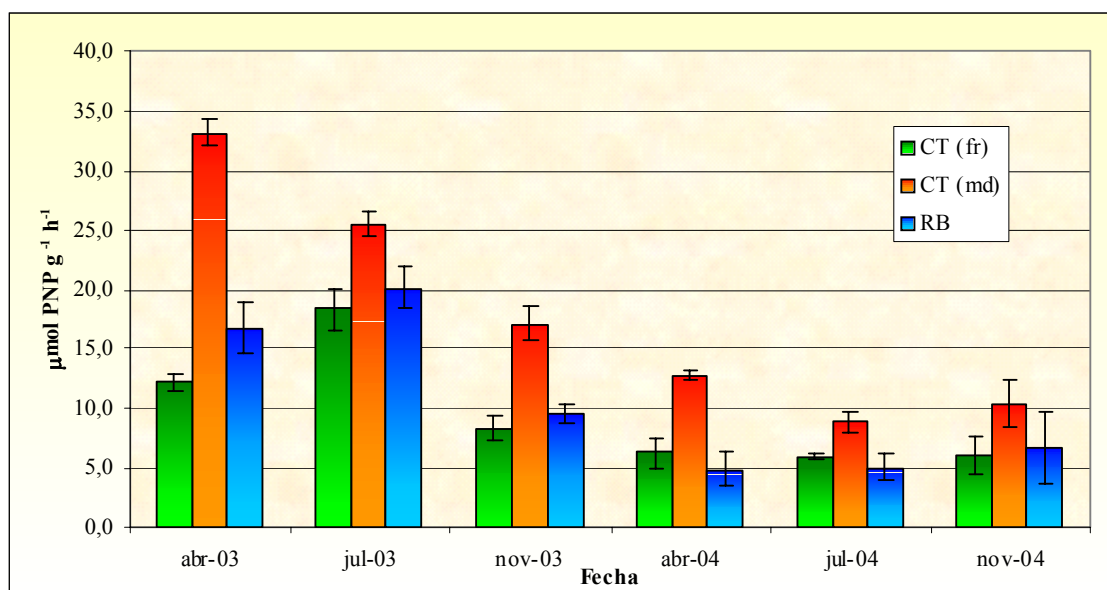


Figura. 108. Actividad arilsulfatasa ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

El análisis de la varianza de dos vías, considerando el tipo de parcela y el año como factores, detectó la presencia de diferencias significativas para el tipo de parcela y para el año de muestreo, pero no para la interacción (Tabla 117).

Tabla 117. Análisis de la varianza de la actividad arilsulfatasa con dos factores (localización y año).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Localización	1828,219	2	34,893	0,000
Año	3071,936	1	117,261	0,000
Localización x Año	287,351	2	5,484	0,125
Error	2986,508	114		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.

La Tabla 118 muestra los valores observados medios de cada año en las tres parcelas de experimentación. Coincidiendo con lo observado para las anteriores enzimas estudiadas, la actividad arilsulfatasa medida en el suelo del castañar de madera fue significativamente superior a la observada en los suelos del castañar de fruto y del rebollar. Entre estas dos parcelas no se detectaron diferencias significativas para la concentración de esta enzima. En cuanto al factor año, el análisis estadístico reflejó diferencias significativas entre los dos años de estudio. Así, la actividad arilsulfatasa obtenida en el año 2003 fue significativamente superior a la de 2004 en los tres tipos de parcela estudiados. Teniendo en cuenta que 2003 fue mucho más húmedo que 2004, nuestros resultados corroboran los obtenidos por Zwikel *et al.* (2007), que indicaron una correlación positiva entre la actividad arilsulfatasa y la humedad del suelo.

Tabla 118. Actividad arilsulfatasasa ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$) en los dos años de estudio en las tres parcelas.

Parcela	Año	
	2003	2004
CT (fruto)	b 13,00 a	b 6,10 b
CT (madera)	a 25,27 a	a 10,70 b
Rebollar	b 15,50 a	b 5,57 b

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para la actividad arilsulfatasa entre los dos años de estudio en cada parcela. Letras de color azul indican diferencias entre parcelas para cada año de estudio.

El análisis de la varianza de dos factores, tipo de parcela y estación de muestreo (mes), detectó diferencias significativas para la localización, para el mes y para la interacción (Tabla 119).

Tabla 119. Análisis de la varianza de la actividad arilsulfatasa con dos factores (tipo de parcela y mes).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	2617,084	2	96,583	0,000
Mes	3773,793	5	55,708	0,000
Tipo de parcela x Mes	861,847	10	6,361	0,000
Error	1381,939	102	96,583	

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Como la interacción entre el tipo de parcela y el mes resultó significativa se llevaron a cabo análisis de la varianza para cada una de las tres parcelas por separado (Tabla 120).

Tabla 120. Actividad arilsulfatasa ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los distintos meses de muestreo en las tres parcelas estudiadas.

	Fecha					
	2003			2004		
	abril	julio	noviembre	abril	julio	noviembre
CT (fruto)	12,20 b	18,40 a	8,40 c	6,30 a	5,90 a	6,10 a
CT (madera)	33,20 a	25,50 b	17,10 c	12,80 a	8,90 b	10,40 ab
Rebollar	16,80 a	20,10 a	9,60 b	4,90 a	5,10 a	6,70 a

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD

En el castañar de fruto la actividad arilsulfatasa fue significativamente diferente entre los tres meses muestreados, siguiendo el siguiente orden: julio > abril > noviembre. En el 2004 el comportamiento de esta enzima fue diferente, de modo que no se encontraron diferencias significativas para la actividad arilsulfatasa entre los meses de abril, julio y noviembre. En el castañar de madera, en 2003 se detectaron diferencias significativas entre los tres muestreos en los que la actividad arilsulfatasa siguió el siguiente orden: abril > julio > noviembre. Durante 2004, abril también fue el mes con mayor actividad enzimática mientras que los valores más bajos se registraron en julio. Los valores del mes de noviembre, intermedios entre los de abril y julio, no mostraron diferencias significativas con los encontrados en estos dos meses. Por último, en el

rebollar, los valores para la arilsulfatasa medidos en abril y julio de 2003, no mostraron diferencias significativas entre ellos y fueron significativamente superiores a los observados en noviembre de ese mismo año. En cambio, en el 2004, no se detectaron diferencias significativas entre los tres muestreos anuales. La excesiva variabilidad en estos resultados hace bastante complicado el poder sacar conclusiones en cuanto a la dinámica estacional de ésta actividad enzimática.

4.5.2.5. Actividad β - Glucosidasa.

Las glicosidasas son un grupo de enzimas del suelo que juegan un papel fundamental en la degradación de celulosa y otros carbohidratos, reduciendo el tamaño molecular de los polímeros orgánicos y liberando, por consiguiente, nutrientes al suelo. Dentro de este grupo de enzimas destacan las β -glucosidasas, enzima que interviene en la degradación de la celulosa, liberando glucosa (Door and Tabatabai, 2005; Sardans *et al.*, 2008).

Los resultados de la actividad β -glucosidasa medida en las tres parcelas durante los años 2003 y 2004 a través de muestreos estacionales en los meses de abril, julio y noviembre se representan en la Figura 109. La máxima actividad se alcanzó en primavera de 2003 (abril) para todas las parcelas estudiadas, el castañar de madera, el de fruto y el rebollar (11.1, 11,0 y 8.2 $\mu\text{moles PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$ respectivamente) La actividad más baja se observó durante el muestreo de verano de 2004 (julio), tanto para el castañar de fruto como para el de madera y el rebollar (4,0; 2,8 y 1,6 $\mu\text{moles PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$ respectivamente). A tenor de estos resultados parece que la actividad de esta enzima presenta, tanto en los ecosistemas de castaño, como en los de rebollo, una actividad influenciada por la época del año

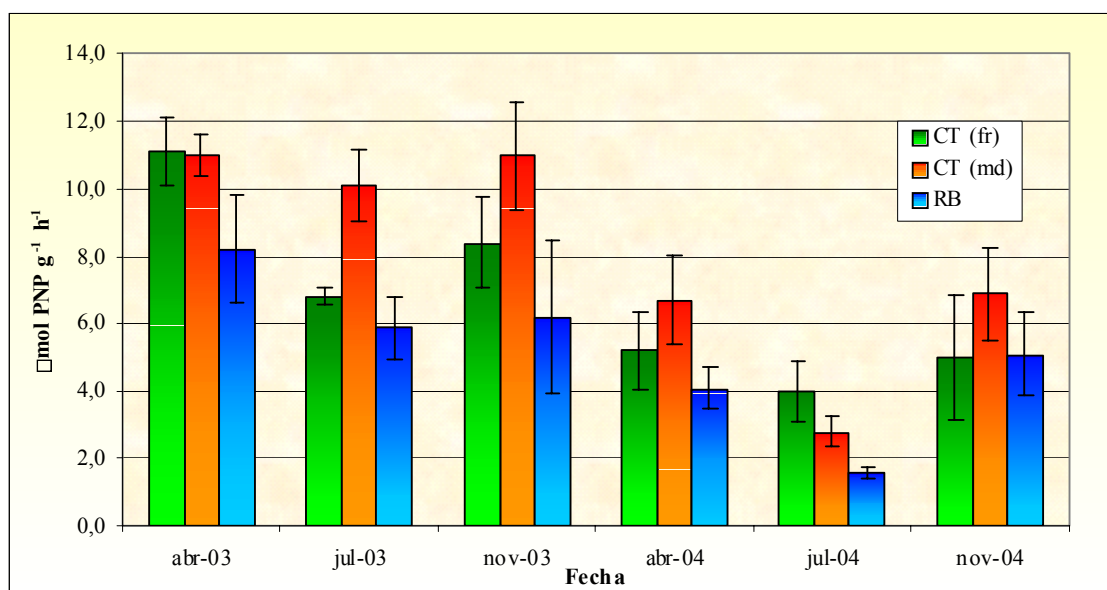


Figura. 109. Actividad arilsulfatasasa ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{h}^{-1}$) en las tres parcelas a lo largo del periodo de estudio (media \pm error estándar).

El análisis de la varianza de dos factores, tipo de parcela y año, realizado del mismo modo que para las restantes enzimas estudiadas, detectó diferencias significativas para el tipo de parcela y el año, no haciéndolo para la interacción entre ambos factores (Tabla 121).

Tabla 121. Análisis de la varianza de la actividad β -glucosidasa con dos factores (tipo de parcela y año).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Tipo de parcela	158,736	2	7,812	0,001
Año	439,472	1	43,254	0,000
Tipo de parcela x Año	28,048	2	1,380	0,256
Error	1158,281	114		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.

La actividad β -glucosidasa fue significativamente superior en el castaño de madera respecto a la observada en el rebollar. El castañar de fruto no presentó diferencias significativas con las otras dos parcelas estudiadas (Tabla 122).

Considerando el año de muestreo como factor, se encontraron diferencias significativas para las tres parcelas, de modo que la concentración de las β -glucosidasas fue significativamente mayor en el año 2003 que en 2004. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Bandik y Dick (1999), que observaron pocas diferencias entre

años en la actividad β -glucosidasa en sistemas agropastorales sometidos a diferente manejo. Esto es debido probablemente a que en nuestro caso la diferencia en las precipitaciones entre 2003 y 2004 fueron muy marcadas como ya se ha referido anteriormente, siendo el año 2003 mucho más húmedo que 2004, lo cual puede haber conducido a un aumento en la actividad enzimática.

Tabla 122. Actividad β -glucosidasa ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los dos años de estudio en las tres parcelas.

Parcela	Año	
	2003	2004
CT (fruto)	ab 6,8 a	ab 3,6 a
CT (madera)	a 10,7 a	a 5,5 a
Rebollar	b 5,2 a	b 4,7 a

Letras de color rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD para la actividad β -glucosidasa entre los dos años de estudio en cada parcela. Letras de color azul indican diferencias entre parcelas para cada año de estudio.

El análisis de la varianza de dos factores, tipo de parcela y fecha, detectó diferencias significativas para el manejo del bosque (tipo de parcela), para el mes, pero no para la interacción (Tabla 123).

Tabla 123. Análisis de la varianza de la actividad β -glucosidasa con dos factores (localización y mes).

Fuente	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	F	Significación
Localización	158,736	2	8,689	0,000
Mes	598,842	5	13,112	0,000
Localización x Mes	75,719	10	0,829	0,602
Error	931,716	102		

Valores en rojo indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD.

La Tabla 124 muestra los valores para la actividad β -glucosidasa en las tres parcelas durante los dos años de estudio así como las diferencias significativas observadas entre muestreos. Durante el año 2003, no se detectaron diferencias significativas para la actividad β -glucosidasa entre los meses de abril y noviembre, meses con un mayor contenido de humedad en el suelo forestal, mientras que los valores obtenidos en el muestreo de julio, coincidiendo con la época de menor porcentaje de humedad edáfica, fueron significativamente menores a los medidos

durante el mes de abril y aunque fueron ligeramente inferiores a los de noviembre, no presentaron diferencias significativas con ellos. Durante el 2004, la actividad de esta enzima en julio fue significativamente menor respecto a la observada en abril y noviembre, meses entre los cuales no se detectaron diferencias significativas. Estos resultados coinciden con los encontrados por otros autores como Li y Sarah (2003) o Sardans y Peñuelas (2005) que también observaron que la actividad de esta enzima muestra una alta sensibilidad a ligeras disminuciones de la humedad del suelo, pero contrastan con los obtenidos por Dick *et al.* (1988) y Bandick y Dick (1999) o Hinojosa *et al.* (2004), que observaron muy poca estacionalidad para esta actividad enzimática. En este caso, parece ser que la actividad β -glucosidasa, enzima que interviene en la degradación de polímeros como la celulosa, depende más de la disponibilidad de sustrato que de las variaciones en la temperatura y/o humedad.

Tabla 124. Actividad β -glucosidasa ($\mu\text{mol PNP g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los distintos meses de muestreo en las tres parcelas estudiadas.

	Fecha					
	2003			2004		
	Abril	julio	noviembre	abril	julio	noviembre
CT (fruto)	11,1 a	6,8 b	8,4 ab	5,2 a	4,0 b	5,0 a
CT (madera)	11,0 a	10,1 b	11,0 ab	6,7 a	2,8 b	6,9 a
Rebollar	8,2 a	5,9 b	6,2 ab	4,1 a	1,6 b	5,1 a

Valores seguidos de la misma letra no presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) según el test LSD

Sardans y Peñuelas (2005) reportan que una reducción de un 10% en la humedad del suelo es suficiente para disminuir notablemente la actividad β -glucosidasa en el suelo. Según estos autores los descensos de dicha actividad enzimática debido al secado del suelo puede tener un efecto negativo en la actividad de otras enzimas ya que la β -glucosidasa es una enzima clave para la degradación de la celulosa y de otros polímeros. Además su acción es fundamental para liberar nutrientes y para reducir el tamaño molecular y así facilitar la futura actividad enzimática.

4.5.3. Factores que influyen de la actividad de los parámetros bioquímicos.

Como hemos visto anteriormente en los ecosistemas de castaño así como en los bosques climáticos de rebollar, las variables climáticas, especialmente la humedad edáfica, juegan un papel fundamental en la actividad de los parámetros bioquímicos del

suelo. No obstante, el efecto que tiene el contenido de agua en el suelo de nuestras parcelas de experimentación varía según el tipo de parámetro bioquímico estudiado.

En nuestro trabajo, observamos dos claras tendencias en cuanto a la actividad de los parámetros bioquímicos del suelo. Por un lado, los valores más altos en 2003 respecto al 2004; y por otro, los valores más altos observados en el castañar de madera frente a los observados en el castañar de fruto y el rebollar. Respecto a la mayor actividad del 2003, como se observa en la Figura 110 en este año se registraron una cantidad de precipitaciones notablemente superior a la de 2004. No solamente en los meses de muestreo, sino a lo largo del año, la distribución de las precipitaciones en el resto de meses fue generalmente mayor en el año 2003.

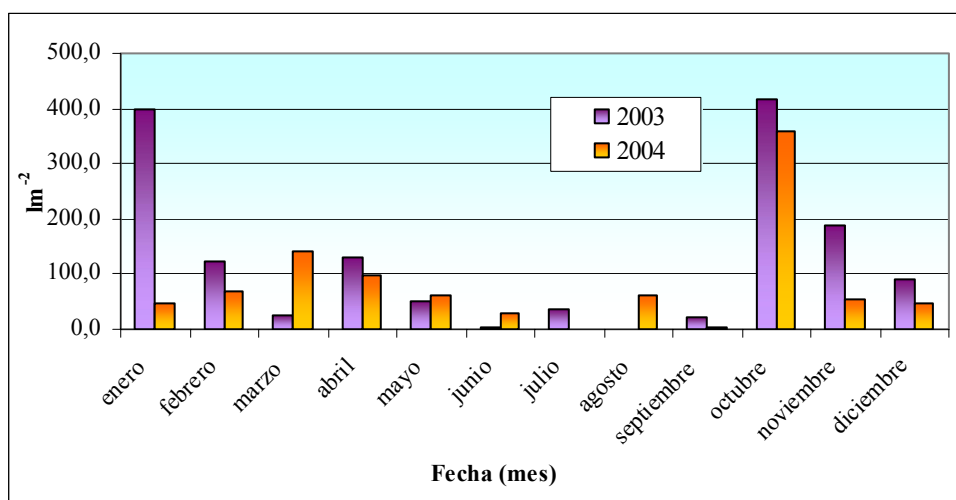


Figura 110. Precipitaciones mensuales durante los años 2003 y 2004.

Estos mayores registros en las precipitaciones fueron uno de los principales causantes de la mayor actividad metabólica obtenida en 2003 respecto al 2004. Zwikel *et al.*, (2007) establecen que la precipitación ejerce un efecto positivo en la actividad enzimática debido probablemente al aumento en la actividad de la vegetación lo cual favorece un mayor aporte de sustrato orgánico al suelo. No obstante, este efecto de las precipitaciones anuales en la dinámica de las enzimas del suelo está regulado por condiciones locales. El efecto positivo de las precipitaciones se produce fundamentalmente en microambientes, en los cuales el potencial de la actividad enzimática puede verse favorecida por un lado, pero a su vez, puede verse restringido por la humedad. Sobre este principio, Zwikel *et al.* (2007) también resaltan el efecto

negativo que las precipitaciones poseen sobre la actividad de las enzimas del suelo, aparentemente a través del lavado de nutrientes del suelo.

En ecosistemas mediterráneos, las altas temperaturas se producen durante la época estival coincidiendo con las escasas precipitaciones que conducen a un estrés hídrico en esta época del año. Por el contrario, durante el otoño, los niveles de agua en el suelo son mucho mayores. Así, moderados incrementos en las temperaturas del suelo pueden mejorar la actividad enzimática dependiendo del contenido de humedad en el suelo. Durante el verano la falta de agua en el medio no permite una mejora en la actividad enzimática a pesar de las temperaturas favorables. Fioretto *et al.* (2007), tras obtener similares resultados en cuanto al efecto de temperatura y humedad sobre la síntesis enzimática, concluyen que la alternancia de periodos húmedos y secos es el factor más influyente en la actividad biológica del suelo en la cuenca mediterránea.

La variabilidad de resultados encontrados en la bibliografía referentes al efecto de la humedad del suelo en la actividad enzimática puede explicarse debido a las diferencias en factores como la textura del suelo, régimen de lluvias y temperaturas, etc. No obstante, estas variaciones hacen complicado establecer reglas generales para poder interpretar los análisis enzimáticos como indicadores de la calidad del suelo (Hinojosa *et al.*, 2004). Al mismo tiempo, otros factores desconocidos pueden estar influenciando las mediciones de estos parámetros bioquímicos y será un desafío para los investigadores durante los puntos clave que dominan estos procesos.

Por otro lado, la mayor actividad observada en el castañar de madera también puede estar causada tanto por la mayor cobertura vegetal como por la mayor cantidad de desfronde observada en este tipo de manejo. Su desfronde, aunque no presentó diferencias significativas respecto al del castañar de fruto ni al del rebollar, fue superior al de estas dos parcelas. Autores como Scheneider *et al.* (2001) o Gianfreda *et al.* (2005) destacan la importancia que tiene una amplia cobertura vegetal en la dinámica de los parámetros bioquímicos del suelo. La hojarasca depositada sobre la superficie del suelo puede llegar a cambiar el microclima de la superficie del suelo e incrementar la disponibilidad de otros recursos, especialmente el agua. También protege y aísla al suelo frente a cambios extremos de humedad y temperatura y afecta a la distribución y abundancia de los organismos en el suelo, como insectos, plantas y microorganismos

(Weltzin *et al.*, 2005). Este hecho da lugar a una composición vegetal ligeramente diferente que puede influir en la población microbiana del suelo favoreciendo unos grupos funcionales frente a otros por la distinta composición de los exudados radicales, lo cual induce cambios en la actividad enzimática del suelo.

A pesar de la gran importancia que tiene la alternancia de periodos húmedos y secos en la actividad metabólica del suelo, no son los únicos factores que influyen en dicha actividad. La clave para entender la estacionalidad en las actividades enzimáticas y microbianas puede estar en averiguar qué factores afectan a la actividad de cada parámetro bioquímico del suelo, de modo que en algunos el microclima juega un papel importante, mientras que en otros la disponibilidad de sustrato es más determinante (Sinsabaugh y Moorhead, 1994).

Se ha establecido que las concentraciones de nutrientes en el suelo pueden estar relacionadas con la actividad metabólica en dichos suelos (García y Hernández, 2000). Con el fin de determinar la interrelación entre los nutrientes del suelo y la actividad metabólica de las tres parcelas estudiadas, se realizaron análisis de correlación entre los valores medidos para los distintos parámetros bioquímicos y dichos elementos del suelo. La Tabla 125 muestra la matriz de correlaciones entre ambos grupos de variables mientras que en las Figuras 111 a 113 observamos la representación biplot de dicha matriz de correlaciones basada en el Análisis de Correlación Canónico (ACC).

Un problema importante en la valoración de las propiedades bioquímicas entre los sitios evaluados, reside en que estas propiedades no pueden utilizarse como indicadores válidos e independientes del tipo de suelo, estación o perturbación ecológica (Nannipieri *et al.* 2002). Algunos estudios, han enfocado sus esfuerzos hacia la determinación de índices que puedan ser adaptados a situaciones particulares, como aquellos elaborados por Trasar-Cepeda *et al.* (1998) para los suelos de Galicia. Estos autores fueron capaces de desarrollar índices que discriminaron bien entre suelos de bosques bajo una situación de clímax, y suelos bajo algún tipo de manejo, actividades de restauración o diferentes grados de contaminación (Trasar-Cepeda *et al.* 2000a).

No obstante, existe una alternativa a la formulación de diferentes índices que consiste en el uso de estadística multivariante de los datos bioquímicos, para encontrar

qué tipo de actividad enzimática explica mejor la variabilidad de los datos y muestra diferencias entre suelos sometidos a diferentes condiciones de manejo (Kandeler *et al.* 1999). Bajo esta perspectiva, la varianza contenida en los ejes principales de la ordenación canónica muestra que la actividad deshidrogenasa, en general, es el parámetro bioquímico que más varianza explica en la primera variable canónica tanto en ambos tipos de castañares como en el rebollar. Autores como Leirós *et al.* (2000); Quilchano y Maraón (2002); Dinesh *et al.* (2004) o Gianfreda *et al.*, (2005) también observaron altas relaciones de la actividad de esta enzima con varios nutrientes. No obstante, Quilchano y Maraón (2002), pese a observar relación entre las deshidrogenasas y pH, Ca, Mg, K, no detectaron correlación con el contenido en carbono orgánico del suelo. En nuestro caso observamos correlación entre la deshidrogenasa y el carbono orgánico solamente en el castañar de madera, pero no en el castañar de fruto ni en el rebollar.

En nuestro trabajo hay que destacar las altas correlaciones existentes entre carbono y nitrógeno del suelo del castañar de madera con la actividad metabólica en esta parcela. Tanto en el castañar de fruto como en el rebollar estos dos nutrientes correlacionan en mucha menor medida con la actividad de los parámetros bioquímicos, sobre todo en el rebollar, solamente presentando relación la actividad de arilsulfatasas y glucosidasas con el carbono orgánico del suelo. Esto nos confirma la mayor actividad metabólica observada en el castañar dedicado a la producción de madera. Carbono y nitrógeno son los dos nutrientes que nos permiten encontrar diferencias entre las tres parcelas, lo cual es muy importante ya que son los dos nutrientes que conforman en mayor medida la materia viva. McGill y Cole (1981) proponen que debido a que la actividad microbiana del suelo depende íntimamente de la disponibilidad de carbono, los elementos unidos directamente a él, como puede ser el nitrógeno, serán mineralizados como producto secundario de la descomposición del carbono (mineralización biológica) y de este modo la actividad de las enzimas implicadas en la liberación de estos elementos sería independiente de la disponibilidad de nutrientes. Por el contrario, los elementos unidos al carbono a través de enlaces éster, como es el caso del fósforo, requirieren enzimas específicas para su mineralización (mineralización bioquímica). Allison *et al.* (2007) sugieren que la teoría de McGill y Cole (1981) no está necesariamente vinculada a las enzimas que hidrolizan el nitrógeno debido a la menor relación C/N encontrada en los microorganismos que en las plantas: la hidrólisis

de carbono desde la materia orgánica no libera el suficiente nitrógeno para la microbiota, produciéndose una limitación de nitrógeno.

Tabla 125. Coeficientes de correlación entre los parámetros bioquímicos y los nutrientes del suelo.

Parcela		pH agua	pH KCl	C	N	C/N	P	Ca	K
Castañar (fruto)	Respiración	-0,089	0,024	0,334	0,422	0,025	0,512	0,135	-0,120
	Microbiota total	0,065	-0,017	0,312	0,304	0,135	0,235	-0,143	-0,092
	Solubilizadores P	0,110	-0,420	-0,245	-0,326	-0,202	-0,149	-0,080	-0,165
	Deshidrogenasas	0,495	0,267	0,297	0,563	-0,183	0,282	0,080	0,640
	Ureasas	-0,019	-0,016	0,016	0,226	-0,192	0,101	-0,258	0,176
	Fosfatasas ácidas	-0,053	0,073	0,374	0,527	-0,020	-0,054	-0,136	0,248
	Arilsulfatasas	0,032	0,182	0,556	0,442	,286	-,306	-0,051	0,283
	Glucosidasas	0,083	0,144	0,116	0,451	-,287	,187	-0,149	0,297
Castañar (madera)	Respiración	0,020	0,054	0,398	0,267	0,289	0,232	0,154	0,253
	Microbiota total	0,204	0,187	0,167	0,166	0,113	0,158	0,018	0,149
	Solubilizadores P	0,010	0,048	0,105	0,105	0,024	0,188	-0,064	-0,132
	Deshidrogenasas	0,158	0,051	0,434	0,515	-0,053	0,207	0,584	0,558
	Ureasas	0,169	0,199	0,305	0,208	0,195	-0,086	0,090	0,462
	Fosfatasas ácidas	0,073	0,106	0,507	0,358	0,378	0,000	0,105	0,169
	Arilsulfatasas	0,040	0,051	0,492	0,334	0,370	-0,143	0,021	0,111
	Glucosidasas	0,002	0,043	0,683	0,544	0,379	-0,079	0,316	0,379
Rebollar	Respiración	-0,073	-0,445	0,228	0,334	-0,001	0,501	0,403	0,389
	Microbiota total	-0,184	-0,298	0,334	0,248	0,363	0,137	0,142	0,147
	Solubilizadores P	0,164	0,114	0,023	0,143	0,148	-0,096	0,086	0,210
	Deshidrogenasas	-0,089	-0,037	0,095	0,188	-0,040	0,497	0,412	0,578
	Ureasas	-0,056	-0,096	0,327	0,360	0,162	0,049	0,085	0,368
	Fosfatasas ácidas	0,012	-0,167	0,235	0,141	0,212	-0,342	0,134	0,146
	Arilsulfatasas	-0,261	-0,306	0,486	0,215	0,552	-0,282	-0,089	0,112
	Glucosidasas	-0,072	-0,348	0,409	0,280	0,362	0,159	0,338	0,503

Valores en azul indican significación a nivel $p < 0,05$ mientras que valores en rojo indican significación a nivel $p < 0,01$

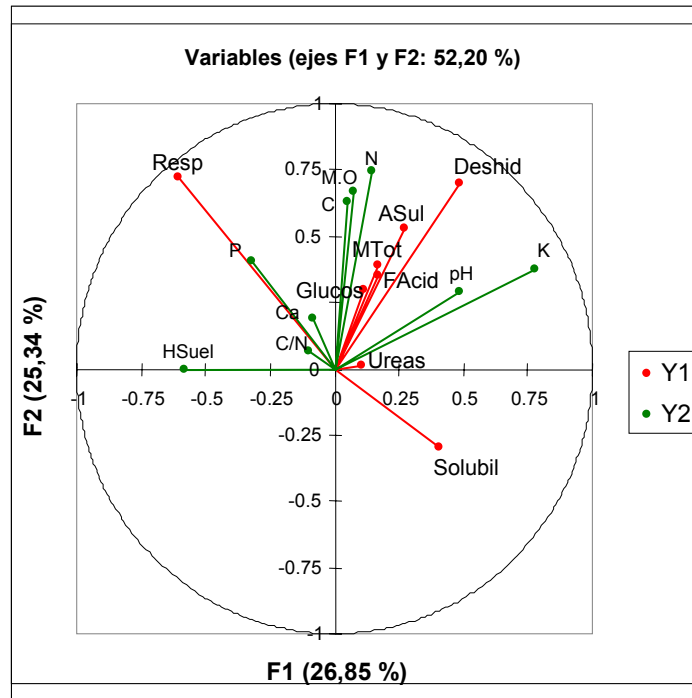


Figura 111. Biplot de representaciones entre parámetros bioquímicos y nutrientes basado en Análisis de Correlación Canónico (ACC) en el castañar de fruto.

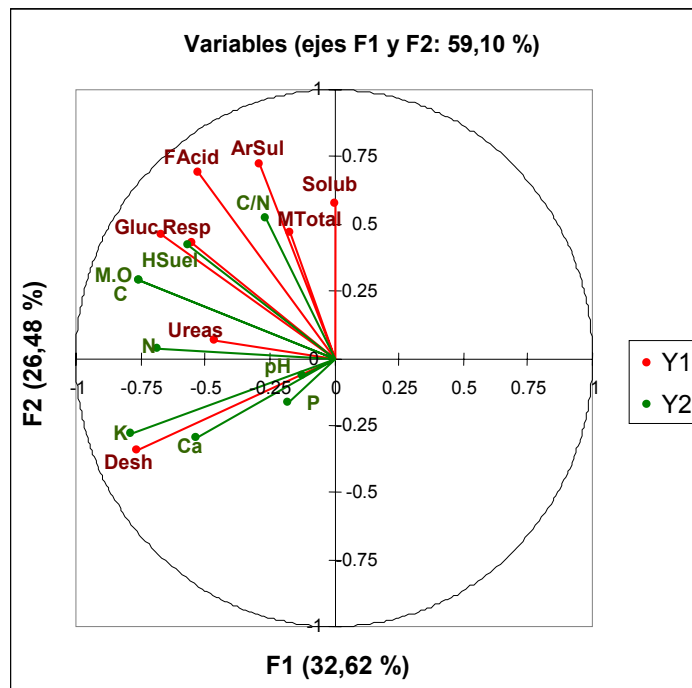


Figura 112. Biplot de representaciones entre parámetros bioquímicos y nutrientes basado en Análisis de Correlación Canónico (ACC) en el castañar de madera.

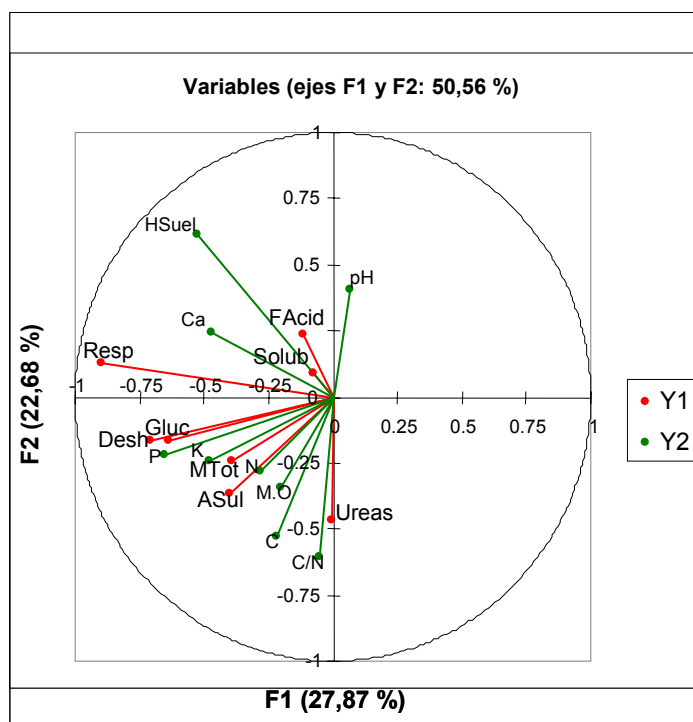


Figura 113. Biplot de representaciones entre parámetros bioquímicos y nutrientes basado en Análisis de Correlación Canónico (ACC) en el rebollar

La alta correlación observada para la arilsulfatasa y el carbono orgánico del suelo parece provenir del efecto del carbono orgánico en la actividad microbiana, y por tanto en la síntesis enzimática (Bergstrom *et al.*, 1998), y de la conexión directa entre los ester sulfato (substrato de esta enzima) y las moléculas de carbón (Tabatabai, 1994). Deng and Tabatabai (1997) también indicaron una fuerte correlación entre la actividad de la arilsulfatasa y el contenido de C orgánico, soportando la hipótesis que las enzimas en los suelos están limitadas por la arcilla y los coloides húmicos, y que la asociación con sustancias húmicas es una forma efectiva de protección de estas enzimas en el ambiente del suelo.

No se observó correlación entre el fósforo y la actividad metabólica en los suelos de las tres parcelas. La disponibilidad y la mineralización de fósforo son dos procesos fuertemente relacionados. Cuando la disponibilidad de fósforo es alta, se produce la inhibición de la fosfatasa, es decir, esta enzima presenta una retroinhibición (Olander y Vitousek, 2000; Allison *et al.*, 2007).

El pH apenas correlaciona con la actividad de los parámetros bioquímicos estudiados y cuando lo hace es de manera negativa, al igual que han observado autores

como Dick *et al.* (1998) o Leiros *et al.* (2000). Estas correlaciones negativas se atribuyen a un efecto indirecto mediado por la acumulación de materia orgánica.

En resumen, el manejo de producción de madera en bosques de castaño parece repercutir en un aumento de los parámetros bioquímicos respecto al castaño de fruto, y parece que la calidad del suelo mejora, según nuestros resultados, cuando se destina el ecosistema del castaño hacia la producción de madera respecto a cuando se implanta el manejo encaminado a la producción de fruto.

5. CONCLUSIONES

5. CONCLUSIONES.

1. Tanto en el castañar como en el rebollar, se detectaron diferencias significativas en la cantidad de biomasa de las distintas fracciones vegetales, obteniéndose los mayores valores para la biomasa total, seguido de la biomasa en troncos y más bajos para la biomasa en hojas.

2. La biomasa total, de troncos, de ramas y de hojas fue significativamente mayor en el castañar que en el rebollar, configurándose en este sentido los bosques formados por el cultivo del castaño como bosques más productivos y con mayor aporte potencial de restos orgánicos al suelo que los rebollares.

3. En general, las mayores concentraciones de nutrientes se observaron en las hojas, que aunque cuantitativamente es la fracción menos importante de la biomasa, su importancia cualitativa es indudable.

4. La dinámica de nitrógeno, fósforo y potasio en hojas verdes de las dos especies fue similar: a medida que envejece la hoja su contenido disminuye. Por el contrario, las concentraciones de calcio crecen según avanza el ciclo vegetativo, mientras que el magnesio presentó una dinámica variable en las hojas verdes. Por lo tanto, la dinámica de los principales nutrientes en la hoja no se vio afectada ni por la especie ni por el diferente manejo forestal.

5. La reabsorción y la eficiencia de la reabsorción de nitrógeno y del fósforo presentaron relación con las concentraciones de ambos nutrientes en las hojas verdes, mientras que para el calcio no se observó esta relación y para magnesio y potasio, debido a su movilidad, no se observó un comportamiento claro.

6. Para ambos tipos de castañares, el desfronde presentó una clara estacionalidad para hojas, inflorescencias, frutos y cúpulas, mientras que la caída de ramas y otros restos presentó un comportamiento más errático. En el rebollar se observaron las mismas tendencias, y por tanto ni el manejo ni el tipo de bosque parece influir en nuestro caso en la dinámica de desfronde y consiguiente aporte de restos vegetales al suelo.

7. Las hojas fueron la fracción mayoritaria del desfronde en las tres parcelas. El desfronde de órganos reproductivos fue significativamente mayor en ambos tipos de castaños que en el rebollar mientras que el desfronde total, el de hojas y el de ramas no presentó diferencias significativas entre las tres parcelas.

8. Las variaciones interanuales en las precipitaciones, si bien no produjeron una disminución en la producción total, si provocaron en las dos especies de estudio un adelanto en la caída de las hojas al suelo forestal.

9. En cuanto al aporte de nutrientes al suelo, tanto en los castaños como en el rebollar, las hojas fueron la fracción del desfronde que más cantidades aportó, debido a que fue, tanto la fracción más relevante de la hojarasca, como la que mayores concentraciones de nutrientes presentó.

10. En cuanto a la descomposición de hojarasca, en todos los experimentos desarrollados, la pérdida de peso de la materia seca siguió un modelo bifásico formado por una primera fase controlada por los materiales fácilmente lixibibles caracterizado por fuertes pérdidas los dos primeros meses; y por una segunda etapa de disminución en forma de dientes de sierra de la masa remanente controlada por el material orgánico de naturaleza más resistente a la descomposición. Por lo tanto, la dinámica de descomposición en castaños de madera y fruto fue análoga, no encontrándose diferencias respecto a la dinámica que se sigue en los rebollares que representan la vegetación clímax de la zona.

11. Entre las variables climáticas estudiadas, la humedad del suelo es la que ejerce un mayor efecto sobre la descomposición de las hojas confinadas en las bolsas en todos los ciclos estudiados.

12. En los experimentos estudiados, cada nutriente liberado desde las hojas en descomposición presenta un comportamiento peculiar, encontrándose elementos que al final del proceso presentaron concentraciones más altas que las iniciales (carbono, nitrógeno y calcio) y otros con niveles inferiores a los que tenían al principio del experimento (fósforo, magnesio y potasio).

13. En los ecosistemas estudiados, en general el factor más influyente en la actividad de los parámetros bioquímicos del suelo es la humedad edáfica. No obstante, otros factores como desfronde, temperatura, etc. influyen en la actividad metabólica del suelo por lo que en ocasiones es difícil establecer que factor o factores son los más influyentes.

14. El castañar de madera presentó una mayor actividad metabólica en el suelo respecto a la observada en el castañar de fruto y en el rebollar. Es decir, el tipo de manejo y la especie influyen claramente de los parámetros bioquímicos del suelo.

6. BIBLIOGRAFÍA

6. BIBLIOGRAFÍA.

- AAGREN, G.I.; BOSATTA, E. 1996. Quality: A bridge between theory and experiment in soil organic matter studies. *Oikos* 76:522-528.
- AARNIO, T.; MARTIKAINEN, P.J. 1994. Mineralization of carbon and nitrogen in acid forest soil treated with fast and slow-release nutrients. *Plant and Soil* 164: 187-193.
- ABER, J.D.; MELILLO, J.M. 2001. *Terrestrial ecosystems*. Academic Press. San Diego, EE.UU.
- ABER, J.D.; MELILLO, J.M.; McCLAUGHERTY, C.A. 1990. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany* 68: 2201-2208.
- ABER, J.D.; REICH, P.B.; GOULDEN, M.L. 1996. Extrapolating leaf CO₂ exchange to the canopy: a generalized model of forest photosynthesis validated by eddy correlation. *Oecologia* 106: 257-265.
- ACOSTA-MARTÍNEZ, V.; CRUZ, L.; SOTOMAYOR-RAMÍREZ, D.; PÉREZ-ALEGRÍA, L. 2007. Enzyme activities as affected by soil properties and land use in tropical watershed. *Applied Soil Ecology* 35: 35-45.
- AERTS, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84: 391-397.
- AERTS, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends of Ecology and Evolution* 10: 402-407.
- AERTS, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- AERTS, R. 1997a. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- AERTS, R. 1997b. Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos* 80: 603-606.
- AERTS, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-off and plant-soil feedback. *Journal of Experimental Botany* 50: 29-37.
- AERTS, R.; CHAPIN, F.S. III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- AERTS, R.; DE CALUWE, H. 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78: 244-260
- AGUILERA, M.; BORIE, G.; ROKOV, P.; PEIRANO, P. 1988. Bioquímica de suelos derivados de cenizas volcánicas. VII. Determinación de deshidrogenasas. *Agricultura Técnica (Chile)* 48: 147-151.
- AJWA, H.A.; RICE, C.W.; SOTOMAYOR, D. 1998. Carbon and nitrogen mineralization in tallgrass prairie and agricultural soil profiles. *Soil Science Society of America Journal* 62: 942-951.
- ALBERS, D.; MIGGE, S.; SCHAEFER, M.; SCHEU, S. 2004. Decomposition of beech leaves (*Fagus sylvatica*) and spruce needles (*Picea abies*) in pure and mixed stands of beech and spruce. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 155-164.
- ALBREKTSON, 1988. Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in relation to site quality, stand

- age and latitude. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3: 333-342.
- ALEF, K. 1995. Estimation of microbial activities. En: *Methods in Applied soil Microbiology and biochemistry* (Eds.) Alef, K; Nannipieri, P. pp. 193-270. Academic Press, London.
- ALEXANDER, M. 1977. Microbiology of the Rhizosphere. En: *Introduction to Soil Microbiology*. 2nd (Eds.) Wiley, J.; Sons. USA
- ALLISON, S.D. 2005. Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecology Letters* 8: 626-635.
- ALLISON, S.D.; VITOUSEK, P.M. 2004. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawai'i. *Oecologia* 141: 612-619.
- ALLISON, S.D.; VITOUSEK, P.M. 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 937-944.
- ALLISON, V.J.; CONDRON, L.M.; PELTZER, D.A.; RICHARDSON, S.J.; TURNER, B.L. 2007. Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 1770-1781.
- ALMENDROS, G.; DORADO, J.; GONZÁLEZ VILA, F.J.; BLANCO, M.J.; LANKES, U. 2000. C-13 NMR assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrubs biomass. *Soil Biology & Biochemistry* 32(6): 793-804.
- AMARASEKARE, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6: 1109-1122.
- ANDERSON, G. 1975. Other organic phosphorus compounds. En: Gieseking, J.E. (Ed.). *Soil components*, Springer, New York, pp. 305-333.
- ANDERSON, W.B.; EICKMEIER, W.G. 2000. Nutrient resorption in *Claytonia virginica* L.: implications for deciduous forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany* 78: 832-839.
- AON, M.A.; SARENA, D.E.; BURGOS, J.L.; CORTASA, S. 2001. (Micro)biological, chemical and physical properties of soils subjected to conventional or no-till management: An assessment of their quality status. *Soil and Tillage Research* 60: 173-186.
- ARANDA, Y.; SERRANO, J.M.; BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1990. Degradación de la hojarasca de *Populus nigra* L. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 27: 395-406
- ARRIAGA, L; MAYA, Y. 2007. Spatial variability in decomposition rates in a desert scrub of Northwestern Mexico. *Plant Ecology* 189: 213-225.
- ARSHAD, M.A.; COEN, G.M. 1992. Characterization of soil quality: physical and chemical criteria. *American Journal of Alternative Agriculture* 7: 25-33.
- ARUNACHALAM, K.; ARUNACHALAM, A.; MELKANIA, N.P. 1999. Influence of soil properties on microbial populations, activity and biomass in humid subtropical mountains ecosystems of India. *Biology and Fertility of Soils* 30: 217-223.
- ASENSIO, D.; PEÑUELAS, J.; LLUSIÁ, J.; OGAYA, R.; FILELLA, I. 2007. Interannual and interseasonal soil CO₂ efflux and VOC exchange rates exchange rates in a Mediterranean holm oak forest in response to experimental drought. *Soil Biolgy & Biochemistry* 39: 2471-2484.
- ATLAS, R.M; BARTHA, R. 1987. *Microbial Ecology. Fundamentals and Applications*. 2nd ed. Benjamin.

- Cummings Publishing Company, Inc., California.
- ATTIWILL, P.M.; ADAMS, M.A. 1993. Nutrient cycling in forest. *New Phytologist* 124: 561-582.
- AUGUSTO, L.; RANGER, J.; PONETTE, Q.; RAPP, M. 2000. Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science* 57: 313-324.
- AUSTIN, A.T.; VITOUSEK, P.M. 2000. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forest on Hawai'i. *Journal of Ecology* 88: 129-138.
- AUSTIN, A.T.; VITOUSEK, P.M. 1998. Nutrient dynamics on a rainfall gradient Hawai'i. *Oecologia* 113: 519-529.
- AYNARD, D.G.; STEWART, J.W.B.; BETTANY, J.R. 1985. The effects of plants on soil sulfur transformations. *Soil Biology & Biochemistry* 17: 127-134.
- BAATH, E. 1989. Effects of heavy metals in soils on microbial processes and populations (a review). *Water, Air and Soil Pollution* 47: 335-379.
- BAATH, E.; FROSTEGARD, A.; PENNANEN, T.; FRITZE, H. 1995. Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 27: 229-240.
- BAILEY, V.L.; SMITH, J.L.; BOLTON, H., Jr. 2002. Fungal-to-ratios in soils investigated for enhanced C sequestration. *Soil Biology & biochemistry* 34: 997-1007.
- BALDOCCHI, D.D. 2003. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology* 9: 479-492.
- BANDICK, A.K.; DICK, R.P. 1999. Field management effects on soil enzyme activities. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 1471-1479.
- BANERJEE, M.R.; BURTON, D.L.; DEPOE, S. 1997. Impact of sewage sludge application on soil biological characteristics. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* 66: 241-249.
- BANERJEE, M.R.; BURTON, D.L.; McCAUGHERY, W.P.P. 2000. Influence of pasture management on soil biological quality. *Journal of Range Management* 53: 127-133.
- BARBHUIYA, A.R.; AURANACHALAM, A.; NATH, P.C.; KHAN, L.; AURACHALAM, K. 2008. Leaf litter decomposition of dominant tree species of Namdapha National Park, Arunachal Pradesh, northeast India. *Journal of Forest Research* 13: 25-34.
- BARGALI, S.S.; SINGH, R.P. 1997. *Pinus patula* plantations in Kumaun Himalaya. II. Nutrient dynamics. *Journal of Tropical Forest Science* 10: 101-114.
- BARGALI, S.S.; SINGH, S.P.; SINGH, R.P. 1993. Patterns of weight loss and nutrient release from decomposing leaf litter in an age series of eucalypt plantations. *Soil Biology & Biochemistry* 25: 1731-1738.
- BARLOW, J.; GARDNER, T.A.; FERREIRA, L. V.; PERES, C.A. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forest in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 247: 91-97.
- BAYALA, J.; MANDO, A.; TEKLEHAIMANOT, Z.; QUEDRAOGO, S.J. 2005. Nutrient release from decomposing leaf mulches of karate (*Parkia biglobosa*) under semi-arid conditions in Burkina Faso. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 191-200.
- BEEVER, R.E.; BURNS, D.J.W. 1980. Phosphorus uptake, storage and utilisation by fungi. *Advances in Botanical Research* 8: 127-219.

- BELLOT, J.; SÁNCHEZ, J.R.; LLEDÓ, M.J.; MARTÍNEZ, P.; ESCARRÉ, A. 1992. Litterfall as a measure of primary production in Mediterranean holm-oak forest. *Vegetatio* 99-100:69-76.
- BENITEZ, E.; MELGAR, R.; NOGALES, R. 2004. Estimating soil resilience to a toxic organic waste by measuring enzyme activities. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1615-1623.
- BERG, B. 1984. Decomposition of moss litter in a mature Scots pine forest. *Pedobiologia* 26: 301-308.
- BERG, B. 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils- a mini review. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1: 359-369.
- BERG, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22.
- BERG, B.; BERG, M.P.; BOTTNER, P.; BOX, E.; BREYMEYER, A.; CALVO DE ANTA, R.; CÔTEAUX, M.M.; GALLARDO, A.; ESCUDERO, A.; KRATZ, W.; MADEIRA, M.; MÄLKÖNEN, E.; MEENTEMEYER, V.; MUÑOZ, F.; PIUSSI, P.; REMACLE, J.; VIRZO DE SANTO, A. 1993. Litter mass loss rates in pine forest of Europe and Eastern United States: some relations with climate and litter quality. *Biogeochemistry* 20: 127-159.
- BERG, B.; CALVO DE ANTA, R.; ESCUDERO, A.; GÄRDENÄS, A.; JOHANSON, M.B.; LASKOWSKI, R.; MADEIRA, M.; MÄLKÖNEN, E.; McCLAUGHERTY, C.; MEENTEMEYER, V.; VIRZO DE SANTO, A. 1995. The chemical composition of newly shed needle litter of Scots pine and other pine species in a climatic transect. X. Long-term decomposition in a Scot pine forest. *Canadian Journal of Botany* 73: 1423-1435.
- BERG, B.; EKBOHM, G. 1983. Nitrogen immobilization in decomposing needle litter at variable carbon: nitrogen ratio. *Ecology* 64: 63-67.
- BERG, B.; LASKOWSKI, R. 2006. Litter Fall. En: *Advances in Ecological Research Vol. 38. Litter Decomposition: A Guide to Carbon and Nutrient Turnover*. Academic Press, San Diego.
- BERG, B.; MEENTEMEYER, V. 2001. Litter fall in some European coniferous forest as dependent on climate: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 292-301.
- BERG, B.; STAAF, H. 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scot pine needle litter. II. Influence of chemical composition. En: *Structure and function of Northern coniferous forests. An ecosystem study*. *Ecology Bulletin (Stockholm)* 32: 373-390.
- BERG, B.; STAAF, H. 1981. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposition forest litter. *Ecological Bulletin* 33: 163-178.
- BERGSTROM, D.W.; MONREAL, C.M.; KING, D.J. 1998. Sensitivity of soil enzyme activity to conservation practices. *Soil Science Society of America Journal* 62: 1286-1295.
- BERGSTROM, D.W.; MONREAL, C.M.; KING, D.J. 1998. Sensitivity of soil enzyme activity to conservation practices. *Soil Science Society of America Journal* 62: 1286-1295.
- BERROCAL, M.; GALLARDO, J.F.; CARDEÑOSO, J.M. 1998. El castaño. Productor de fruto y medera. Creador de paisaje y protector. Ediciones Mundi-Prensa.
- BEYER, L.; IRMLER, U. 1991. The structure of humus and dynamic of litter decomposition on a Luvisol and a Podzol under forest. *Pedobiologia* 35: 368-380.
- BIRK, E.M.; VITOUSEK, P.M. 1986. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology* 67: 69-79.

- BLAIR, J.M. 1988a. Nitrogen, sulfur and phosphorus dynamics in decomposing deciduous leaf litter in the Southern Appalachians. *Soil Biology & Biochemistry* 20: 693-701.
- BLAIR, J.M. 1988b. Nutrient release from decomposing foliar litter of three tree species with special reference to calcium, magnesium and potassium dynamics. *Plant and Soil* 110: 49-55.
- BLAKELEY, R.L.; ZERNER, B. 1984. Jack bean urease: the first nickel enzyme. *Journal of Molecular Catalysis* 23: 263-292.
- BLANCO CASTRO, E.; CASADO, M.A.; COSTA, M.; ESCRIBANO, R.; GARCÍA, A.; GÉNOVA, M.; GOMEZ, A.; GOMEZ, F.; MORENO, J.C.; MORLA, C.; REGATO, P.; SAINZ, H. 2005. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Ed. Planeta S.A. Barcelona, España.
- BLANCO, J.A. 2004. *La práctica de las claras forestales y su influencia en el ciclo interno de nutrientes en dos bosques de pino silvestre de los Pirineos Navarros*. Tesis Doctoral. Universidad Pública de Navarra.
- BOCKHEIM, J.C.; LEIDE, J.E. 1991. Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency of oak and pine on a low fertility soil in Wisconsin. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 925-934.
- BOCOCK, K.L.; GILBERT, O.J. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil* 9:179-185.
- BODDY, L. 1983. Microclimate and moisture dynamics of wood decomposing in terrestrial ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 15: 149-157.
- BOERNER, R.E.J. 1985. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to nutrient fertility. *Journal of Applied Ecology* 21: 1029-1040.
- BOERNER, R.E.J. 1986. Seasonal nutrient dynamics, nutrient resorption and mycorrhizal infection intensity of two perennial forest herbs. *American Journal of Botany* 73: 1249-1257.
- BOLAN, N.S.; WHITE, R.E.; HEDLEY, M.J. 1990. A review of the use of phosphatase rocks as fertilizers for direct application in Australia and New Zealand. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 30: 291-313.
- BONMATI, M.; CECCANTI, B.; NANNIPIERI, P. 1991. Spatial variability of phosphatase, urease, protease, organic carbon and total nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 23: 391-396.
- BOSATTA, E.; AGREN, G. 1985. Theoretical analysis of decomposition of heterogeneous substrates. *Soil Biology & Biochemistry* 17: 301-610.
- BOTTNER, P. 1985. Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with ¹⁴C and ¹⁵N-labelled plant material. *Soil Biology & Biochemistry* 7: 329-337.
- BRAY, J.R.; GORHAM, E. 1964. Litter production in forest of the world. *Advances in Ecological Research* 2: 101-157.
- BRAY, R.H.; KURTZ, L.T. 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soil. *Soil Science* 59: 39-45.
- BROWN, S. 1997. Los bosques y el cambio climático: el papel de los terrenos forestales como sumideros de carbono. En: *Actas del XI Congreso Mundial Forestal: Recursos Forestales y Arbóreos*. Vol 1. Natalia Turkia 13-22.
- BRUEDERLE, L.P.; STREANS, F.W. 1985. Ice storms damage to a southern Wisconsin mesic forest. *Bulletin Torrey Botanical Club* 112: 167-175.

- BUCHANAN-WOLLASTON, V. 1997. The molecular biology of leaf senescence. *Journal of Experimental Botany* 48: 181-199.
- BUDELMAN, A. 1988. The composition of the leaf mulches of *Leucaena leucocephala*, *Glyricidia sepium* and *Flemingia macrophylla* under humid tropical conditions. *Agroforestry Systems* 7: 47-62.
- BUNNELL, F.L.; SCOULAR, K.A. 1975. ABISKO II. A computer simulation model of carbon flux in tundra ecosystems. En: T. Rosswall and O.W. Heal (Eds.) *Structure and function of tundra ecosystems*. *Ecology Bulletin* 20: 425-448.
- BUNNELL, F.L.; TAIT, D.E.N.; FLANAGAN, P.W. 1977. Microbial respiration and substrate weight loss. II. A model of the influences of chemical composition. *Soil Biology & Biochemistry* 9: 33-40.
- BURNS, R.G. 1982. Enzyme activity in soils: Location and possible role in microbial ecology. *Soil Biology & Biochemistry* 14: 423-427.
- CAIRNS, M.A.; BROWN, S.; HELEMER, E.H.; BAUMGARDNER, G.A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forest. *Oecologia* 111: 1-11.
- CALDEIRA, M.V.W.; SCHUMACHER, M.V.; SPATHELF, P. 2002. Quantification of nutrient content in above-ground biomass of young *Acacia mearnsii* De Wild., provenance Bodalla. *Annals of Forest Science* 2002: 833-838.
- CAÑELLAS, I.; DEL RÍO, M.; ROIG, S.; MONTERO, G. 2004. Growth response to thinning in *Quercus pyrenaica* Willd. Coppice stands in Spanish central mountain. *Annals of forest Science* 61: 243-250.
- CARCELLER, F.; SANTA CECILIA, M.A.; VALLEJO, V.R.; NOVO, M. 1989. Introducción al ciclo de la materia orgánica en cinco ecosistemas forestales del Moncayo. *Turiaso* 9: 361-372.
- CARITAT, A.; GARCÍA-BERTHOU, E.; LAPEÑA, R.; VILAR, L. 2006. Litter production in a *Quercus suber* forest of Montseny (NE Spain) and its relationship to meteorological conditions. *Annals of Forest Science* 63: 791-800.
- CARREIRO, M.; SINSABAUGH, R.; REPERT, D.; PARKHURST, D. 2000. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology* 81: 2359-2365.
- CARTAXANA, P.; CATARINO, F. 2002. Nitrogen resorption from senescing leaves of the three salt marsh plant species. *Plant Ecology* 159: 95-102.
- CARTER, M.R. 1986. Microbial biomass and mineralizable nitrogen in Solonchic soils: influence of gypsum and lime amendments. *Soil Biology & Biochemistry* 18: 531-537.
- CHADWICK, D.R.; INESON, P.; WOODS, C.; PIERARCE, T.G. 1998. Decomposition of *Pinus sylvestris* litter in litter bags: Influence of underlying native layer. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 47-55.
- CHAPIN, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CHAPIN, F.S. III.; AUTUM, K.; PUGNAIRE, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: S78-S92.
- CHAPIN, F.S. III.; KEDROWSKI, R.A. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and

- autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* 64: 376-391.
- CHAPIN, F.S. III; SCHULZE, E.-D.; MOONEY, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 423-447.
- CHAPMAN, H.D.; PRATT, P.F. 1979. Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas. Trillas, México, 195 pp.
- CHEN, C.R.; CONDRON, L.M.; DAVIS, M.R.; SHERLOCK, R.R. 2000. Effects of afforestation on phosphorus dynamics and biological properties in a New Zealand grassland soil. *Plant and Soil* 220: 151-163.
- CHEN, H. 2003. Phosphatase activity and P fractions in soils of an 18-year-old Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. *Forest Ecology and Management* 178: 301-310.
- CHEN, H.; LI, Y.Q.; CHEN, D.D.; ZHANG, Y.; WU, L.M.; JI, J.S. 1996. Soil phosphorus fractions and their availability in Chinese fir plantations in south China (in chinese, with English abstract). *For. Res.* 9: 121-126.
- CHEN, J.S.; CHIU, C.Y. 2000. Effect of topography on the composition of soil organic substances in a perhumid sub-tropical montane forest ecosystem in Taiwan. *Geoderma* 96: 19-30.
- CHEN, T-S; CHIU, C-Y; TIAN, G. 2005.. Seasonal dynamics of soil microbial biomass in coastal sand dune forest. *Pedobiologia* 49: 645-653.
- CHRÓST, R.J. 1991. Environmental control of the synthesis and activity of aquatic microbial ectoenzymes. En: Chróst, R.J. (Eds.) *Microbial Enzymes in Aquatic Environments*. Springer-Verlag, New york, pp. 29-59.
- CONANT, R.T.; KLOPATEK, J.M.; KLOPATEK, C.C. 2000. Environmental factors controlling soil respiration in three semiarid ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 64: 383-390
- CONANT, R.T.; KLOPATEK, J.M.; MALIN, R.A.; KLOPATEK, C.C. 1998. Carbon pools and fluxes along a semiarid gradient in northern Arizona. *Biogeochemistry* 43: 43-61.
- CONRAD, J. 1942. The occurrence and origin of urease like activities in soils. *Soil Science* 54: 367-380.
- CORNELISSEN, J.H.C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573-582.
- CORNELISSEN, J.H.C.; WERGER, M.J.A.; CASTRO DIEZ, P.; VAN RHEENEN, J.W.A.; ROWLAND, A.P. 1997. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 111: 460-469.
- CORREIRA, O.A.; OLIVEIRA, G.; MARTINS-LOUÇÂO, M.A.; CATARINO, F.M. 1992. Effects of bark-stripping on the water relations of *Quercus suber* L. *Scientia Gerundensis* 18: 195-204.
- CORTEZ, J. 1998. Field decomposition of leaf litters: Relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 783-793.
- CORTEZ, J.; DEMARD, J.M.; BOTTLNER, P.; MONROZIER, L.J. 1996. Decomposition of Mediterranean leaf litters: A microcosm experiment investigating relationships between decomposition rates and litter quality. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 443-452.
- COTÊ, B.; FYLES, W.; DJALILVAND, H. 2002. Increasing and P resorption efficiency and proficiency in northern deciduous hardwoods with decreasing foliar N and P concentrations. *Annals of*

- Forest Science 59: 275-281.
- CÔTÉ, B.; VOGEL, C.; DAWSON, J.O. 1989. Autumnal changes in tissue nitrogen of autumn olive, black alder and eastern cottonwood. *Plant and Soil* 118: 23-32.
- COTRUFO, M.F.; INESON, P. 1996. Elevated CO₂ reduces field decomposition rates of *Betula pendula* (Roth.) leaf litter. *Oecologia* 106: 525-530.
- COÛTEAUX, M.M.; BOTTNER, P.; BERG, B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66.
- COÛTEAUX, M.M.; MOUSSEAU, M.; CÉLÉRIER, M.L. BOTTNER, P. 1991. Increased atmospheric CO₂ and litter quality: decomposition of sweet chestnut leaf litter with animal food web of different complexities. *Oikos* 61: 54-64.
- COVELO, F.; GALLARDO, A. 2002. Effect of pine harvesting on leaf nutrient dynamics in young oak trees at NW Spain. *Forest Ecology and Management* 167: 161 – 172.
- COVELO, F.; DURÁN, J.; GALLARDO, A. 2008. Leaf resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population following forest harvest. *Forest Ecology and Management* 255: 2264-2271.
- CRIQUET, S. 1999. La litière de chêne vert (*Quercus ilex* L.). Aspects méthodologiques, enzymologiques et microbiologiques. Etude préliminaire des relations in situ entre microorganismes, enzymes et facteurs environnementaux. Ph.D. Thesis. University Aix-Marseille III.
- CRIQUET, S.; FERRE, E.; FARNET, A.M.; PETIT, J. Le. 2004. Annual dynamics of phosphatase activities in an evergreen oak litter: influence of biotic and abiotic factors. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1111-1118.
- CROMACK, K., MONK, C.D. 1975. Litter production, decomposition and nutrient cycling in a mixed hardwood watershed and a white pine watershed. *Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems*, pp 60-624. National Information Service, Washington.
- CUTINI, A. 2000. Biomass, litterfall and productivity in chestnut coppices of various age at Monte Amiata (Central Italy). *Ecologia mediterranea* 26(1-2): 33-41.
- DAVIDSSON, T.E.; STEPANAUSKAS, R.; LEONARDSON, L. 1997. Vertical patterns of nitrogen transformations during infiltration in two wetland soils. *Applied and Environmental Microbiology* 963 (9): 3648-3656.
- DE NEVE, S.; PANNIER, J.; HOFMAN, G. 1996. Temperature effects on C and N mineralization from vegetable crop residues. *Plant and Soil* 181: 25-30.
- DEL ARCO, J.M.; ESCUDERO, A.; GARRIDO, M.V. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescent leaves. *Ecology* 72: 701-708.
- DENG, S.P.; TABATABAI, M.A. 1997. Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils. Phosphatases and arylsulfatase. *Biology and Fertility of soils* 24: 141-146.
- DEVLIEGHER, W.; VERSTRAETE, W. 1997. The effect of *Lumbricus terrestris* on soil in relation to plant growth: effects of nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP). *Soil Biology & Biochemistry* 29 (3-4): 341-346.
- DEY, P.M.; PRIDHAM, J.B. 1972. Biochemistry of alfagalactosidases. En: *Advances in Enzymology*,

- vol.36: Meister, A. (Ed.) Wiley, New York, pp. 91-130.
- DICK, R.P. 1994. Soil enzyme activities as indicators of soil quality. En: Doran, J. W.; Coleman, D.C.; Bezdicek, D.F.; Steward, B.A. (Eds.) *Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*. American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 107-124.
- DICK, R.P.; RASMUSSEN, P.E.; KERLE, E.A. 1988. Influence of long-term residue management on soil enzyme activities in relation to soil chemical properties of a wheat-fallow system. *Biology and Fertility of Soils* 6: 159-164.
- DICK, W.A.; CHENG, L.; WANG, P. 2000. Soil acid and alkaline phosphatase activity as pH adjustment indicators. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1915-1919.
- DICK, W.A.; TABATABAI, M.A. 1993. Significance and potential uses of soils enzymes. En: Metting, Jr., F.B. (Eds), *Soil Microbial Ecology*, Marcel Dekker, New York, pp. 95-127.
- DILLY, O. 2003. Regulation of the respiratory quotient of soil microbiota by availability of nutrients. *FEMS Microbiology Ecology* 43: 375-381.
- DILLY, O.; BARTSCH, S.; ROSENBROCK, P.; BUSCOT, MUNCH, J.C. 2001. Shifts in physiological capabilities of the microbiota during the decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (Gaertn.) L.) forest. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 921-930.
- DINESH, R., SURYANARAYA, S.; GHOSHAL CHAUDHURI, S.; SHEEJA, T.E. 2004. Long-term influenced of leguminous cover crops on the biochemical proprieties of a sandy clay loam Fluventic Sulfaquent in a sumid tropical region of India. *Soil & Tillage Research* 77: 69-77.
- DINKELAKER, B.; MARSCHNER, H. 1992. In vivo demonstration of acid phosphatase activity in the rhizosphere of soil grown plants. *Plant and Soil* 144: 199-205.
- DOMMERGUES, Y. 1971. Interrelations Sans caractère symbiotique entre la végétation et al microflore du sol: effet litière. En: *La vie dans le sols. Aspects Nouveaux etudes Expérimentales*. Pesson, P. (Eds.). Gauthier-Villars. Paris, 471 pp.
- DON, A.; KALBITZ, K. 2005. Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at different decomposition stages. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 2171-2179.
- DONNELLY, P.K.; ENTRY, J.A.; CRAWFORD, D.L.; CROMACK, K. JR. 1990. Cellulose and lignin degradation in forest soils: response to moisture, temperature, and acidity. *Microbial Ecology* 20: 289-295.
- DOOR, D.; TABATABAI, M.A. 2005. Glycosidases in soils as affected by cropping systems. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 168: 749-758.
- DORAN, J.W. 2002. Soil health and global sustainability: translating science into practice. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88: 119-127.
- DUCHAUFOR, P.H. 1983. *Edafología*. Masson. Barcelona.
- DUCHAUFOR, P.H. 1984. *Edafología I. Edafogénesis y clasificación*. Masson, Barcelona, 493 pp.
- DUCHAUFOR, P.H.; VÉDY, J.C.; BRUCKERT, S. 1968. Contribution à l'étude expérimentale in situ de l'évolution chimique et de l'altération d'un grès et d'un granite vosgien sous l'influence de deux types de litières. Evolution du carbone et de l'azote au cours du premier cycle de végétation. *Bulletin. Association Francaise pour l'Etude du Sol* 1: 5-18.
- DUNISH, O.; SCHWARZ, T.; NEVES, E.J.M. 2002. Nutrient fluxes and growth of *Carapa guinensis*

- Aubl. in two plantation systems in the central Amazon. *Forests Ecology and Management* 166: 55-68.
- DUQUE, F. 1970. Estudio químico de suelos y especies pratenses y pascícolas de comunidades seminaturales de la Provincia de Salamanca. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, 577 pp.
- DUVIGNEAUD, P. 1967. La productivité primaire des écosystèmes terrestres. *Problemes de productivité biologique*. Manson et Cie. Paris. 246 pp.
- DUVIGNEAUD, P. 1978. La síntesis ecológica. Alambra, 306 pp.
- EAMUS, D.; McGUINNES, K.; BURROWS, W. 2000. Review of allometric relationships for estimating woody biomass for Queensland, the Northern Territory and Western Australia. Aust Greenhouse Office, Canberra. En: National Carbon Accounting System Technical communities. *Nature* 410: 655-660.
- EDMONS, R.L. 1980. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, western hemlock and Pacific silver fir ecosystems in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 9: 132-140.
- EIVAZI, F.; TABATABAI, M.A. 1977. Phosphatases in soils. *Soil Biology & Biochemistry* 9: 167-172.
- EIVAZI, F.; TABATABAI, M.A. 1988. Glucosidases and galactosidases in soils. *Soil Biol Biochem* 20: 601-606.
- EIVAZI, F.; TABATABAI, M.A. 1990. Factors affecting glucosidase and galactosidases in soils. *Soil Biology & Biochemistry* 20: 601-606.
- EIVAZI, F.; ZAKARIA, A. 1993. β -Glucosidase activity in soils amended with sewage sludge. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* 43: 155-161.
- ELLIOT, E.T. 1994. The potential use of soil biotic activity as an indicator of productivity, En: Pankhurst, C.E.; Duoube, B.M.; Gupta, V.V.S.R.; Grace, P.R. (Eds), *Soil Biota: Management in Sustainable Farming Systems*. CSIRO, Melbourne, pp. 250-256.
- ELLIOT, W.M.; ELLIOT, N.B.; GIMAN, R.L. 1993. Relative effect of litter and forest type on rate of decomposition. *American Midland Naturalist* 129: 87-95.
- EPRON, D.; FARQUE, L.; LUCOT, E.; BADOT, P.M. 1999. Soil CO₂ efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Annals of Forest Science* 65: 221-226.
- EPRON, D.; NOUVELLON, Y.; ROUPSARD, O.; MOUVONDY, W.; MABIALA, A.; SAINT-ANDRÉ, L.; JOFFRE, R.; JOURDAN, C.; BONNEFOND, J-M; BERBIGIER, P.; HAMEL, O. 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a *Eucalyptus* plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* 202: 149-160.
- ESCARRE, A.; GRACIA, C.; RODA, F.; TERRADAS, J. 1984. Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo. *Investigación y ciencia* 95: 69-78.
- ESCUDERO, A.; DEL ARCO, J.M.; GARRIDO, M.V. 1992a. The efficiency of nitrogen retranslocation from leaf biomass in *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99: 225-237.
- ESCUDERO, A.; DEL ARCO, J.M.; SANZ, I.C.; AYALA, J. 1992b. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90:80-87.
- ESCUDERO, A.; GARRIDO, M.V.; MATIAS, M.D. 1987. Decay curves of leaf litter from evergreen

- and deciduous tree species. *Oecologia Plantarum* 8:81-90.
- ESCUDERO, A. MEDIAVILLA, S. 2003a. Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *Journal of Ecology* 91: 880-889.
- ESCUDERO, A.; MEDIAVILLA, S. 2003b. Dinámica interna de los nutrientes. *Ecosistemas* 2003: 1
- ESCUDERO, A.; MONTALBO, M.I.; GARCÍA, B., GOMEZ, J.M. 1983. Estudio comparativo de la movilización de bioelementos por los subsistemas arbóreo y herbáceo del ecosistema de dehesa. XXIII Reunión Científica de la Sociedad Española para el estudio de los pastos. Sevilla.
- FANG, C.; MONCRIEFF, J.B.; GHOLZ, H.L.; CLARK, K.L. 1998. Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant and Soil* 205: 135-146.
- FEGER, K. H. 1997. Biogeochemistry of magnesium in forest ecosystem. En: Hüttel, R.F. y Schaaf, W. (Eds.). *Magnesium deficiency in forest Ecosystems* 67-69. Kluwer Academic Publishers. Gran Bretaña.
- FENN, L.B.; TIPTON, J.L.; TATUN, G. 1992. Urease activity in two cultivated and non-cultivated arid soils. *Biology and Fertility of Soils* 13: 152-154.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; GARCÍA ESTEBAN, J.J.; LÓPEZ, R.J.; LUZARDO, M.C. 1991. Aproximación a la estima de la biomasa y producción neta aéreas en una estación de la Laurisilva tinerfeña. *Vieraea* 20: 11-20.
- FIERER, N.; SCHIMEL, J.P.; HOLDEN, P.A. 2003. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 167-176.
- FIFE, D.N.; NAMBIAR, E.K.S. 1984. Movement of nutrients in radiata pine in relation to growth of shoots. *Annals of Botany* 52: 303-314.
- FILIP, Z. 2002. International approach to assessing soil quality by ecological-related biological parameters. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88: 169-174.
- FIORETTO, A.; DI NARDO, C.; PAPA, S.; FUGGI, A. 2005. Lignin and cellulose degradation and nutrient dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* 2005: 1083-1091.
- FIORETTO, A.; MUSACCHIO, A.; ANDOLFI, G.; DE SANTO, A.V. 1998. Decomposition dynamics of litters of various pine species in a Corsican pine forest. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 721-727.
- FIORETTO, A.; PAPA, S.; PELLEGRINO, A.; FUGGI, A. 2007. Decomposition dynamics of *Myrtus communis* and *Quercus ilex* litter: Mass loss, microbial activity and quality change. *Applied Soil Ecology* 36: 32-40.
- FITTER, A.H.; HAY, R.K.M. 1989. *Environmental physiology of plants*. Academic Press, New York.
- FITZGERALD, J.W. 1978. Sulfate ester formation and hydrolysis: a potentially, yet often ignored aspect of the sulphur cycle of aerobic. *Bacteriological Reviews* 40: 698-721.
- FLOREZ, J.; SANTÍN, P.J.; SÁNCHEZ, J.A.; DEL PINO, F.J.; MELCÓN, P. 2001. El castaño. Manual y guía didáctica. IRMA.; La Virgen del Camino (ESP). 327 Localisation UREFV-D1447.
- FLORKIN, M.; STOTZ, E.H. 1964. *Comprehensive Biochemistry*, vol. 13. Elsevier, New York.
- FOG, K. 1988. The effect of added nitrogen on the of decomposition of organic matter. *Biological Reviews* 63: 433-462.

- FOSTER, J.C. 1995. Soil physical analysis. Pp 105-121. In: Alef, K.; Nannipieri, P. (Eds.) Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press, London.
- FOX, T.R.; COMERFORD, N.B. 1990. Low-molecular-weight organic acids in selected forest soils of the south eastern USA. Soil Science Society of American Journal 54: 1139-1144.
- FRANGI, J.L.; BARRERA, M. D.; RICHTER, L.L.; LUGO, A.E. 2005. Nutrient cycling in *Nothofagus pumilio* forest along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. Forest Ecology and Management 217: 80-94.
- FRANKENBERGER, W.T.; DICK, W.A. 1983. Relationship between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. Soil Science Society of America Journal 47: 945-951.
- FRANKLAND, J.C. 1998. Fungal succesuin-unravelling the unpredictable. Mycological Research 102: 1-15.
- FRANKLIN, O.; AGREN, G.I. 2002. Leaf senescence and resorption as mechanisms of maximizing photosynthetic production during canopy development at N limitation. Functional Ecology 16: 727-733.
- FRELICH, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FRENEY, J.R. 1986. Forms and reactions of organic sulfur compounds in soils. En Tabatabai, M.A. (Ed.) Sulfur in Agriculture, Agronomy No. 27. Amer. Soc. Agron, Madison, WI, USA.
- FUENTES YAGÜE, J.L. 1989. El suelo y los fertilizantes. Coed. Min. Agric. Pesca y Alim., Ed. Mundi-Prensa. 3ª ed. pp. 149-161.
- GALLARDO, A. 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. En: Zamora, R.R. y Pugnaire de Iraola, F.I. (Eds.), Ecosistemas Mediterráneos: Análisis funcional. Consejo Superior de Investigaciones Científicas y Asociación Española de Ecología Terrestre. Granada, pp. 94-122.
- GALLARDO, A.; MERINO, J. 1999. Control of leaf litter decomposition rate in a Mediterranean shrubland as indicated by N, P and lignin concentrations. Pedobiologia 43: 64-72.
- GALLARDO, A.; MERINO, J. 1993. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. Ecology 74 (1): 152-161.
- GALLARDO, J.F.; MARTÍN, A.; MORENO, G. 1999. Nutrient efficiency and resorption in *Quercus pyrenaica* oak coppices under different rainfall regimes of the Sierra de Gata mountains (central western Spain). Annals of forest Science 56: 321-331.
- GALLARDO, J.F.; MARTÍN, A.; SANTA REGINA, I. 1998. Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains: aboveground litter production and potential nutrient return. Annals of Science Forest 55: 749-769.
- GALLARDO, J.F.; RICO, M.; GONZALEZ, M.I.; EGIDO, J.A.; MORENO, G.; MARTIN, A.; TURRIÓN, B.; QUILCHANO; VINENTE, M.A. 1996. Nutrients cycles and water balance in deciduous oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) coppices following a rainfall gradient at the Central Sustem Range (province of Salamanca, Western Spain). Annali Instituto Sperimentale Selvicoltura 27: 13-24
- GALLARDO, J.F.; SANTA REGINA, I.; HARRISON, F.; HOWARD, D.M. 1995. Organic matter and

- nutrient dynamics in three ecosystems of the “Sierra de Béjar” mountains (Salamanca Province, Spain). *Acta Oecologica* 16: 447-459.
- GARCÍA, C.; HERNÁNDEZ, T. 2000. Investigación y perspectivas de la enzimología de suelos en España. CEBAS-CSISC, Murcia, 352 pp.
- GARCÍA, C.; HERNÁNDEZ, T.; COSTA, F. 1994. Microbial activity in soils under Mediterranean environmental conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 1185-1191.
- GARCÍA, C.; HERNÁNDEZ, T.; ROLDÁN, A.; MARTÍN, A. 2002. Effect of plant cover decline on chemical microbiological parameters under Mediterranean climate. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 635-642.
- GARCÍA, E. 2001. Efecto sobre el suelo de la hojarasca de arbustos en la Sierra de Guadarrama, Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 259 pp.
- GARRIDO, M.V. 2001. Ciclos de nutrientes: producción, descomposición y dinámica de los elementos minerales de los detritos arbóreos. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, 251 pp.
- GÉLLER, K.Y.E.; GINZBURG, V.V. 1979. Determination of the phosphatase activities of various soil groups. *Soviet Soil Science* 11: 44-51.
- GEORGE, T.S.; GREGORY, P.J.; WOOD, M.; READ, D.; BURESH, R.J. 2002. Phosphatase activity and organic acids in the rhizosphere of potential agroforestry species and maize. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1487-1494.
- GIANFREDI, L.; BOLLAG, J.M. 1996. Influence of natural and anthropogenic factors on enzyme in soils. En: Stotzky, G.; Bollag, J.-M. (Eds.), *Soil Biochemistry*, Vol. 9: Marcel Dekker, New York, pp. 123-193.
- GIANFREDI, L.; RAO, M.A.; PIOTROWSKA, A.; PALUMBO, G.; COLOMBO, C. 2005. Soil enzyme activities as affected by anthropogenic alterations: intensive agricultural practices and organic pollution. *Science of the Total Environment* 341: 265-279.
- GIANFREDI, L.; RAO, M.A.; SANNINO, F.; SACCOMANDI, F.; VIOLANTE, A. 2002. Enzymes in soil: properties, behavior and potential applications. En: *Developments in Soil Science*, Volumen 28B, Violante, A.; Huang, P.M.; Bollag, J.M.; Gianfreda, L. pp.301-327.
- GIL-SOTRES, F.; TRASAR-CEPEDA, C.; CIARDI, C.; CECCANTI, B. 1992. Biochemical characterization of soil biological activity in very young mine soils. *Biology and Fertility of Soils* 13: 25-30.
- GIL-SOTRES, F.; TRASAR-CEPEDA, C.; LEIRÓS, M.C.; SEOANE, S. 2005. Different approaches to evaluating soil quality using biochemical properties. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 877-887.
- GIRÓN, M. 2004. Evolución del bosque de *Eleagnus angustifolia* L. en Valdemoro (Madrid). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 256 pp.
- GLOAGUEN, J.C.; TOUFFET, J. 1982. Production de litière dans une chênaie-hêtraie atlantique. Relations avec les caractères climatiques. *R.F.F.* 108-118.
- GOLDSTAIN, A.H.; BAERTLEIN, D.A.; MCDANIEL, R.G. 1988. Phosphate starvation inducible metabolism in *Lycopersicon esculentum*. Part I. Excretion of acid phosphatase by tomato plants and suspension-cultured cells. *Plant Physiology* 87: 711-715.
- GOMA-TCHIMBAKALA, J.; BERNHARD-REVERSAT, F. 2006. Comparison of litter dynamics in

- three plantations of and indigenous timber-tree species (*Terminalia superba*) and a natural tropical forest in Mayonde, Congo. *Forest Ecology and Management* 229: 304-313.
- GOMES, N.C.M.; HEURER, H.; SCHÖNFELD, J.; COSTA, R.; MENDONCA-HAGLER, L.; SMALLA, K. 2001. Bacterial diversity of rhizosphere of maize (*Zea mays*) grown in tropical soil studied by temperature gradient gel electrophoresis. *Plant and Soil* 232: 167-180.
- GÖRRES, J.H.; DICHARRO, M.J.; LYONS, AMADOR, J.A. 1998. Spatial and temporal patterns of soil biological activity in a forest and an old field. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 219-230.
- GRANIER, A.; CESCHIA, E.; DAMESIN, C.; DUFRÈNE, E.; EPRON, D.; GROSS, P.; LEBAUDE, S.; LE DANTEC, V.; LE GOFF, N.; LEMOINE, D.; LUCOT, E.; OTTORINI, J.M.; PONTAILLER, J.Y.; SAUGIER, B. 2000. The carbon balance of a young beech forest. *Functional Ecology* 14: 312-325.
- GREGORICH, E.G.; CARTER, M.R.; ANGERS, D.A.; MONREAL, C.; ELLERT, B.H. 1994. Towards a minimum data set to assess soil organic matter quality in agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science* 74: 367-385.
- GRIFFITHS, B.; RITZ, K.; EBBLEWHITE, N.; DOBSON, G. 1999. Soil microbial community structure: effects of substrate loading rates. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 145-153.
- GUGGERBERGER, G.; ELLIOT, E.T.; FREY, S.D.; SIX, J.; PAUSTIAN, K. 1999. Microbial contributions to the aggregation of a cultivated grassland soil amended with starch. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 407-419.
- GUNADI, B.; VERHOFF, H.A.; BEDAUX, J.J.M. 1998. Seasonal dynamics of decomposition of coniferous leaf litter in a forest in a forest plantation (*Pinus merkusii*) in Central Java, Indonesia. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 845-852.
- GUTIÉRREZ DE LOMA, J.L. 2001. Funciones del bosque, pp. 175-184. En: *La riqueza forestal de España*. Ediciones Universidad de Navarra, S.A. (EUNSA).
- HAGEN-THORN, A.; VARNAGIRYTEL, I.; NIHLGÅRD, B.; ARMOLAITIS, K. 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecology and Management* 228: 33-39.
- HANSON, P.J.; WULLSCHLEGER, S.D.; BOHLMAN, S.A.; TODD, D.E. 1993. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest. *Tree Physiology* 13: 1-15.
- HARDER, W.; DIJKHUIZEN, L. 1983. Physiological responses to nutrient limitation. *Annual Review of Microbiology* 37: 1-23.
- HARDING, R.B.; GRIAL, D.F. 1986. Site quality influences on biomass estimates for white spruce plantation. *Forest Science* 32: 443-446.
- HART, D.M. 1995. Litterfall and decomposition in the Pilliga State Forest, Mew South Wales, Australia. *Australian Journal of Ecology* 20: 266-403.
- HATTORI, H. 1988. Microbial activities amended with sewage sludge. *Soil Science and Plant Nutrition*.
- HAYANO, K.; KATAMI, A. 1977. Extraction of β -glucosidase activity in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 9: 349-351.
- HAYES, A.J. 1965. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. I. Physical and chemical

- changes. *Journal of Soil Science* 16: 121-139
- HAYMAN, D.S. 1975. Phosphorus cycling by soil microorganisms and plant roots. En: *Soil Microbiology*, N., Walker (Ed.) Butterworths, London, pp. 67-91.
- HEAL, O.W.; ANDERSON, J.M.; SWIFT, M.J. 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. En: *Driven by nature: plant litter quality and decomposition* (Cadisch, G.; Giller, K.E., (Eds.) Wallingford, Oxon: CAB International, pp. 3-30.
- HENCKEL, T.; JÄCKEL, U.; SCHENELL, S.; CONRAD, R. 2000. Molecular analyses of novel methanotrophic communities in forest soil that oxidize atmospheric methane. *Applied Environmental Microbiology* 66: 1801-1808.
- HERING, T.F. 1965. Succession of fungi in the litter of the lake district oak wood. *Transactions of the British Mycological Society* 48: 391-408.
- HERNÁNDEZ, I.M.; GALLARDO, J.F.; SANTA REGINA, I. 1995. Dynamics of bioelements during leaf decomposition in three forest ecosystem of semiarid climate in the Duero Basin. *Ardi Soil Research Rehabilita.* 9:437-455.
- HERTENBERGER, G.; ZAMPACH, P.; BACHMANN, G. 2002. Plant species affect the concentration of free sugars and free amino acids in different types of soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165: 557-565.
- HINOJOSA, M. B.; CARREIRA, J.A.; GARCÍA-RUÍZ; DICK, R.P. 2004. Soil moisture pre-treatment effects on enzyme activities as indicators of heavy metal-contaminated and reclaimed soils. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1559-1568.
- HOBBIE, S.E. 2000. Interactions between litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in Hawaiian montane forest. *Ecosystems* 3: 484-494.
- HOBBIE, S.E. 2005. Contrasting effects of substrate and fertilizer nitrogen on the early stages of litter decomposition. *Ecosystems* 8: 644-656.
- HOBBIE, S.E.; GOUGH, L. 2002. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia* 131: 453-462.
- HOBBIE, S.E.; VITOUSEK, P.M. 2000. Nutrient limitation of litter decomposition in Hawaiian forest. *Ecology* 81: 1867-1877.
- HOFF, C.; RAMBAL, S. 2003. An examination of the interaction between climate, soil and leaf area index in a *Quercus ilex* ecosystem. *Annals of Science Forest* 60: 153-161.
- HOROWITZ, N.H.; CAMERON, R.E.; HUBBARD, J.S. 1972. Microbial control of silicate weathering in organic-rich ground water. *Science* 258: 278-281.
- HOUGHTON, R.A.; HACKLER, J.L.; LAWRENCE, K.T. 1999. The U.S. carbon budget: contributions from land-use change. *Science* 285: 574-578.
- HUANG, J.; WANG, X.; YAN, E. 2007. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management* 239: 150-158.
- HUANG, Q.; LIANG, W.; CAI, P. 2005. Adsorption, desorption and activities of acid phosphatase on various colloidal particles from an Ultisol. *Colloids and Surfaces B-Biointerfaces* 45: 209-214.
- HUBER, A.; OYARZUM, C. 1983. Producción de hojarasca y sus relaciones con factores

- meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* D. Don. En: Bosque. Vol. 5, no.1; p. 1- 11.
- HUNT, H.W. 1977. A simulation model for decomposition in grasslands. *Ecology* 69: 1009-1016.
- HUNTER, M.D.; ADL, S., PRINGLE, C.M.; COLEMAN, D.C. 2003. Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia* 47: 101-115.
- HYSEK, J.; SARAPATKA, B. 1998. Relationships between phosphatase active bacteria and phosphatase activities in forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 26: 112-115.
- HYVÖNEN, R.; BERG, M.P.; AGREN, G.I. 2002. Modelling carbon dynamics in coniferous forest soils in a temperature gradient. *Plant and Soil* 242: 33-39.
- ILANGOAN, M.; PALIWAL, K. 1996. Changes in mass and nutrients during decomposition of decomposition of *Leucaena leucocephala* and *Cymbopogon citrates* and the effect of substrate quality, weather variables on mass loss during decomposition in a semiarid ecosystem, Maduari, India. *J. Trop. For. Sci.* 8: 317-332.
- IMGRABEN, S.; DITTMANN, S. 2008. Leaf litter dynamics and litter consumption in two temperate South Australian mangrove forest. *Journal of Sea Research* 59: 83-93.
- INAGAKI, Y.; MIURA, S.; KOHZU, A. 2004. Effects of forest type and stand age on litterfall quality and soil N dynamics in Shikoku district, southern Japan. *Forest Ecology and Management* 202: 107-117.
- IPCC. 2000. Special Report on Land Use, Land Use Change and Forestry. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ISAAC, S.R.; NAIR, M. 2005. Biodegradation of leaf litter in the warm humid tropics of Kerala, India. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1656-1664.
- ISERMEYER, I. 1952. Eine einfache methode zur bestimmung der bodenatmung und der karbonate im Boden. *Z Pflanzenernäh Bodenk* 56: 26-38.
- JACOBSON, S.; KUKKOLA, M.; MALKONEN, E.; TVEITE, B. 2000. Impact of whole-tree harvesting and compensatory fertilization on growth of coniferous thinning stands. *Forest Ecology and Management* 129: 41-51.
- JENKINS, J.C.; CHOJNACKY, D.C.; HEATH, L.S.; BIRDSEY, R. 2004. Comprehensive database of diameter-based biomass regressions for North American tree species. United States Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report NE-319: 1-45.
- JENKINSON, D.S. 1991. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature* 351: 304-306.
- JENNY, H.; GESSEL, S.P.; BINGHAN, F.T. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science* 68: 419-432.
- JENSEN, V. 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. En: Dickinson, C.H.; Pugh, G.J.F. (Eds.). *Biology of Plant Litter Decomposition*, Vol. 1. Academic Press, London. Pp.69-104.
- JOERGENSEN, R.G. 1991. Organic matter and nutrient dynamics of the litter layer on a forest Rendzina under beech. *Biology and Fertility of Soils* 11: 163-169.
- JOHANSSON, M.B.; BERG, B.; MEENTEMEYER, W. 1995. Litter mass-loss rates in late stages of decomposition in a climatic transect of pine forest. Long-term decomposition in a Scots pine

- forest. IX. Canadian Journal of Botany 73: 1509-1521.
- JOKELA, E.J.; SHANMON, C.A.; WHITE, E.H. 1981. Biomass and nutrient equations for nature *Betula papyrifera*. Canadian Journal of Forest Research 11: 298-304.
- JOO, S.J.; YIM, M.Y.; NAKANE, K. 2006. Contribution of microarthropods to the decomposition of needle litter in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. Forest Ecology and Management.
- JORDAN, C. F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. Principles and their application in management and conservation. Chichester: John Wiley and Sons. 190 p.
- JUMA, N.G.; TABATABAI, M.A. 1977. Effects of trace elements on phosphatase activity in soils. Soil Science Society of American Journal 41: 343-346.
- JUMA, N.G.; TABATABAI, M.A. 1977. Distribution of phosphomonoesterases in soils. Soil Science 126: 101-108.
- KAISER, E.A.; MULLER, T.; ROERGENSEN, R.G.; INSAM, H.; HEINEMEYER, O. 1992. Evaluation of methods to estimate the soil microbial biomass and the relationship with soil texture and organic matter. Soil Biology & Biochemistry 24: 675-683.
- KANDELER, E.; GERBER. 1988. Short-term assay of soil urease activity using colorimetric determination of ammonium. Biology and Fertility of Soils 6: 68-72.
- KANDELER, E.; KAMPICHLER, C.; HORAK, O. 1996. Influence of heavy metals on the functional diversity of soil microbial communities. Biology and Fertility of Soils 23: 299-306.
- KANDELER, E.; TSCHERKO, D.; BRUCE, K.D.; STEMMER, M.; HOBBS, P.J.; BARDGETT, R.D.; AMELUNG, W. 2000. Structure and function of the soil microbial community in microhabitats of heavy metal polluted soil. Biology and Fertility of Soils 32: 390-400.
- KANDELER, E.; TSCHERKO, D.; SPIEGEL, H. 1999. Long-term monitoring of microbial biomass, N mineralization and enzyme activities of a chernozem under different tillage management. Biology and Fertility of Soils 28: 343-351.
- KARLEN, D.L.; MAUSBACH, M.J.; DORAN, J.W.; CLINE, R.G.; HARRIS, R.F.; SCHUMAN, G.E. 1997. Soil quality: a concept, definition, and framework for evaluation. Soil Science Society of America Journal 61: 4-10.
- KAVAVADIAS, V.A.; ALIFRAGIS, D.; TSIONTSIS, A.; BROFAS, G.; STAMATELOS, G. 2001. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. Forest Ecology and Management 144: 113-127.
- KEENEY, D.R.; NELSON, D.W. 1982. Nitrogen-inorganic forms. En: Page, A.L.; Miller, R.H.; Keeney, D.R. (Eds) Methods of soil analysis, part 2. Madison, Wisc, Agronomy 9: 643-698.
- KELLING, R.F.; PIPER, S.C.; HEIMAN, M. 1996. Global and hemispheric CO₂ sinks deduced from changes in atmospheric O₂ concentration. Nature 381: 218-221.
- KERR, B.; RILEY, M.A.; FELDMAN, M.W.; BOHANNAN, B.J.M. 2002. Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors. Nature 418: 171-174.
- KERTEST, M.A. 1999. Riding the sulphur cycle – metabolism of sulfonates and sulphate esters in Gram-negative bacteria. FEMS Microbiol. Rev. 24: 135-175.
- KEYSER, P.; KIRK, T.K.; ZEIKUS, J.G. 1978. Lignolytic enzyme of *Phanaerochaete chrysosporium*

- synthetized in the absence of lignin in response to nitrogen starvation. *Journal of Bacteriology* 135: 780-797.
- KILLINGBECK, K.T. 1993. Inefficient nitrogen resorption in genets of the actinorhizal nitrogen fixing shrub *Comptia pergrina*: physiological ineptitude or evolutionary tradeoff? *Oecologia* 94: 542-549.
- KILLINGBECK, K.T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77: 1716-1727.
- KILLINGBECK, K.T.; WHITFORD, W.G. 2001. Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan Desert arroyos. *Oecologia* 128: 351-359.
- KIM, J.G.; REJMÁNKOVÁ, E. 2004. Decomposition of macrophytes and dynamics of enzyme activities in subalpine marshes in Lake Tahoe basin, U.S.A. *Plant and Soil* 266: 303-313.
- KLONOWSKA, A.; GAUDIN, C.; FOURNEL, A. ASSO, M.; LE PETIT, J.; GIORGI, M.; TRON, T. 2002. Characterization of a low redox potential laccase from the basidiomycete C30. *European Journal of Biochemistry* 269: 6119-6125.
- KLOSE, S.; AJWA, H.A. 2004. Enzyme activities in agricultural soils fumigated with methyl bromide alternatives. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1625-1635.
- KLOSE, S.; TABATABAI, M.A. 2002. Response of phosphomonoesterases in soils to chloroform fumigation. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165: 429-434.
- KOCH, A.L. 1985. The macroeconomics of bacterial growth. En: Fletcher, M.; Floodgate, G.D. (Eds.) *Bacteria in Their Natural Environments*. Academic Press, London, pp. 1-42.
- KONONOVA, M.M. 1982. *Materia orgánica del suelo: Su Naturaleza, Propiedades y Métodos de Investigación*. Oikos-Taus. Barcelona. España, 365 pp.
- KOST, J.A.; BOERNER, R.E.J. 1985. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*. *Oecologia* 66: 602-606.
- KOZLOWSKI, T.T. 1971. *Growth and development of Trees*. Academic Press, New York, 1971.
- KOZOVITS, A.R.; BUSTAMANTE, M.M.C.; GARAFALO, C.R.; BUCCI, S.; FRANCO, A.C.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C. 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology* 21: 1034-1043.
- KUTBAY, H.G.; OK, T. 2003. Foliar N and P resorption and nutrient levels along elevational gradient in *Juniperus oxycedrus* L.- subsp. *Macrocarpa* (Sibth. & Sm.) Ball. *Annals of Forest Science* 60: 449-454.
- LA MARCA, O. 1984. Ricerche sulla biomassa dei cedui di catagno (*Castanea sativa* Mill.) dell Valle dell'Irno (AV e SA). *Ricerche Sperimentali di dendrometria e di Auxometria* 8: 63-79.
- LA SCALA, Jr., N.; MARQUES, Jr., J.; PEREIRA, G.T.; CORA, J.E. 2000. Carbon dioxide emission related to chemical properties of a tropical bare. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1469-1473.
- LABRADOR, J. 2001. Organismos edáficos. Los actores de la transformación de la materia orgánica. pp. 33-54. En: *La materia orgánica en los agrosistemas*. Ediciones Mundi-Prensa.
- LADD, J.N. 1978. Origin and range of enzyme in soil. En: Burns, R.G. (Ed.), *Soil Enzymes*. Academic Press, London, pp. 51-96.
- LAJTHA, K. 1987. Nutrient resorption efficiency and the response to phosphorus fertilization in the

- desert shrub *Lareatridentata* (DC). *Cov. Biogeochemistry* 4: 265-276.
- LAL, C.B.; ANNAPURNA, C.; RAGHUBANSI, A.S.; SINGH, J.S. 2001. Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian Journal of Botany* 79: 1066-1075.
- LANGER, U.; GÜNTER, T. 2001. Effects of alkaline dust deposits of phosphate fertilizer production on microbial and enzyme activities in grassland soils. *Environmental Pollution* 112: 321-327.
- LASKOWSKI, R.; BERG, B.; JOHANSSON, M.; McCLAUGHERTY, C. 1995. Release pattern for potassium from decomposing forest needle and leaf litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. IX. *Canadian Journal of Botany* 73: 2019-2027.
- LAVALLE, P.; BLANCHART, E.; MARTÍN, A.; SPAIN, A.; TOUTAIN, F.; BAROIS, I.; SCHAEFER, R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25: 130-150.
- LEBRET, M.; NYS, C.; FORGEARD, F. 2001. Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time sequence. *Annals of Forest Science* 58: 755-768.
- LEHTONEN, A.; SIEVÄNEN, R.; MÄKELÄ, A.; MÄKIPÄÄ, R. 2004. Potential litterfall of Scots pine branches in southern Finland. *Ecological Modelling* 180: 305-315.
- LEIRÓS, M.C.; TRASAR-CEPEDA, C.; SEOANE, S.; GIL-SOTRES, F. 2000. Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in na area of the European temperate-humid zone (Galicia, NW Spain): general parameters. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 733-745.
- LENHARD, G. 1956. Die Dehydrogenasektivität des bodens als Mass für die Mikroorganismen-tätigkeit im Boden. *Z. Pflanzenernaehr. Dueng. Bodenkd.* 73: 1-11.
- LEONARDI, S.; RAPP, M.; DENES, A. 1992. Organic matter distribution and fluxes within a holm oak (*Quercus ilex* L.) stand in the Etna Volcano. *Vegetatio* 99-100: 219-224.
- LEONARDI, S.; SANTA REGINA, I.; RAPP, M.; GALLEGO, H.A.; RICO, M. 1996. Biomass, Litterfall and nutrient content in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe. *Annals of Science Forest* 53: 1071-1081.
- LI, X.Z.; SARAH, P. 2003. Enzyme activities along a climatic transect in the Judean Desert. *Catena* 53: 349-363.
- LIM, M.T.; COUSENS, J.E. 1986. The internal transfer of nutrient in a Scots pine stand. 2. The patterns of transfer and the effects of nitrogen availability. *Forestry* 59: 17-27.
- LIMPENS, J.; BERENDSE, F. 2003. How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing *Sphagnum*. *Oikos* 103: 537-547.
- LIN, B.; LIU, Q.; WU, Y.; HE, H. 2006. Nutrient and litter patterns in three subalpine coniferous forest of western Sichuan, China. *Pedosphere* 16(3): 380-389.
- LIU, C.; WESTMAN, C.J.; BERG, B.; KUTSCH, W.; WANG, G.Z.; MAN, R.; ILVESNIEMI, H. 2004. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forest in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography* 13: 105-114.
- LIU, W.; FOX, J.E.D.; XU, Z. 2000. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao mountain, Yunnan, south-west China. *Ecological Research* 15: 4358-447.

- LIU, W.; FOX, J.E.D.; XU, Z. 2002. Litterfall and nutrient dynamics in a montane moist evergreen broad-leaved forest in Alialo mountains, SW China. *Plant Ecology* 164: 157-170.
- LOCKABAY, B.G.; MURPHY, A.L.; SOMER, G.L. 1996. Hydroperiod influences on nutrient dynamics in decomposing litter of a floodplain forest. *Soil Science Society of American Journal* 60: 1267-1272.
- LOETSCH, F.; ZÖHRER, F.; HALLER, K.E. 1973. *Forest inventor*. BLV Verlagsgesellschaft. Münnchen. P. 469.
- LONGDOZ, B.; YERNAUX, M.; AUBINET, M. 2000. Soil CO₂ efflux measurements in a mixed forest: impact of chamber disturbances, spatial variability and seasonal evolution. *Global Change Biology* 6: 907-917.
- LONSDALE, W.M. 1988. Predicting the amount of litterfall in forest of the world. *Annals of Botany* 61: 319-324.
- LOUSIER, J.D.; PARKINSON, D. 1976. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany* 54: 419-436.
- LYNCH, J.M. 1990. *The rhizosphere*. John Wiley & Sons, New York, 458 pp.
- MADEJÓN, F.; BURGOS, P.; LÓPEZ, R.; CABRERA, F. 2001. Soil enzymatic response to addition of heavy metals with organic residues. *Biology and Fertility of Soils* 34: 144-150.
- MADGWICK, H.A.I.; SATOO, T. 1975. On estimating the aboveground weights of tree stands. *Ecology* 56: 1446-1450.
- MARGALEF, R. 1982. Producción Primaria. En: *Ecología*. Ediciones Omega, pp. 435-472.
- MARTÍN, A.; GALLARDO, J.F.; SANTA REGINA, I. 1996. Aboveground litter production and bioelement potential return in an evergreen oak (*Quercus rotundifolia*) woodland near Salamanca (Spain). *Annals Science Forest* 53: 811-818.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A.; NÚÑEZ, S.; BÚRQUEZ, A. 2007. Leaf litter decomposition in a southern sonoran Desert ecosystem, northwestern Mexico: Effects of habitat and litter quality. *Acta Oecologica* 32: 291-300.
- MARY, M.V.; SANKARAN, K.V. 1991. Ex situ decomposition of leaf litters of *Tectona grandis*, *Eucalyptus teriticornis* and *Acacia falcatoria*. KPRI Research Report: 71.
- MAYOR, X.; RODA, F. 1992. Is primary production in holm oak forest nutrient limited? A correlation approach. *Vegetatio* 99: 209-217.
- MCCARTHY, G.W.; BREMNER, J.M.; CHAC, H.S. 1989. Effects of N-(n-butyl) thiophosphorictriamide on hydrolysis of urea by plant, microbial, and soil urease. *Biology and Fertility of Soils* 8: 123-127.
- MCCARTHY, G.W.; SHORGEN, D.R.; BREMNER, J.M. 1992. Regulation of urease production in soil by microbial assimilation of nitrogen. *Biology and Fertility of Soils* 12: 261-264.
- McCLAUGHERTY, C.; BERG, B. 1987. Cellulose, lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. *Pedobiologia* 30: 101-112.
- McCLAUGHERTY, C.A.; PASTOR, J.; ABER, J.D.; MELILLO, J.M. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66 (1): 266-275.
- McGILL, W.R.; COLE, C.V. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil

- organic matter. *Geoderma* 26: 267-286.
- McTIERNAN, K.B.; CÔTEAUX, M.M.; BERG, B.; BERG, M.P.; CALVO DE ANTA, R.; GALLARDO, A.; KRAFT, W.; PIUSSI, P.; REMACLE, J.; VIRXO DE SANTO, A. 2003. Changes in chemical composition of *Pinus sylvestris* needle litter during decomposition along a European coniferous forest climatic transect. *Soil Biology & Biochemistry* 335: 801-812.
- McWILLIAN, A.L.C.; ROBERTS, J.M.; CABRAL, O.M.R.; LEITAO, M.V.B.R.; DEVOSTA, A.C.L.; MAITELLI, G.T.; ZAMPARONI, C.A.G.P. 1993. Leaf-area index and aboveground biomass of terra-firme rain-forest and adjacent clearings in Amazonia. *Functional Ecology* 7: 310-317.
- MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- MEENTEMEYER, V.; BERG, B. 1986. Regional variation in rate of mass loss in *Pinus sylvestris* needle litter in Swedish pine forest as influenced by climate and litter quality. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1: 167-180.
- MEENTEMEYER, V.; BOX, E.O.; THOMPSON, R. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience* 32: 125-128.
- MEIER, C.; STANTURF, J.A.; GARDINER, E.S. 2006. Litterfall in the hardwood forest of a minor alluvial-floodplain. *Forest Ecology and Management* 234: 60-77.
- MELILLO, J.M.; ABER, J.D.; MURATORE, J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- MENGEL, K. 1996. Turnover of organic nitrogen in soils and its availability to crops. *Plant and Soil* 181: 83-93.
- MILLARD, P.; PROE, M.F. 1991. Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore *Acer Psudomonas* L. seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytologist* 114:587-596.
- MINDERMAN, G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forest. *Journal of Ecology* 26: 355-362.
- MONK, C.D. 1966. An ecological significance of evergreenes. *Ecology* 47: 504-505.
- MONTERO, G.; RIUZ-PEINADO, R.; MUÑOZ, M. 2005. Producción de biomasa y fijación de CO₂ por los bosques españoles. Ministerio de Educación y Ciencia. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria.
- MOORE, T.R.; TROFYMOW, J.A.; TAYLOR, B.; PRESCO, C.; CAMIRE, C.; DUSCHENE, L.; FYLES, J.; KOZAK, L.; KRANABETER, M.; MORRISON, I.; SILTANEN, M.; SMITH, S.; TITUS, B.; VISSER, S. 1999. Litter decomposition rates in Canadian forest. *Global Change Biology* 5: 75-82.
- MOOREHEAD, D.L.; REYNOLDS, J.F. 1989. The contribution of abiotic processes to buried litter standing crop. *Journal of Tropical Ecology* 8: 205-215.
- MORO, M.J. 1992. Desfronde, descomposición y fijación de nitrógeno en una microcuenca con repoblación joven de coníferas y matorral de *Cistus laurifolius* y *Adenocarpus decorticans* en la Sierra de los Filabres (Almería). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Alicante, 463 pp.

- MORO, M.J.; DOMINGO, F. 2000. Litter decomposition in four woody species in a mediterranean climate: weight loss, N and P dynamics. *Annals of Botany* 86: 1065-1071..
- MORO, R. 1988. Guía de los árboles de España. Ediciones Omega, S.A.
- MUDRICK, D.A.; HOOSEIN, M.; HICKS, R.R.; TOWNSEND, E.C. 1994. Decomposition of leaf litter in an Appalachian forest: effects of leaf species, aspect, slope position and time. *Forest Ecology and Management* 68: 231-250.
- MURPHY, D.; SPARLING, G.; RILLERY, I. 1998. Stratification of microbial biomass C and N and gross N mineralisation with soil depth in two contrasting Western Australian agricultural soils. *Australian Journal of Soil Research* 36: 45-55.
- NADEZHDINA, N.; TATARINOV, F.; CEULEMANS, R. 2004. Leaf area and biomass of *Rhododendron* understory in a stand of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 187: 235-246.
- NADKARNI, N.; MATELSON, T.J. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphyte litterfall in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 24: 24-30.
- NAMBIAR, E.K.S.; FIFE, D.N. 1987. Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany* 60: 147-156.
- NANNIPIERI, P.; BADALUCCO, L. 2003. Biological processes. En: Benbi, D.K.; Nieder, R. (Eds.). *Handbook of Processes and Modeling in the Soil-Plant System*. Harworth Press, Binghamton, NY, pp. 57-82.
- NANNIPIERI, P.; GREGO, S.; CECCANTI, B. 1990. Ecological significance of the biological activity in soil. En: Bollag, J.M.; Stotzky, G. (Eds), *Soil Biochemistry*, vol 6. Marcel Dekker, New York, pp. 293-355.
- NANNIPIERI, P.; KANDELER, E.; RUGGIERO, P. 2002. Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil. In: *Enzymes in the environment, activity, ecology and applications*. Burns, R.G., Dick, R.P. (Eds.) Marcel Dekker, New York, pp. 1-33.
- NÁVAR, J.; MÉNDEZ, E.; DALE, V. 2002. Estimating stand biomass in the Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Annals of Forest Science* 59: 813-821.
- NAVARRO. 2001. Estrategias ecológicas de especies mediterráneas em condiciones adversas. Tesis Doctoral. Departamento de Ciencias del Medio Natural. Universidad Pública de Navarra. Pamplona.
- NEYRINCK J.; MADDELEIN D.; DE KEERSMAEKER L.; LUISTS N.; MUYS B.1998. Biomass and nutrient cycling of a highly productive Corsican pine stand on former heathland in northern Belgium. *Annals of Science Forest* 55,: 389-406.
- NICHOLLS, R.G.; ROY, A.R. 1971. Arylsulfatases. En: Boyer (Ed.) *The enzymes*, Vol. 5. 3rd ed. Academic Press, Inc., New York, pp. 21-41.
- NIHLGARD, B. 1971. Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, south Swden. *Oikos* 22: 302-314.
- NIHLGARD, B. 1972. Plant biomass, primary production and distribution of chemical in a beech and planted spruce forest in South Sweden. *Oikos* 23: 69-81.
- NORDELL, K.O.; KARLSSON, P.S. 1995. Resorption of nitrogen and dry matter prior to leaf

- abscission: variation among individuals, sites and years in the mountain birch. *Functional Ecology* 9: 326-333.
- NORDIN, A.; NASHOLM, T.; ERICSON, L. 1998. Effects of simulated N deposition on understorey vegetation of a boreal coniferous forest. *Functional Ecology* 12: 691-699.
- O'CONNELL, A.M. 1997. Decomposition of slash residues in thinned regrowth eucalypt forest in western Australia. *Journal of Applied Ecology* 34 (1): 111-122.
- O'NEILL, R.V.; DE ANGELIS, D.L. 1981. Comparative productivity and biomass relations of forest ecosystems. En: Reichle, D.E. (Ed.), *Dynamic properties of forest ecosystems*. Cambridge Univ. Press, London: 411-449.
- OCHIENG, C.A.; ERFTEMEIJER, P.L.A. 2002. Phenology, litterfall and nutrient resorption in *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh in Gazi Bay, Kenya. *Trees* 16: 167-171.
- ODUM, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- ODUM, E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: W.B. Saunders Co.
- OLANDER, L.P.; VITOSEK, P.M. 2000. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry* 49: 175-190.
- OLEKSYN, J.; REICH, P.B.; ZYTKOWIAK, R.; KAROLEWSKI, P.; TJOELKER, M.G. 2002. Needle nutrients in geographically diverse *Pinus sylvestris* L. populations. *Annals of Forest Science* 59: 1-18.
- OLEKSYN, J.; REICH, P.B.; ZYTKOWIAK, R.; KAROLEWSKI, P.; TJOELKER, M.G. 2003. Nutrient conservation increases with latitude of origin in European *Pinus sylvestris* populations. *Oecologia* 136: 220-235.
- OLEKSYN, J.; ZYTKOWIAK, R.; REICH, P.B.; TJOELKER, M.G.; KAROLEWSKI, P. 1999. Ontogenetic pattern of leaf CO₂ exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees. *Trees* 14: 271-281.
- OLIVEIRA, G.; MARTINS-LOUÇAO, M.A.; CARREIRA, O.; CATARINO, F. 1996. Nutrient dynamics in crown tissues of cork-oak (*Quercus suber* L.). *Trees* 10: 247-254.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 14: 322-331.
- OMAR, S.A.; ABDEL-SATER, M.A. 2001. Microbial populations and enzyme activities in soil treated with pesticides. *Water Air and Soil Pollution* 127: 49-63.
- ORGEAS, J. BALLINI, C.; POINSOT-BALAGUER, N. 1998. Dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) litter decomposition in isolated habitats, in grave-growing ecosystems. *Écologie* 29(3): 459-466.
- ORGEAS, J.; OURCIVAL, J.M.; BONIN, G. 2002. Seasonal and spatial patterns of foliar nutrients in cork oak (*Quercus suber*) growing on siliceous soils in Provence (France). *Plant Ecology* 164: 201-211.
- ORTEN, J.M.; NEUHAUS, O.O. 1970. *Biochemistry*, 8th edn. Mosby, St. Louis.
- OVINGTON, J.D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Advances in Ecological Research* 1: 103-203.
- PANASENKO, V.T. 1967. Ecology of microfungi. *The Botanical Review*. 33:189-215.
- PANDEY, R.R.; SHARMA, G.; TRIPATHI, S.K.; SINGH, A.K. 2007. Litterfall, litter decomposition

- and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India. *Forest Ecology and Management* 240: 96-104.
- PARDO, F.; GIL, L.; PARDOS, J.A. 1997. Field study of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pyrenaica* Will.) leaf litter decomposition in the centre of the Iberian Peninsula. *Plant and Soil* 191: 89-100.
- PARRESOL, B.R. 1999. Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons. *Forest Science* 45: 573-593.
- PASTOR, J.; POST, W.J. 1988. Response of northern forest to CO₂-induced climate change. *Nature* 334: 55-57.
- PAUL, E.A.; CLARK, F.E. 1989. Phosphorus transformations in soil. En: *soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, Inc. San Diego, California, pp. 222-231.
- PAUSAS, J.G. 2000. El desfronde en pinares. *Investigación y Ciencia*. Enero.
- PAVÓN, N.P.; BRIONES, O.; FLORES-RIVAS, J. 2005. Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* 60: 1-13.
- PEDERSEN, L.B.; BILLI-HANSEN, J. 1999. A comparison of litterfall and element fluxes in even aged Norway spruce, sitka spruce and beech stands in Denmark. *Forest Ecology and Management* 114: 55-70.
- PEIX, A. 1999. Estudio de las poblaciones de microorganismos movilizadores de fosfato, y que promueven el crecimiento vegetal (PGRR): efecto sobre leguminosas y cereales de interés agronómico. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- PÉRIÉ, M.; MUNSON, A.D. 2000. Ten-year responses of soils quality and conifer growth to silvicultural treatments. *Soil Science Society of American Journal* 64: 1815-1826.
- PERSSON, T.; LOHM, U. 1977. Energetical significance of the Annelids and Arthropods in a Swedish grassland soil. *Ecology Bulletin* 23: 1-211.
- PIATEK, K.B.; ALEN, H.L. 2000. Site preparation effects on foliar N and P use, retranslocation, and transfer to litter in 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 129: 143-152.
- PIÑOL, J.; TERRADAS, J.; AVILA, A.; RODÀ, F. 1995. Using catchments of contrasting hydrological conditions to explore climate change effects on water and nutrient flows in Mediterranean forest. En: Moreno, J.; Oechel, W. (Eds.) *Global Change and Mediterranean-type Ecosystems*. Springer-Verlag. New York, pp. 371-381.
- POST, W.M.; EMANUEL, W.R.; ZINKE, P.J.; STANGENBERG, A.G. 1982. Soil carbon pools and world life zones. *Nature* 298: 156-159.
- PRESCOTT, C.C.; CORBIN, J.P.; PARKINSON, D. 1989. Biomass, productivity, and nutrient-use efficiency of aboveground vegetation in four Rocky Mountain coniferous forest. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 309-317.
- PRESCOTT, C.E. 1995. Does nitrogen availability control rates of litter decomposition in forest? *Plant and Soil* 168-169: 83-88.
- PRESCOTT, C.E.; CORBIN, J.P.; PARKINSON, D. 1992. Immobilization and availability of N and P in the forest floors of fertilized Rocky Mountain coniferous forest. *Plant and Soil* 143: 1-10.
- PRESCOTT, L.M.; HARLEY, J.P.; KLEIN, D.A. 2004. Microorganismos en ambientes terrestres. En:

- Microbiología. McGraw-Hill. Interamericana.
- PRESTON, C.M.; TROFYMOW, J.A.T. 2000. Variability in litter quality and its relationship to litter decay in Canadian forest. *Canadian Journal of Botany* 78: 1269-1287.
- PUGNAIRE, F.I.; CHAPIN, F.S. III. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology* 74: 124-129.
- QI, Y.; XU, M. 2001. Separating the effects of moisture and temperature on soil CO₂ efflux in a coniferous forest in the Sierra Nevada mountains. *Plant and Soil* 237: 15-23.
- QUILCHANO, C.; MARAÑÓN, T. 2002. Dehydrogenase activity in Mediterranean forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 35: 102-107.
- QUIQUAMPOIX, H.; MOUSAIN, D. 2005. Enzymatic hydrolysis of organic phosphorus. En: Turner, B.L.; Frossard, E.; Baldwin, D.S. (Eds.). *Organic phosphorus in the Environment*. Wallingford, UK: CAB International, pp. 89-112.
- QUIQUAMPOIX, H.; SERVAGENT-NOINVILLE, S.; BARON, M-H. 2002. Enzyme adsorption on soil mineral surfaces and consequences for the catalytic activity. En: Burns, R.; Dick, R. (Eds.) *Enzymes in the environment*. Marcel Dekker, Inc. Pp. 285-306.
- RALHAN, P.K.; SINGH, S.P. 1987. Dynamics of nutrients and leaf mass in central Himalayan forest trees and shrubs. *Ecology* 74: 124-129.
- RAMOS E SILVA, C.A.; OLIVEIRA, S.R.; RÊGO, R.D.P; MOZETO, A.A. 2007. Dynamics of phosphorus and nitrogen through litter fall and decomposition in a tropical mangrove forest. *Marine Environmental Research* 64: 524-534.
- RANGER, J.; COLIN-BELGRAND, M.C. 1996. Nutrient dynamics of chestnut tree (*Castanea sativa* Mill.) coppice stands. *Forest Ecology and Management* 86: 259-277.
- RANGER, J.; GÉRARD, F.; LINDEMANN, M.; GELHAYE, D.; GELHAYE, L. 2003. Dynamics of litterfall in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stands in the Beaujolais mounts (France). *Annals of Forest Science* 60: 475-488.
- RANGER, J.; NYS, C.; BOUCHON, J. 1990. Les relations entre la fertilité du sol, la productin et l'utilisation d'éléments nutritifs dans les taillis de châtaigniers. *Acta Oecologica* 11: 487-501.
- RAO, M.A.; GIANFREDA, L.; PALMEIRO, F.; VIOLANTE, A. 1996. Interactions of acid phosphatase with clays, organic molecules and organo-mineral complexes. *Soil Science* 161: 751-760.
- RAPP, M. 1969. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans des écosystèmes méditerranéens: La forêt de *Quercus ilex* L. Et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecologia Plantarum* 4: 377-410.
- RAPP, M.; DE DERFOUFI, E.; BLANCHARD, A. 1992. Productivity and nutrient uptake in a holm oak (*Quercus ilex* L.) stand and during regeneration after clearcut. *Vegetatio* 99-100: 263-272.
- RAPP, M.; LEONARDI, S. 1988. Evolution de la litière au sol cours d'une année dans un taillis de chene vert (*Quercus ilex*). *Pedobiologia* 32 : 177-185.
- RAPP, M.; SANTA REGINA, I.; RICO, M.; GALLEGGO, H.A. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forest. *Forest Ecology and Management* 119: 39-49.
- REICH, P.B.; KLOEPPEL, B.D.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M. B. 1995. Differents

- photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous species. *Oecologia* 104: 24 -30.
- REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. 1998. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of National Academy of Sciences* 94: 13730-17734.
- REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 356-392.
- REICHSTEIN, M.; TENHUNEN, J.D.; ROUPSARD, O.; OURCIVAL, J.M.; RAMBAL, S.; DORE, S.; VALENTINI, R. 2002. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forest: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16: 27-39.
- REID, T.W.; WILSON, I.B. 1971. *E. coli* alkaline phosphatase. En: Boyer, P.D. (Ed.). *The Enzymes*, vol.1 IV. Academic Press, London, pp.373-415.
- REITH, F.; DRAKE, H.L.; KÜSEL, K. 2002. Anaerobic activities of bacteria and fungi in moderately acidic conifer and deciduous leaf litter. *FEMS Microbiology Ecology* 41: 27-35.
- REJMÁNKOVÁ, E. 2005. Nutrient resorption in wetland macrophytes: comparison across several regions of different nutrient status. *New Phytologist* 167: 471-482.
- RENTERÍA, L.Y.; JARAMILLO, V.J.; MARTÍNEZ-YRÍZAR, A.; PÉREZ-JIMÉNEZ, A. 2005. Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19: 431-441.
- REY, A.; PEGORARO, E.; TEDESCHI, V.; DE PARRI, I.; JARVOS, P.G.; VALENTINI, R. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8: 851-866.
- RICHARDSON, S.J.; PELTZER, D.A.; ALLEN, R. B.; McGLONE, M.S. 2005. Resorption proficiency along a chronosequence: responses among communities and within species. *Ecology* 86(1): 20-25.
- RODIN, L.E.; BAZILEVICH, N.I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 228 pp.
- RODRÍGUEZ, A.; PERESTELO, F.; CARNICERO, A.; REGALADO, V.; PÉREZ, R.; DE LA FUENTE, G.; FALCÓN, M.A. 1996. Degradation of natural lignins and lignocellulosic substrates by soil-inhabiting fungi imperfecti. *FEMS Microbiology Ecology* 21: 213-219.
- RODRÍGUEZ-BARRUECO, C.; MIGUEL, C.; SUBRAMANIAM, P. 1984. Seasonal fluctuations of the mineral concentrations of alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) from the field. *Plant and Soil* 78: 201-208.
- ROIG, S.; DEL RÍO, M.; CAÑELLAS, I.; MONTERO, G. 2005. Litter fall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. Stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management* 206: 179-190.
- ROLDAN, A.; GARCÍA, ORENES, F.; LAX, A. 1994. An incubation experiment to determinate factors involving aggregation changes in an arid soil receiving urban refuse. *Soil Biology & Biochemistry* 26: 1699-1707.
- ROSS, D.J. 1971. Some factors affecting the estimation of dehydrogenase activities of some soils under pasture. *Soil Biology & Biochemistry* 3: 97-110.
- ROTINI, O.T. 1935. La trasformazione enzimatica dell'urea nel terreno. *Ann. Labor. Ric. Fer.*

- Spallanzani 3: 143-154.
- ROVIRA, A.D. 1965. Plant root exudates and their influence upon soil microorganisms. En: Ecology of Soil-Borne Plant Pathogens (Eds.) Baker, K.F.; Snyder, W.C. University of Carolina Press, Berkeley, pp.170-184.
- ROVIRA, P.; VALLEJO, V.R. 2002. Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: an acid hydrolysis approach. *Geoderma* 107: 109-141.
- ROVIRA, P.; VALLEJO, V.R. 1997. Organic carbon and nitrogen mineralization under Mediterranean climatic conditions: The effects of incubation depth. *Soil Biology & Biochemistry* 29 (9-10): 150-1520.
- ROY, A.B. 1960. The synthesis and hydrolysis of sulfate esters. *Advances in Enzymology* 22: 205-235.
- RUBILAR, R.A.; ALLEN, H.L.; KELTING, D.L. 2005. Comparison of biomass and nutrient content equations for successive rotations of loblolly pine plantations on an Upper Coastal Plain Site. *Forest Ecology and Management* 28: 548-564.
- RUTIGLIANO, F.A.; DE SANTO, A.V.; BERG, B.; ALFANI, A.; FIORETO, A. 1996. Lignin decomposition in decaying leaves of *Fagus sylvatica* L. and needles of *Abies alba* Mill. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 101-106.
- RYAN, D.F.; BORMANN F.H. 1981. Nutrient Resorption in Northern Hardwood Forests *Bioscience* 32: 29-32.
- SABATÉ, S.; SALA, A.; GRACIA, C.A. 1999. Leaf traits and canopy organization. En: Rodá, F.; Retana, J.; Gracia, C.A.; Bellot (Eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forest* 121-133. Springer.Barcelona. 375 pp.
- SALAMANCA, E.F.; KANEKO, N.; KATAGIRI, S. 2003. Rainfall manipulation effects on litter decomposition and the microbial biomass of the forest floor. *Applied Soil Ecology* 22:271-281.
- SALAMANCA, E.F.; KANEKO, N.; KATAGIRI, S.; NAGAYAMA, Y. 1998. Nutrient dynamics and lignocellulose degradation in decomposing *Quercus serrata* leaf litter. *Ecological Research* 13: 199-210.
- SANTA REGINA, I. 1987. Contribución al estudio de la dinámica de materia orgánica y bioelementos en bosques de la Sierra de Béjar. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, 463 pp.
- SANTA REGINA, I. 2000. Biomass estimation and nutrient pools in tour *Quercus pyrenaica* in Sierra de Gata Mountains, Salamanca, Spain. *Forest Ecology and Management* 132: 127-141.
- SANTA REGINA, I. 2001. Litter fall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forest of the Duero basin, Spain. *Forestry* 74 (4): 347-358.
- SANTA REGINA, I.; GALLARDO, J.F.; RICO, M.; MARTÍN, A.; GALLEG0, H.A.; MORENO, G.; CUADRADO, S. 1991. Datos preliminares sobre biomasa aérea, producción y características edafoclimáticas forestales de *Quercus pyrenaica* (Sierra de Gata, Salamanca). *Studia Oecológica* 8: 147-158.
- SANTA REGINA, I.; LEONARDI, S.; RAPP, M. 2001. Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe. *Forestry* (74) 1: 1-10.
- SANTA REGINA, I.; LEONARDI, S.; RAPP, M. 2000. Organic matter and foliar nutrient dynamics in

- Castanea sativa* Mill. Coppice stands of southern Europe. *Ecologia mediterránea* 26 (1-2): 71-81.
- SANTA REGINA, I.; RAPP, M.; MARTÍN, A., GALALRDO, J.F. 1997. Nutrient release dynamics in decomposing leaf litter in two Mediterranean deciduous oak species. *Annals of Science Forest* 54: 747-760.
- SANTA REGINA, I.; TARAZONA, T. 1995. Dynamics of litter decomposition in two Mediterranean climatic zone forest of the Sierra de la Demanda, Burgos, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9: 201-207.
- SANTA REGINA, I.; TARAZONA, T. 2000. Nutrient return to the soil throughfall under beech and pine stands of Sierra de la Demanda, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 239-252.
- SANTA REGINA, I.; TARAZONA, T. 2001. Organic matter and nitrogen dynamics in a mature forest of common beech in the Sierra de la Demanda, Spain. *Annals of Forest Science* 58: 301-314.
- SANTA REGINA, I.; TARAZONA, T. 1999. Organic matter dynamics in beech and pine stands of mountains Mediterranean climate area. *Annals of Forest Science* 56: 667-677.
- SARDANS, J.; PEÑUELAS, J. 2005. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 455-461.
- SARDANS, J.; PEÑUELAS, J.; ESTIARTE, M. 2008. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warning and drought in a Mediterranean shrubland. *Applied Soil Ecology* 39: 223-235.
- SARDANS, J.; PEÑUELAS, J.; RODÀ, F. 2005. Changes in nutrient use efficiency, status and retranslocation in young post-fire regeneration *Pinus halepensis* in response to sudden N and P input, irrigation and removal of competing vegetation. *Trees* 19: 233-250.
- SARIYILDIZ, T.; ANDERSON, J.M.; KUCUK, M. 2005. Effects of tree species and topography on soil chemistry, litter quality, and decomposition in Northeast Turkey. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1695-1706.
- SATCHELL, J.E. 1974. Introduction. En: *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London.
- SATTO, T.; MADGWICK, H.A.I. 1982. *Forest Biomass*. Martinus Nishoff, Boston, M.A., USA. 152 pp.
- SAUR, E.; RANGER, J.; LEMOINE, B.; GELPE, J. 1992. Micronutrient distribution in 16 year-old maritime pine. *Tree Physiology* 10: 307-316.
- SCHACHTMAN, D.P.; REID, R.J.; AYLING, S.M. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116: 447-453.
- SCHEFFER, F.; SCHACHTSCHABEL, P. 1992. *Lehrbuch der Bodenkunde*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- SCHENEIDER, K., TURRIÓN, M.B.; GRIERSON, P.F.; GALLARDO, J.F. 2001. Phosphatase activity, microbial phosphorus, and fine root growth in forest soils in the Sierra de Gata. *Biology and Fertility of Soils* 34: 151-155.
- SCHEU, S. 2002. The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38: 11-20.
- SCHLESINGER, W.H. 1985. Decomposition of chaparral shrub foliage. *Ecology* 66: 1353-1359.

- SCHLESINGER, W.H. 2000. Bioquímica. Un análisis del cambio global. Ariel Ciencia. Barcelona.
- SCHUTZ, C.J. 1990. Site relationships for *Pinus patula* in the Eastern Transvaal Escarment Area. Ph. D. Tesis University of Natal, Pietermaritzburg.
- SCOWCROFT, P.G. 1997. Mass and nutrient dynamics of decaying litter from *Passiflora mollissima* and selected native species in a Hawaiian montane rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 407-426.
- SEASTEDT, T.R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29: 25-46.
- SEGURA, M. 2005. Allometric models for tree volume and total aboveground biomass in tropical humid forest in Costa Rica. 2005. *Biotropica* 37(1): 2-8.
- SHACKLE, V.J.; FREEMAN, C.; REYNOLDS, B. 2000. Carbon supply and the regulation of enzyme activity in constructed wetlands. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1935-1940.
- SHANKS, R.E; OLSON, J.S. 1961. First-year break-down of leaf litter in southern Appalachian Forest. *Science* 134: 194-195
- SHELP, B.; MARENTES, E.; KITHEKA, A.; VIVEKAMANDAN, P. 1995. Boron mobility in plants. *Physiologia Plantarum* 94: 356-361.
- SHERIFF, D.W. 1996. Responses of carbon gain and growth of *Pinus radiata* stands to thinning and fertilizing. *Tree Physiology* 16: 527-536.
- SILLA, F. 2001. Producción y ciclo del nitrógeno en reforestaciones de quercíneas. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- SING., K.P.; SING., P.K.; TRIPATHI, S.K. 1999. Litterfall, litter decomposition and nutrient release patterns in four native tree species raised on coal mine spoil Singrauli, India. *Biology and Fertility of Soils* 29: 371-378.
- SINGER, M.J.; MUNNS, D.N. 1999. *Soils an Introduction*. Fourth edition. Prentice Hall. Upper Saddle River. U.S.A.
- SINGH, K.P. 1978. Litter production and nutrient turnover in deciduous forest of Varanasi. En: *Proceedings of a Symposium on Recent Advances In Tropical Ecology*, pp. 655-665.
- SINSABAUGH, R.L. 1994. Enzymic analysis of microbial pattern and process. *Biology and Fertility of Soils* 17: 69-74.
- SINSABAUGH, R.L.; LINKINS, A.E. 1987. Inhibition of the *Trichoderma viridae* cellulase complex by leaf litter extracts. *Soil Biology & Biochemistry* 19:719-725.
- SINSABAUGH, R.L.; MOORHEAD, D.L. 1994. Resource allocation to extracellular enzyme production: a model for nitrogen and phosphorous control of litter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* 26: 1305-1311
- SMIT, A. KOOIJMAN, A.M.; SEVINK, J. 2002. Impact of grazing on litter decomposition and nutrient availability in a grass-encroached Scots pine forest. *Forest Ecology and Management* 158: 117-126.
- SMITH, J.L.; NORTON, J.M.; PAUL, E.A. 1989. Decomposition of ¹⁴C- and ¹⁵N-labeled organisms in soil under anaerobic conditions. *Plant and Soil* 116: 115-118.
- SMITH, J.L.; PAPENDICK, R.I.; BEZDICEK, D.F.; LYNCH, J.M. 1993. Soil organic matter dynamics

- and crop residue management, pp. 69-95. En: Blaine (Ed.) Soil microbial ecology. Marcer Dekker, New York.
- SMITH, K.A.; ARAH, J.R.M. 1986. Anaerobic micro-environments in soil and the occurrence of anaerobic bacteria. En: Microbial Communities in Soil. FEMS Symposium No. 33, Jensen, V.; Kjöllér, A.; Sørensen, L.H. (Eds.) pp. 247-261. Elsevier, London.
- SMOLANDER, A.; KITUNEN, V.; PAAVOLAINEN, L.; MÄLKÖNEN, E. 1996. Decomposition of Norway spruce and Scots pine needles: Effects of liming. Plant and Soil 179: 1-7.
- SOJKA, R.E.; UPCHURCH, D.R. 1999. Reservations regarding the soil quality concept. Soil Science Society of America Journal 63: 1039-1054.
- SOMANI, L.L.; BHANDARI, S.C.; SAXENA, S.N.; GULATI, I.J. 1990. Phosphomicroorganisms. En: Biofertilizers (Somani et al., Eds.) Scientific Publishers, Jodhpur, India.
- SPEARS, J.D.H.; LAJTHA, K.; CALDWELL, B.A.; PENNINGTON, S.B.; VANDERBILT, K. 2001. Species effect of *Ceanothus velutinus* versus *Pseuddotsuga menziesii*, Douglas-fir, on soil phosphorus and nitrogen properties in the Oregon cascades. Forest Ecology and Management 149: 205-216.
- SPEIR, T.W.; LEE, R.; PANSIER, E.A.; CAIRNS, A. 1980. A comparison of sulphatase, urease and protease activities in planted and fallow soils. Soil Biology & Biochemistry 12: 281-291.
- SPEIR, T.W.; ROSS, D.J. 1978. Soil phosphatase and sulphatase. En: Burns, R.G. (Ed.). Soil Enzymes, Academic Press, New York, pp. 198-250.
- SPENCER, B. 1958. Studies on sulphatases: 20. Enzymic cleavage of arylhydrogen sulphates in the presence of $H_2^{18}O$. Biochemical Journal 69: 155-159.
- STAAR, H.; BERG, B. 1982. Accumulation and release of plant nutrients in decomposition Scots pine needle litter. II. Long-term decomposition in a Scots pine forest. Canadian Journal of Botany 60: 1561-1568.
- STROJAN, C.L.; TURNER, F.B.; CASTETTER, R. 1979. Litterfall from shrubs in the northern Mojave desert. Ecology 60: 891-900.
- SUMNER, J.B. 1951. Urease. p. 873-892. En: Sumner, J.B.; Myrbäck (Eds.) The enzymes, Vol. 1, Part 2. Academic Press, Inc., New York.
- SUNDARAPANDIAN, S.M.; SWAMY, P.S. 1999. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forest at Kodayar in the Western Ghats, India. Forest Ecology and Management 123: 231-244.
- SWIFT, M.J.; HEAL, O.W.; ANDERSON, J.M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California. U.S.A. 372 pp.
- SWIFT, M.J. 1976. Species diversity and the structure of microbial communities. En J.M. Anderson and Macfadyen, A. (Eds.) The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes pp. 185-222. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- SWIFT, M.J.; ANDERSON, J.M. 1989a. Decomposition. Pp 547-567, En Lieth, H.; Werger M.J.A. (Eds.): Tropical Rain forest Ecosystems. Biogeographical and Ecological Studies. Elsevier. New York, U.S.A.
- SWIFT, M.J.; ANDERSON, J.M. 1989b. Decomposition. En Lieth, H.; Werger M.J.A. (Eds.) Ecosystems

- of the world, 14 B. Tropical rainforest ecosystems: biogeographical and ecological studies. Elsevier, Amsterdam, pp. 547-569.
- SZEGLI, J. 1988. Cellulose decomposition and soil fertility. Akademiai Kiado. Budapest
- TABATABAI, M.A. 1982. Soil enzymes. En: Methods of Soils Analysis, Part 2, Chemical and Microbiological Properties. Page A.L., Miller E.M., Keeney, D.R. (Eds). American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 903-947.
- TABATABAI, M.A. 1994. Soil enzymes: En: Page, A.L.; Miller, R.H.; Keeney, D.R. (Eds.) Methods of Soil Analysis. American Society of Agronomy, Madison, pp. 775-834.
- TABATABAI, M.A.; BREMNER, J.M. 1970. Factors affecting soil arylsulfatase activity. Soil Science Society of America. Proceedings 34: 225- 229.
- TARAFDAR, J.C.; CLAASSEN, 1988. Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatase produced by plant roots and microorganisms. Biology and Fertility of Soils 5: 308-312.
- TARAFDAR, J.C.; RAO, A.V.; BALA, K. 1988. Production of phosphatase by fungi isolated from desert soils. Folia Microbiologia 33: 453-457.
- TATE, R.L. 1991. Microbial biomass measurements in acidic soil: effect of fungal: bacterial activity ratios and soil amendment. Soil Science 152: 220-225.
- TEKLAY, T.; MALMER, A. 2004. Decomposition of leaves from two indigenous trees of contrasting qualities under shaded-coffee and agricultural land-uses during the dry season at Wondo Genet, Ethiopia. Soil Biology & Biochemistry 36: 777-786.
- TENA-ALDAVE, M.; PINILLA BARRAU, J.A.; PRADO AMIÁN, R. 1979. Propiedades cinéticas de las fosfatasas del suelo. Anales de Química 75: 988-992.
- THIEBAUD, B.; VERNET, P. 1981. Biologie de la reproduction sexuée. En: Teissier du Cros (Ed.) Le Hêtre, Inra, Paris, 1981, pp.118-135.
- TINKER, P.B. 1980. The role of rhizosphere microorganisms in phosphorus uptake by plants. En: The Role of Phosphorus in Agriculture (F.E. Kashawneh et al., Eds.) American Society for Agronomy Press, Madison, pp.617-647.
- TISDALL, J.M.; OAEDS, J.M. 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soils. Journal of Soil Science 33: 141-164.
- TOKÁR, F.; KREKULOVA, E. 2004. Aboveground biomass production and leaf area index in various types of chestnut (*Castanea sativa* Mill.) stands in Slovakia. Ekológia (Bratislava) 23 (4): 342-352.
- TOUTAIN, F. 1981. Les humus forestiers. Structure et modes de fonctionnement. Revue Forstiere Francaise 33: 449-477.
- TRAINA, S.J.; SPOSITO, G.; HESTERBERG, D.; KAFKAFI, U. 1986. Effects of pH and organic acids on orthophosphate solubility in an acidic montmorillonitic soil. Soil Science Society of American Journal 50: 45-52.
- TRASAR-CEPEDA, C.; GIL-SOTRES, F. 1988. Kinetics of acid phosphatase activity in various soils of Galicia (NW Spain). Soil Biology & Biochemistry 20: 275-280.

- TRASAR-CEPEDA, C., LEIRÓS, M.C.; GIL-SOTRES, F. 2000a. Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in an area of the European temperate-humid zone (Galicia, NW Spain): specific parameters. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 747-755.
- TRASAR-CEPEDA, C., LEIRÓS, C., GIL-SOTRES, F.; SEOANE, S. 1998. Towards a biochemical quality index for soils: an expression relating several biological and biochemical properties. *Biology and fertility of Soils*, 26, 100-106.
- TRASAR-CEPEDA, C.; LEIRÓS, M.C.; SEOANE, S.; GIL-SOTRES, F. 2000b. Limitations of soil enzymes as indicators of soil pollution. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 1867-1875.
- TROFYMOW, J.A.; BARCLAY, H.F.; McCULLOUGH, K.M. 1991. Annual rates and elemental concentrations of litter fall in thinned and fertilized Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1601-1615.
- TRUMBORE, S. 2000. Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications* 10: 399-411.
- TSCHERKO, D.; KANDELER, E. 1997. Ecotoxicological effects of fluorine deposits on microbial biomass and enzyme activity in grassland. *European Journal of Soil Science* 48: 329-335.
- TUKEY, Jr., H.B. 1970. The leaching of substance from plants. *Annual Review of Plant Physiology* 21: 305-332.
- TURNER, B.L.; HAYGARTH, P.M. 2005. Phosphatase activity in temperate pasture soils: Potential regulation of labile organic phosphorus turnover by phosphodiesterase activity. *Science of Total Environment* 344: 27-36.
- TURNER, B.L.; Mc KELVIE; I.D.; HAYGARTH, P.M. 2002b. Characterization of water-extractable soil organic phosphorus by phosphate hydrolysis. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 27-35.
- UPADHYAY, V.P. 1993. Effect of initial litter quality on decomposition rates of the three leaf litter in Himalayan forest ecosystems. *Tropical Ecology* 34: 44-50.
- UPADHYAY, V.P.; PANDEY, U.; SING, J.S. 1985. Effect of habitat on decomposition of standard leaf-litter species. *Biology and Fertility of Soils* 1: 201-207.
- UPADHYAY, V.P.; SINGH, J.S. 1989. Patterns of nutrient immobilization and release in decomposing forest litter in Central Himalaya, India. *Journal of Ecology* 77: 127-146.
- UPADHYAY, V.P.; SINGH, J.S.; MEENTEMEYER, V. 1989. Dynamics and weight loss of leaf litter in Central Himalayan forest: abiotic versus litter quality influences. *Journal of Ecology* 77: 147-161.
- URI, V.; VARES, A.; TULLUS, H.; KANAL, A. 2007. Above-ground biomass production and nutrient and nutrient accumulation in young stands of silver birch on abandoned agricultural land.
- VALENTINE, H.; TRITON, L.; FURNIVAL, G. 1984. Subsampling trees for biomass, volume, or mineral content. *Forest Science* 30(3): 673-681.
- VALENTINI, R.; MATTEUCCI, G.; DOLMAN, A.J. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forest. *Nature* 404: 861-864.
- VAN DEN DRIESCHE, R. 1984. Prediction of mineral status of trees by foliar analysis. *Botanical Review.*, New York, 40: 347-394.
- VAN GESTEL, M.; MERCKX, R.; BALZAC, K. 1993. Seasonal fluctuations in microbial populations

- and available nutrients in forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 16: 205-210.
- VAN GESTEL, M.; MERCKX, R.; BALZAC, K. 1996. Spatial distribution of microbial biomass in microaggregates of a silty-loam soil and the relation with the resistance of microorganisms to soil drying. *Soil Biology & Biochemistry* 28 (4-5): 503-510.
- VANHALA, P. 2002. Seasonal variation in the soil respiration rate in coniferous forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1375-1379.
- VANHALA, P.; KIIKKILÄ, O.; FRITZE, H. 1996. Microbial response of forest soil to moderate anthropogenic air pollution. *Water, Air and Soil Pollution* 86: 173-186.
- VANLAUWE, B.; VANLANGENHOVE, G.; MERCKX, R.; VLASSAK, K. 1995. Impact of rainfall regime on the decomposition of leaf litter with contrasting quality under subhumid tropical conditions. *Biology and Fertility of Soils* 20:8-16.
- VARGAS, D.N.; BERTILLER, M.B.; ARES, J.O.; CARRERA, A.L.; SAIN, C.L. 2006. Soil C and N dynamics induced by leaf-litter decomposition of shrubs and perennial grasses of the Patagonian Monte. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 2401-2410.
- VELICER, G.J. 2003. Social strife in the microbial world. *Trends in Microbiology* 11: 330-336.
- VERCHOT, L.V.; BORELLI, T. 2005. Application of *para*-nitrophenol (*p*NP) enzyme assays in degraded tropical soils. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 625-633.
- VESTERDAL, L.; SCHMIDT, I.K.; CALLESEN, I.; NILSON, L.O.; GUNDERSEN, P. 2008. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 255: 2008.
- VINTON, M.A.; BURKE, I.C. 1997. Contingent effects of plant species on soils along a regional moisture gradient in the Great Plains. *Oecologia* 110: 393-402.
- VIRZO DE SANTO, A.; BERG, B.; RUTIGLIANO, F.A.; ALFANI, A.; FIORETO, A. 1993. Factors regulating early-stage decomposition of needle litters in five different coniferous forests. *Soil Biology & Biochemistry* 25: 1423-1433.
- VISSER, S.; PARKINSON, D. 1992. Soil biological criteria as indicators of soil quality: soil microorganisms. *American Journal of Alternative Agriculture* 7: 33-37.
- VITOUSEK, P.M. 1998. Foliar and litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Ecosystems* 1: 401-407.
- VITOUSEK, P.M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119: 553-572.
- VITOUSEK, P.M.; REINERS, W.A. 1975. Ecosystem succession and nutrient retention: A hypothesis. *Bioscience* 25: 376-381.
- VON MERSI, W.; SCHINNER, F. 1991. An improved and accurate method for determining the dehydrogenase activity of soils with iodonitrotetrazolium chloride. *Biology and Fertility of soils* 11: 216-220.
- WAGNER, R. 1969. Neue Aspekte zur Stickstoffanalytik in der Wasserchemie. *Jahrbuch Von Wasser* 36-263-318.
- WANG, J.R.; KIMMINS, J.P. 2002. Biomass estimations errors associated with the use of published regression equations of paper birch and trembling aspen. *North Journal of Applied Ecology Forest* 19: 128-136.

- WANG, Q.; WANG, S.; HUANG, Y. 2008. Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and mixed stand in southern China. *Forest Ecology and Management* 255: 1210-1218.
- WARDLE, D.A. 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen in soil. *Biological Reviews* 67: 321-358.
- WARING, R.H.; SCHLESINGER, W.H. 1985. *Forest Ecosystems: Concepts and Management*. Academic Press. London. 340 pp.
- WEBSTER, E.A.; HALPIN, C.; CHUDEK, J.A.; TILSTON, E.L.; HOPKINS, D.W. 2005. Decomposition in soil of soluble, insoluble and lignin-rich fractions of plant material from tobacco with genetic modifications to lignin biosynthesis. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 751-760.
- WEERAKKODY, J.; PARKINSON, D. 2006. Leaf litter decomposition in an upper montane rainforest in Sri Lanka. *Pedobiologia* 50: 387-395.
- WELTZIN, J.F.; KELLER, J.K.; BRIDGHAM, S.D.; PASTOR, J.; ALLEN, P.B.; CHEN, J. 2005. Litter controls plant community composition in a northern fen. *Oikos* 110: 537-546.
- WEST, A.W.; SPARLING, G.P.; SPEIR, T.W.; WOOD, J.M. 1988. Comparison of microbial carbon, nitrogen flux and ATP, and certain enzyme activities of a different textured soils subject to gradual drying. *Australian Journal of Soil Research* 26: 217-229.
- WETZEL, S.; DEMMERS, C.; GREENWOOD, J.S. 1989. Seasonally fluctuating bark proteins are a potential form of nitrogen storage in three temperate hardwoods. *Planta* 178: 275-281.
- WIEDER, R.K.; LANG, G.E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636-1642.
- WIRTH, C.; SCHUMACHER, J.; SCHULZE, E.-D. 2004. Generic biomass functions for Norway spruce in central Europe – a meta analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiology* 24: 121-139.
- WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M. 2003. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology* 17: 10-19.
- XIAOYAN, Z.; LIKAI, Z.; GUANYUN, W. U. 1992. Urea hydrolysis in a brown soil: effect of hydroquinone. *Soil Biology & Biochemistry* 24: 165-170.
- XU, M.; QI, Y. 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern. *Global Change Biology* 7: 667-677.
- XU, X. 2006. Nutrient dynamics in decomposing needles of *Pinus luchuensis* after typhoon disturbance in a subtropical environment. *Annals of Forest Science* 63: 707-713.
- XU, X.; HIRATA, E.; ENOKI, T.; TOKASHIKI, Y. 2004. Leaf litter decomposition and nutrient in a subtropical forest after typhoon disturbance. *Plant Ecology* 173: 161-170.
- YANG, Y.S.; CHEN, G.-S.; GUO, J.-F.; LIN, P. 2004a. Decomposition dynamic of fine roots in a mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Tsoongiodendron odorum* in mid-subtropics. *Annals of Forest Science* 61: 65-72.
- YANG, Y.S.; GUO, J.F.; CHEN, G.S.; XIE, J.S.; CAI, L.P.; LON, P. 2004b. Litterfall, nutrient return, and leaf-litter decomposition in four plantations compared with a natural forest in subtropical

- China. *Annals of Forest Science* 61: 465-476.
- YASUMURA, Y.; ONODA, Y.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. 2005. Nitrogen resorption from leaves under different growth irradiance in three deciduous woody species. *Plant Ecology* 178: 29-37.
- YUAN, Z.Y.; LI, L.H.; HAN, X.G.; HUANG, J.S.; JIANG, G.M.; WAN, S.Q.; ZHANG, W.H.; CHEN, Q.S. 2005. Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments* 62: 191-202.
- ZABEK, L.M.; PRESCOTT, C.E. 2006. Biomass equations and carbon content of aboveground leafless biomass of hybrid poplar in Coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management* 223: 291-302.
- ZELLER, V.; BARGETT, R.D.; TAPPEINER, U. 2001. Site and management effects on soil microbial properties of subalpine meadows: a study of land abandonment along a north-south gradient in the European Alps. *Soil Biology and Biol. Biochemistry* 24: 317-332.
- ZERVA, A.; BALL, T.; SMITH, K.A.; MENCUCCINI, M. 2005. Soil carbon dynamics in a Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong) Carr.) chronosequence on a peaty gley. *Forest Ecology and Management* 205: 227-240.
- ZHOU, J.; DAVEY, M.E.; FIGUERAS, E.; RIVKINA, E.; GILICHINSKY, D.; TIEDJE, J.M. 1997. Phylogenetic diversity of a bacterial community from Siberian tundra soil DNA. *Microbiology* 143: 3913-3919.
- ZIANIS, D.; MENCUCCINI, M. 2003. Aboveground biomass relationships for beech (*Fagus moesiaca* Cz.) trees in Vermio Mountain, Northern Greece, and generalised equations for *Fagus* sp. *Annals of Forest Science* 60: 439-448.
- ZIANIS, D.; MUUKKONEEN, P.; MÄKIPÄÄ, R.; MENCUCCINI, M. 2005. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. *Silva Fennica Monographs* 4, 63 p.
- ZIMMER, M.; TOPP, W. 2000. Species-specific utilization of food sources by sympatric woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Journal of Animal Ecology* 69: 1071-1082.
- ZVYAGINTESEV, D.G. 1994. Vertical distribution of microbial communities in soils. En: Ritz, K.; Dighton, J.; Giller, K.E. (Eds.) *Beyond the Biomass*. Wiley and Blackwell Scientific Publications, Chichester and Oxford, pp. 29-37.
- ZWIKEL, S.; LAVEE, H.; SARAH, P. 2007. Temporal dynamics in arylsulfatase enzyme activity in various microenvironments along a climatic transect in Israel. *Geoderma* 140: 30-41.

7. ANEXOS

ANÉXO 1.

Scientific Research and Essay Vol. 2 (2), pp.062-070, February 2007
 Available online at <http://www.academicjournals.org/SRE>
 ISSN 1992-2248 © 2007 Academic Journals

Full Length Research Paper

Effect of forest management on plant species diversity in *Castanea sativa* stands in Salamanca (Spain) and the Cévennes (France)

Hélène Gondard¹, Ignacio Santa Regina^{2*}, Sergio Salazar², Alvaro Peix² and Francois Romane¹.

¹Cefe (C.N.R.S.-U.P.R. 9056), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

²Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca, P. box 257 C/Cordel de Merinas 40, E-37071 Salamanca, Spain.

Accepted 19 January, 2007

For the last centuries, marked land use changes have taken place throughout the Mediterranean region. These changes have a great impact on plant diversity, variations of which can affect in return ecosystem functioning. This is particularly true for sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) stands (groves or coppices) that have been more or less abandoned since the end of the last century. Thus, our objective was to analyse the consequences of various management types on plant species diversity, or to analyse if the land use changes may affect the diversity of plant species in chestnut areas of Southern Europe: in chestnut stands of the Honfria forest, located in the South of Salamanca province in Spain, and in the Cévennes in Southern France. Results indicate that plant species diversity is higher in groves than in coppice stands. Cultivated groves were generally characterized by small heliophilous therophytes, and abandoned groves by hemicryptophytes with anemochorous dispersal mode and chamaephytes. Coppice stands were characterized more particularly by phanerophytes with zoochorous dispersal mode. Thus, plant species diversity differs according to management types. The 17% of common species were found between the two Mediterranean areas studied. This difference can be explained by different ecological conditions (elevation, soil type), different management types (grove, coppice stand), and different stand characteristics (shoot density, diameter at breast height). The cultivated grove plots were very different from the other stands that constituted one sub-group. In the Honfria forest, the values of Jaccard index indicated that the cultivated grove had a plant species composition very different from the other stands. In the Cévennes, the lowest values of the Jaccard index were also found between the cultivated grove and the other stands. One solution could be to maintain a landscape mosaic constituted of diverse chestnut stands modified by human activities (chestnut groves, abandoned chestnut groves and chestnut coppice stands). This could allow the enhancement of the high regional plant diversity.

Key words: Functional trait, cultural abandonment, grove, coppice stand, *Castanea sativa*, Mediterranean area.

INTRODUCTION

By the end of the last century, chestnut stand management has been more or less abandoned because of rural exodus and tree diseases (Pitte, 1986; Romane et al., 1992; Etienne et al., 1998). Nevertheless, chestnut stands, groves and coppices cover large areas in the

Mediterranean Basin and particularly in Portugal, Spain, France, Italy and Greece, and there are rich areas in plant species. Thus, it is urgent to analyse the effects of abandonment on plant species diversity in chestnut stands to develop management strategies which will allow conserving biodiversity and at the same time to optimize productivity and profitability. The characterization of community response to abandonment in terms of functional traits appears as a promising tool to achieve this goal (McIntyre et al., 1995; Hadar et al., 1999). The

*Corresponding author. E-mail: ignac@usal.es. Phone: +34 923 219606. Fax: +34 923 219609.

Table 1. Characteristics of the two mediterranean areas studied.

	Honfría Forest	Cévennes
Mediterranean area	Salamanca province, Spain	Southern France
Altitude (m)	900	650
Mean annual rainfall (mm yr ⁻¹)	1600	1300
Mean annual temperature (°C)	11	12
Mean duration of summer drought	4 months	3 months
Parent material	schist	schist
Soil	Huminc Cambisol	Dystric Cambisol

classification of species by their functional traits is a practice long exercised by ecologists (Raunkiaer, 1934; Körner, 1993; Gitay et al., 1996). The use of life traits in comprehension of plant species dynamics in relation with disturbance is clearly demonstrated by many authors (McIntyre et al., 1995; Díaz et al., 1999; Landsberg et al., 1999; McIntyre and Lavorel, 2001; Gondard et al., 2003a, 2003b). These authors hypothesize that there exists a pattern of response to perturbation (logging, grazing, cultural abandonment, etc.), linked to species biology, identical for plant species community which belongs to different environment and management (McIntyre et al., 1999). Thus, this approach allows to analyze ecosystem functioning and response to abandonment by focusing on vegetation description defined by functional traits and not only by species (Pillar, 1999). Functional traits fall into three biological categories: morphological traits, life history traits indicating plant behavior in the environment, and regeneration traits (Lavorel et al., 1997). Several empirical studies (Grime, 1997; Tilman et al., 1997) have demonstrated that ecosystem function is mainly a consequence of the prevailing strategies of constituent species, in interaction with the abiotic environment; some of the experimental effects that are referred to diversity are probably a consequence of the effect of abiotic conditions (Tilman et al., 1997; Schlöpfer et al., 1999).

We focused on plant species diversity occurring in understorey stratum which is a very important component in ecosystem functioning (Host and Pregitzer, 1991; Arsenault and Bradfield, 1995; Brakenhielm and Lui, 1998). Plant species diversity in the understorey is sensitive to changes of ecosystem conditions (Pregitzer and Barnes, 1982; Strong et al., 1991; Mitchell et al., 1997, 1998). Our hypotheses: species diversity differs according to management types, and it is possible to identify functional traits of plant species characteristic of one management type. The floristic differences between the stands under different management could be due to physiography, canopy density and other parameters as shoot density, basal area, soil type etc.

Our objectives were to analyse the consequences of various management types on plant species diversity, or to analyse if the land use changes may affect the diversity of plant species in chestnut areas of Southern

Europe.

MATERIALS AND METHODS

Data collection

Our studies were carried out in two Mediterranean areas, in the Honfría forest, located in the South of Salamanca province in Spain, and in the Cévennes in Southern France (Table 1). The Honfría forest is representative of traditional chestnut (*Castanea sativa*) management practiced over many centuries in Spain, but also a model of possible sustainable management in the future (Santa Regina et al., 2005). In this forest, chestnut is considered as a paraclimax species (an introduced species and well adapted) and oak (*Quercus pyrenaica* Wild.) as a climax species. Thus, we selected five stands that are representative of this forest: a chestnut cultivated grove (for fruit), a chestnut abandoned grove, a chestnut coppice (for wood), a mixed chestnut-oak stand, and a pure oak stand. In the Cévennes, we identified a succession following agricultural abandonment from chestnut cultivated grove (for fruit) to chestnut old coppice stand (for wood). Thus, we selected five stages that form the following gradient: a cultivated grove, an abandoned grove, a young coppice (< 25 years old), a medium aged coppice stand (between 26 and 50 years old), and an old coppice stand (>51 years old). The stand characteristics of the stands selected are given in Table 2. In each stand selected, we designed five 10 x 10 m plots. The plots were contiguous because there was only little area available at the site with relatively homogeneous topographic conditions, and in order to respect 100 m² plot size minimum.

The diameter at breast height (DBH) of all trees, included in 1 ha area, at each experimental forest were measured and their distribution in diameter classes (5 - 10, 10-15, 15-20, 20-25 cm, and so on...) were calculated for the Spanish (chestnut cultivated grove (for fruit): 310 trees ha⁻¹, a chestnut abandoned grove: 380 trees ha⁻¹, a chestnut coppice (for wood): 1890 trees ha⁻¹, a mixed chestnut-oak stand: 2325 trees ha⁻¹, and a pure oak stand: 3210 trees ha⁻¹) and French sites (chestnut cultivated grove 410 trees ha⁻¹, chestnut abandoned grove: 420 trees ha⁻¹, chestnut old coppice stand: 2600 trees ha⁻¹, chestnut medium coppice stand: 2900 trees ha⁻¹, chestnut young coppice stand: 3600 trees ha⁻¹) and this measure give us the measure of basal area. Tree age was estimated by the Pressler technique in various representative diameter classes (Génova, 2000). The tree height was measured in all trees in 1 ha chestnut forest area, where all the trees were counted.

In each plot, we recorded all plant species occurring in the understorey stratum. The plant cover of each species was estimated by point quadrat method (Gounot, 1969), using 100 points, i.e. one point every 10 cm, along a 10 m line traversing each plot. According to previous works (Gondard et al., 2003a, 2003b), 100 m² plots appeared to be suitable for reflecting this kind of vegetation

Table 2. Main characteristics of stands selected in the Cévennes in France, and in Honfría forest in Spain. Confidence intervals 95%. For each site, mean values in the same column followed by different letters are significantly different. Mann-Whitney test, 95%.

Site	Stand	Tree age (years)	Tree height (m)	Diameter at breast height (cm)	Shoot density (shoot ha ⁻¹)	Basal area (m ² ha ⁻¹)
Cévennes France	Cultivated grove	70	18.00 ± 1.0 ^a	45.00 ± 7.1 ^a	120 ± 45 ^a	26 ± 18 ^a
	Abandoned grove	75	17.40 ± 0.5 ^a	44.60 ± 11.5 ^a	440 ± 195 ^a	45 ± 21 ^a
	Young coppice	16	11.20 ± 0.8 ^{b,c}	9.40 ± 1.5 ^b	1 040 ± 611 ^b	8 ± 4 ^b
	Medium coppice	39	12.40 ± 0.9 ^c	17.80 ± 7.8 ^{c,d}	1 080 ± 396 ^b	17 ± 14 ^{c,d}
	Old coppice	56	16.40 ± 0.5 ^d	24.00 ± 4.8 ^d	840 ± 488 ^b	35 ± 13 ^d
Honfría Forest Spain	<i>C. sativa</i> cultivated grove	90	11.30 ± 1.3 ^b	18.30 ± 2.1 ^c	295 ± 20 ^a	23.40 ± 5 ^b
	<i>C. sativa</i> abandoned grove	85	8.90 ± 0.8 ^a	20.40 ± 3.0 ^c	382 ± 30 ^a	18.50 ± 4 ^a
	<i>C. sativa</i> coppice stand	70	15.3 ± 1.3 ^c	12.90 ± 1.7 ^b	1 892 ± 100 ^b	28.40 ± 8 ^c
	Mixed <i>C. sativa</i> - <i>Q. pyrenaica</i> stand	60	10.7 ± 0.8 ^b	8.90 ± 1.2 ^a	3 208 ± 150 ^c	21.40 ± 5 ^a
	<i>Q. pyrenaica</i> pure stand	75	12.2 ± 1.0 ^b	11.60 ± 1.5 ^b	2 960 ± 125 ^c	26.50 ± 7 ^c

tation. Each plant species recorded was characterized by functional traits in order to investigate how species composition changed in response to management type (grove, abandoned grove, coppice stand). These functional traits refer to morphology (height plant, Raunkiaer's life form (Raunkiaer, 1934)), life history trait (light tolerance), and regeneration trait (dispersal mode). We obtained information about these life traits from botanical literature (Molinier and Müller, 1938; Pignatti, 1982; Rameau et al., 1989; Bonnier, 1990; De Bolos et al., 1993; Jauzein, 1995). The use of functional traits in comprehension of plant species dynamic in relation to perturbation is clearly demonstrated (McIntyre et al., 1999).

Data analysis

In order to obtain an overview of the data, we performed Correspondence Analysis (Greenacre, 1984) from a matrix composed by the 209 plant species observed in the 50 plots (25 in the Honfría forest, and 25 in the Cévennes in France), and hierarchical ascending classification to identify groups in factorial plane (Roux, 1985). The criteria to compare plots were species richness (number of taxa per 100 m² square) and species diversity (Pielou, 1975; Magurran, 1988). Among the many diversity indices available, we chose the Shannon-Weaver's index (H'), which was recommended by Pielou, (1975): $H' = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2(p_i)$, where p_i is the abundance ratio of species (i) in the square, and n is the species number in the square. Jaccard index was also calculated to obtain percentage of similarity of plant species composition between stands (Jaccard, 1908; Roux and Roux, 1967): $J_{ab} = 100 N_{ab} / (N_a + N_b - N_{ab})$ where N_a is the species number in (a) stand, N_b is the species number in (b) stand, and N_{ab} is the number of common species in (a) and (b) stands. The means were compared pair wise by the Mann-Whitney non-parametric test (Falissard, 1998).

In each Mediterranean area, to quantify the effects of management types on species functional traits we used CA and Canonical Correspondence Analysis (Ter Braak, 1987), and hierarchical ascending classification to identify groups in factorial plane (Roux, 1985). The first step was to perform a CA of the table composed by plant species observed on the entire point quadrat set (67 in Honfría forest in Spain, and 41 in the Cévennes in France) and management types. The second step was to process the CCA in

order to determine the fraction of variance of the species-management types explained by the species-functional traits. Moreover, hierarchical ascending classification was used to identify groups in factorial planes (Roux, 1985).

RESULTS

Diversity indexes

Representation in the plane of the first two axes of plots after a correspondence analysis of the matrix composed by 50 plots (25 in the Honfría forest in Spain, and 25 in the Cévennes in France) and 209 plant species observed in the plots (Figure 1). Grouped were identified by a hierarchical ascendant classification. Subgroups are indicated in bold.

The first letter indicates the country, the second and the third letters indicate the type of stand and the number indicates the repetition (5 plots by type of stand). SCG = Spain *C. sativa* Cultivated Grove, SAG = *C. sativa* Spain Abandoned Grove, SCO = Spain *C. sativa* Coppice, SME = Spain Mixed *C. sativa*-*Q. pyrenaica*, SQU = Spain *Q. pyrenaica*. FCG = France Cultivated Grove, FAG = France Abandoned Grove, FYC = France Young Coppice, FMC = France Medium Coppice, FOC = France Old Coppice.

This representation in the plane of the first two axes after a correspondence analysis of the matrix, about the species richness and the hierarchical ascending classification allowed us to identify two plot groups that correspond to the two Mediterranean areas studied the Honfría forest in Spain and the Cévennes in France (Figure 1). Thus, there exists a very strong Mediterranean area effect on separating vegetal species and their intrinsic structure. Indeed, we found only 17% of common species

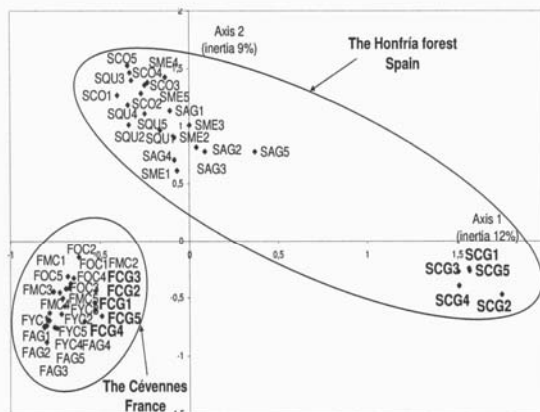


Figure 1. Representation in the plane of the first two axes of plots after a correspondence analysis of the matrix. Grouped were identified by a hierarchical ascendant classification. Subgroups are indicated in bold.

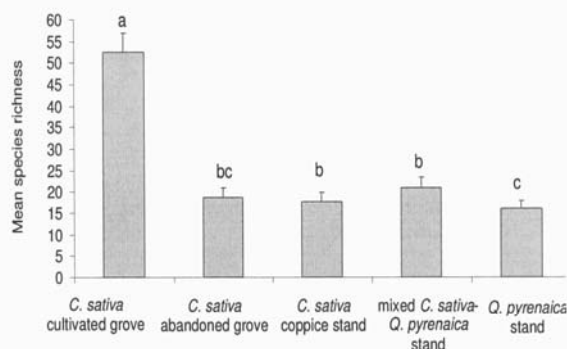


Figure 2. Mean species richness in the Honfría forest in Spain. Mean values with different letters are significantly different. Mann-Whitney test, 95%.

between the two Mediterranean areas (see Appendix). Moreover, in each group, the cultivated grove plots were very different from the other stands that constituted one sub-group. In the Honfría forest, the values of Jaccard index indicated that the cultivated grove had a plant species composition very different from the other stands (Figure 1). In the Cévennes, the lowest values of the Jaccard index were also found between the cultivated grove and the other stands.

By analyses of species richness, in the Honfría forest, this species richness was the highest in the *C. sativa* cultivated grove with 53 ± 4 species, and the lowest in the *Q. pyrenaica* stand with 16 ± 2 species (Figure 2). Species richness in *C. sativa* abandoned grove, *C. sativa* coppice stand and mixed *C. sativa-Q. pyrenaica* stand

was not significantly different with 19 ± 2 species, 18 ± 2 species, 21 ± 2 species respectively. In the case of the Cévennes, species richness was the highest in the *C. sativa* cultivated grove, and the lowest in the old *C. sativa* coppice stand, and both values were significantly different from the other stands ($p < 0.01$) (Figure 3). Species richness decreased irregularly along the successional gradient following abandonment of the chestnut groves.

According to the Shannon index in the Honfría forest, species diversity was the highest in the *C. sativa* cultivated grove (3.3 ± 0.3) and the lowest in the *C. sativa* abandoned grove (1.7 ± 0.2), and the *C. sativa* coppice stand (1.4 ± 0.2) (Figure 4). The *Q. pyrenaica* stand (2.1 ± 0.2) had lower species diversity than *C. sativa* cultivated gro-

066 Sci. Res. Essays

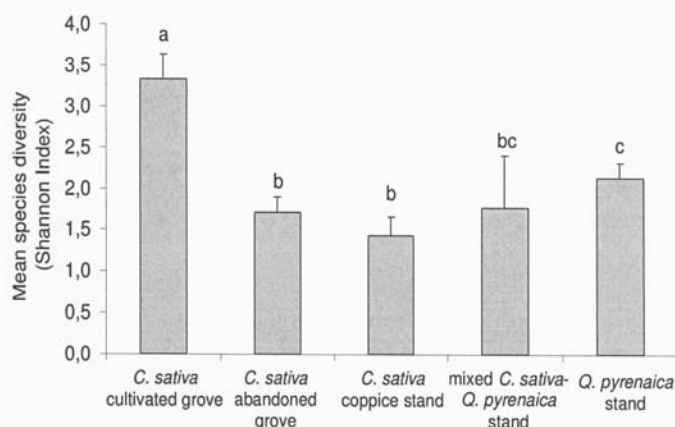


Figure 4. Mean species diversity in the Honfria forest in Spain. Mean values with different letters are significantly different. Mann-Whitney test, 95%.

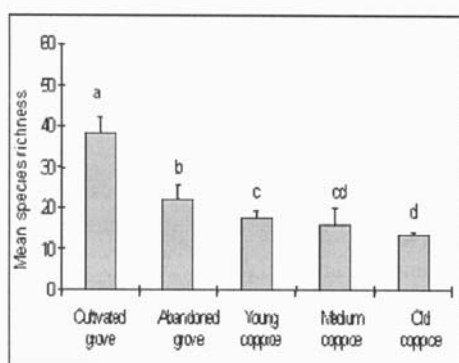


Figure 3. Mean species richness along the successional gradient in the Cévennes in France. Mean values with different letters are significantly different. Mann-Whitney test, 95%.

ve, and the same species diversity as mixed *C. sativa*-*Q. pyrenaica* stand (1.8 ± 0.6). The species richness of the *Q. pyrenaica* stand was low, compared to the other stands, but the species diversity in this *Q. pyrenaica* stand was comparable to the other stands. Thus, in *Q. pyrenaica* stand, there were no species dominating the others. In the Cévennes, species diversity was higher in cultivated groves than in the other stands (Figure 5).

Plant functional traits and management types

Representation in the plane of the first two axes of functional traits after a canonical correspondence analy-

sis from a matrix (Figure 6) composed of the 67 plant species observed on the line point quadrat of the 25 plots in the Honfria forest in Spain and a matrix composed by the same plant species and their functional traits. Groups were identified by a hierarchical ascending classification. For the Honfria forest, we distinguished three groups in the plane of the two axes of the CCA. Group 1 composed of *C. sativa* cultivated groves was characterized by small heliophilous therophytes (*Anthemis pratensis*, *Trifolium angustifolium*, etc.) (Figure 6). The *C. sativa* coppice stands, group 2, were characterized by shade tolerant phanerophytes with zoochorous dispersal mode and geophytes (*Aristolochia pallida*, *Prunus avium*, etc.). The *C. sativa* abandoned groves, mixed *C. sativa*-*Q. pyrenaica* coppice stands and *Q. pyrenaica* coppice stands, group 3, were composed essentially by hemicyptophytes and chamaephytes with anemochorous or barochorous dispersal mode (*Anthoxanthum odoratum*, *Genista hispanica*, etc.). In the case of the Cévennes, the *C. sativa* cultivated groves (group 1) were characterized by therophytes with anemochorous dispersal mode and geophytes (*Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia*, etc.) (Figure 7). The *C. sativa* abandoned groves and the young coppice stands (group 2) were characterized by heliophilous hemicyptophytes and chamaephytes (*Erica cinerea*, *Hieracium murorum*, etc.). The *C. sativa* medium and old coppice stands (group 3) were composed more particularly by phanerophytes with zoochorous dispersal mode (*Hedera helix*, etc.).

DISCUSSION

The main trend emerging from species richness data indicated that species richness was higher in the chestnut

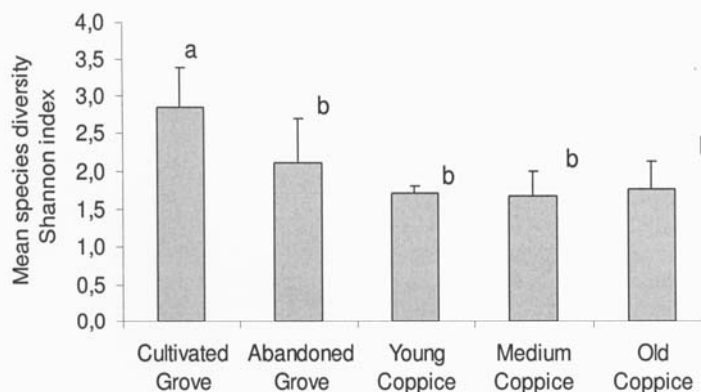


Figure 5. Mean species diversity along the successional gradient in the Cévennes in France. Mean values with different letters are significantly different. Mann-Whitney test, 95%.

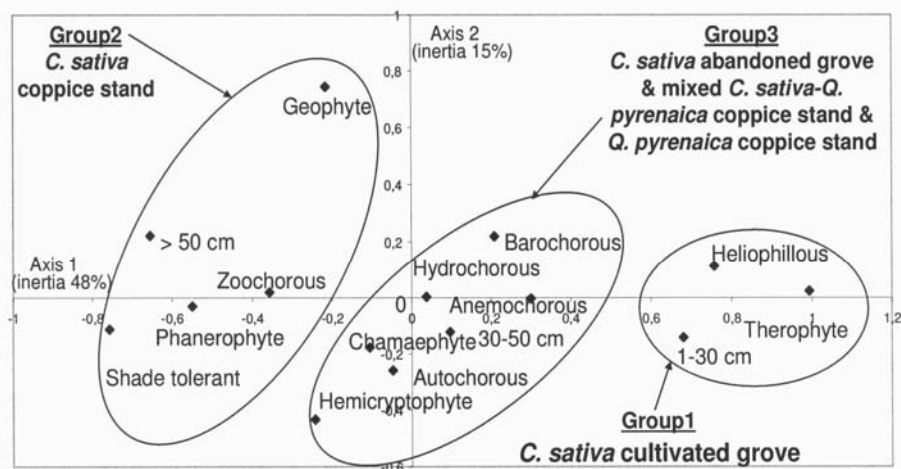


Figure 6. Representation in the plane of the first two axes of functional traits after a canonical correspondence analysis in the Honfría forest in Spain. Groups were identified by a hierarchical ascending classification.

cultivated chestnut groves than in coppice stands; both in the Honfría forest in Spain and in the Cévennes in France. Thus, a complete abandonment of a chestnut grove does not automatically induce the highest plant species diversity in the understorey (Houssard et al., 1980; Gondard et al., 2001). Moderate grazing, occasional ploughing, and pruning occurred in the well managed groves, and generated heterogeneity, both spatially and temporally, to produce a patchy habitat conducive to the maintenance of high levels of biodiversity (Shachak and Brand, 1991; Caswell and Cohen, 1991). Moreover, species richness in the cultivated grove of the Honfría

forest (53 ± 4 species) was significantly higher than in the cultivated grove of the Cévennes (38 ± 4 species) ($p < 0.01$). This difference may be explained by the strawberry culture under chestnut grove in the Honfría forest in Spain, some years ago. Growing awareness of the rapid loss of global biodiversity has stimulated the discussion on the functional relationship between species diversity and ecosystem processes (Schulze and Mooney, 1993). At local and regional scales, forest use changes are among the most immediate drivers of species diversity. Intensification of forest use is supposed to both change the composition and reduce the diversity of

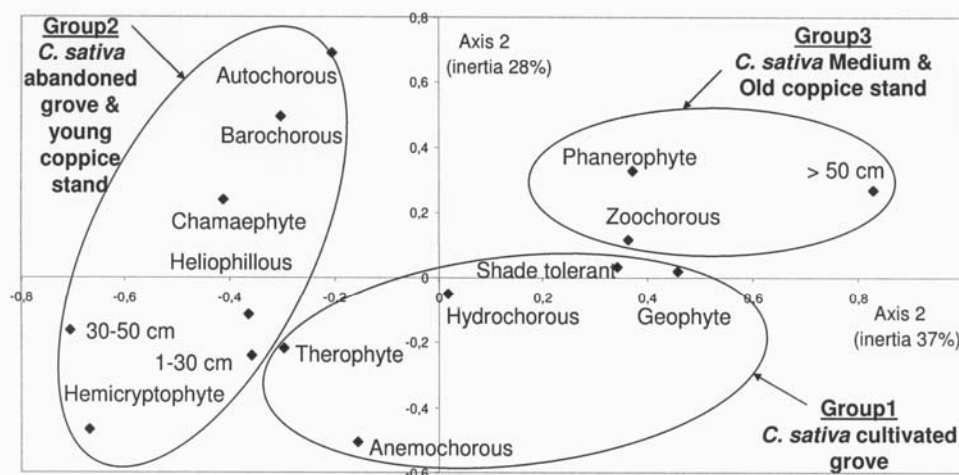


Figure 7. Representation in the plane of the first two axes of functional traits after a canonical correspondence analysis in the Cévennes in France. Groups were identified by a hierarchical ascending classification.

biological communities (Medail et al., 1998; Schlöpfer et al., 1999). One of the possibilities to avoid the current loss of biodiversity could be to reduce the intensity of forest use, as well as to abandon cultivated forest.

About the plant species composition, the low values of Jaccard index indicated that few species were common to the two areas. This can be explained by the different ecological conditions between both areas (McIntyre et al., 1995; Landsberg et al., 1999; Gondard et al., 2003b), Salamanca province and the Cévennes differ by climate (especially duration of summer drought, practically without rainfall during the three summer months in Spain), elevation and by soil type (humic Cambisol soils in the Honfría forest, and dystric Cambisol soils in the Cévennes). In the analyses for each Mediterranean area, the low similarity in plant species composition between studied stands can be explained by the differences of management type (grove and coppice stand) and stand characteristics (shoot density, diameter at breast height, etc.). The differences concerning management type were observed in the two forest sites (Honfría forest in Spain and in the Cévennes in France), as well as in Extremadura (a region of Central Spain) in the study of Rubio et al. (1999); plant species composition in *C. sativa* cultivated groves were very different from the coppice stands, for the different light penetration across different trees density and different litter on the soil.

We assume that species diversity differs according to management types (groves and coppice stands). Indeed, groves have, in general, large trees with regular pruning, understorey cleaning, etc., and coppices have many shoots without cleaning but logging. It could be possible

to identify functional trait of plant species characteristic of one management type.

The analysis of the species composition changes with respect to management type (CCA analyses) showed that generally small heliophilous therophytes characterized *C. sativa* cultivated groves. Indeed, in well managed groves, chestnut trees have large spacing and thus light, which is recognized as a factor linked positively with species richness (Barkham, 1992; Gilliam et al., 1995), is available in the understorey and favored annuals and short lived perennials (Grime, 1979; Grubb, 1986; McIntyre et al., 1995; Pettit et al., 1995). The effects of species (such as species richness) or functional diversity on ecosystem functioning are expected to increase with the magnitude of the differences among species or functional types (Tilman et al., 1997). Removal of plant functional types, representing permanent exclusion of plant species from the species pool, has important consequences for ecosystem processes and properties such as productivity, decomposer activity, nutrient uptake and ecosystem stability. Hemicryptophytes with anemochorous dispersal mode and chamaephytes characterized *C. sativa* abandoned groves, mixed *C. sativa*-*Q. pyrenaica* coppice stands, *Q. pyrenaica* coppice stands, and young *C. sativa* coppice stands. According to Julve, (1989), hemicryptophytes could colonize all types of environment. As in the old field succession studies performed in Mediterranean region by Houssard et al. (1980) and Debussche et al. (1996), we found that phanerophytes with zoochorous dispersal mode characterized more particularly coppice stands, where the management was lower.

Conclusion

Species diversity differs according to management types, and it is possible to identify functional trait of plant species characteristic of one management type. We found that the highest plant species diversity was observed in cultivated groves. Perturbations were necessary to maintain a quite high level of species diversity. In contrast, the abandonment of chestnut stands, for decades or even centuries, will turn into closed and homogeneous vegetation with decreasing plant diversity. One solution could be to maintain a landscape mosaic constituted of diverse chestnut stands modified by human activities (chestnut groves, abandoned chestnut groves and chestnut coppice stands). This could allow the enhancement of the high regional plant diversity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the European Union (MANCHEST QLK5-CT-2001 – 00029 z contracts, DG XII, for financial support). We also warmly thank Michel Grandjanny, Anna Grossmann, Marie Maistre, Alain Renaux, and Jesús Hernández for their participation in collecting data in the chestnut ecosystem. We are grateful to Anthony Bridgewood for translation revision.

REFERENCES

- Arsenault A, Bradfield GE (1995). Structural-compositional variation in three age-classes of temperate rainforests in southern British Columbia. *Can. J. Bot.* 73: 54-64.
- Barkham JP (1992). The effects of coppicing and neglect on the performance of the perennial ground flora. In Buckley GP (Ed.) *Ecology and Management of Coppice Woodlands*, Chapman and Hall, London, pp. 115-145.
- Bonnier G (1990). La grande flore. France, Suisse, Belgique et pays voisins. *Berlin, Paris*. 5(1): 400, 729.
- Brakenhielm S, Lui Q (1998). Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in boreal pine forest. *Biol. Conserv.* 7: 207-220.
- Caswell H, Cohen JE (1991). Communities in patchy environments. In: Kolasa J, Pickett, SA (eds.) *Ecological Heterogeneity*, Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin, New York, 86: 96-122.
- De Bolós O, Vigo J, Masalles RM, Ninot JM (1993). *Flora manual dels països catalans*. Portic SA Edició, Barcelona. pp. 1 - 247
- Debussche M, Escarré J, Lepart J, Houssard C, Lavorel S (1996). Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *J. Vegetat. Sci.* 7: 519-526.
- Díaz S, Cabido M, Zak M, Martínez Carretero E, Aranibar J (1999). Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *J. Veg. Sci.* 10: 651-660.
- Etienne M, Aronson J, Le Floch E (1998). Abandoned lands and land use conflicts in southern France. Piloting ecosystem trajectories and redesigning outmoded landscapes in the 21st century. In: Rundel PW, Montenegro G, Jaksic F (eds.) *Landscape degradation and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*, Ecological Studies Series n° 136, Springer, Berlin. pp. 127-140.
- Falissard B (1998). Comprendre et utiliser les statistiques dans les sciences de la vie. Collection Evaluation et Statistique. Masson (Ed.), Paris.
- Génova M (2000). Estudio de los anillos de crecimiento y su relación con las variables meteorológicas en el pinar de Lillo (León). *Ecología* 12: 237-250.
- Gilliam FS, Turrill NL, Bethadams M (1995). Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecol. Appl.* 5: 947-955.
- Gitay H, Wilson JB, Lee WG (1996). Species redundancy: a redundant concept? *J. Ecol.* 84: 121-124.
- Gondard H, Romane F, Grandjanny M, Li J, Aronson J (2001). Plant species diversity changes in abandoned chestnut (*Castanea sativa*) groves in southern France. *Biodivers. Conserv.* 10: 189-207.
- Gondard H, Jauffret S, Aronson J, Lavorel S (2003a). Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. *Appl. Veg. Sci.* 6: 223-234.
- Gondard H, Romane F, Aronson J, Shater Z (2003b). Impact of soil surface disturbances on functional group diversity after clear-cutting in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) forests in southern France. *For. Ecol. Manage.* 180: 165-174.
- Gounot M (1969). *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris.
- Greenacre MJ (1984). *Theory and applications of Correspondence analysis*. Academic Press, London.
- Grime JP (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley J, Chichester S (eds).
- Grime JP (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* 277:1260-1261.
- Grubb PJ (1986). Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich communities. In: Diamond J, Case TJ (eds) *Community ecology*, Harper and Row, New York. pp 207-225.
- Hadar L, Noy-Meir I, Perevolotsky A (1999). The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community: functional groups versus species. *J. Veg. Sci.* 10: 673-682.
- Host GE, Pregitzer KS (1991). Ecological species groups for upland forest ecosystems of northwestern Lower Michigan. *For. Ecol. Manage.* 43: 87-102.
- Houssard C, Escarré J, Romane F (1980). Development of species diversity in some Mediterranean plant communities. *Veg.* 43: 59-72.
- Jauzein P (1995). *Flore des champs cultivés*. Edition INRA, Paris. p. 898.
- Julve P (1989). Sur les relations entre types biologiques et stratégies adaptatives chez les végétaux. *Bull. Ecol.* 20: 79-80.
- Körner C (1993). Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: Schulze E.D., Mooney, H.A. (Eds.) *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Springer-Verlag, Berlin.
- Landsberg J, Lavorel S, Stol J (1999). Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *J. Veg. Sci.* 10: 683-696.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA (1997). Plant functional classification: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Tree* 12 (12): 474-478.
- Magurran AE (1988). *Ecological diversity and its measurements*. Croom Helm, London.
- McIntyre S, Lavorel S (2001). Livestock grazing in sub-tropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *J. Ecol.* 89: 209-226.
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes TDA. (1999). Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* 10: 621-630.
- McIntyre S, Lavorel S, Tremont RM (1995). Plant life history attributes: their relationships to disturbance response in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 83: 31-44.
- Medail F, Roch P, Taton T (1998). Functional groups in phytocology: an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France. *Acta Oecol.* 19: 263-274.
- Mitchell RJ, Marrs RH, Auld MHD (1998). A comparison study of the seedbanks of heathland and succession habitats in Dorset, Southern England. *J. Ecol.* 86: 588-596.
- Mitchell RJ, Marrs RH, Le Duc MG, Auld MHD (1997). A study of succession on lowland heaths in Dorset, Southern England: changes in vegetation and soil properties. *J. Appl. Ecol.* 6: 1426-1444.
- Molinier R, Müller P (1938). *La dissémination des espèces végétales*. Lesot A, Paris, Vol. 64.
- Pettit NE, Froend RH, Ladd PG (1995). Grazing in remnant woodland

- vegetation: changes in species composition and life form groups. *J. Veg. Sci.* 6: 121-130.
- Pielou RH (1975). *Ecological diversity*. A Wiley-Interscience Publication, New York.
- Pignatti S (1982). *Flora d'Italia*. Edagricole (Ed.), Bologna. 3: 2302.
- Pillar VD (1999). On the identification of optimal plant functional types. *J. Veg. Sci.* 10 (5): 631-640.
- Pitte MW, (1986). *Terre de castanide, hommes et paysage du châtaignier de l'antiquité à nos jours*. Editions Fayard, Evreux. p. 471
- Pregitzer KS, Barnes BV (1982). The use of ground flora to indicate edaphic factors in upland ecosystems of the McCormick experimental forest, Upper Michigan. *Can. J. For. Res.* 12: 661-672.
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G (1989). *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Plaines et collines*. Institut Développement Forestier, Dijon. p. 1785.
- Raunkiaer C (1934). *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford, p. 632.
- Romane F, Bacilieri R, Bran D, Bouchet MA (1992). Natural degenerate Mediterranean forests: Which future? The examples of the holm oak (*Quercus ilex* L.) and chestnut (*Castanea sativa* Mill.) coppice stands. In: Teller A., Mathy, P., Jeffers, J.N.R. (Eds.) *Responses of forest ecosystems to environmental changes*. Elsevier Appl. Sci. London and New York. p. 374-380.
- Roux G, Roux M (1967). A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Revue de statistique appliquée* 15(2): 59-72.
- Roux M (1985). *Algorithmes de classification*, Masson, Paris p. 151.
- Rubio A, Gavilán R, Escudero A (1999). Are soil characteristics and understorey composition controlled by forest management? *For. Ecol. Manage.* 113: 191-200.
- Santa Regina I, Salazar S, Leonardi S, Rapp M (2005). Nutrient Pools to the Soil through Organic Matter in Several *Castanea sativa* Mill. Coppices of Mountainous Mediterranean Climate Areas. *ISHS Section Nuts and Mediterranean Climate Fruits. Acta Hort.* 693: 341-348.
- Shachak M, Brand S (1991). Relations among spatio-temporal heterogeneity population abundance and variability in desert. In: Kolasa J, Pickett SA (eds). *Ecological Heterogeneity*, Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin, New York, 86: 202-223.
- Schlöpfer F, Schmid B, Seidl I (1999). Expert estimates about effects of biodiversity on ecosystem processes and services. *Oikos* 84: 346-352.
- Schulze ED, Mooney HA (1993). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin.
- Strong WL, Bluth DJ, LaRoi GH, Corns IGW (1991). Forest understorey plants as predictors of lodgepole pine and white spruce site quality in west-central Alberta. *Canadian J. For. Res.* 21: 1675-1683.
- Ter Braak CJF (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Sci.* 277: 1300-1302.
- Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. (1964-1980). *Flora europea*. Cambridge University Press.

ANEXO 2. Presencia (+) o ausencia (-) de especies de plantas en cada parcela estudiada en el bosque de la Honfria en España y en Cévennes en Francia. En la columna de la derecha se indica el país de la parcela donde la especie estuvo presente (S= Spain, and F= France).

AG= *C. sativa* abandoned grove, CG= *C. sativa* cultivated grove, CO= *C. sativa* coppice stand, MC= Medium *C. sativa* coppice stand, ME= Mixed *C. sativa*-*Q. pyrenaica* stand, OC= Old *C. sativa* coppice stand, QU= *Q. pyrenaica* stand, and YC= Young *C. sativa* coppice stand.

MANAGEMENT TYPE	The Honfria Linares forest (Spain, S)					The Cévennes (France, F)				
	Q U	M E	C O	A G	C G	C G	A G	Y C	M C	O C
<i>Achillea millefolium</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	-	F
<i>Aira caryophylla</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Alliaria petiolata</i> (M. Bieb.) Cavara & Grande	-	-	-	-	-	-	+	-	-	F
<i>Allium</i> sp. L.	-	-	+	-	+	-	-	-	-	S
										S
<i>Andryala intergrifolia</i> L.	+	+	-	-	+	+	-	-	-	F
<i>Anthemis arvensis</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
										S
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	+	+	+	+	-	+	-	-	-	F
<i>Anthyllis cytisoides</i> L.	-	+	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Aphanes inexpectata</i> Lippert	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Arctium minus</i> Bernh	-	-	-	-	-	+	-	-	-	F
										S
<i>Arenaria montana</i> L.	+	+	+	+	-	+	+	-	+	F
<i>Aristolochia pallida</i> Willd.	-	+	+	+	-	-	-	-	-	S
<i>Arnoseris minima</i> (L.) Schweigger & Koerte	-	-	-	+	+	-	-	-	-	S
<i>Asphodelus albus</i> Miller	+	-	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Asplenium trichomanes</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	F
<i>Asterocarpus sesamoides</i> Gay	-	-	-	+	+	-	-	-	-	S
<i>Avena elatior</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Avena sativa</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Avena sterilis</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Avenula lodunensis</i> (Delastre) Kerguelen	-	+	-	+	+	-	-	-	-	S
<i>Barkausia taraxacipholia</i> (Thuill.) DC.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Betula pendula</i> Roth	-	-	-	-	-	+	+	+	+	F
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Bromus maximus</i> Desf. (b.)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Bromus mollis</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Bupleurum</i> sp. L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S
<i>Calamintha officinalis</i> Moench	+	+	+	+	+	-	-	-	-	S
										S
<i>Caluna vulgaris</i> (L.) Hull	+	+	-	-	-	+	+	-	+	F
<i>Campanula patula</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	S

<i>Festuca ovina</i> L.	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Festuca rubra</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	F
<i>Fraxinus</i> sp. L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	F
<i>Galeopsis ladanum</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Galium aparine</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Galium cruciata</i> Scop.	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Galium mollugo</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Galium rubrum</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	F
<i>Genista florida</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Genista hispanica</i> L.	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Genista pilosa</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Genista tridentata</i> L.	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Geranium molle</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Geranium robertianum</i> L.	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	S
<i>Geum urbanum</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	F
<i>Gnaphalium lutescens</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
Gramineae	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	F
<i>Halimium lasianthum</i> subsp. <i>alyssoides</i> (Lam.) Greuter & Burdet	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Hedera helix</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	F
<i>Herniaria glabra</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Hieracium maculatum</i> Sm.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	F
<i>Hieracium murorum</i> L.	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	F
<i>Hieracium pilosella</i> L.	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Hieracium</i> sp. L.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	F
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	F
<i>Hippocrepis comosa</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Hispidella hispanica</i> Lam.	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	S
<i>Holcus lanatus</i> L.	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	F
<i>Holcus mollis</i> L.	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Hypericum humifusum</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Hypericum montanum</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	F
<i>Hypericum perforatum</i> L.	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Hypericum</i> sp. L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	F
<i>Ilex aquifolium</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	F
<i>Jasione montana</i> L.	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	F
<i>Juniperus oxycedrus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	F
<i>Lactuca serriola</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Lamium maculatum</i> L.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	S

											F
											S
<i>Poa nemoralis</i> L.	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	F
<i>Poa palustris</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Poa pratensis</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Poa trivialis</i> subsp. <i>sylvicola</i> (Guss) H. Lindb. Fil.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	F
											S
<i>Polygala vulgaris</i> L.	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	F
<i>Polypodium vulgare</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	F
											S
<i>Prunella grandiflora</i> (L.) Scholler	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	F
<i>Prunella vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
											S
<i>Prunus avium</i> L.	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	F
											S
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	F
<i>Quercus ilex</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	F
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	F
<i>Quercus pyrenaica</i> Willd	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	S
<i>Quercus rotundifolia</i> Lam	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	S
<i>Ranunculus</i> sp. L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	F
<i>Reseda luteola</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Rhinanthus minor</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Robinia pseudo-acacia</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Rosa canina</i> L.	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	S
											S
<i>Rosa</i> sp. L.	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Rubia peregrina</i> var. <i>longifolia</i> (Poirot) O. Bolòs	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	F
<i>Rubus fruticosus</i> L.	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	S
											S
<i>Rubus</i> sp. L.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	F
											S
<i>Rumex acetosella</i> L.	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	F
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	S
<i>Sanicula europaea</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Scleranthus annuus</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Sedum rupestre</i> L.	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Sedum</i> sp. L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Silene inflata</i> Sm.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Silene nutans</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Silene</i> sp. L.	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>angustifolia</i> (Miller) Hayek	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	F
<i>Solanum ducamara</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	F

<i>Solidago virgaurea</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Sorbus</i> sp. L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	F
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trévisan	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Stellaria media</i> (L.) Willd	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Tamus communis</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Schultz Bip.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R. Br.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	S
											S
<i>Teucrium scorodonia</i> L.	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	F
<i>Thapsia villosa</i> L.	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	S
<i>Thesium divaricatum</i> Jan ex Mert. & Koch	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	S
<i>Thlaspi perfoliatum</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Thymus serpyllum</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	F
<i>Torilis arvensis</i> (Hudson) Link	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Trifolium angustifolium</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Trifolium arvense</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
											S
<i>Trifolium campestre</i> Schreber	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	F
<i>Trifolium dubium</i> Ehrh.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
											S
<i>Trifolium pratense</i> L.	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	F
<i>Trifolium pratense</i> subsp. <i>semi-purpureum</i> (Stronb) Pign.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	F
<i>Trifolium repens</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Trifolium striatum</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Trincia hispida</i> Roth	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Tuberaria guttata</i> (L.) Fourr.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Veronica arvensis</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
											S
<i>Veronica officinalis</i> L.	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	F
<i>Vicia lutea</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Vicia pseudocracca</i> Bertol.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Vicia sativa</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	F
<i>Viola langeana</i> Valentine	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S
<i>Viola odorata</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	S
<i>Viola</i> sp. L.	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	F
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	S

