

TB
577

R. 9395



DESCOMPOSICION DE LAS HOJAS DE ESPECIES LEÑOSAS EN DOS ECOSISTEMAS DEL SW PENINSULAR.

Memoria que para optar al grado de Doctor en Biología, presenta y firma el Licenciado D. Antonio Gallardo Correa.

Sevilla, 21 de Noviembre de 1990.

**UNIVERSIDAD DE SEVILLA
SECRETARIA GENERAL**



Queda registrada esta Tesis Doctoral al folio 87 número 121 del libro correspondiente. **21 NOV. 1990**

Fdo. Antonio Gallardo Correa.

Sevilla, El Jefe del Negociado de Tesis,
Steva Lafitte

Departamento de Biología Vegetal y Ecología.

Facultad de Biología.

Universidad de Sevilla.

**DESCOMPOSICION DE LAS HOJAS DE ESPECIES LEÑOSAS EN DOS
ECOSISTEMAS DEL SW PENINSULAR.**

**Memoria para optar al grado de Doctor en Biología,
realizada por el Licenciado D. Antonio Gallardo
Correa.**

Sevilla, 21 de Noviembre de 1990.

Director:

A handwritten signature in black ink, consisting of a vertical line with a loop at the top and a horizontal stroke across the middle, followed by a vertical line extending downwards.

Profesor Dr. D. José A. Merino Ortega.

A Ana
A mis padres

Agradecimientos.

En primer lugar agradezco al Director de esta tesis Pr. Dr. D. José Merino Ortega por haberme dado la oportunidad de realizarla y acogerme en su excelente equipo. En segundo lugar, a mis compañeros de laboratorio, Rafael Villar, Feliciano Martínez, y Francisco Muñoz, por tantas sugerencias y discusiones sobre los capítulos de esta tesis, por sus ánimos y por su continua colaboración. Muchas personas han contribuido a la realización de esta memoria. Agradezco al Dr. Balbino García Criado y a su equipo el haberme pacientemente enseñado las técnicas de análisis químicos aquí usadas, así como por haber realizado los análisis de suelo del Monte La Saucedá. El Dr. Björn Berg me proporcionó valiosas sugerencias, tanto al principio del trabajo, como en la valoración de mis resultados. El Dr. Per-Erik Jansson me enseñó el uso de los modelos de simulación de flujo de agua y calor en el suelo. A Juan Pino Palma (expedientado Agente Forestal del A.M.A.) porque sin su ayuda y colaboración no hubiera sido posible la parte del trabajo realizada en el Monte La Saucedá, poniendo todo el interés y cuidado que no demostraron sus superiores. En especial le tengo que agradecer el haber explicado a los indígenas de la zona que no toda persona que recoge y pone hojarasca es un loco peligroso. Mi tía Leo cortó y cosió las 1372 bolsas de hojarasca. Mi profundo agradecimiento a tal esfuerzo. Mi agradecimiento a todo el personal del Departamento (y a los que ya se han ido) por su colaboración y ánimo en todo momento. Y a muchos y muchos otros que me ayudaron de una forma u otra a la finalización de la tesis. El sustento económico lo proporcionó una beca de Formación de Personal Investigador del Ministerio de Educación y Ciencia. Este último año ha sido un proyecto de mi Director con el M.O.P.U el que ha hecho posible la subsistencia. Por último, esta tesis se financió con la ayuda de los proyectos CAYCIT y DGYCIT concedidos a D. José A. Merino, Ortgega.

INDICE

1. INTRODUCCION	1
2. AREA DE ESTUDIO.....	11
2.1 Parque Nacional de Doñana.....	11
2.2 Monte La Saucedá.....	12
3. CINEMATICA DEL PROCESO DE DESCOMPOSICION.....	17
3.1 Introducción.....	17
3.2 Métodos.....	19
3.2.1 Preparación, incubación y muestreo de las bolsas de hojarasca.	19
3.2.2 Ajustes a los modelos matemáticos.....	20
3.3 Resultados.....	24
3.3.1 Evolución temporal del peso de las muestras.....	24
3.3.2 Selección del modelo.....	24
3.3.3 Tasas de descomposición.....	31
3.4 Discusión.....	36
4. DINAMICA DE LOS COMPONENTES ORGANICOS DE LA HOJARASCA.....	39
4.1 Introducción.....	39
4.2 Métodos.....	40
4.2.1 Carbohidratos solubles.....	40
4.2.2 Grasas.....	42
4.2.3 Celulosa, Lignina y Cutina.....	42
4.2.4 Taninos.....	42
4.2.5 Nitrógeno y Fósforo.....	43
4.2.6 Resistencia al fraccionamiento.....	43
4.3 Resultados.....	45
4.3.1 Carbohidratos solubles.....	45
4.3.2 Grasas.....	48
4.3.3 Lignina.....	48
4.3.4 Cutina.....	51
4.3.5 Holocelulosa.....	53
4.3.6 Taninos.....	55

4.4 Discusión.....	58
5. DINAMICA DEL NITROGENO Y EL FOSFORO EN LA HOJARASCA.....	62
5.1 Introducción.....	62
5.2 Métodos.....	64
5.3 Resultados.....	66
5.3.1 Nitrógeno.....	66
5.3.2 Fósforo.....	71
5.4 Discusión.....	77
6. RELACION ENTRE PERDIDAS DE PESO Y CARACTERISTICAS FOLIARES.....	82
6.1 Introducción.....	82
6.2 Métodos.....	84
6.3 Resultados.....	87
6.3.1 Características de las especies y las pérdidas de peso en la Fase I.....	87
6.3.2 Características de las especies y las pérdidas de peso en la Fase II.....	93
6.3.3 Características de las especies y pérdidas de peso en el periodo completo.....	97
6.4 Discusión.....	100
6.4.1 Fase I.....	100
6.4.2 Fase II en Doñana.....	107
6.4.3 Fase II en La Saucedá.....	113
6.3.4 Conjunto de las dos fases.....	118
7. INFLUENCIA DEL MEDIO FISICO EN LA ACTIVIDAD BIOLOGICA DEL SUELO.....	122
7.1 Relacion entre descomposicion y variables climaticas.....	122
7.1.1 Introduccion.....	122
7.1.2. Métodos.....	123
7.1.3 Resultados.....	125
7.1.3.1 Relación entre pérdidas de peso, precipitación y temperatura.....	125
7.1.3.2 Simulación con los modelos SOIL y DECO.....	125

7.1.3.3 Estacionalidad de la descomposicion.....	131
7.1.4 Discusión.....	135
7.2 Respiracion del suelo.....	139
7.2.1 Introduccion.....	139
7.2.2 Métodos.....	140
7.2.3 Resultados.....	142
7.2.4 Discusión.....	148
7.3 Discusión general.....	151
8. VALIDACION DE LAS TASAS DE DESCOMPOSICION.....	152
8.1 Introducción.....	152
8.2 Métodos.....	153
8.3 Resultados.....	156
8.3.1 Comparaciones entre k y k'	156
8.3.2 Estimación de los flujos de carbono.....	158
8.4 Discusión.....	160
9. CONCLUSIONES.....	163
11. BIBLIOGRAFIA.....	165

1. INTRODUCCION

Las hipótesis que explican los posibles significados adaptativos de la duración del ciclo de vida de una hoja ha despertado el interés de numerosos investigadores en los últimos años (Mooney y Dunn, 1970; Chabot y Hicks, 1982; Gill y Mahall, 1986, Aerts and Berendse, 1989).

Numerosos investigadores se han centrado en el estudio de las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas de la hoja y su relación con el carácter perenne o caduco de este órgano (Merino et al. 1982; Field et al. 1983; Merino, 1984; Ehleringer y Comstock, 1987).

Los modelos más aceptados explican la distribución a escala global de las especies perennifolias y caducifolias en términos de ganancias de carbono y relación coste-beneficio de lo que se ha llamado la economía del carbón de la hoja (Chabot y Hicks, 1982). No obstante, a escala local se encuentran patterns de vegetación que difícilmente pueden ser explicados en términos de ganancia de carbono en relación con el clima.

Algunos autores han intentado explicar los patterns de distribución a nivel local de las especies con hojas perennes y caducas en base a las relaciones entre las especies y los nutrientes del medio (Beadle 1954, Loveless 1961, Monk 1966). Estos autores consideran el carácter perennifolio como una adaptación a sitios pobres en nutrientes. Monk (1966) propuso que el ciclo de nutrientes en los lugares donde predominan los perennifolios debería ser más "ajustado" y con menos pérdidas por lavado fuera del sistema que en los lugares donde se establecen los caducifolios, donde la falta de sincronía entre caída de hojarasca y toma de nutrientes por la planta puede resultar en una mayor pérdida de nutrientes del suelo. Según esta hipótesis, la tasa de descomposición de la hoja de especies perennifolias debe ser inferior a la de especies caducifolias. Esta diferencia debe ser tanto en base a la diferencia en composición química entre las hojas de uno y otro tipo, como una función de las condiciones

climáticas que prevalezcan en un sitio concreto. Monk (1971) encuentra que la tasa de descomposición de las especies caducifolias se reduce cuando son incubadas en sitios dominados por perennifolios, poniendo en evidencia la importancia del sitio en la descomposición.

Aunque algunos autores consideran que el fuego es el principal responsable de la mineralización de los nutrientes en los ecosistemas mediterráneos (Rundel y Parson, 1980; Mitchell et al., 1986), después de varios años, el lavado y la toma de nutrientes por la vegetación vuelve los niveles de nutrientes a la situación anterior al fuego (Christensen y Muller, 1975; Villar 1987). En este momento, la descomposición de la hojarasca es el único proceso que mantiene los niveles de nutrientes entre los periodos de ocurrencia de fuego (Schlesinger, 1985).

Los estudios de descomposición de la hoja de especies de clima mediterráneo son relativamente escasos en comparación con los realizados en otros ecosistemas. En este tipo de ecosistemas debido a las malas condiciones para el desarrollo de la actividad microbiológica cabría esperar bajas tasas de descomposición (Schaefer, 1973). Durante la estación húmeda la actividad microbiana está limitada por la baja temperatura, y en la estación seca la humedad del suelo resulta normalmente inadecuada para los descomponedores. Sin embargo, algunos resultados sugieren valores más altos de los que cabría esperar según los modelos que desarrolló Meentmeyer (1978) a nivel regional. Este modelo predice la tasa de descomposición como función de la evapotranspiración potencial y del contenido en lignina de las hojas. Kittredge (1955), Yielding (1977) y Schlesinger y Hasey (1981) encuentran valores más altos de los esperados en un principio para las hojarasca de las especies del chaparral californiano. Valores algo más altos son encontrados en bosques de eucaliptos australianos (Maheswaran y Attiwill, 1987). No obstante, en un estudio posterior Schlesinger (1985) encuentra que a partir del primer año la velocidad de descomposición se ralentiza notablemente, siendo estos

valores sensiblemente inferiores a los calculados por los autores antes mencionados, y por ello, más parecidos a los que cabría esperar.

Los mecanismos que regulan el proceso de descomposición en ecosistemas mediterráneos y su implicación en el ciclo de nutrientes son todavía poco conocidos en contraste con otros ecosistemas donde este tipo de estudios han alcanzado un notable desarrollo.

En la Península Ibérica cada vez son más los estudios de descomposición de hojarasca realizados bien como parte de estudios mas globales de los ciclos biogeoquímicos, bien por la importancia intrínseca de este proceso (Alvera 1981; Verdú, 1984; Escudero et al., 1985,1987).

La tasa de descomposición de la hojarasca es función de la calidad química del sustrato a descomponer (Tenney y Waksman, 1929). Algunos autores observan que la tasa de descomposición está marcadamente afectada por la cantidad de sustancias solubles en agua y expuestas al lavado que posee la hojarasca fresca (Melin, 1930; Boyd, 1970; Berg y Staff, 1981). El contenido en sustancias solubles afecta profundamente a la forma de la curva de pérdida de peso con el tiempo, siendo ésta más gradual en las especies con hojas de bajo contenido en sustancias fácilmente solubles (Gilbert y Bockock, 1960). Algunas diferencias de pérdidas de peso entre especies a lo largo de un periodo concreto son debidas a las diferencias iniciales en contenido en compuestos orgánicos o inorgánicos fácilmente lavables, más que a un verdadero proceso de descomposición producido por la actividad de los organismos descomponedores (Gosz et al. 1973).

No obstante, después de los primeros meses de lavado, los componentes químicos que explican las pérdidas de peso a lo largo del tiempo son distintos a los comentados más arriba. Algunos autores han comprobado que el contenido en nitrógeno de las hojas puede gobernar el proceso de descomposición, Esta correlación es más fuerte en ecosistemas donde este elemento es limitante para el crecimiento de las comunidades de

microorganismos, en esta línea, Bockock (1964) y Anderson (1973) encontraron que la hojarasca rica en contenido en nitrógeno se descomponía más rápidamente. No obstante, la mayoría de los autores obtienen resultados que muestran correlaciones bajas entre las pérdidas de peso y el contenido en nitrógeno de la hoja. Sin embargo, numerosos autores han reconocido la importancia del cociente carbono/nitrógeno como predictor de la tasa de descomposición, y, de forma más general, del cociente carbono/elemento, siendo el elemento, aquel que limita el crecimiento de los microorganismos (Swift et al. 1979).

Fogel y Cromack (1977) encontraron una alta correlación entre el contenido en lignina del material a descomponer y la tasa de descomposición. Esta relación resultó ser más fuerte que la obtenida con la relación C/N. A partir de este trabajo numerosos autores han querido contrastar estos resultados con diferentes tipos de sustrato y en diferentes ecosistemas.

Por otra parte, Melillo et al. (1982) encuentran una relación baja con el contenido en lignina per se. Sus resultados demuestran que el mejor predictor de la tasa de descomposición es el cociente lignina/nitrógeno. Este modelo es el más ampliamente aceptado por todos los autores.

Berg y colaboradores (Berg y Staaf, 1980; Berg et al., 1984; McClaugherty y Berg, 1987) han desarrollado un modelo más complejo donde el proceso de descomposición está regulado por diferentes factores en sus distintas fases. El contenido en nutrientes regula la primera fase de la descomposición, en tanto que la lignina y celulosa regulan los estadios posteriores.

En algunos estudios no se han encontrado correlaciones significativas entre el contenido en lignina o el cociente lignina/nitrógeno y las tasas de pérdida de peso para una variedad de tipos de hojarasca (Moore, 1984; McClaugherty et al. 1985). Basándose en los resultados de estos autores y en datos propios Taylor et al. (1989) han discutido la

validez de este modelo, llegando a la conclusión de que la relación encontrada entre el contenido en lignina y la tasa de descomposición se debe al alto porcentaje en este compuesto que tiene la hojarasca utilizada. Estos autores demuestran que cuando el rango de contenidos en lignina es suficientemente amplio, incluyendo especies con bajo contenido en lignina (10%), es la relación C/N y no la relación lignina/N la que mejor explica la evolución de las pérdidas de peso a lo largo del tiempo.

A pesar de que su papel inhibitor del proceso de descomposición fue reconocido hace mucho tiempo (Basabara y Starkey, 1966), el estudio del efecto de los taninos presentes en la hojarasca ha recibido escasa atención.

Minderman (1968) en su modelo de descomposición de los compuesto orgánicos, incluye al grupo de los fenoles como la fracción más resistente a este proceso. Harrison (1971) encuentra que el contenido en taninos en las hojas de especies del genero *Quercus* afectan a las tasas de pérdida de peso.

Los ecosistemas mediterráneos son generalmente considerados como deficientes en nutrientes (Di Castri, 1981). El contenido en taninos de las hojas varia de forma inversa con el contenido en nutrientes (Mc Key et al., 1978; Gosz, 1981; Staff y Berg, 1981; Muller et al. 1987). Por ello, en este tipo de ecosistemas cabe esperar altos contenidos en este tipo de compuestos fenólicos, como se ha demostrado en algunas formaciones de matorral (Glyphis y Puttick, 1988). Por lo tanto es muy probable que los taninos jueguen un papel importante en el proceso de descomposición de la hojarasca en estos ecosistemas.

Los estudios que tratan de relacionar la dureza y el contenido en cutícula de la hoja con la tasa de descomposición son casi inexistentes, a pesar del reconocimiento de las influencias negativas de estos dos factores sobre los organismos descomponedores (Swift et al. 1979; Peterson y Rolfe, 1982). Así por ejemplo, las ceras de superficie son hidrófobas, y

tanto la germinación de las esporas, el crecimiento de los micelios, como la actividad de los exoenzimas secretados por los descomponedores dependen de unas condiciones hidrófilas.

La cutícula suele ser incluida en la fracción de lignina en los procesos analíticos basados en el ataque por ácidos fuertes. Si bien en especies herbáceas este componente es relativamente poco abundante, en especies leñosas puede alcanzar un porcentaje significativo del total del peso de la hoja, en particular en aquellos sistemas donde se de una estación seca rigurosa como es el caso de los ecosistemas mediterráneos..

La cutícula y el conjunto de fibras de la pared celular, son fundamentalmente las responsables de su dureza. Debe tenerse en cuenta que la penetración de las cutículas de las plantas por las hifas de lo hongos es básicamente un proceso físico, asociado a un proceso enzimático debilitador de la superficie de la hoja atacada. De hecho, la dureza de la hoja y resistencia a la penetración por hongos han sido demostrada experimentalmente (Dickinson, 1960).

El uso de penetrómetros para estimar la dureza de la hoja ha sido utilizado por algunos autores para estudiar la relación entre las hojas verdes de las especies leñosas y sus predadores (Raupp, 1985, Denno et al. 1990). No obstante el empleo de estos test para la hojarasca en descomposición es prácticamente inexistente.

El nitrógeno es un elemento limitante de la productividad en gran número de ecosistemas terrestres. La descomposición de la hojarasca es la vía más importante de reciclado de este elemento, de ahí la importancia en conocer los procesos que regulan la transferencia de nitrógeno al suelo.

En gran parte de los estudios de descomposición de hojarasca en ecosistemas terrestres se ha encontrado el aumento inesperado de los contenidos de nitrógeno tanto en términos relativos como en términos absolutos. Este "enriquecimiento" en nitrógeno de la hojarasca ha llamado la atención de los especialistas.

Algunos autores argumentan que estos incrementos absolutos de la cantidad de N en la hojarasca se deben a la fijación de nitrógeno atmosférico (biológica y no biológica), al nitrógeno proveniente del lavado de la cubierta vegetal, a la contaminación por insectos, y a la aportación debido a la hojarasca verde. (Wood, 1974; Bock, 1963,1964; Mc Lein y Wein, 1978; Lousier y Parkinson, 1978; Mc Clagherty et al. 1985).

Otros autores concluyen que los incrementos absolutos de nitrógeno en la hojarasca provienen de la importación por parte de los microorganismos descomponedores de la fracción mineral del suelo (Berg y Söderstrom, 1979; Fouseki y Margaris, 1981; Moore, 1984; Fahey et al., 1985; Yavitt y Fahey, 1986).

Berg y Staff (1981) distinguen tres fases en la dinámica del N en la hojarasca; lavado, acumulación o inmovilización y mineralización, observando que la inmovilización está relacionada con los contenidos iniciales de N.

Bosatta y Staff (1982) encontraron una fuerte regulación de la dinámica del nitrógeno en la hojarasca por parte del contenido de nitrógeno inicial y de la tasa de descomposición. El modelo desarrollado por estos autores se basa en que el nitrógeno en la hojarasca es gobernado por la tasa de producción de los descomponedores y por la eficiencia de producción-asimilación de la comunidad descomponedora. Aparentemente pues, el nitrógeno, es secuestrado en el tejido microbiano vivo y muerto.

Aber y Melillo (1982) encontraron que las más altas tasas de inmovilización (gramos de nitrógeno inmovilizado por gramo de hojarasca y año) se registran en la hojarasca con alto contenido en lignina; lo que es contrario a lo que se debería esperar, ya que la lignina inhibe la actividad de los descomponedores. En base a esos resultados postulan que la retención del nitrógeno es debida a la fijación en la fracción de lignina para formar sustancias húmicas. Este hecho reviste gran importancia, ya que se ha demostrado que el nitrógeno que forma parte de las sustancias húmicas

no es accesible a los microorganismos, no formando parte del nitrógeno potencialmente mineralizable (Bonde et al., 1988).

Por otra parte Berg y Theander (1984) encontraron que la lignina es un importante reservorio de nitrógeno, confirmando así la hipótesis de Aber y Melillo (1982). Posteriormente Berg y Mc Clagherty (1987) concluyen que el contenido en lignina es mejor predictor que la relación C/N para establecer el principio de la fase de mineralización.

Si bien la dinámica del N en la hojarasca ha sido asociada al contenido en lignina inicial, al cociente C/N y al contenido inicial de N, menos atención ha recibido el papel que pueden jugar los taninos en la inmovilización del nitrógeno. Este papel puede ser relevante, ya que es conocida la capacidad de precipitación de las proteínas que tienen este tipo de compuestos. Berg et al. (1982) corroboran esta hipótesis, sugiriendo que al principio de la descomposición puede ocurrir una rápida polimerización de los polifenoles que explicarían los incrementos que se detectan en la fracción de lignina en las primeras fases de la descomposición, lo que determinaría la inmovilización del nitrógeno en los estadios subsiguientes del proceso de descomposición.

La influencia del medio físico en el control del proceso de descomposición ha sido resaltado por varios autores (Van Der Drift, 1963; Karelampi, 1971; Sharma y Ambasht, 1987; Gallardo y Pino, 1988).

La temperatura y humedad son los dos factores abióticos más importantes que controlan la tasa de descomposición en condiciones naturales. También la aireación y estructura del suelo puede jugar un papel importante, aunque indirecto (Singh y Gupta, 1977).

Básicamente, dos modelos han sido desarrollados para explicar la regulación de la tasa de descomposición por el medio físico. Uno de ellos es el usado por Meentmeyer (1978), donde considera la tasa de descomposición es función de la evapotranspiración potencial del sitio y del contenido en lignina de las hojas. El segundo modelo, más complejo, es el

desarrollado por Jansson y Berg (1985) basado en la simulación del clima del suelo a partir de variables climatológicas del aire y las propiedades físicas del suelo.

A la vista de estas consideraciones en torno al proceso de descomposición los objetivos generales del estudio son los siguientes:

1- Estimar la tasa de descomposición de la hoja de las especies en ecosistemas del SW peninsular, contrastando la hipótesis de la mayor tasa de descomposición de las especies caducifolias frente a las perennifolias.

2- Determinar la importancia relativa de los componentes físico-químicos de la hoja frente a los factores climáticos en la determinación de la tasa de descomposición en dos ecosistemas mediterráneos.

3- Estudiar la dinámica de los componentes orgánicos y del nitrógeno y el fósforo en la hojarasca, los procesos que la regulan y su influencia en la tasa de descomposición.

4- Conocer como las características físicas y químicas del sustrato determinan la tasa de descomposición, contrastando los resultados con los modelos ya conocidos.

5- Analizar la importancia del medio físico en la descomposición de las especies en ambientes mediterráneos, contrastándolos con los modelos ya existentes en otros ambientes.

6- Validar las tasas de descomposición del matorral xerofítico del P.N. Doñana por contraste con otras aproximaciones metodológicas, reconstruyendo el ciclo del carbono a nivel de ecosistema.

2. AREA DE ESTUDIO.

El estudio se ha llevado a cabo en dos áreas del SW peninsular con características climáticas y edáficas muy contrastadas: las arenas estabilizadas del Parque Nacional de Doñana (Huelva) y el monte La Saucedá (Málaga), enclave perteneciente a la Sierra del Aljibe que se extiende en su mayor parte por la provincia de Cádiz.

2.1 Parque Nacional de Doñana.

El Parque Nacional de Doñana, con una superficie de 50.720 Has., se encuentra situado en la franja costera de la provincia de Huelva (entre 36° 48' y 37° 07' de latitud y entre 6° 12' y 6° 34' de longitud). En su interior, se encuentra la Reserva Biológica de Doñana, de 7.500 Has., que se asienta en su mayor parte sobre un cordón de arenas litorales y dunas, y donde se ha realizado parte de este estudio. Descripción detallada de estos ecosistemas puede verse en Allier et al. (1974).

El clima de la zona es mediterráneo, con influencia oceánica, lo que lo engloba dentro del tipo climático termomediterráneo atenuado (UNESCO-FAO 1963). La precipitación media anual es de 557.2 mm (media de 10 años), con un máximo invernal de 90 mm durante los meses de noviembre y Diciembre, y un máximo secundario de 85 mm durante febrero o marzo. Durante el periodo estival la precipitación es muy escasa y está asociada a fenómenos tormentosos. La temperatura media anual es de 16.7° C, siendo suaves en invierno (la media de las mínimas es de 9° C en enero y diciembre), y altas en verano (la media de las máximas es de 32° C en julio).

La temperatura y precipitación diarias durante el periodo de estudio (De febrero de 1986 a febrero de 1988) se presentan en la figura 1. La temperatura diaria media durante los dos años de muestreo fue de 16.5°C, siendo algo más frío el primer año que el segundo (16.2 y 16.8°C respectivamente). La precipitación durante este periodo fue de 1607mm; 716.5 el primer año de estudio (1986-1987) y 890.5mm el segundo (1987-1988).

Los suelos de la Reserva Biológica de Doñana han sido descritos por Mudarra et al., (1980). En general son suelos con poco desarrollo por lo que se distingue con dificultad un horizonte A con bajo contenido en materia orgánica, predominando las fracciones arenosas (más del 95%) sobre las fracciones finas (arcillas y limos, ver tabla 1), lo que se traduce en una extremada pobreza en nutrientes (Merino et al., 1976) y una baja disponibilidad de agua durante ciertos periodos del año (Merino, 1983).

La zona de incubación de hojarasca se situó en un bosque de sabinar (*Juniperus phoenicea* L.) con abundante matorral xerofítico de "monte blanco", compuesto por *Halimium halimifolium* (L.) Wilk, *Halimium commutatum* Pau, *Cistus libanotis* (L.), *Lavandula stoechas* ssp. *pedunculata* (Miller). Samp. & Rocier, y *Rosmarinus officinalis* (L.) como especies más abundantes (Allier et al. 1974).

2.2 Monte La Saucedá.

La Reserva Nacional de Caza Mayor monte La Saucedá se encuentra en el término municipal de Cortes de la Frontera, en la provincia de Málaga (36°30' de latitud, 5°35' de longitud), ocupando una superficie algo mayor de 6000 Has.

	M.O.	C	N	C/N	CaO	P ₂ O ₅	K ₂ O	Arena	Limo	Arcilla
DOÑANA(*)	1.06	0.62	0.046	15.9	1363	25	80.6	94.9	1.8	3.3
LA SAUCEDA	1.69	0.98	0.073	13.4	10300	85	1075.0	51.3	2.1	46.6

Tabla 1. Características físicas y químicas de los suelos del P.N. Doñana y del Monte La Sauceda. Materia orgánica (M.O.), carbono y nitrógeno están expresados en porcentajes. CaO, P₂O₅, y K₂O en Kg Ha⁻¹. (*) De Villar y Martín Vicente (1988).

DOÑANA

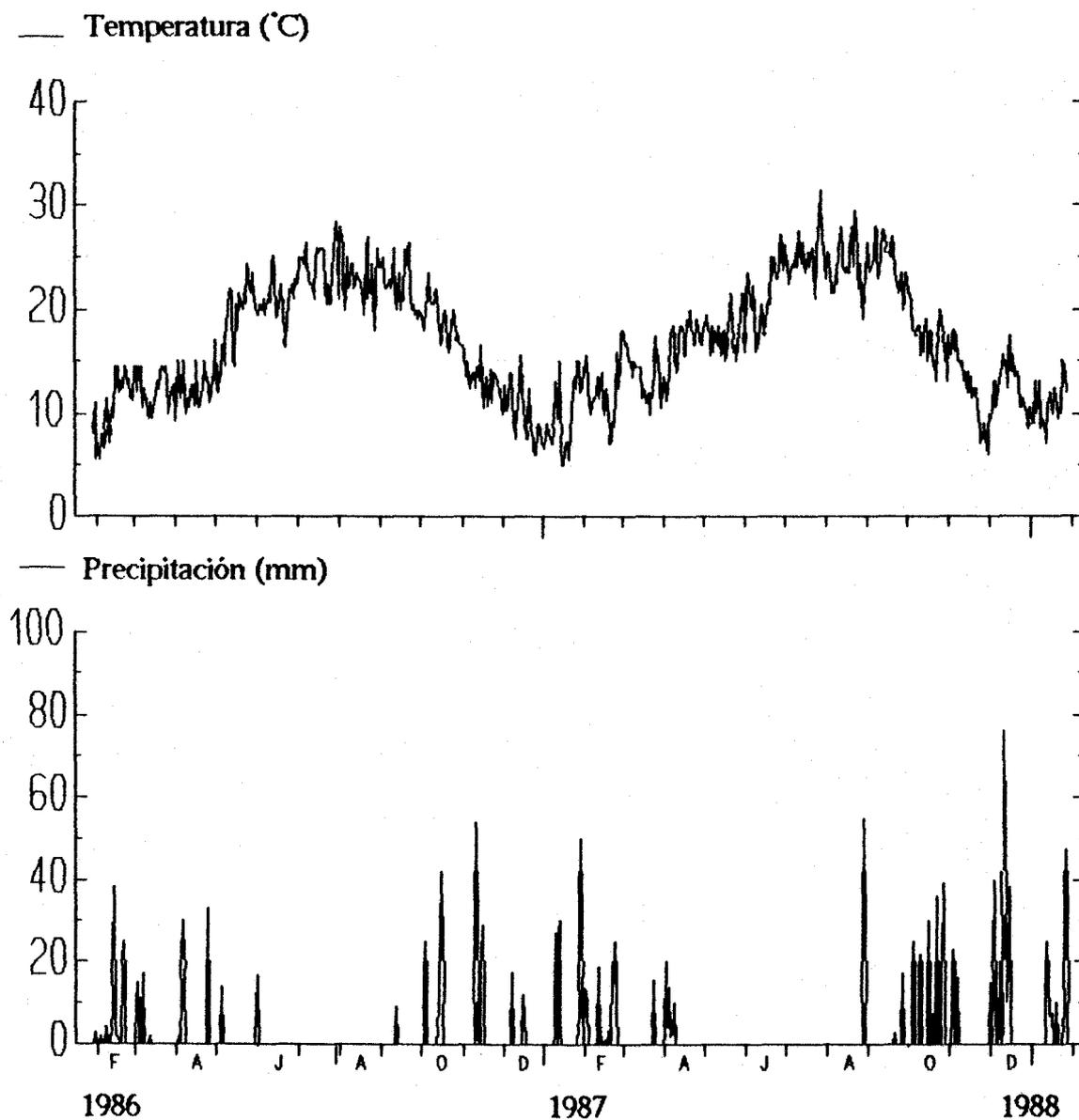


Figura 1. Temperatura media diaria y precipitación diaria durante el periodo de incubación de las hojas en el suelo de Doñana.

Pertenece a la unidad geológica de la Sierra del Aljibe que ocupa el SE y E de la provincia de Cádiz, incluyendo el entrante más occidental de la provincia de Málaga.

El clima es de tipo mediterráneo subtropical (Elias Castillo y Ruiz Beltran, 1973), presentando una precipitación media anual de 1600 mm, y una temperatura media anual de 16.2 ° C (media de ocho años).

En la figura 2 se representan la temperatura y la precipitación diaria durante el periodo de muestreo (De febrero de 1986 a febrero de 1988). La temperatura diaria media durante este periodo fue de 15.5°C, algo inferior a la media anual, en tanto que la precipitación alcanzó los 1868 mm el primer año (1986-1987), y 1883 mm el segundo (1987-1988), cantidades por encima de la media anual.

Los suelos del área de estudio se han desarrollado sobre un sustrato de areniscas y presentan perfiles bien diferenciados, con un alto contenido en nutrientes. En la tabla 1, se muestran los valores de algunos parámetros de los suelos de las dos zonas de estudio.

En líneas generales, la vegetación del área está constituida, por un sustrato arbóreo de *Quercus suber* L. que va frecuentemente acompañado por *Quercus canariensis* Willd. en las zonas más deprimidas de las vaguadas, y ocasionalmente, por *Quercus pyrenaica* Willd. en las zonas más elevadas de las laderas. El sustrato arbustivo está compuesto por un matorral de porte mediano a elevado en diversos estadios serales, en donde destacan *Teline monspessulana* (L.) Koch, *Calicotome villosa* (Poiret) Link, *Crataegus monogyna* Jacq., *Smilax aspera* L. y *Rubus ulmifolius* Schot como especies más representativas.

La zona de incubación de hojarasca se situó en un área de bosque mixto de *Quercus suber* y *Quercus canariensis*.

LA SAUCEDA

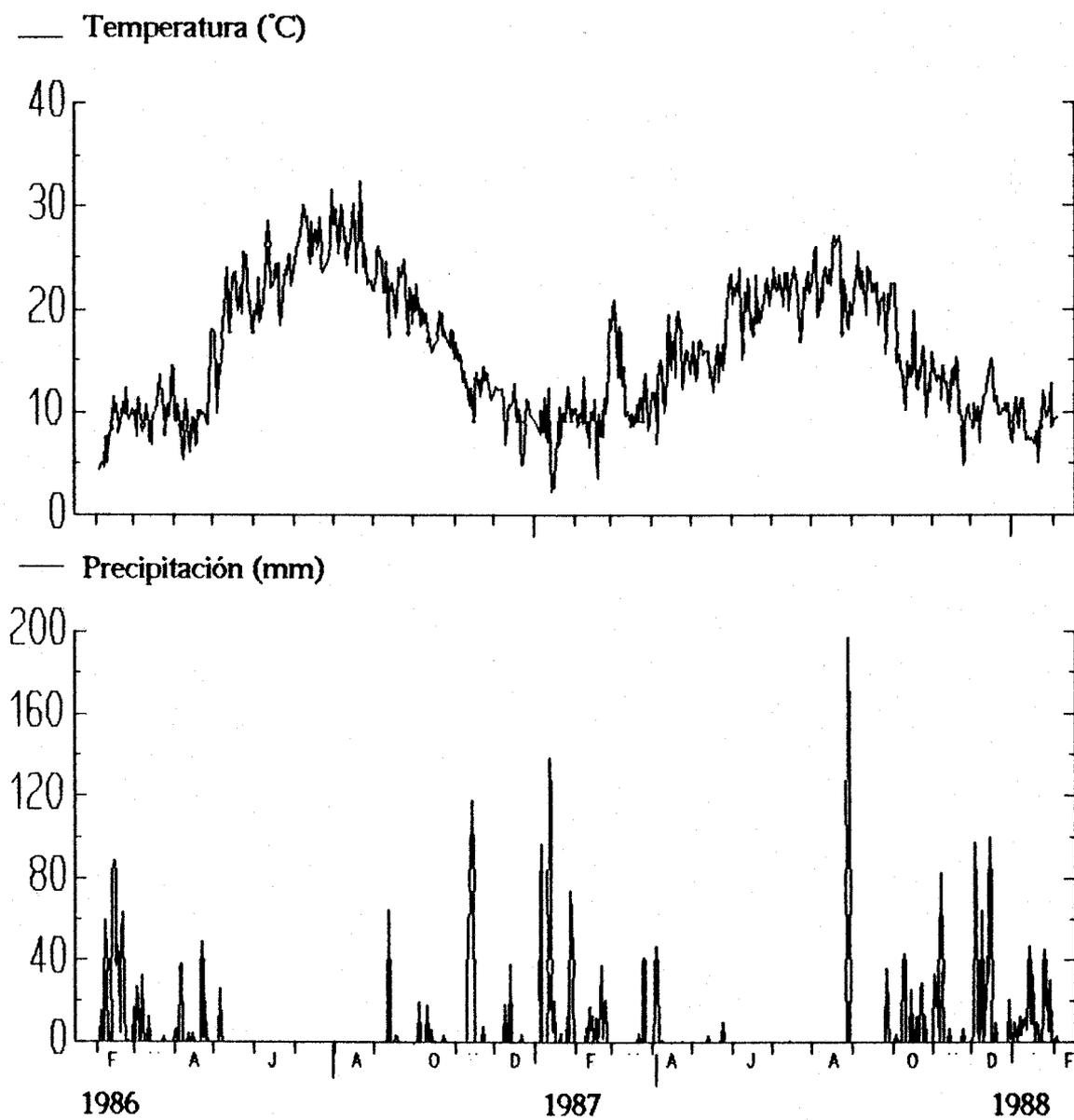


Figura 2. Temperatura media diaria y precipitación diaria durante el periodo de incubación de las hojas en el suelo de La Saucedá.

3. CINEMATICA DEL PROCESO DE DESCOMPOSICION

3.1 Introducción

El objetivo de este capítulo es comparar las pérdidas de peso de las hojas incubadas en cada ecosistema, contrastando la hipótesis de Monk (1961) que postula la posible relación entre velocidad de descomposición y el ciclo de vida de la hoja (perennifolio, marcescente o caducifolio). En segundo lugar, se intenta determinar si las diferencias en las pérdidas de peso encontradas entre las especies son significativamente más importantes que aquellas encontradas entre los dos ecosistemas.

Los estudios de descomposición de material vegetal en el suelo se restringen generalmente a espacios de tiempo relativamente cortos, que a lo sumo se extienden en un periodo de dos a cuatro años. Este periodo de tiempo permite el seguimiento completo del proceso de descomposición en ecosistemas de latitudes tropicales o subtropicales, donde las condiciones climáticas son favorables durante una gran parte del año. No obstante, a mayores latitudes, y en concreto en ecosistemas mediterráneos, el proceso de descomposición está restringido a periodos mas breves.

Por ello, en estos ecosistemas, las predicciones a largo plazo y las comparaciones entre sustratos basadas en ellas, deben hacerse en base al ajuste de los datos empíricos de descomposición a ecuaciones matemáticas.

El modelo de la ecuación exponencial simple (introducido por Jenny et al., 1948) es el más aceptado y ha sido discutido en profundidad por Olson (1963). Sin embargo, algunos autores han encontrado mejores ajustes con otros modelos, que han sido revisados por Wieder y Lang (1982). El ajuste a modelos más complejos (como la ecuación exponencial doble o la ecuación de una asíntota) tiene la ventaja de incorporar más

información sobre la dinámica del proceso, pero dificulta la comparación entre substratos y ecosistemas.

Con el objeto de poder comparar las pérdidas de peso entre especies y ecosistemas, se estudia el ajuste de las curvas de descomposición a los modelos más usados en la literatura, adoptando el modelo que mejor permita interpretar las curvas de descomposición en los dos ecosistemas.

3.2 Métodos.

3.2.1 Preparación, incubación y muestreo de las bolsas de hojarasca.

En las dos áreas de estudio se recolectaron hojas abscisas recientes de las siguientes especies: *Halimium halimifolium*, *Cistus libanotis*, *Quercus suber*, *Quercus coccifera*, *Quercus canariensis*, *Quercus pyrenaica*, *Quercus lusitanica*, *Salix atrocinerea* y *Fraxinus angustifolia*, durante los meses de junio y julio (perennifolios) y noviembre, diciembre y enero (caducifolios).

Para la recogida de las hojas se muestrearon varios pies de planta por cada especie seleccionada. De cada pié se recolectaron hojas mediante la agitación de las ramas de la planta.

Una vez en el laboratorio, las hojas se secaron al aire durante tres o cuatro días, desechando aquellas que presentaban alguna muestra visible de alteración o contaminación por hongos, agallas de insectos etc.

Aproximadamente, 2g. de hojas secadas al aire de cada especie, se encerraron en cada bolsa de plástico de 1mm de malla, y de 12 cm de largo por 8 de ancho aproximadamente. Submuestras se encerraron a 80 C para obtener la equivalencia en peso seco. Cada bolsa de hojarasca se numeró con una chapa de metal y con rotulador indeleble.

En total se dispusieron 1372 bolsas con hojas de nueve especies, de las cuales, la mitad se colocaron sobre el suelo de Doñana y, la otra mitad, sobre La Saucedá, excepto en el caso de las hojas de *Q.coccifera* que sólo se incubaron en Doñana.

Las bolsas se dispusieron en grupos de tres, cubriendo cada trio de bolsas con tela metálica electro-soldada de malla ancha que se sujetaba al suelo mediante clavos largos, con objeto de evitar posibles desplazamientos. Para la fácil localización de los grupos de bolsas se escogieron tres transectos lineales, de aproximadamente 2m de ancho,

dentro de los cuales se distribuyeron aleatoriamente los grupos de 3 bolsas. En La Sauceda, la distribución de las bolsas se realizó al azar dentro de la superficie correspondiente a la proyección de la copa de los árboles, donde el sotobosque es casi inexistente.

En cada punto de muestreo se recogieron de forma aleatoria entre 6 y 10 bolsas con hojarasca de cada especie, trasportándolas al laboratorio en sobres de papel cerrados en la forma recomendada por Suffling y Smith (1974) para impedir pérdidas debidas al transporte y manejo de las muestras. La recolección de bolsas se realizó bimensualmente (Tabla 2).

Una vez en el laboratorio, las bolsas con hojarasca se secaron al aire, y a continuación, se eliminaron restos minerales y otras impurezas. Posteriormente, las bolsas con su contenido se secaron a 80 °C durante 48 h. en una estufa de aire forzado, se transferían a un desecador y se pesaban.

Las muestras secas se molieron en un micromolino Culatti, se hicieron pasar por una malla de 1mm de diámetro, y se guardaron en recipientes de plástico herméticamente cerrados hasta el momento de su análisis.

Una submuestra de las hojas de todas las especies, en sus condiciones iniciales, y sin moler, se guardaron enteras para efectuar sobre ellas las pruebas físicas de resistencia al fraccionamiento (apartado 4.2.6).

3.2.2 Ajustes a los modelos matemáticos.

La evolución del peso de las hojas incubadas de cada una de las especies estudiadas a lo largo del tiempo se ajustó a tres modelos matemáticos: ecuación lineal, ecuación exponencial simple y ecuación exponencial doble. En principio puede ensayarse el ajuste a un mayor

FECHAS		N°DIAS		DIAS ACUMULADOS	
Doñana	Sauceda	Doñana	Sauceda	Doñana	Sauceda
28-I-86	3-II-86	0	0	0	0
30-III	5-IV	61	61	61	61
28-V	2-IV	59	58	120	119
28-VII	3-VIII	61	62	181	181
28-IX	3-X	61	61	242	242
28-XI	3-XII	61	61	303	303
30-I-87	3-II-87	63	61	366	364
1-IV	9-IV	61	67	427	431
31-V	9-VI	59	61	486	496
30-VII	6-VIII	60	58	546	550
3-X	7-X	65	60	611	610
2-XII	9-XII	62	63	673	673
28-I-88	5-II-88	57	59	730	732

Tabla 2. Fechas de muestreo en las dos áreas de estudio, número de días entre muestreos sucesivos y días acumulados desde el principio del experimento.

número de modelos, pero la dificultad de darles una interpretación biológica no lo hace aconsejable. El ajuste a las distintas funciones matemáticas se realizó usando los programas BMDP (University of California, Los Angeles 1987) disponibles en el Centro Informático Científico Andaluz (CICA).

El modelo lineal explicaría pérdidas de peso iguales en periodos de tiempo iguales y se corresponde con la ecuación de una recta:

$$W = W_0 + b t$$

Donde W es el porcentaje del peso inicial que queda en el tiempo t , W_0 es el peso en el tiempo 0, y "b" es la pendiente de la recta. La tasa intrínseca de descomposición "k" se define como b/W_0 .

El modelo exponencial simple explicaría pérdidas de peso que se van haciendo constantemente más pequeñas a medida que avanza el tiempo en la descomposición. La ecuación tiene la forma:

$$W = W_0 e^{kt}$$

Donde W es el porcentaje del peso inicial que queda en el tiempo t , W_0 es el peso inicial, y "k" es la tasa intrínseca de descomposición.

El modelo exponencial doble asume la existencia de dos fracciones, una fácil de descomponer y otra más difícil, y cada una de las cuales se descompondría siguiendo una exponencial simple. La ecuación tiene la forma:

$$W = W_1 e^{k_1 t} + W_2 e^{k_2 t}$$

Donde W es el porcentaje del peso inicial que queda en el tiempo t , W_1 y W_2 es el peso inicial de cada una de las fracciones, y "k₁ y k₂" es la tasa intrínseca de descomposición de cada una de las fracciones que considera el modelo.

La comparación de los valores de k en el modelo exponencial simple entre especies y ecosistemas se realizó mediante un análisis de covarianza (ANCOVA, Snedecor y Cochran, 1978). Para ello, se linearizó la ecuación exponencial simple (Olson, 1963), quedando en la forma:

$$\ln (X_t/X_0) = - kt,$$

Donde X_t y X_0 son las biomásas que quedan a los tiempos t y 0 , respectivamente (Olson 1963). Los valores de R^2 expresan la varianza explicada por este modelo (tabla 7). Los cálculos se hicieron para los dos años de estudio.

Para estudiar la importancia relativa de cada factor de variación en las pérdidas de peso (tiempo, especie y ecosistema) se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) completamente aleatorio de simple y de doble entrada (Wieder y Lang, 1982). Para ello se usaron los porcentajes del peso inicial que permanecen a lo largo del tiempo para todas las especies y en los dos ecosistemas.

3.3 Resultados.

3.3.1 Evolución temporal del peso de las muestras.

En la figura 3 se presentan las curvas de pérdida de peso (libre de cenizas) de las hojas abscisas de las especies incubadas en el Doñana y La Sauceda. La figura muestra que todas las especies tienden a descomponerse más rápidamente en La Sauceda que en Doñana.

Cuando se comparan los porcentajes de pérdida de peso, las especies muestran diferencias significativas entre sí en cada uno de los ecosistemas. Las diferencias entre los sitios, considerando el conjunto de las especies, son también significativas (tabla 3).

Las diferencias entre especies explican el 53.14 % de la varianza, mientras que las diferencias entre los dos ecosistemas explican el 27.28 % de la varianza. Un 19.57 % es varianza residual (tabla 3).

3.3.2 Selección del modelo.

En las tablas 4 y 5 se presentan los ajustes de las curvas de la figura 3 a los modelos considerados (lineal, exponencial simple y exponencial doble). En la tabla 6 se presentan las medias de los residuales correspondientes al ajuste a estas curvas. Todos los ajustes son estadísticamente significativos al 95%.

Los huecos que aparecen en las tablas 4 y 5 correspondientes al ajuste a un modelo exponencial doble, se deben a la imposibilidad de hacer el ajuste al estar muy próximo a 0 el valor de la primera parte de la

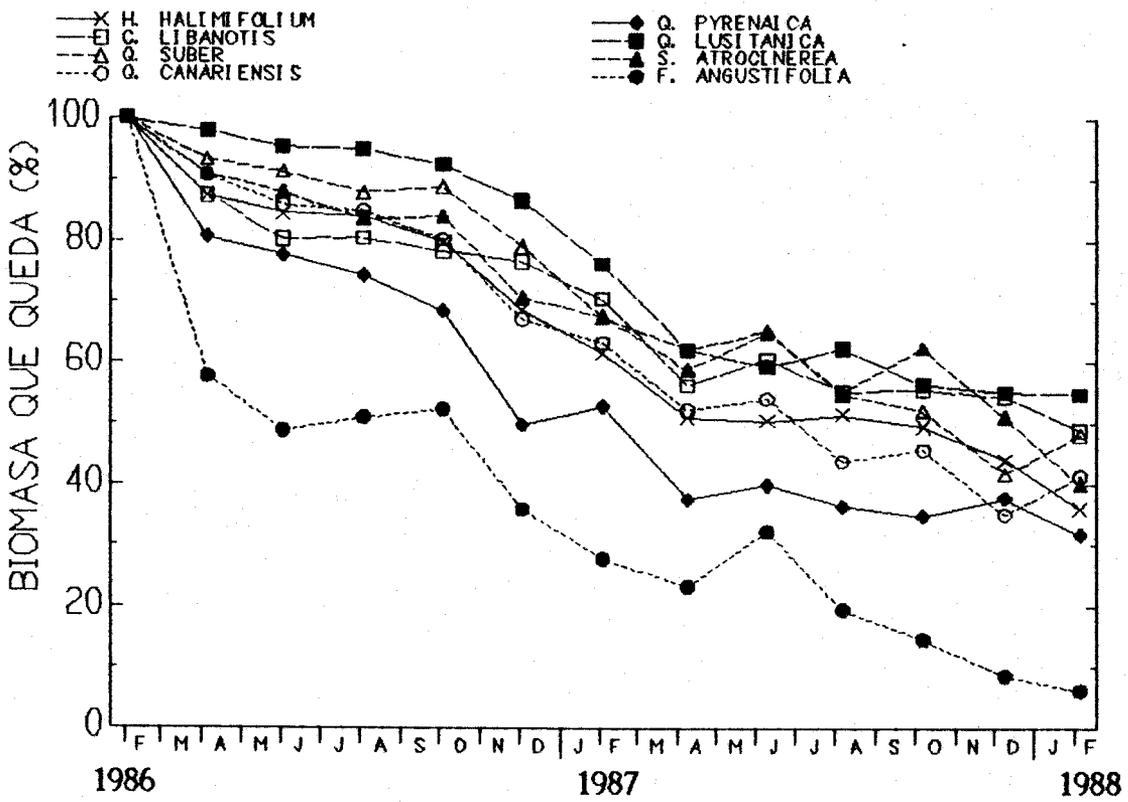
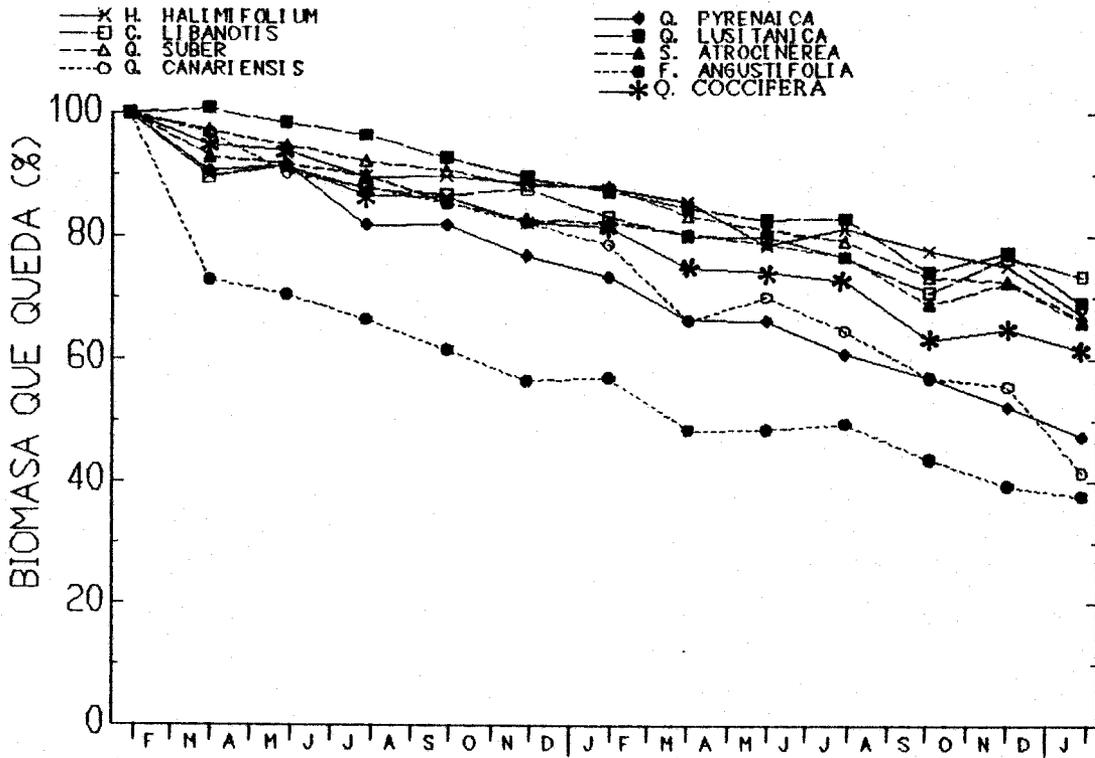


Figura 3. Porcentajes de la biomasa inicial que permanece en el tiempo en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráfico superior) y en La Sauceda (gráfico inferior).

	F	PROBABILIDAD
DOÑANA		
Especies	127.7	0.00
Tiempo	226.4	3.00E-14
Especies * meses	2.4	1.22E-03
LA SAUCEDA		
Especies	159.3	2.00E-14
Tiempo	363.5	0.00E+00
Especies * tiempo	1.6	0.05
DOÑANA + SAUCEDA		
Especies	16.2	1.50E-13
Sitio	58.2	1.33E-12
Especies * sitio	0.6	0.7868
FUENTES DE VARIACION	SUMA DE LOS CUADRADOS	% VARIANZA ABSORBIDA
ESPECIES	22381.04	53.14
SITIO	11492.58	27.28
RESIDUALES	8239.51	19.57
TOTAL	42113.13	

Tabla 3. Tablas de análisis de la varianza (ANOVA) de doble entrada completamente aleatorio entre los porcentajes de biomasa que queda en cada tiempo t para todas las especies y sitios y porcentaje de la varianza que absorbe cada fuente de variación.

ESPECIE	LINEAL ($W = W_0 + bt$)	EXPONENCIAL SIMPLE ($W = W_0 e^{kt}$)	EXPONENCIAL DOBLE ($W = W_1 e^{k_1 t} + W_2 e^{k_2 t}$)
H. halimifolium	$W=98.8 - 13.5 t$	$W= 99.3 e^{-0.16 t}$	
C. libanotis	$W=95.2 - 11.9 t$	$W= 95.8 e^{-0.14 t}$	$W= 5.9 e^{-1.342 t} + 94 e^{-0.13 t}$
Q. suber	$W=100.7 - 11.9 t$	$W= 101.4 e^{-0.18 t}$	
Q. coccifera	$W= 97 - 17.9 t$	$W= 98 e^{-0.22 t}$	
Q. canariensis	$W=100.9 - 25.4 t$	$W= 103.1 e^{-0.33 t}$	$W=-2.5 e^{-1.04 t} + 102.4 e^{-0.20 t}$
Q. pyrenaica	$W= 97.5 - 24.7 t$	$W= 99.8 e^{-0.34 t}$	
Q. lusitanica	$W=102.7 - 15.3 t$	$W= 103.4 e^{-0.17 t}$	$W=-6.6 e^{-4.84 t} + 106.7 e^{-0.19 t}$
S. atrocinerea	$W=97.1 - 14.9 t$	$W= 97.1 e^{-0.18 t}$	$W= 3 e^{-9790 t} + 96.9 e^{-0.17 t}$
F. angustifolia	$W=82.1 - 24.2 t$	$W= 86.6 e^{-0.44 t}$	$W= 21.6 e^{-178.2 t} + 78.4 e^{-0.36t}$

Tabla 4. Ajuste de las curvas de pérdida de peso de las hojas incubadas en Doñana a los modelos indicados por el método de los mínimos cuadrados.

ESPECIE	LINEAL ($W = W_0 + bt$)	EXPONENCIAL SIMPLE ($W = W_0 e^{kt}$)	EXPONENCIAL DOBLE ($W = W_1 e^{k_1 t} + W_2 e^{k_2 t}$)
H. halimifolium	$W=95.4 - 30.15 t$	$W= 99.8 e^{-0.46 t}$	$W= -8.32 e^{-2.61 t} + 106.2 e^{-0.5 t}$
C. libanotis	$W=92.8 - 23.2 t$	$W= 95.5 e^{-0.34 t}$	$W= 6.9 e^{-5.96 t} + 93 e^{-0.32 t}$
Q. suber	$W=101 - 29.31 t$	$W= 104 e^{-0.4 t}$	$W= -35.9 e^{-1.96 t} + 134 e^{-0.56 t}$
Q. canariensis	$W= 97.3 - 32.4 t$	$W= 102.2 e^{-0.5 t}$	$W=-14.9 e^{-2.94 t} + 113.5 e^{-0.58 t}$
Q. pyrenaica	$W=87.8 - 39.29 t$	$W= 95.7 e^{-0.62 t}$	$W=7.6 e^{-2.401 t} + 94.41 e^{-0.59 t}$
Q. lusitanica	$W=103.8 - 274 t$	$W= 106.5 e^{-0.35 t}$	$W= -19.8 e^{-4.1 t} + 118.7 e^{-0.44t}$
S. atrocinerea	$W= 96.8 - 26.3 t$	$W= 99.7 e^{-0.37 t}$	
F. angustifolia	$W= 72.7 - 36.0 t$	$W= 86.6 e^{-1.07 t}$	$W= 28.5 e^{-4.162 t} + 71.6 e^{-0.86 t}$

Tabla 5. Ajuste de las curvas de pérdida de peso de las hojas incubadas en La Saucedá a los modelos indicados por el método de los mínimos cuadrados.

TIPO DE ECUACION



ESPECIE/SITIO	LINEAL	EXPONENCIAL SIMPLE	EXPONENCIAL DOBLE
H. HALIMIFOLIUM			
Doñana	5.13 a	6.21 a	
La Sauceda	20.70 a	17.06 a	19.81 a
C. LIBANOTIS			
Doñana	7.37 a	6.90 a	5.10 b
La Sauceda	19.48 a	15.20 ab	13.59 b
Q. SUBER			
Doñana	2.68 a	4.16 a	
La Sauceda	17.35 a	22.97a	18.08 a
Q. COCCIFERA			
Doñana	5.76 a	6.57 a	
Q. CANARIENSIS			
Doñana	6.73 a	12.07 b	7.06 a
La Sauceda	20.73 b	17.53 a	17.64 a
Q. PYRENAICA			
Doñana	3.66 a	5.51 b	
La Sauceda	58.54 a	27.27 b	26.72 b
Q. LUSITANICA			
Doñana	4.09 a	5.12 a	4.14 a
La Sauceda	29.03 a	31.35 a	25.31 a
S. ATROCINEREA			
Doñana	4.09 a	4.02 a	3.78 a
La Sauceda	21.89 a	21.82 a	
F. ANGUSTIFOLIA			
Doñana	44.18 a	29.91 b	3.62 c
La Sauceda	115.66 a	73.35 b	40.07 c

Tabla 6. Medias de los cuadrados de los residuales correspondientes al ajuste de las curvas de pérdida de peso a funciones lineales, exponenciales y asintóticas por el método de los mínimos cuadrados. Letras distintas entre dos medias de la misma fila indican diferencias significativas al 99% (test t-student).

ecuación. En el caso de las especies *Q. canariensis* y *Q. lusitanica* incubadas en Doñana (tabla 4) y *H. halimifolium*, *Q. suber*, *Q. canariensis*, y *Q. lusitanica* incubadas en La Saucedá (tabla 5), el ajuste a una ecuación exponencial doble es matemáticamente posible, no obstante, el primer término de la ecuación (el que se correspondería con la pérdida de peso de la fracción lábil) aparece con signo negativo, no cumpliendo por tanto, la premisa del modelo exponencial doble aplicado a la descomposición, que asume la existencia de dos fracciones descomponiéndose a distinta velocidad, cada una de ellas siguiendo una exponencial simple.

Considerando la significación de los restantes casos, sólo las hojas de dos especies incubadas en Doñana (*C. libanotis*, y *F. angustifolia*) y una especie incubada en La Saucedá (*F. angustifolia*) presentan significativamente un mejor ajuste a una ecuación exponencial doble que a los otros modelos ensayados (tabla 6).

Considerando tan solo los modelos lineal y exponencial simple, por ser los únicos aplicables en todos los casos, se observa que dos especies en Doñana (*Q. pyrenaica* y *Q. canariensis*) se ajustan significativamente mejor a una ecuación lineal que a una exponencial simple (tabla 6). Por el contrario, la especie *F. angustifolia* se ajusta significativamente mejor a una ecuación exponencial simple. En el resto de las especies, no existen diferencias significativas entre los residuales de ambas ecuaciones.

En La Saucedá, las hojas de las especies (*Q. canariensis*, *Q. pyrenaica* y *F. angustifolia*) presentan significativamente el mejor ajuste usando la ecuación exponencial simple (tabla 6). En el resto de las especies, las diferencias entre los residuales del ajuste a las dos ecuaciones consideradas no son significativas, aunque salvo en dos especies (*Q. suber* y *Q. lusitanica*), tienden a ser menores en el ajuste a una exponencial.

A la vista de los resultados, para poder comparar las tasas de descomposición entre las especies y ecosistemas, adoptamos el modelo

exponencial simple, ya que explica satisfactoriamente el comportamiento de todas las especies. Además, tiene la ventaja adicional de ser el más frecuente en la bibliografía sobre los estudios del proceso de descomposición (Schlesinger, 1985).

3.3.3 Tasas de descomposición.

En la tabla 7 se presentan las constantes relativas de descomposición (k) en los dos ecosistemas considerados, según el modelo de ecuación exponencial simple (Jenny, 1948; Olson, 1963). El término R^2 representa el coeficiente de determinación para la ecuación exponencial negativa linearizada. La tabla incluye los porcentajes de biomasa presente después de dos años (B), así como el tiempo necesario para que se descomponga el 99% de la biomasa ($t_{0.99}$).

En Doñana la tasa de descomposición k calculada para los dos años oscila entre $k = -0.14$ en la especie *C. libanotis* y $k = -0.44$ en la especie *F. angustifolia*. En La Saucedá, estas tasas son sensiblemente más altas, oscilando entre $k = -0.34$ para la especie *C. libanotis* y $k = -1.07$ para la especie *F. angustifolia*.

En la tabla 8 se presenta la significación de las diferencias entre las constantes de descomposición (k) correspondiente a cada especie dentro de cada uno de los ecosistemas (ANCOVA). Los resultados muestran que dentro de cada ecosistema existen diferencias significativas entre grupos de especies.

Las especies perennifolias (*H. halimifolium*, *C. libanotis*, *Q. suber* y *Q. coccifera*) se encuentran entre las especies con tasas de descomposición más baja (tabla 7). No obstante, las especies de hoja marcescente (*Q. canariensis*, *Q. lusitanica*) y caducifolias (*Q. pyrenaica*, *S. atrocinerea*, y *F.*

DOÑANA

ESPECIE	K	R ²	B	t _{0.99}
H. halimifolium	-0.16	0.92 **	67.4	28.7
C. libanotis	-0.14	0.90 **	73.4	32.6
Q. suber	-0.18	0.95 **	66.4	26.0
Q. coccifera	-0.22	0.95 **	61.4	20.8
Q. canariensis	-0.33	0.95 **	47.3	14.0
Q. pyrenaica	-0.34	0.98 **	47.3	13.5
Q. lusitanica	-0.17	0.95 **	69.1	27.3
S. atrocineria	-0.18	0.96 **	66.1	25.4
F. angustifolia	-0.44	0.94 **	37.6	10.1

LA SAUCEDA

ESPECIE	K	R ²	B	t _{0.99}
H. halimifolium	-0.46	0.95 **	35.9	10.0
C. libanotis	-0.34	0.94 **	48.8	13.41
Q. suber	-0.40	0.94 **	48.1	11.61
Q. canariensis	-0.50	0.95 **	41.4	9.25
Q. pyrenaica	-0.62	0.92 **	31.7	7.35
Q. lusitanica	-0.35	0.92 **	54.7	13.33
S. atrocineria	-0.37	0.91 **	39.9	12.44
F. angustifolia	-1.07	0.91 **	6.1	4.17

Tabla 7 Constante relativa de descomposición (k) según el modelo exponencial negativo de Olson, porcentajes de biomasa (B) presente después de dos años de incubación, y tiempo necesario para que desaparezca el 99% de la biomasa de la hojarasca en cada especie (t_{0.99}). R² es el coeficiente de determinación para el modelo. (**) p<0.01; (*) p<0.05.

DOÑANA

	HH	CL	QS	QCC	QCA	QPY	QLU	SA	FA
HH		NS	NS	**	**	**	NS	NS	**
CL			*	**	**	**	NS	*	**
QS				*	**	**	NS	NS	**
QCC					**	**	*	*	**
QCA						NS	**	**	NS
QPY							**	**	NS
QLU								NS	**
SA									**
FA									

LA SAUCEDA

	HH	CL	QS	QCC	QCA	QPY	QLU	SA	FA
HH		**	NS		NS	NS	*	NS	**
CL			*	...	**	**	NS	NS	**
QS				...	NS	*	NS	NS	**
QCC			
QCA						NS	**	*	**
QPY							**	**	**
QLU								NS	**
SA									**
FA									

Tabla 8. Comparación entre las pendientes de la función exponencial linealizada usando un análisis de la covarianza (ANCOVA). (**, $p < 0.01$). (*, $p < 0.05$). NS= Pendientes no significativamente diferentes. HH=Halimium halimifolium, CL= Cistus libanotis, QS= Quercus suber, QCC= Q. coccifera, QCA= Q. canariensis, QPY= Q. pyrenaica, QLU= Q. lusitanica, SA= Salix atrocinerea, FA= Fraxinus angustifolia.

angustifolia) muestran tasas de descomposición muy variables, estando sus valores comprendidos entre los más bajos (*Q. lusitanica*, *S. atrocinerea*) y los más altos (*Q. pyrenaica*, *F. angustifolia*).

Las diferencias entre los dos ecosistemas estudiados se presentan en la tabla 9. Las pérdidas de peso son significativamente mayores en la hojarasca incubada en La Saucedá. En el caso de *Q. lusitanica* se mantiene la misma tendencia, aunque la diferencia entre los dos ecosistemas no es estadísticamente significativa (tabla 9).

La significación biológica de estas diferencias se pone de manifiesto al considerar los tiempos necesarios para que se pierda el 99% del peso original de las hojas ($t_{0,99}$, tabla 7). En Doñana estos tiempos se sitúan alrededor de los 30 años en las especies de más lenta descomposición, y entre los 10 y los 14 años para las especies que presentan las mayores pérdidas de peso. En La Saucedá, sin embargo, ninguna especie presenta t_{99} superiores a los 14 años, siendo este tiempo en el caso de la especie *F. angustifolia* de tan solo 4.2 años.

ESPECIES	F - SNEDECOR
H. halimifolium	86.5 **
C. libanotis	42.9 **
Q. suber	48.4 **
Q. coccifera
Q. canariensis	58.2 **
Q. pyrenaica	16.9 **
Q. lusitanica	0.2 NS
S. atrocinerea	29.4 **
F. angustifolia	76.6 **

Tabla 9. Análisis de covarianza (ANCOVA) entre las "k" de cada especie en los dos ecosistemas. (**) $p < 0.01$; NS= No significativo

3.4 Discusión.

El modelo exponencial doble explica satisfactoriamente el comportamiento de las hojas de dos (*C. libanotis* y *F. angustifolia*). No obstante, la tendencia a cero del primer término de la ecuación exponencial doble que se encuentra en estas especies (tabla 4 y 5), indican el escaso o nulo peso de la fracción lábil de la hojarasca en la cinética del proceso.

De hecho, *F. angustifolia*, la especie cuyo comportamiento se ajusta mejor al modelo exponencial doble que al resto de los modelos, es la que presenta una tasa de descomposición más alta, debido fundamentalmente a las fuertes disminuciones de peso que experimenta esta especie en la fase inicial del proceso de descomposición. La abundancia de fracciones más lábiles y solubles entre los componentes de las hojas parece ser uno de los determinantes de las altas tasas de descomposición en las fases iniciales del proceso (Swift et al. 1979).

La Tendencia general a un mejor ajuste al modelo lineal observada en Doñana sugiere en principio la casi total inexistencia de una fase inicial diferenciada y sugiere que los componentes lábiles son efectivamente muy poco importantes. Sin embargo, la tendencia de las muestras incubadas en La Saucedá a presentar un mejor ajuste a la función exponencial subraya que la cinética del proceso depende mucho de las condiciones ambientales. La alta precipitación en La Saucedá permitiría el lavado intenso de las fracciones más lábiles presentes en la hojarasca en las fases iniciales del proceso. La comparativamente escasa precipitación registrada en Doñana (aproximadamente un tercio de la registrada en La Saucedá) no permitiría el lavado rápido de estos componentes con lo que la tasa de pérdida de peso sería más lineal.

Estos resultados están de acuerdo con los publicados por algunos autores en el sentido de que los ajustes a una recta suelen ser típicos de las

especies con una tasa de descomposición baja (Grigal y McColl, 1977; Schlesinger, 1985).

La diferencia observada de los valores medios de la tasa de descomposición (k) en los dos ecosistemas (-0.24 en Doñana y -0.51 en La Saucedá) apoyan las consideraciones anteriores.

Las tasas de descomposición en Doñana son similares a las publicadas para otros ecosistemas mediterráneos, como en el caso de las especies de chaparral californiano, con valores de k comprendidos entre -0.18 y -0.19 (Schlesinger, 1985); o el de -0.29 publicado para *Leucospermum parile*, una especie de matorral sudafricano (Mitchell et al. 1986).

Las tasas de descomposición encontradas en La Saucedá son más parecidas a las publicadas para los bosques de *Eucalyptus* en Australia: $k = -0.54$ para las hojas de *Eucalyptus diversicolor* (O'Connell, 1987) y $k = -0.74$ para las hojas de *Eucalyptus microcarpa* (Maheswaran y Attiwill, 1987) con una precipitación media anual de 1000 mm. La elevada tasa de descomposición que muestra *F. angustifolia* es más propia de ecosistemas tropicales (Singh y Gupta, 1977).

En conjunto, estos resultados subrayan la importancia de las condiciones ambientales como determinantes de la cinemática (tanto en sus aspectos cualitativos como en los cuantitativos) del proceso de descomposición.

No obstante, los resultados muestran también diferencias significativas en las tasas de descomposición de las distintas especies (tablas 7 y 8).

Así, en Doñana puede distinguirse un primer grupo de especies con tasas de descomposición más bajas ($k = -0.14$ a $k = -0.18$), compuesto por las especies *H. halimifolium*, *C. libanotis*, *Q. suber*, *Q. lusitanica* y *S. atrocinerea*. En segundo lugar, *Q. coccifera*, con tasas de descomposición

significativamente superior a el grupo anterior ($k = -0.22$), pero significativamente inferior a *Q. canariensis* y *Q. pyrenaica* ($k = -0.33$ y $k = -0.34$ respectivamente), que formarían el tercer grupo. Por último, *F. angustifolia*, con la mayor tasa de descomposición ($k = -0.44$).

En La Saucedá pueden diferenciarse también tres grupos. El constituido por las especies con las tasas de descomposición más bajas ($k = -0.34$ a $k = -0.40$), que son las mismas especies que muestran una tasa de descomposición lenta en Doñana, salvo la especie *H. halimifolium* ($k = -0.46$), que aquí podría integrar tanto el grupo de especies de descomposición intermedia (*Q. canariensis* y *Q. pyrenaica*, $k = -0.50$ a 0.62) como el de descomposición lenta. Por último *F. angustifolia* muestra fuertes pérdidas de peso ($k = -1.07$), permaneciendo después de dos años sólo el 6% de la biomasa inicial.

El análisis de la varianza de las pérdidas de peso que experimentan las especies en los dos ecosistemas estudiados (tabla 3) muestra que las diferencias entre especies (53.14 de la varianza absorbida) son mucho más importantes que las diferencias debidas al medio (27.28% de la varianza), lo que pone de manifiesto la importancia de las características intrínsecas de las hojas como determinantes de la tasa de descomposición.

Los resultados apoyan sólo parcialmente la hipótesis enunciada por Monk (1961) de que las especies perennifolias deberían presentar tasas de descomposición relativamente bajas como parte de su estrategia de conservación de nutrientes, ya que aunque los perennifolios (*H. halimifolium*, *C. libanotis*, *Q. suber*, y *Q. coccifera*) tienden a presentar las tasas de descomposición más bajas, y los caducifolios (*Q. canariensis*, *Q. pyrenaica*, y *F. angustifolia*) las más altas (tabla 7), la especie caducifolia *S. atrocinerea* y la especie marcescente *Q. lusitanica* muestran en ambos ecosistemas tasas de descomposición en un rango similar (las diferencias no son significativas, tabla 8) a las especies perennifolias.

4. DINAMICA DE LOS COMPONENTES ORGANICOS DE LA HOJARASCA.

4.1 Introducción.

Minderman (1968) sugiere que la curva de descomposición de la hojarasca es una función de la suma de las curvas de desaparición de sus componentes por separado, cada uno de los cuales se descompone siguiendo una función exponencial simple. Este modelo supone una simplificación del proceso, ya que no incluye la influencia que unos componentes pueden tener sobre la desaparición de otros, y el posible trasvase o transformación de unas fracciones en otras.

El modelo de Minderman (1968) considera a los polifenoles como los compuestos más difíciles de descomponer. Sin embargo, en varios estudios se observa una rápida desaparición de estos compuestos junto con un incremento en términos absolutos de la fracción de lignina, lo que aleja a estas fracciones del modelo de desaparición exponencial de Minderman (1968). Esta dinámica sugiere a lo largo del proceso de descomposición la existencia de trasvase de unas fracciones a otras.

El objetivo de este capítulo es el análisis de las curvas de desaparición de las fracciones orgánicas de la hojarasca, sus posibles interacciones y las diferencias encontradas entre especies y ecosistemas, que permita posteriormente discutir la influencia que cada una de estas fracciones tiene sobre la tasa de descomposición.

4.2 Métodos.

Con objeto de caracterizar con más precisión las fases iniciales del proceso, las muestras se analizaron bimensualmente durante los seis meses iniciales. Posteriormente, las muestras se analizaron cada cuatro meses hasta totalizar los dos años.

El proceso analítico al que han sido sometidas las muestras procedentes de la incubación en las dos áreas de estudio se esquematiza en el diagrama de flujos de la figura 4. En todos los casos los análisis se repitieron al menos tres veces.

A continuación se detallan los métodos analíticos seguidos.

4.2.1 Carbohidratos solubles.

Esta fracción incluye los carbohidratos no estructurales, es decir, lo polisacáridos y azúcares de moléculas sencillas que son fácilmente hidrolizables.

Los carbohidratos solubles se extrajeron con agua caliente durante 2 horas y se analizaron por colorimetría, usando el reactivo antrona y concentraciones conocidas de D-glucosa como estandar (Allen et al. 1974). Doure et al. (1978) han comparado esta técnica con otras usadas en el análisis de carbohidratos de extractos de suelo, concluyendo que, aunque el test es poco satisfactorio en algunos aspectos, los resultados son bastante parecidos a lo que se obtienen por cromatografía de gas-liquido.

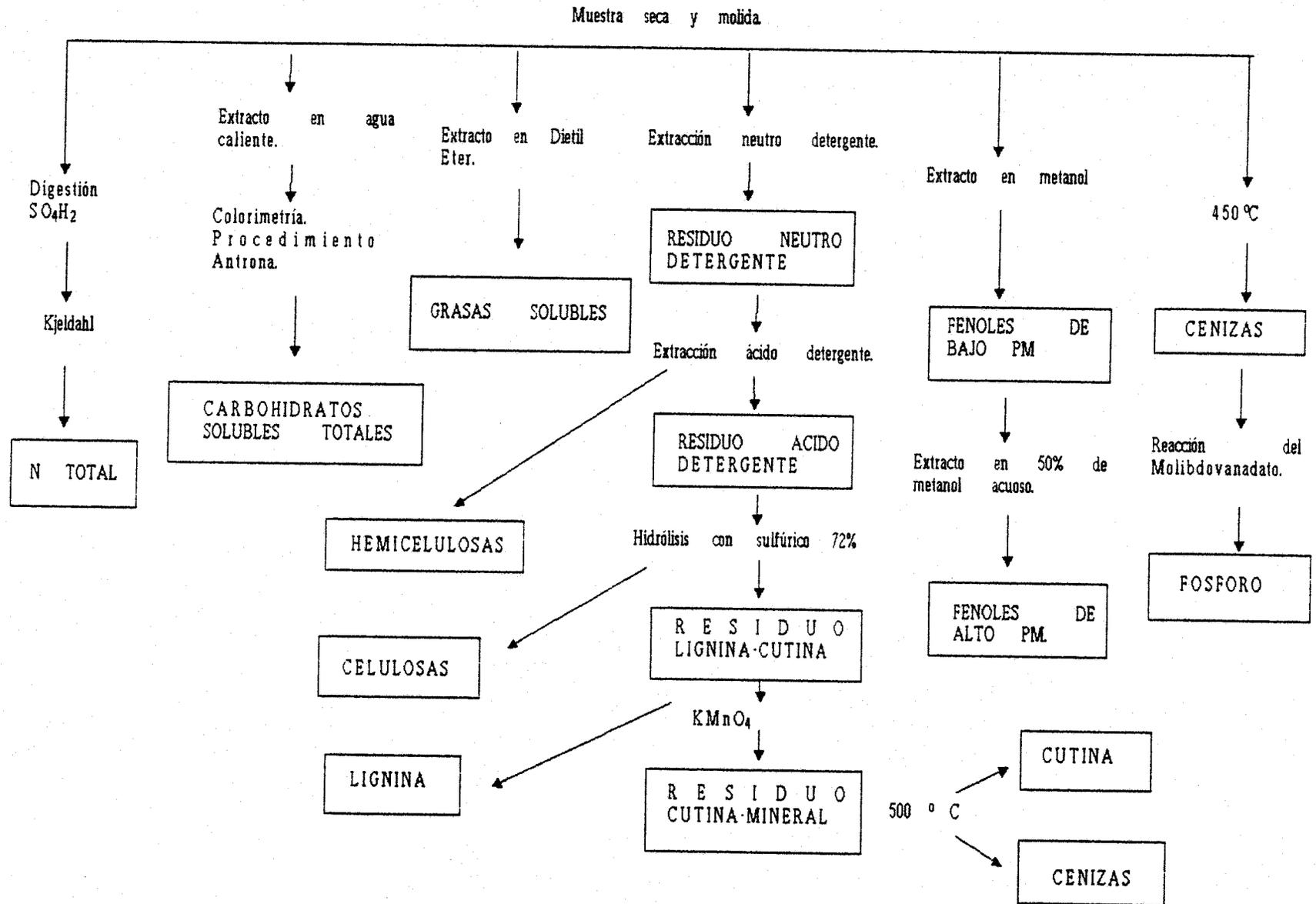


Figura 4. Diagrama de flujos en el que se muestra las vías del análisis químico de las hojas.

4.2.2 Grasas.

El contenido en grasas se determinó por gravimetría, extrayendo durante 8 horas con dietil-eter libre de peróxidos, usando un extractor Soxhlet de 50ml. La fracción grasas incluye fundamentalmente los lípidos asociados a estructuras membranosas y los lípidos de reserva.

4.2.3 Celulosa, Lignina y Cutina.

Los componentes de la pared celular fueron determinados mediante análisis secuencial (Robertson y Van Soest, 1981). En un primer paso las muestras secas y molidas se sometieron a un tratamiento con detergente neutro para lavar el contenido celular y que deja como residuo los componentes de la pared celular. Este residuo es lavado a su vez con un detergente ácido para disolver las cadenas de hemicelulosas. El residuo resultante (celulosa, lignina y cutina) se somete a un ataque con SO_4H_2 concentrado para disolver la celulosa, quedando como remanente la lignina y la cutina. Finalmente el tratamiento con KMnO_4 oxida a la lignina y deja como remanente la cutina. Las diferencias en los pesos del crisol en cada una de estas fases, corregidas para el contenido en cenizas, permitía estimar el peso de cada una de las fracciones presentes.

4.2.4 Taninos.

Los fenoles de alto y bajo peso molecular fueron extraídos secuencialmente con soluciones de metanol puro y metanol acuoso al 50%,

a 70 C siguiendo el método de Glyphis y Puttick (1988), y fueron cuantificados por colorimetría usando el reactivo Folin-Cicolteau (Singleton y Rosi, 1965).

4.2.5 Nitrógeno y Fósforo.

El nitrógeno se determinó por el procedimiento Kjeldahl, tras una digestión con ácido sulfúrico, y usando Se, SO_4K y SO_4Cu como catalizadores.

El fósforo se analizó a partir de las cenizas obtenidas mediante la calcinación de submuestras de hojarasca a 450 C durante 4 horas. Para su cuantificación se siguió el método del amarillo de molibdovanadato (Greweling, 1976).

4.2.6 Resistencia al fraccionamiento.

Con objeto de caracterizar la dureza de las hojas y sus posibles implicaciones en el proceso de descomposición, en las hojas recién recolectadas se efectuó un test de resistencia física al fraccionamiento o rotura.

Para ello se utilizó una aguja truncada con una superficie de apoyo de 1.138 mm^2 , uno de cuyos extremos se apoyaba libremente sobre la superficie de la hoja objeto de análisis. La aguja estaba soldada a un recipiente de plástico sobre el que se vertía gradualmente arena, hasta que la aguja rompía la hoja. El peso de arena al cual tenía lugar la rotura se consideró como un índice de la dureza de la hoja, expresándose los

resultados en términos de presión (g mm^{-2}). El número mínimo de hojas considerado en el análisis de cada especie fue de 30.

El análisis de Resistencia al fraccionamiento de la hoja se realizó solo con las hojas en sus condiciones iniciales debido a la gran dificultad que presentaba su determinación una vez iniciado el proceso de descomposición. Por lo tanto, no se ha considerado la evolución del valor de este parámetro durante el proceso de descomposición.

4.3 Resultados.

En la tabla 10 se presentan los contenidos iniciales de las distintas fracciones analizadas en las hojas estudiadas. La tabla también incluye los resultados del análisis de Resistencia.

En las figuras 5 a 11 se presenta la evolución de los componentes orgánicos a lo largo del proceso de descomposición en los dos ecosistemas.

A continuación se describe brevemente la evolución de estos componentes.

4.3.1 Carbohidratos solubles

En la figura 5 se presentan los porcentajes de peso de carbohidratos solubles presentes en las hojas incubadas en Doñana y en La Saucedá.

En Doñana se aprecia claramente una primera fase de lavado con pérdidas de peso en los dos primeros meses que llegan a ser del orden del 70% en las especies *S. atrocinerea* y *F. angustifolia*. En las otras especies, las pérdidas de peso en los primeros dos meses oscilan entre el 30 y el 50%.

En La Saucedá, las pérdidas en la fase de lavado son más importantes que las observadas en Doñana. Las especies que más pierden son *C. libanotis*, *S. atrocinerea* y *F. angustifolia*, en las que las pérdidas alcanzan el 80% a los dos meses del inicio del proceso.

A partir de los dos primeros meses la pendiente de pérdida de peso se suaviza, manteniéndose, no obstante, las pérdidas de peso a lo largo de los dos años de estudio. Este punto de inflexión a los dos meses

		LIGNINA (%)	CUTINA (%)	HOLOCELULOSA (%)	GRASAS (%)	CARBOHIDRATOS SOLUBLES (%)	TANINOS TOTALES (%)
H.	HALIMIFOLIUM	3.8	5.1	26.8	2.1	17.2	23.9
C.	LIBANOTIS	3.9	4.9	17.4	8.9	27.0	19.3
Q.	SUBER	9.0	9.1	42.1	2.8	10.7	10.6
Q.	COCCIFERA	11.2	7.6	36.4	2.1	14.2	14.0
Q.	CANARIENSIS	10.5	5.1	37.9	4.7	15.0	13.3
Q.	PYRENAICA	9.0	5.3	43.1	4.8	13.4	8.2
Q.	LUSITANICA	11.5	8.6	34.0	3.4	15.5	14.9
S.	ATROCINEREA	6.9	11.2	22.4	3.6	22.6	11.8
F.	ANGUSTIFOLIA	5.1	5.4	29.5	6.7	24.9	4.5

		CENIZAS (%)	NITROGENO (%)	FOSFORO (ppm)	RESISTENCIA (g/mm ²)	RECUPERACION (%)
H.	HALIMIFOLIUM	5.7	0.3	327.8	51.3	86.8
C.	LIBANOTIS	7.4	0.4	424.1	92.5	91.4
Q.	SUBER	6.7	0.8	584.9	177.7	96.1
Q.	COCCIFERA	3.2	0.9	445.1	121.3	93.7
Q.	CANARIENSIS	6.3	0.7	1012.9	87.0	97.1
Q.	PYRENAICA	6.1	0.9	586.5	60.2	95.6
Q.	LUSITANICA	3.5	0.9	300.0	157.7	97.3
S.	ATROCINEREA	7.7	0.7	1380.3	76.6	90.7
F.	ANGUSTIFOLIA	10.4	0.9	533.2	27.0	92.3

Tabla 10. Composición química y física de la hojarasca en sus condiciones iniciales. El porcentaje de recuperación se ha obtenido mediante la suma de todos los componentes orgánicos, las cenizas, y el nitrógeno multiplicado por 6.25 (como estima del contenido en proteínas).

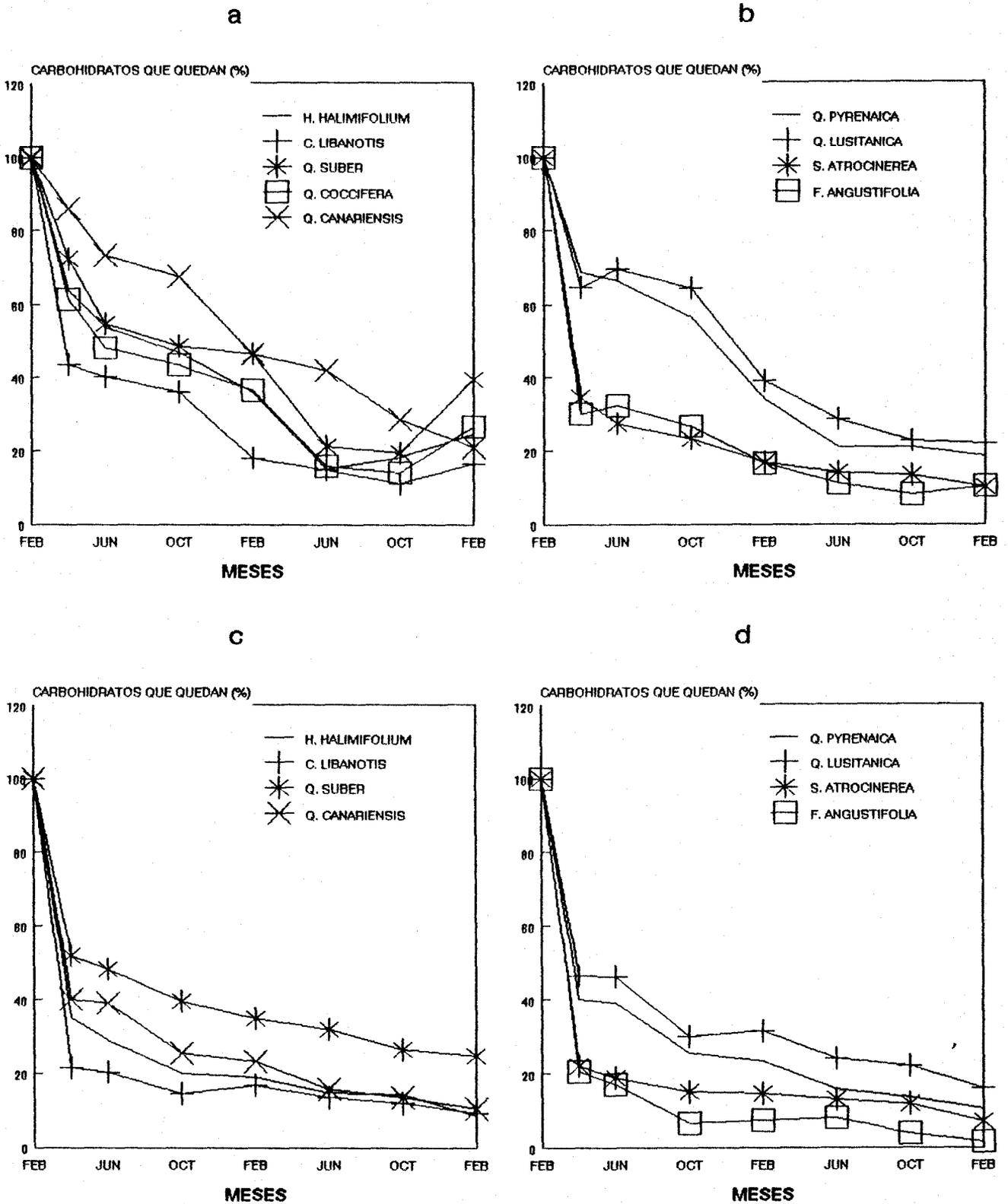


Figura 5. Desaparición de los carbohidratos solubles en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráficas a y b) y en La Sauceda (gráficas c y d).

del inicio del proceso es más evidente en las hojas incubadas en La Saucedá que en las incubadas en Doñana.

4.3.2 Grasas.

En la figura 6 se presentan los resultados de las pérdidas de peso experimentada por la fracción de las grasas en la hojarasca incubada en Doñana y La Saucedá. La forma de las curvas es más lineal, no mostrando variaciones bruscas durante el periodo de estudio como las observadas en el caso de los carbohidratos solubles.

Exceptuando *H. halimifolium* y *Q. suber* las especies parecen seguir patrones de pérdidas de peso similares, quedando después de dos años entre el 30% y el 60% del peso original de esta fracción.

En La Saucedá, los porcentajes de pérdidas son claramente superiores a los registrados en Doñana, ya que, al cabo de dos años las pérdidas son superiores al 70%. En el caso de *S. atrocinerea* y *F. angustifolia*, los porcentajes de pérdida de peso son aún mayores, permaneciendo después de los dos años de estudio menos del 15% del peso inicial.

4.3.3 Lignina

En la figura 7 se presenta la dinámica de la fracción de la Lignina en las hojas de las especies incubadas en las dos áreas de estudio.

En Doñana las hojas de *H. halimifolium*, *C. libanotis* y *S. atrocinera* se caracterizan por experimentar fuertes aumentos en esta

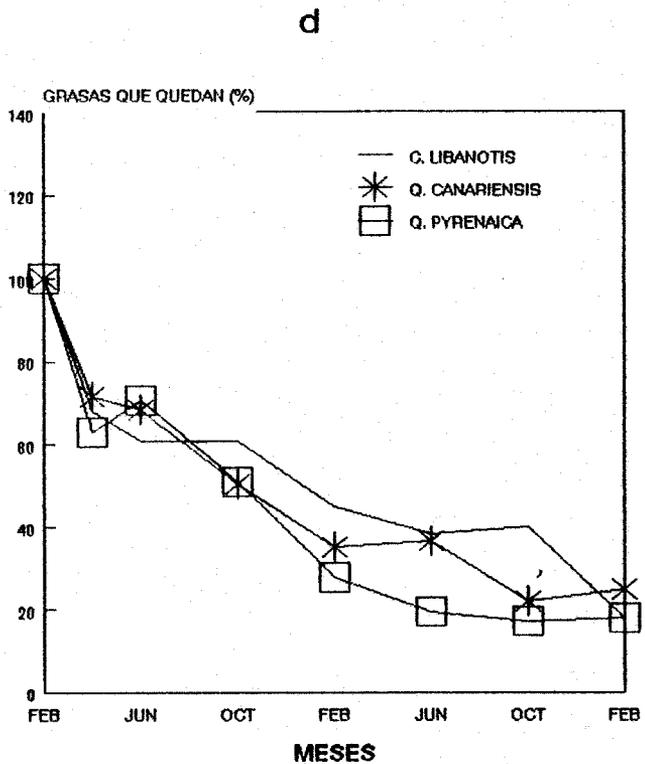
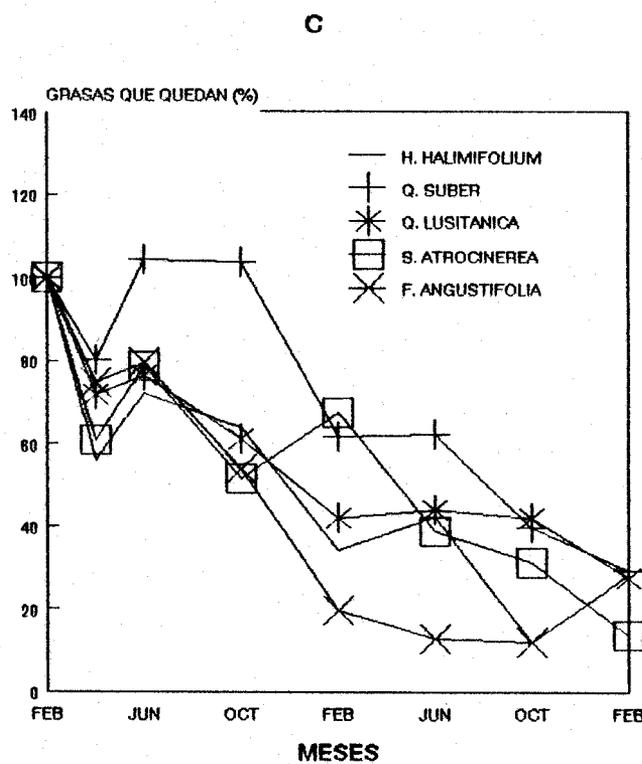
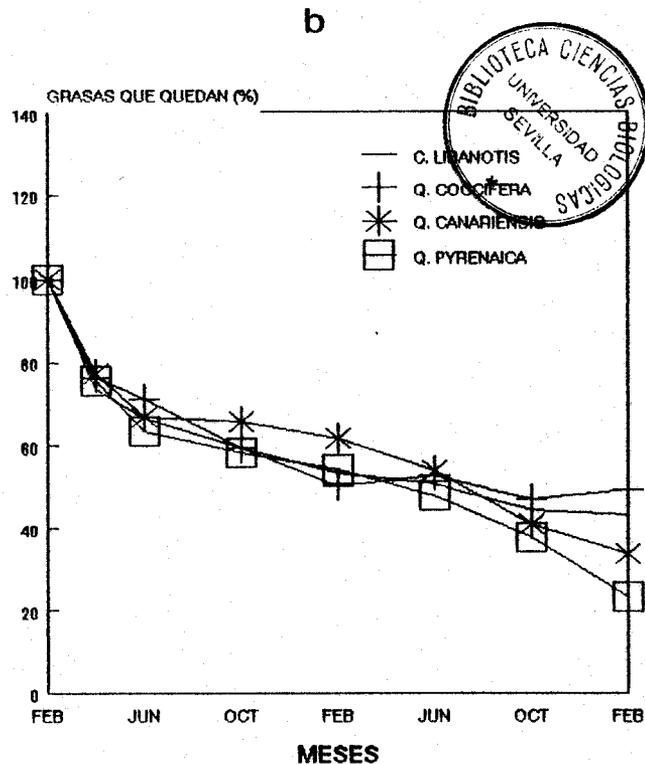
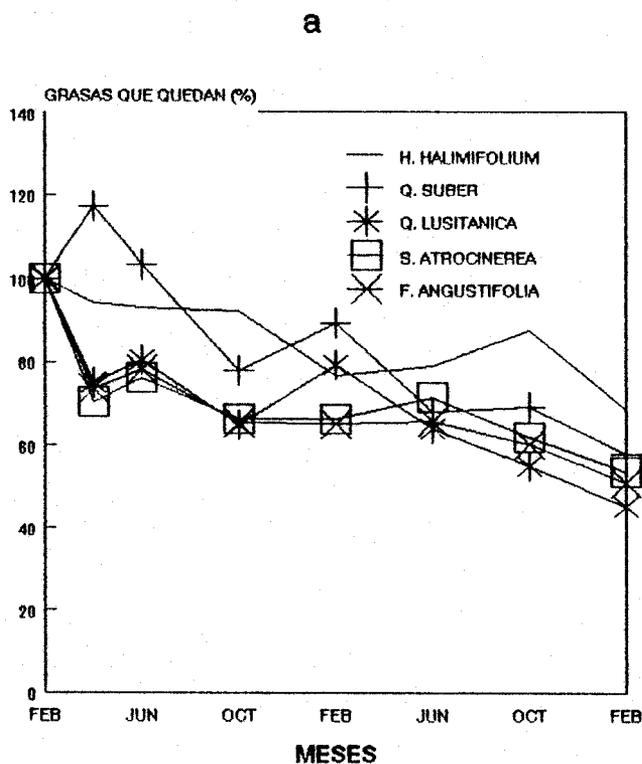


Figura 6. Desaparición de las grasas en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráficas a y b) y en La Saucedá (gráficas c y d).

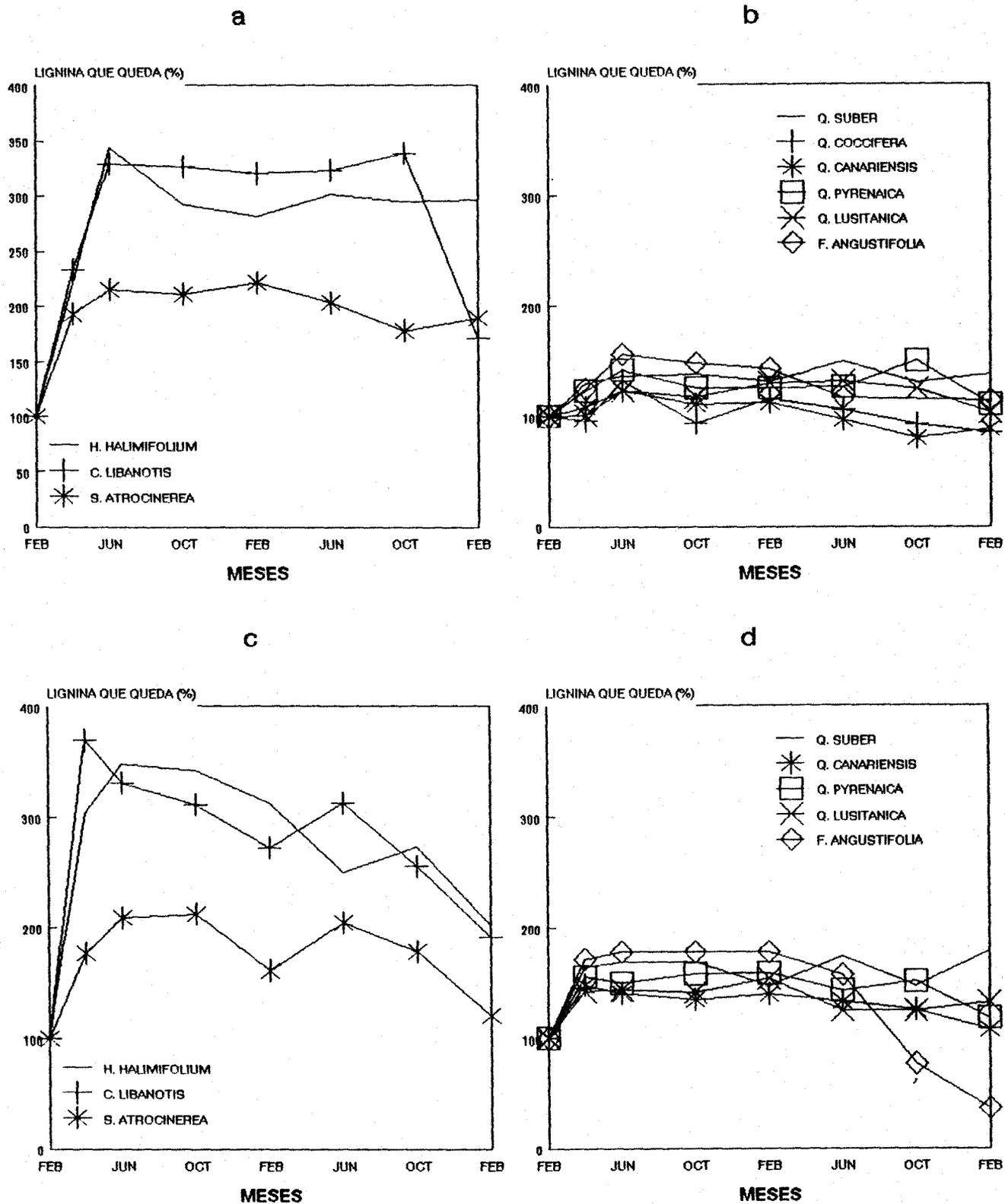


Figura 7. Dinámica de la lignina en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráficas a y b) y en La Sauceda (gráficas c y d).

fracción, que en el caso de las dos primeras alcanza casi el 359% del peso original a los cuatro meses del comienzo del proceso de descomposición (figura 7a). en el resto de las especies, aunque los incrementos iniciales en el peso de esta fracción son cuantitativamente menos importantes (figura 7b), el comportamiento de esta fracción sigue unas pautas similares a la de las tres especies citadas. Después del máximo no se observa una clara pérdida de peso, manteniéndose las cantidades de lignina prácticamente constante durante el resto del periodo de estudio.

En La Saucedá las tres especies mencionadas se comportan de forma muy similar (figura 7c), con incrementos en la fracción de lignina que alcanzan valores comprendidos entre el 200 y el 350% del peso original. Posteriormente las tres especies muestran pérdidas significativas. El resto de las especies, al igual que en Doñana, muestran incrementos menores (del orden del 150%) en el peso de esta fracción (figura 7d). *F. angustifolia*, la especie con una tasa de descomposición más alta, muestra intensas pérdidas de lignina en las fases finales del periodo de estudio

Hay que subrayar que los máximos incrementos de lignina se alcanzan a los dos meses del inicio del proceso de descomposición, en tanto que en Doñana, estos máximos de aumentos de peso aparecían a los cuatro meses.

4.3.4 Cutina.

En la figura 8 se muestra la dinámica de descomposición de la fracción de cutina en la hojarasca de las especies incubadas.

En Doñana *H. halimifolium*, *C. libanotis* y *S. atrocineræ* destacan del resto de las especies por los fuertes incrementos de peso que experimenta esta fracción al comienzo del proceso de descomposición. El

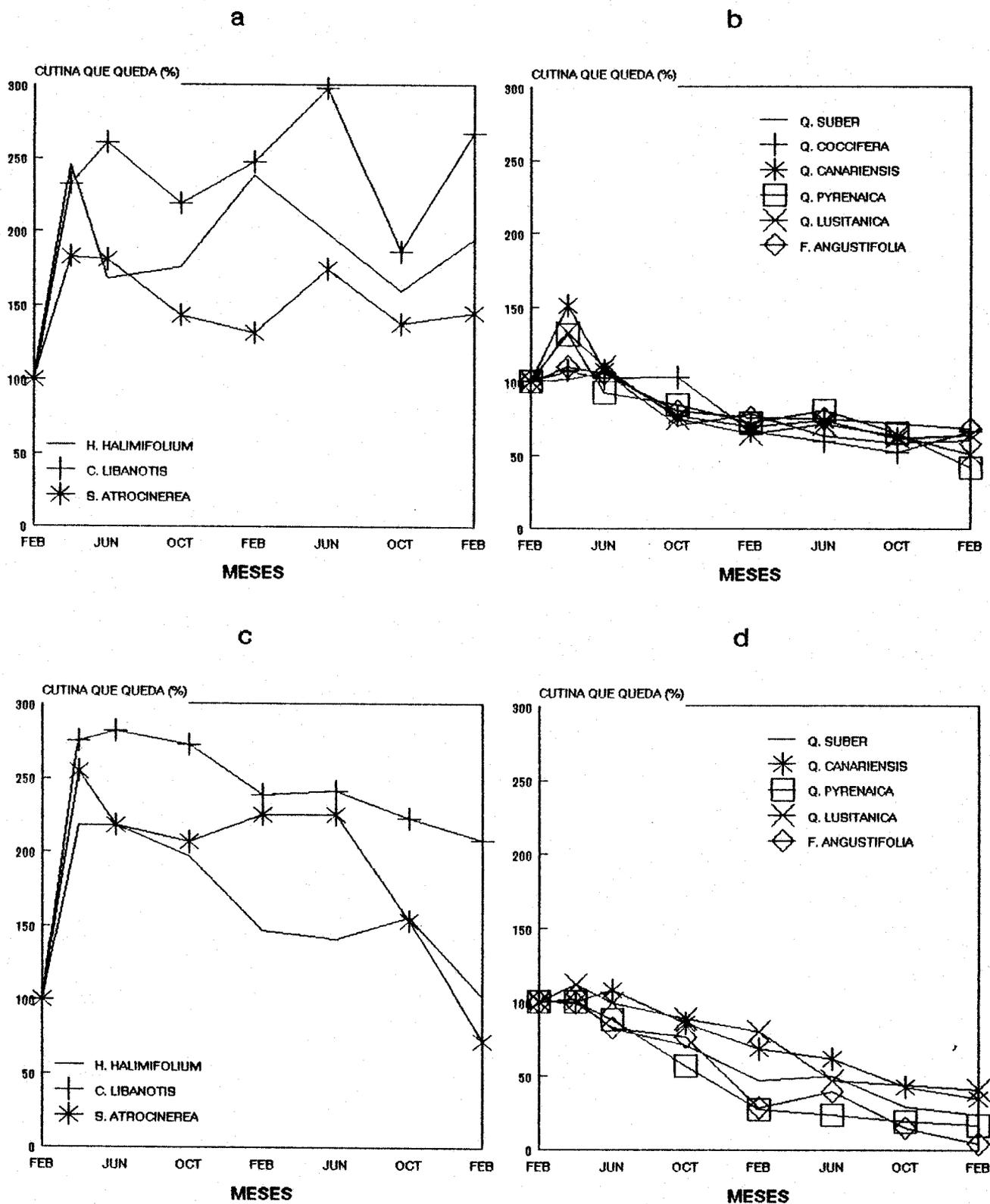


Figura 8. Dinámica de la fracción de cutina en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráficas a y b) y en La Saucedá (gráficas c y d).

comportamiento de la fracción de cutina en estas tres especies es paralelo al que presentaba la fracción de lignina, pero los aumentos de peso son proporcionalmente menores y la evolución a lo largo de los dos años más irregular. En el resto de las especies los incrementos son relativamente pequeños comparados con las tres especies mencionadas. Después del aumento, esta fracción experimenta una pérdida de peso gradual y continua que persiste hasta el final del periodo de estudio.

En La Saucedá (figura 8 c,d) el comportamiento es similar al de Doñana aunque las pérdidas de peso son más pronunciadas llegando, en algunos casos al 5% del peso original en el caso de *F. angustifolia*.

4.3.5 Holocelulosa.

En la figura 9 se presenta la dinámica de descomposición de la holocelulosa (celulosas + hemicelulosas) en las dos localidades estudiadas.

En Doñana, este componente de la pared celular muestra claras pérdidas de peso a lo largo del periodo de estudio. No obstante, en *H. halimifolium* y *C. libanotis* tienen lugar aumentos de peso al principio del periodo. El resto de las especies muestran pérdidas de peso continuas, que llegan a ser superiores al 50% en *Q. canariensis*, *Q. pyrenaica* y *F. angustifolia* (figura 9a,b) en tanto que *C. libanotis*, *S. atrocinera* y *Q. lusitanica* son las especies que menos pierden.

En La Saucedá (figura 9 c,d) la dinámica de esta fracción es idéntica a la que se presenta en Doñana, aunque las pérdidas de peso son más pronunciadas.

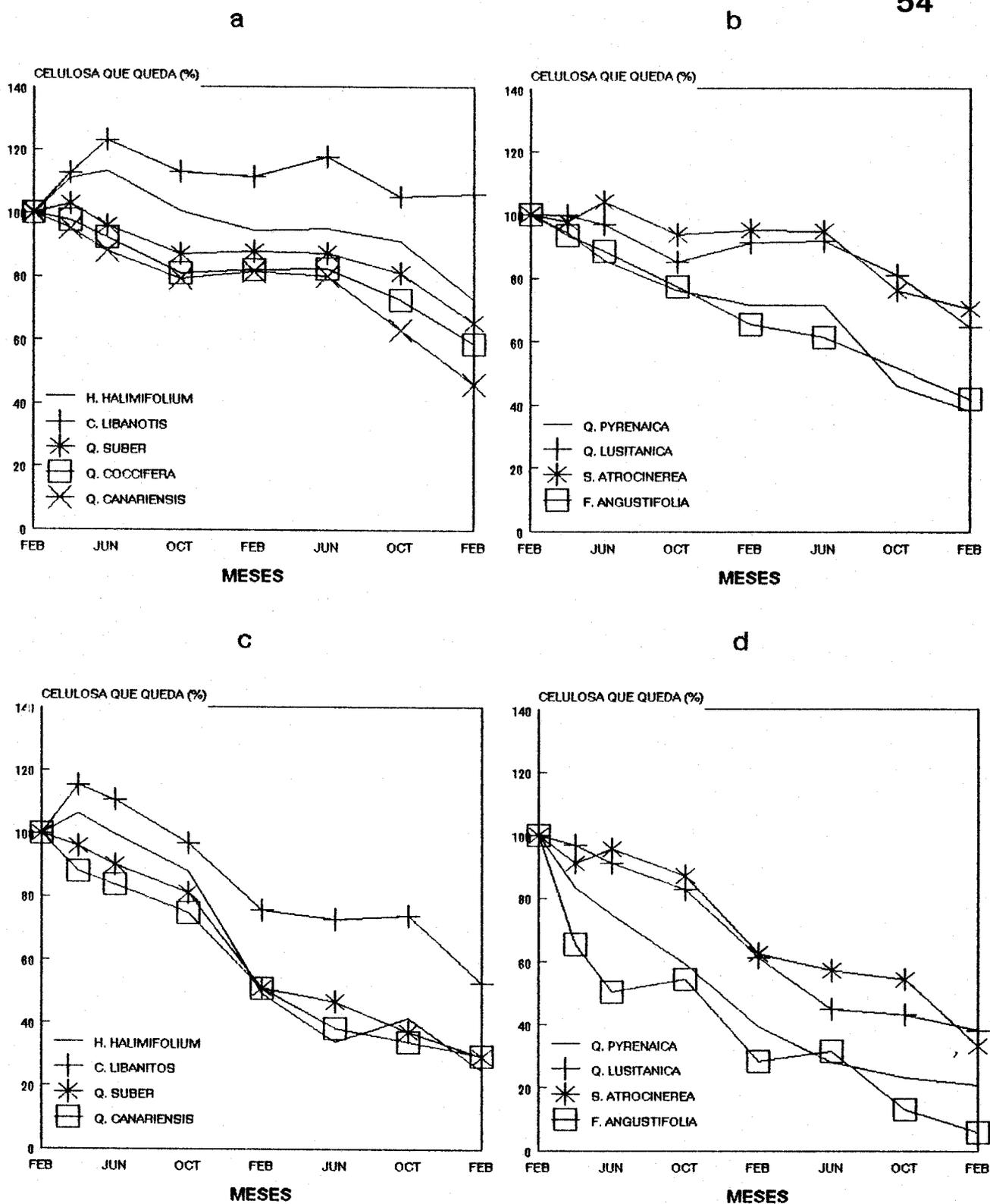


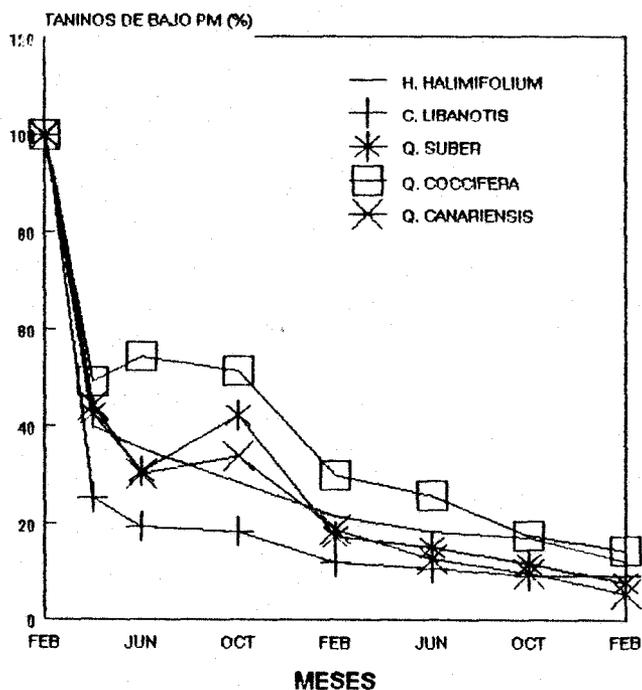
Figura 9. Dinámica de la fracción de holocelulosa en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráficas a y b) y en La Saucedá (gráficas c y d).

4.3.6 Taninos.

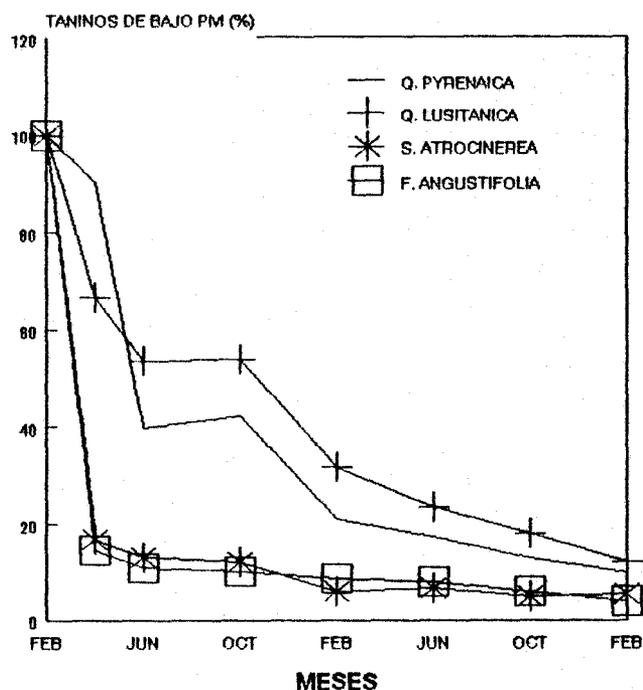
En la figura 10 se representan las curvas de desaparición de los taninos de bajo y alto peso molecular en la hojarasca de las especies incubadas en Doñana. En todos los casos se aprecian fuertes pérdidas de peso en los primeros meses de incubación. Estas pérdidas son muy pronunciadas sobre todo en los taninos de bajo peso molecular. Destacan las fuertes pérdidas de peso que experimentan las muestras de *S. atrocinerea* y *F. angustifolia* durante los primeros meses, que llegan a ser del 90% del peso original al final del periodo de estudio.

En la figura 11 se representan las curvas de desaparición de los taninos en las muestras incubadas en La Saucedá. Las pérdidas de peso son mucho más pronunciadas que las detectadas en Doñana. La mayor parte de los taninos, sobre todo los de bajo peso molecular, prácticamente desaparecen durante los dos primeros meses del proceso; alcanzando después de los dos años valores incluso inferiores al 5% del peso original.

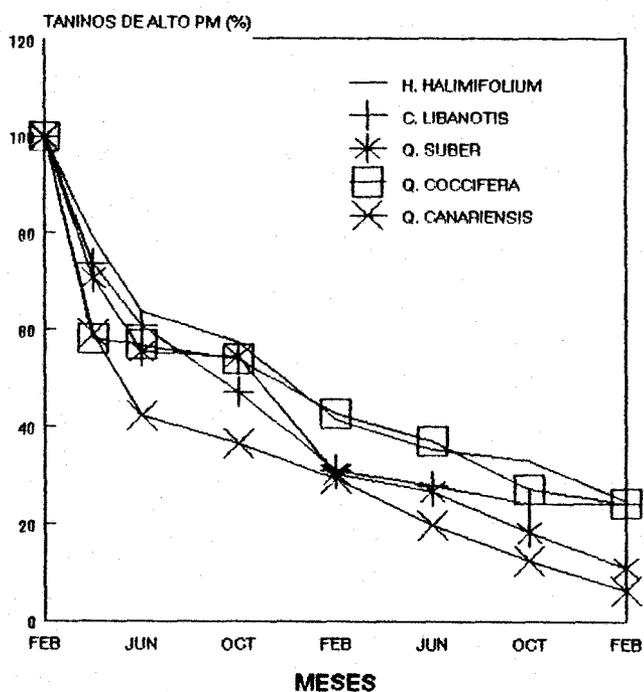
a



b



c



d

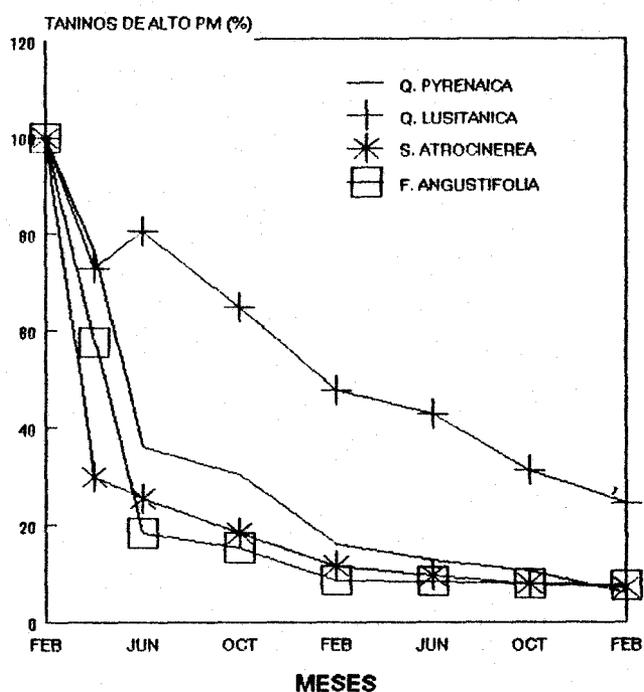


Figura 10. Desaparición de los taninos de bajo peso molecular (a y b) y alto peso molecular (c y d) en las hojas de las especies incubadas en Doñana.

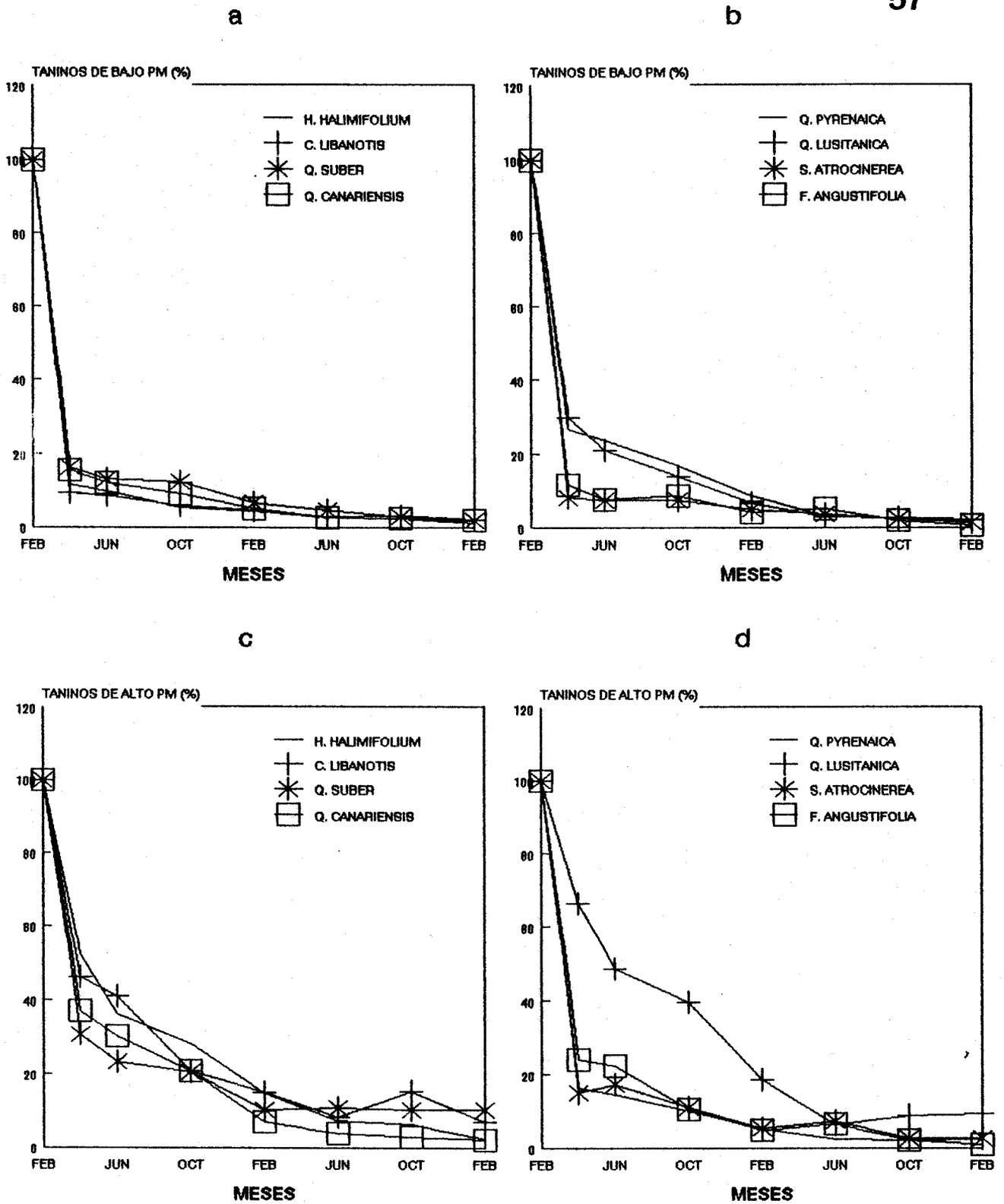


Figura 11. Desaparición de los taninos de bajo peso molecular (a y b) y alto peso molecular (c y d) en las hojas de las especies incubadas en La Saucedá.

4.4 Discusión.

El análisis global de las curvas de desaparición de las distintas fracciones pone de manifiesto la existencia de dos nítidas fases en el proceso de descomposición.

La primera fase (en adelante Fase I) tiene una dinámica compleja, caracterizada por una disminución brusca en el contenido de carbohidratos solubles y taninos, y algo más suave en la fracción de grasas; así como un incremento, también brusco, en los contenidos de lignina y cutina.

Por el contrario en la segunda fase (en adelante Fase II) la variación de los contenidos de las distintas fracciones es más gradual, y se caracteriza por el inicio en las pérdidas de peso de las fracciones de carácter más estructural: celulosa, lignina y cutina.

Las dos áreas estudiadas difieren en la dinámica de las distintas fracciones en la Fase II.

Así las pérdidas en las fracciones más solubles (carbohidratos solubles, taninos) en esta fase son más pronunciadas en Doñana, debido a que la menor intensidad de lavado en la Fase I propicia el mantenimiento de unos niveles más altos. En el resto de las fracciones (celulosa, cutina, grasas) la tasa de desaparición es sensiblemente más alta en las muestras incubadas en La Saucedá. Destaca el comportamiento diferencial de la lignina que en La Saucedá muestra una tendencia general a la pérdida de peso, en tanto que en Doñana se mantiene prácticamente constante durante los dos años de estudio.

Considerando el tiempo que tardan en aparecer los puntos de inflexión en las curvas de desaparición de las distintas fracciones, se comprueba que en La Saucedá estos puntos aparecen hacia los dos primeros meses del inicio del proceso, en tanto que en Doñana este tiempo es más largo, ya que la mayoría de las inflexiones se registran hacia los

cuatro meses. Esto sugiere que los procesos de lavado son más intensos, y por lo tanto, más rápidos en el área con una precipitación más elevada (La Saucedá).

Cuando se considera la dinámica de una fracción determinada en el conjunto de las especies se comprueba que su comportamiento relativo (diferencias de unas especies y otras) es muy similar en las dos localidades estudiadas, tanto en la Fase I como en la Fase II. Esto sugiere que las diferentes condiciones ambientales de las dos localidades inducen solo cambios cuantitativos pero no cualitativos en la dinámica de las fracciones. Esta constancia en el comportamiento relativo de las distintas especies subraya la importancia de las características intrínsecas en la dinámica global del proceso.

La dinámica de las distintas fracciones en las dos localidades sugiere que estas dos fases tienen naturaleza distinta. Los procesos que predominan en la Fase I son posiblemente de naturaleza física, en tanto que durante la Fase II predominan los procesos de tipo biológico (Swift et al. 1979).

Llama la atención el fuerte aumento del contenido en las fracciones de lignina y cutina en la práctica totalidad de las muestras estudiadas durante la Fase I. Aumentos similares en el contenido de lignina han sido observados en otros estudios y explicados en bases a distintos mecanismos (Suberkropp et al. 1976; Aber y Melillo, 1982; Berg et al. 1984; Schlesinger, 1985). Según Berg et al. (1982) los aumentos en esta fracción pueden explicarse en base a la ocurrencia de fenómenos complejos de condensación a partir de materiales procedentes de la descomposición de fracciones presentes en hojarasca. Las fracciones fenólicas desempeñarían un papel clave como agentes inmovilizantes y polimerizadores. La transformación de las fracciones fenólicas liberadas en las fases iniciales del proceso de descomposición en complejos poco móviles asociados a las fracciones de lignina y cutina ha sido demostrada positivamente por Yavitt y Fahey (1985).

Con objeto de explicar el origen del aumento de las fracciones de lignina y cutina observados en el presente estudio, se realizó un análisis de correlación entre el aumento absoluto de estas fracciones y la disminución de cada una de las fracciones solubles (carbohidratos, taninos y grasas).

Las correlaciones fueron significativas sólo en el caso de los taninos (figura 12), lo que sugiere que los aumentos en las fracciones de lignina y cutina tienen ese origen.

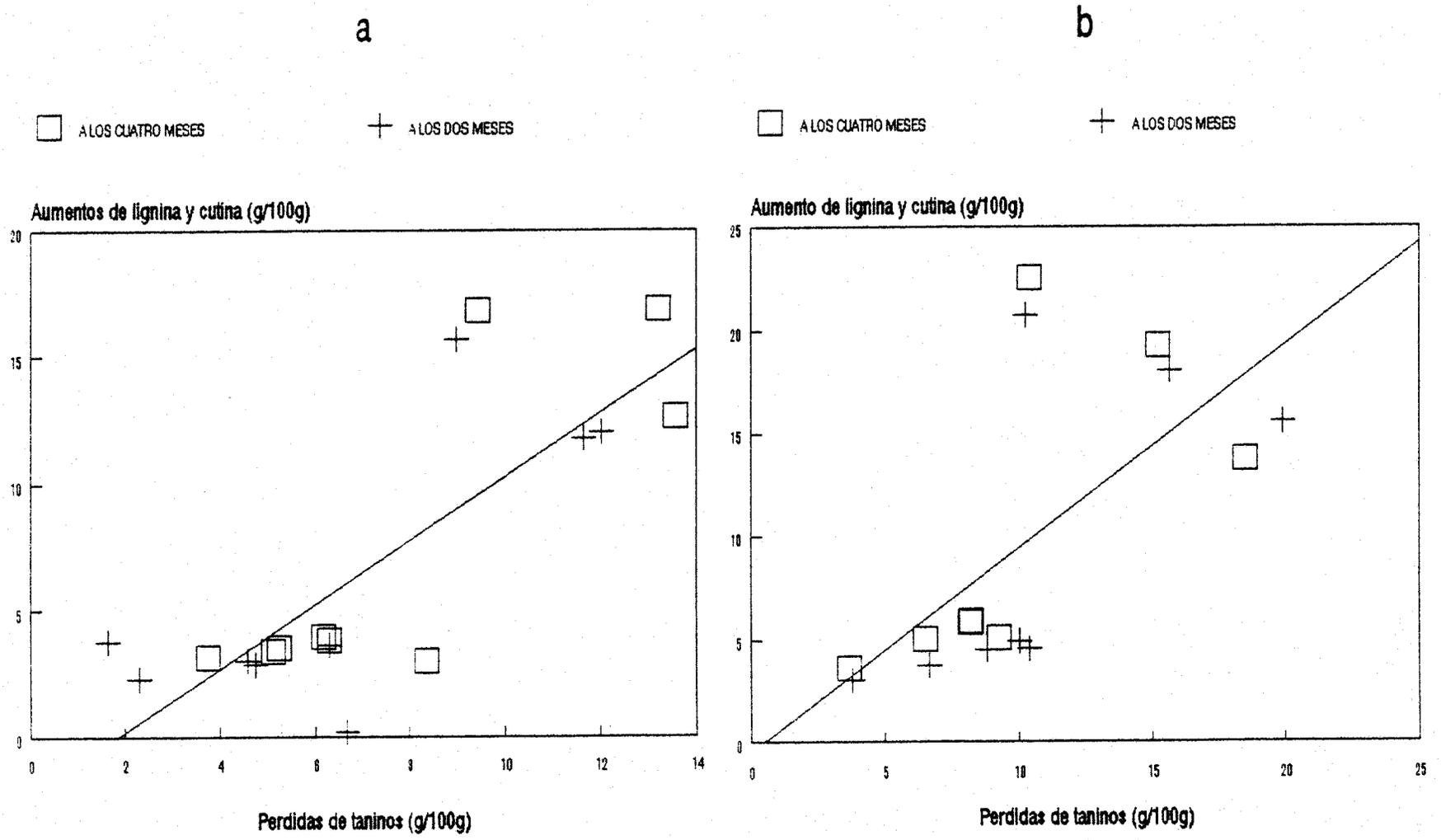


Figura 12. Relación entre los aumentos absolutos de lignina y cutina (en g por 100 g de hojarasca) y las pérdidas de taninos (g por 100g de hojarasca) que se producen en las hojas a los dos y cuatro meses del comienzo del proceso de descomposición en Doñana (a) y en La Saucedá (b).

5. DINAMICA DEL NITROGENO Y EL FOSFORO EN LA HOJARASCA.

5.1 Introducción.

Los organismos descomponedores muestran una concentración de nutrientes claves (como por ejemplo de N o de P) en sus tejidos que suele ser mayor que la concentración en que estos se encuentran en los substrato de los que se alimentan, por lo que pueden ser limitantes del proceso de descomposición (Swift et al. 1979). Según estos autores, la liberación de formas inorgánicas de un elemento ocurrirá sólo cuando el nivel de este elemento permanezca por encima del umbral para el cual no es limitante. De no alcanzarse este nivel, el elemento tiende a ser retenido e incluso traslocado al material que se está descomponiendo (importado) hasta que se alcanza el nivel crítico, siendo entonces liberado en proporción a la pérdida de peso que experimenta el material que se está descomponiendo.

Al igual que ocurría con algunos componentes orgánicos (capítulo 5), algunos autores han encontrado incrementos en las cantidades de nitrógeno, fósforo y otros minerales en la hoja a medida que avanza el proceso de su descomposición. El nitrógeno es el elemento que más frecuentemente experimenta este fenómeno que ha llamado la atención de numerosos autores (Berg y Söderstrom, 1979, Aber y Melillo, 1982, Berg y Ekbohm, 1983, Schlesinger 1985).

Los mecanismos que explican el aumento de N en términos absolutos (inmovilización neta) son poco conocidos. Algunos autores consideran que es el resultado de la importación de este elemento por los microorganismos del suelo, en especial por las hifas de los hongos, (Berg y Söderström, 1979; Yavitt y Fahey, 1986). Otros autores consideran que estos aumentos de N pueden explicarse, al menos en parte, por fenómenos no biológicos, como puede ser la incorporación de nitrógeno proveniente del lavado de la cubierta vegetal (Mc Clagherty et al. 1985).

Así pues, la inmovilización del nitrógeno en la conversión de hojarasca a humus es un fenómeno frecuente y representa un mecanismo importante de retención de nitrógeno en ecosistemas forestales (Vitousek et al. 1982, Vitousek y Matson, 1985).

Berg y Staff (1981) distinguen tres fases en la dinámica del N en la hojarasca: la primera la constituiría las pérdidas por lavado en los primeros compases del proceso de la descomposición. A esta fase le seguiría un periodo de acumulación, y una última fase, donde tendría lugar la mineralización (liberación de nitrógeno).

Durante la fase de acumulación, la inmovilización neta representa los mg de nitrógeno que se incorporan a la hojarasca por g de hojarasca inicial procedentes de una fuente externa a la hoja. En realidad, la segunda y tercera fase representan diferentes estadios del balance entre el nitrógeno que se incorpora a la hojarasca y el que se mineraliza. Cuando esta diferencia es positiva, el resultado es el aumento de la cantidad de N en la hojarasca en términos absolutos (fase de inmovilización neta). Cuando la diferencia es negativa el residuo pierde N en términos absolutos (mineralización neta), aunque la concentración de nitrógeno en relación con otros componentes pueda aumentar.

En este capítulo se estudia la dinámica del N y el P en la hojas incubadas en Doñana y La Saucedá, analizando la fase de inmovilización de estos nutrientes y su posible relación con la composición química de la hoja, con el objetivo de que el conocimiento de la dinámica de estos elementos ayude a interpretar la importancia que tienen en el proceso de descomposición.

5.2 Métodos.

Los métodos de análisis químicos de nitrógeno y fósforo se encuentran en el apartado 4.2.

Con objeto de estudiar con más detalle la dinámica del nitrógeno se ha realizado un análisis de la evolución de la concentración de este elemento durante el proceso de descomposición siguiendo la aproximación de Aber y Melillo (1982).

El análisis consiste en la definición de la cantidad máxima de N inmovilizado suponiendo que la relación entre la evolución del peso de la muestra y la concentración del nitrógeno es lineal.

Si se considera a la concentración de nitrógeno como variable independiente y se cumple la condición de linealidad $[BIOMASA] = a + b \cdot [NITROGENO]$, la máxima cantidad de nitrógeno inmovilizado viene dada por la expresión:

$$MI = ((a^2 / 4b) - 100 \cdot N) / 10$$

Donde N es la concentración inicial de nitrógeno y MI se expresa en mg de nitrógeno inmovilizado por gramo de hojarasca.

Para explicar el posible determinante de la inmovilización del nitrógeno se correlacionó el valor de este parámetro con los contenidos de cada una de las fracciones (orgánicas e inorgánicas) consideradas en el análisis.

Para analizar la dinámica del fósforo se siguió un procedimiento parecido. Un análisis previo puso de manifiesto la falta de linealidad entre la evolución del peso de la muestra y la evolución de la concentración de fósforo, por lo que no es aplicable la aproximación de Aber y Melillo.

Por ello, la estimación de la máxima cantidad de fósforo inmovilizado para cada especie y localidad, se ha realizado directamente a partir de las curvas de evolución de este elemento, restando a la cantidad máxima de fósforo observada en la curva, la cantidad de fósforo que presentaba la hoja al comienzo de la Fase II (final de la fase de lavado). Se asume que cuanto mayor sea esta diferencia mayor es la inmovilización de este elemento.

Como en el caso del nitrógeno, para conocer los posibles determinantes de la inmovilización de este nutriente, se correlacionó este parámetro con los contenidos de cada una de las fracciones consideradas en el análisis.

En todos los análisis se consideró la concentración de fósforo al comienzo de la Fase II, es decir una vez transcurrida la fase de lavado cuando empiezan a predominar los procesos bióticos sobre los abióticos.

5.3 Resultados.

5.3.1 Nitrógeno.

En la figura 13 se presenta la evolución de las cantidades iniciales (%) de nitrógeno presente en las diferentes especies a lo largo del proceso de descomposición en las dos localidades estudiadas. La figura muestra que en el área de Doñana el contenido en nitrógeno (las cantidades absolutas de este elemento en la hoja) aumenta en el caso de *H. halimifolium*, *Q. lusitanica* y *Q. canariensis*, y en menor medida en *Q. coccifera*. Después de este aumento todas las especies (excepto *H. halimifolium*) muestran una nítida, aunque no intensa, pérdida de nitrógeno. En la Saucedá todas las especies muestran una clara tendencia a aumentar su contenido durante la mayor parte del periodo de estudio. Posteriormente (hacia el mes de Junio del segundo año) se detecta una clara tendencia a las pérdidas de este elemento.

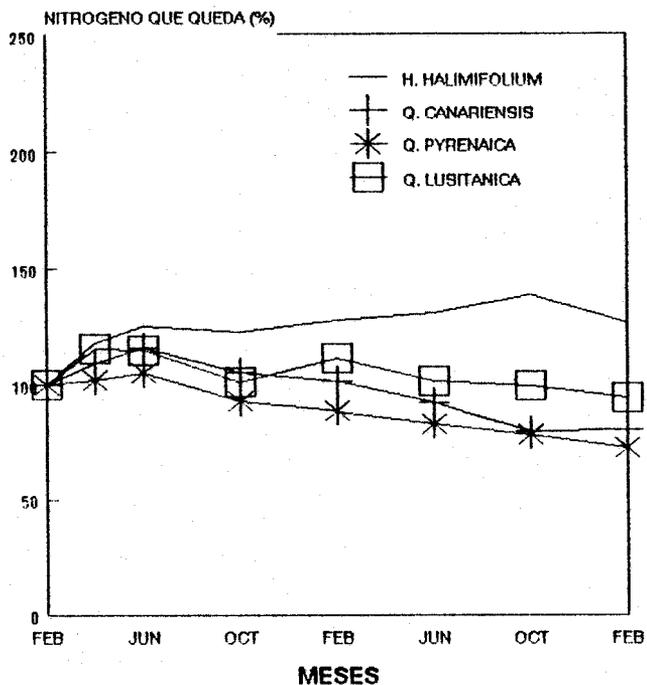
En el caso de las especies que registran aumentos de su contenido en nitrógeno, estos son siempre superiores en La Saucedá.

En las figuras 14 y 15 se presenta la relación entre la evolución del peso de la muestra y la evolución de la concentración de nitrógeno en Doñana (figura 14) y La Saucedá (figura 15).

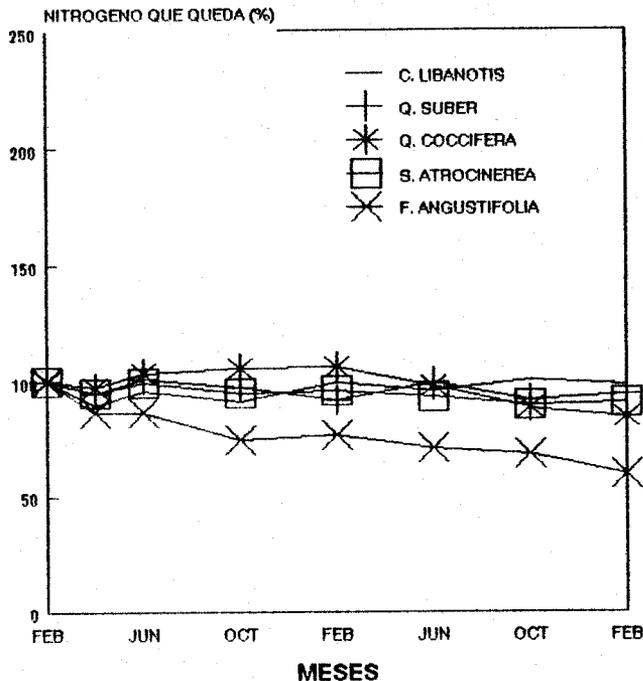
Como puede comprobarse la relación es prácticamente lineal, siendo significativa en todos los casos (p.01). Las figuras muestran que en la totalidad de las especies las pérdidas de nitrógeno en el proceso de descomposición de la hojarasca son menos importantes que las pérdidas de peso de las hojas (es decir, que la concentración de nitrógeno aumenta).

En la tabla 11 se presenta la cantidad máxima de nitrógeno inmovilizado en las especies y localidades estudiadas. La tabla muestra que

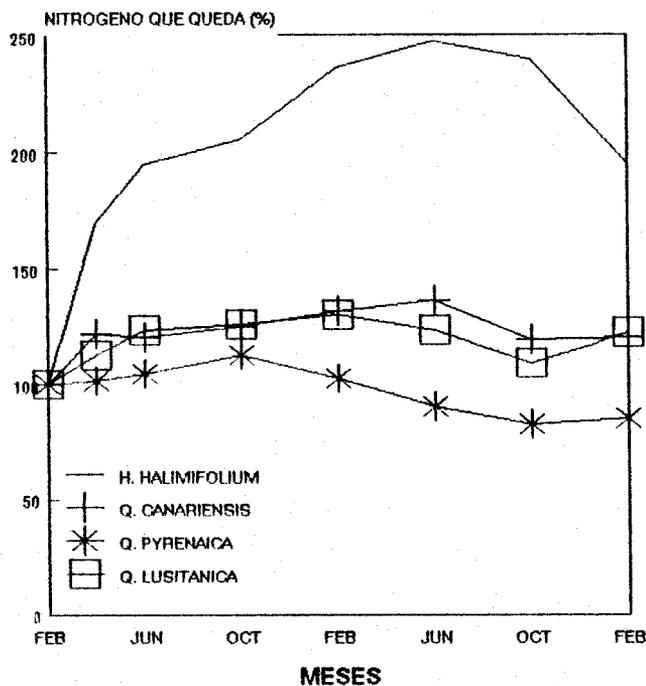
a



b



c



d

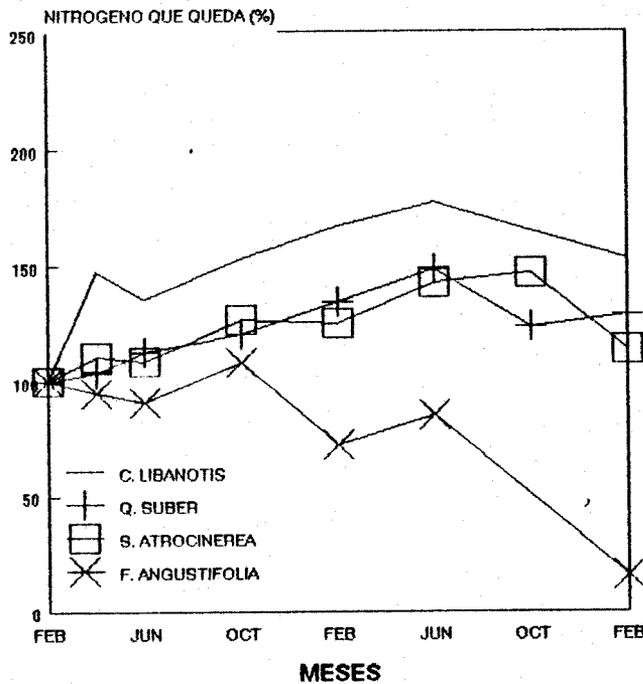


Figura 13. Desaparición del nitrógeno en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráficas a y b) y en La Saucedá (gráficas c y d).

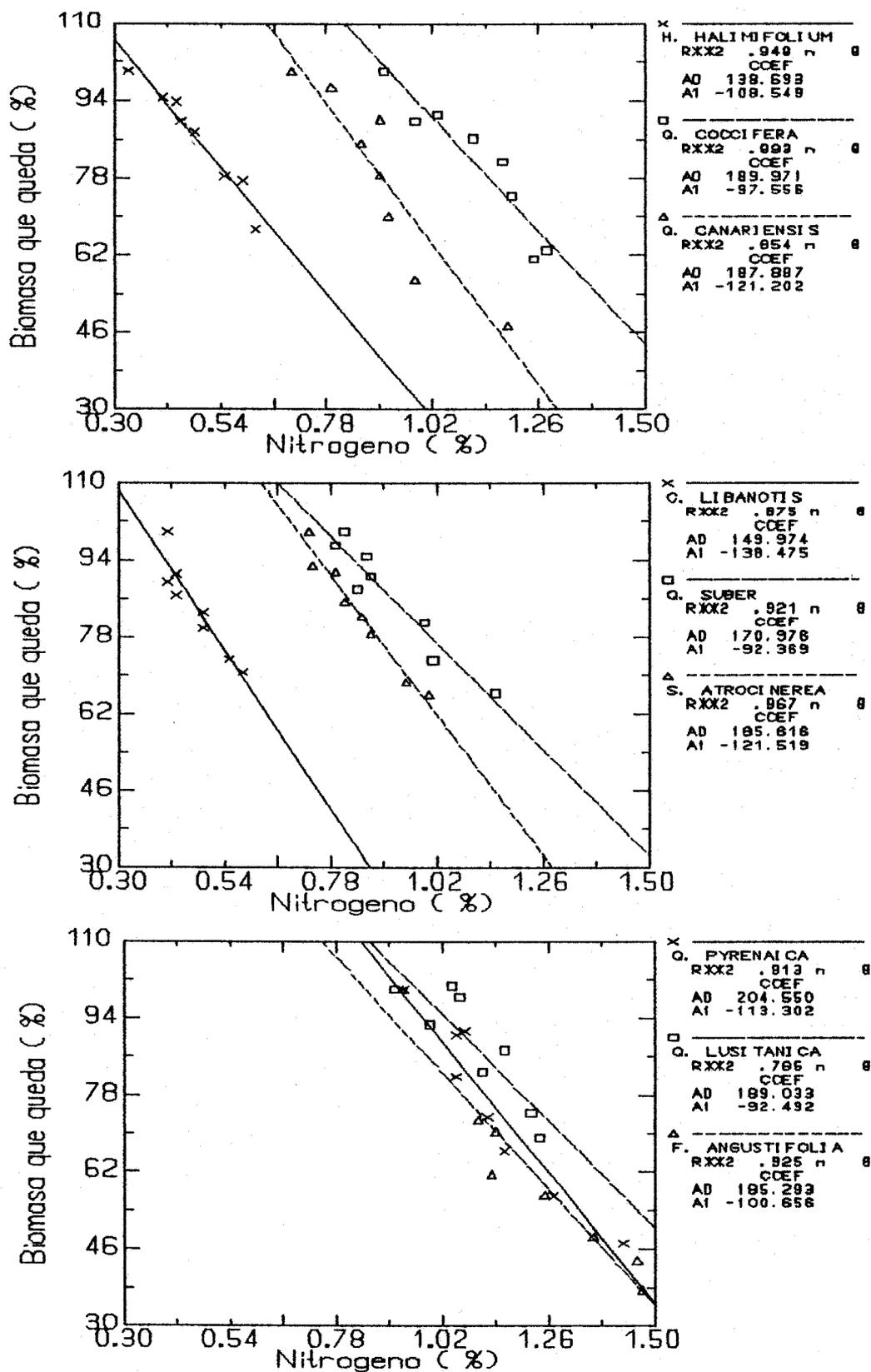


Figura 14. Relación entre la biomasa que queda en cada tiempo t y los contenidos en nitrógeno que presenta el residuo en ese tiempo en las hojas de nueve especies incubadas en Doñana.

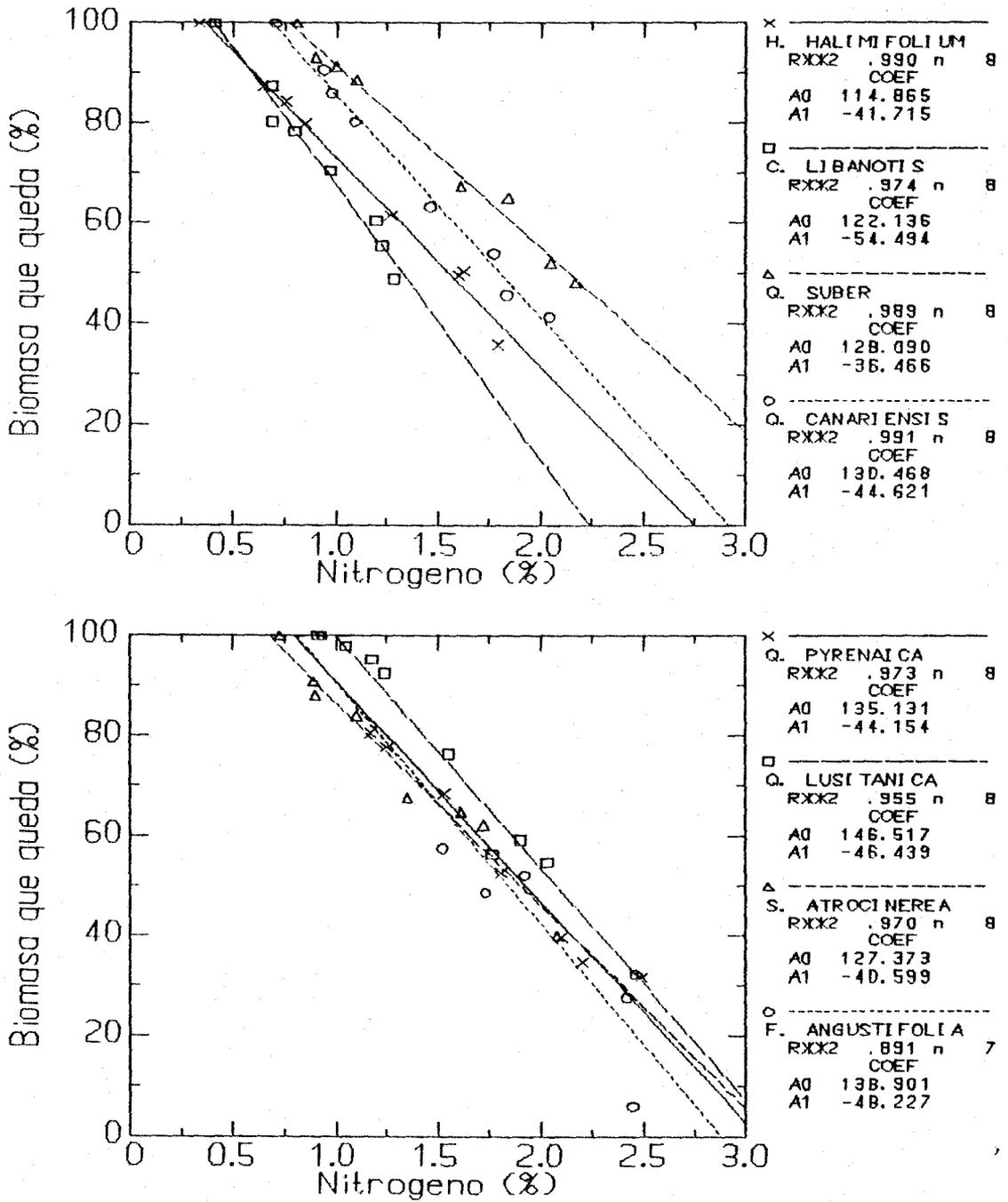


Figura 15. Relación entre la biomasa que queda en cada tiempo t y los contenidos en nitrógeno que presenta el residuo en ese tiempo en las hojas de las especies incubadas en La Sauceda.

ESPECIES	Nitrógeno (mg/g)	Fósforo (ppm)	Nitrógeno (mg/g)	Fósforo (ppm)
H. halimifolium	1.13	148.7	4.61	160.4
C. libanotis	-0.04	145.9	2.74	85.1
Q. suber	-0.19	89.95	3.15	380.1
Q. coccifera	0.15	53.18		
Q. canariensis	0.28	300.6	2.54	40.56
Q. pyrenaica	-0.07	243.9	1.04	105.6
Q. lusitanica	0.56	74.99	2.46	122.9
S. atrocinerea	-0.22	74.21	2.69	30.04
F. angustifolia	-0.77	53.06	0.70	87.92

Tabla 11. Inmovilización máxima neta de nitrógeno (mg g^{-1} hojarasca) y fósforo (ppm) durante la descomposición de las hojas incubadas en Doñana y La Sauceda (ver texto). Los valores de nitrógeno a partir de las ecuaciones predictoras de Aber y Melillo (1982). Los signos positivos indican inmovilización neta. Los signos negativos mineralización neta.

en Doñana solo cuatro especies (*H. halimifolium*, *Q. lusitanica*, *Q. canariensis*, *Q. coccifera*) presentan inmovilización neta de este elemento (signo positivo en la tabla), en tanto que en la Saucedá todas las especies muestran inmovilización neta, que es muy elevada en el caso de *H. halimifolium* (4.6 mg N g^{-1} hojarasca) y muy baja en *F. angustifolia* (0.7 mg N g^{-1} hojarasca). En todos los casos la cantidad inmovilizada es muy superior en La Saucedá.

El análisis de correlación de la inmovilización máxima con los contenidos en las distintas fracciones muestra que la correlación solo es significativa en el caso de la concentración inicial de nitrógeno en La Saucedá ($p.05$) y con la concentración inicial de taninos ($p.01$) en las dos localidades estudiadas (tabla 12, figura 16).

5.3.2 Fósforo.

En la figura 17 se presenta la evolución del contenido inicial del P en las muestras de las diferentes especies en las dos localidades estudiadas.

La figura muestra que en Doñana la mayoría de las especies presentan una fase de pérdida que aproximadamente corresponde con la Fase I o fase de lavado (ver capítulo 4). En el caso de las especies *H. halimifolium*, *C. libanotis* y *Q. suber* este mínimo va seguido de un aumento. Una vez transcurrida la primera fase del proceso, las restantes especies muestran una disminución nitida, aunque poco marcada, a lo largo del periodo de estudio.

En La Saucedá la mitad de las especies estudiadas muestran fase de lavado, en tanto que el resto experimenta un claro aumento en su contenido inicial de fósforo. Después de la fase inicial todas las especies muestran aumentos, en algunos casos sustanciales (*H. halimifolium*, *Q.*

	DOÑANA	LA SAUCEDA
Nitrógeno inicial (%)	-0.52	-0.77 *
C/N inicial	0.59	0.74 *
Lignina inicial (%)	-0.03	-0.07
Taninos iniciales (%)	0.83**	0.86**
Perdidas de peso (%)	-0.48	-0.55

Tabla 12. Coeficientes de correlación entre el N inmovilizado en la hojarasca y los parámetros considerados por otros autores como reguladores del proceso. (*) $p < 0.05$ (**) $p < 0.01$.

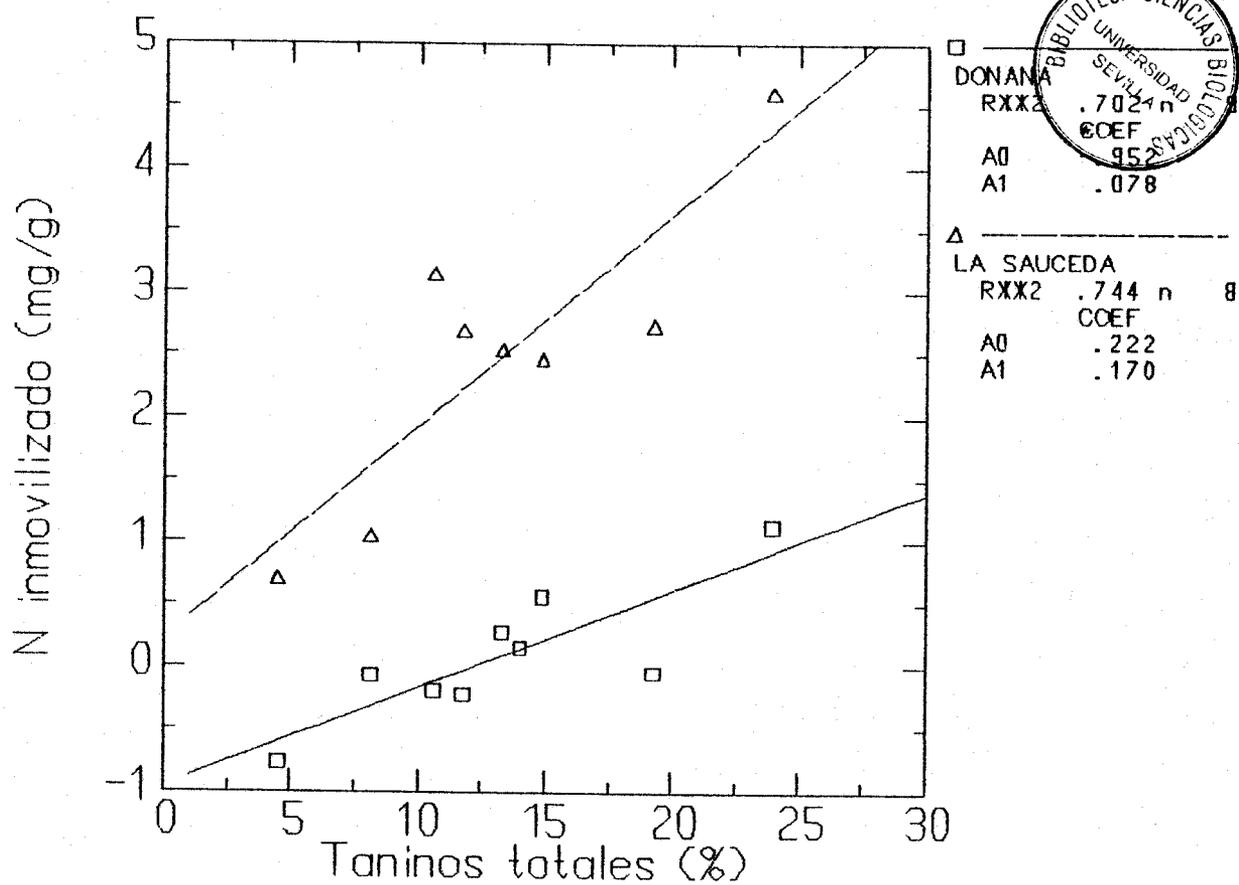
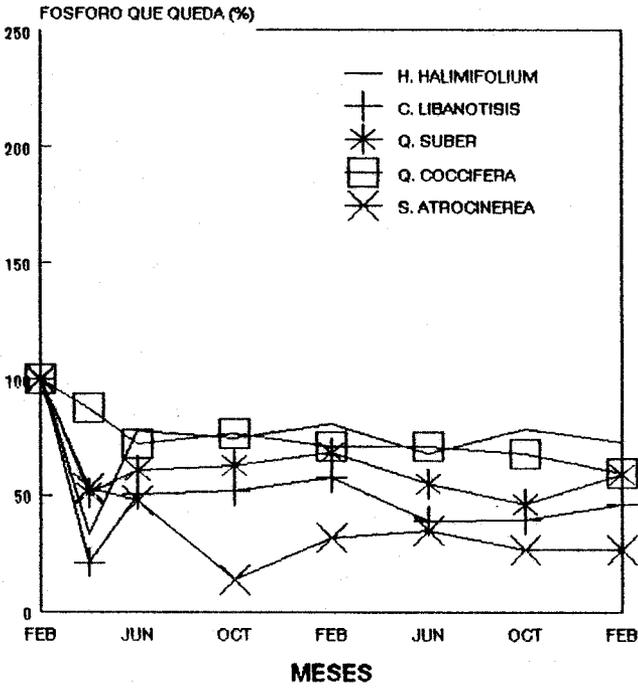
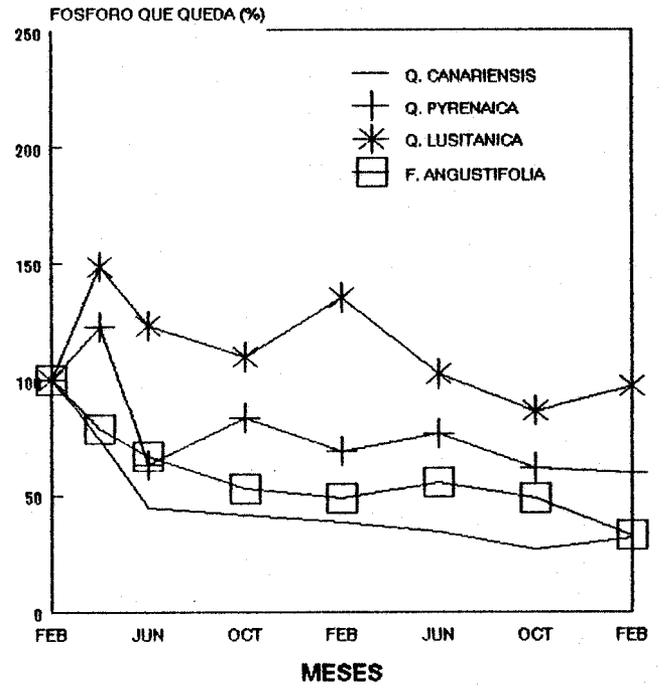


Figura 16. Relación entre el nitrógeno inmovilizado (mg/g de hojarasca) y la concentración de taninos totales que presentaban las hojas al comienzo del proceso de descomposición. Las dos regresiones son significativas ($p < 0.01$).

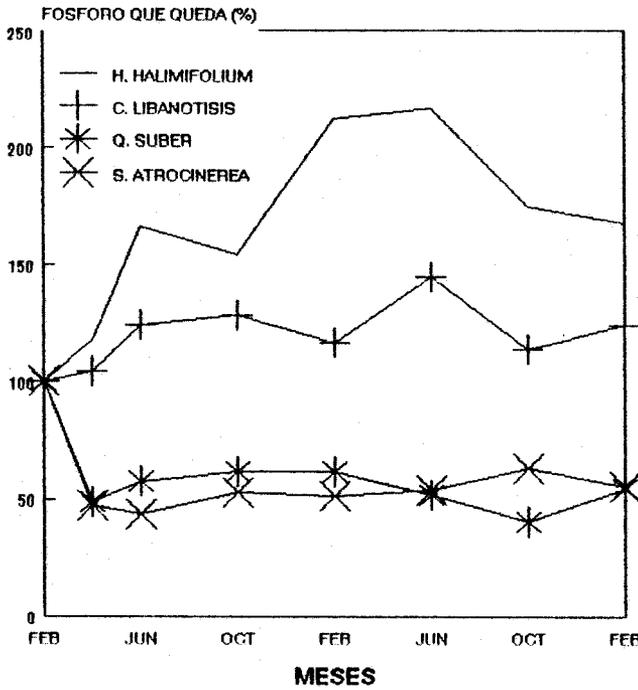
a



b



c



d

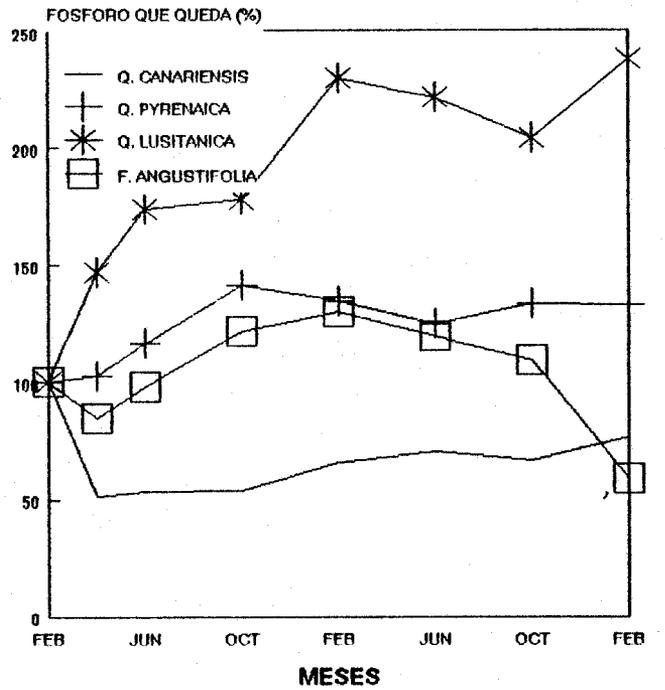


Figura 17. Desaparición del fósforo en las hojas de las especies incubadas en Doñana (gráficas a y b) y en La Saucedá (gráficas c y d).

lusitanica), en su contenido, en tanto que en otros casos estos aumentos son casi imperceptibles (*S. atrocinerea*). A diferencia de lo que sucede en Doñana en casi ningún caso se observan pérdidas nítidas en el contenido en fósforo una vez transcurrida la primera fase del proceso de descomposición.

En la tabla 11 se presenta la cantidad máxima de fósforo inmovilizado en las especies y localidades estudiadas. La tabla muestra que en Doñana solo tres especies presentan inmovilización neta (*H. halimifolium*, *C. libanotis*, *Q. suber*) en tanto que en el resto no se observan aumentos netos de fósforo después de la fase de lavado. En La Saucedá todas las especies muestran inmovilización neta en mayor o menor grado, siendo muy elevadas en el caso de *H. halimifolium* y *Q. suber*.

Al igual que en el caso del nitrógeno, las cantidades de fósforo inmovilizado son mucho más elevadas en el caso de las muestras incubadas en La Saucedá.

El análisis de correlación entre la inmovilización máxima de fósforo y la concentración en las diversas fracciones (al comienzo de la Fase II) muestra que la correlación sólo es significativa con la concentración de fósforo en las dos localidades estudiadas (figura 18).

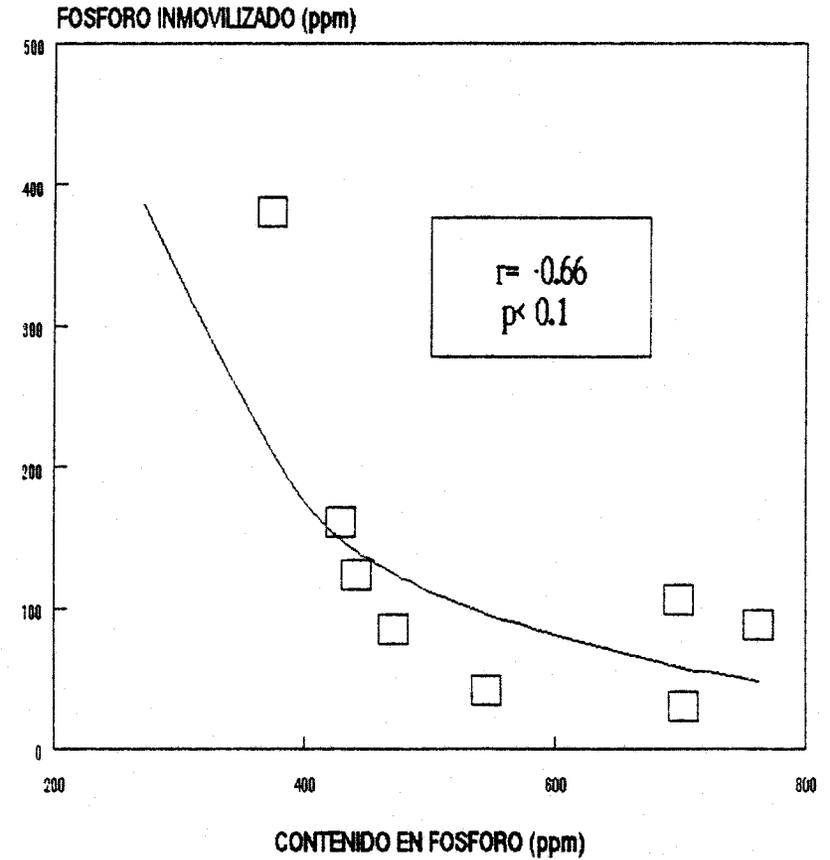
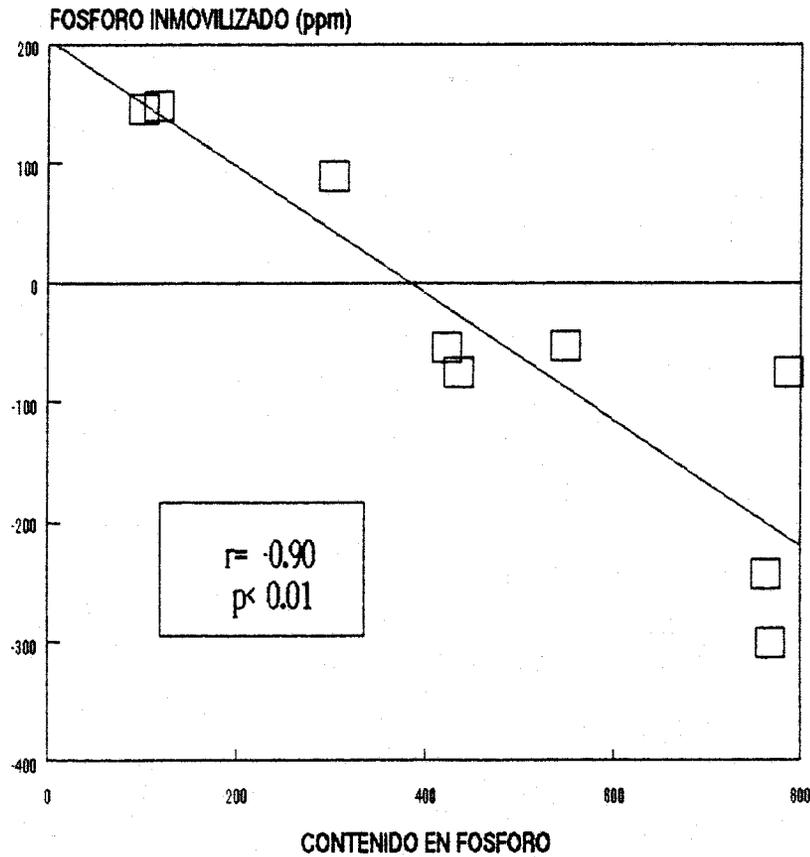


Figura 18. Relación entre el máximo fósforo inmovilizado y la concentración de fósforo del residuo a los dos meses del comienzo del proceso de descomposición en Doñana (gráfica de la izquierda) y en La Saucedá (gráfica de la derecha).

5.4 Discusión.

Existe una abundante literatura entorno a la dinámica de los nutrientes minerales en el proceso de descomposición (sobre todo en lo concerniente al nitrógeno y fósforo). Sin embargo, los mecanismos que explican sus variaciones en términos absolutos (figuras 13 y 17, tabla 11) son poco conocidos. Según algunos autores estos aumentos pueden explicarse, al menos en parte, en base a fenómenos no biológicos como es la incorporación proveniente del lavado de la cubierta vegetal, suelo u hojarasca próxima (McClaugherty et al. 1985). En otros casos estos aumentos son resultado de la importación de nutrientes del suelo por parte de los microorganismos, en especial por las hifas de los hongos (Berg y Soderstrom, 1979). Según estos autores, la baja concentración de los nutrientes claves en la hojarasca (típicamente N y P) respecto de los que alcanzan en los tejidos de los descomponedores, determinarían su carácter limitante y, consecuentemente, explicarían las razones de su importación (Swift et al. 1979). En esta dinámica, el proceso de importación continuaría hasta una concentración tal que el nutriente dejase de ser limitante. A partir de entonces, el nutriente debería ser liberado en proporción a la pérdida de peso del material que se está descomponiendo.

En base a esta dinámica, Berg y Staff (1981) distinguen tres fases en la evolución del nitrógeno, que, de hecho, puede extrapolarse a la de cualquier nutriente limitante (típicamente al fósforo): una fase de lavado, en algunos casos muy breve, donde básicamente predominan los procesos de exportación debidos al arrastre por el agua de la lluvia (en términos generales coincidente con la Fase I, ya definida); una fase de acumulación o inmovilización (debida a la importación), y una última fase de mineralización donde predomina la exportación.

La inspección de las curvas (figuras 13, 17) muestra que muchas de las especies estudiadas presentan una clara fase de lavado en lo que respecta al fósforo y al nitrógeno. Esta primera fase no es patente en

algunos casos, aunque su ausencia podría ser solo aparente si la duración fuese lo suficientemente corta como para que sus efectos hubiesen desaparecido en menos de dos meses (periodo transcurrido entre la localización de las muestras y su primera recolección), como de hecho, parece ser el caso en otras especies mediterráneas (Verdú, 1984).

Resulta más difícil explicar el hecho de que en Doñana la mineralización (es decir la pérdida neta de nitrógeno y fósforo por parte del material) tenga lugar casi inmediatamente después de la disposición de las muestras sobre el sustrato (figura 13) en tanto que en La Saucedá, la ocurrencia de un periodo de inmovilización muy dilatado, retrasa la fase de mineralización neta a los últimos meses del periodo de estudio (aproximadamente hasta julio 1987); ya que, de ser así, significaría que la tasa de mineralización sería mayor sobre un sustrato pobre en nutrientes (Doñana) que sobre un sustrato más rico y equilibrado (Sauceda) y que, por lo tanto, la tasa de descomposición sería, hasta cierto punto, independiente de la fertilidad del suelo, lo que estaría en franca contradicción con los resultados publicados por otros autores para situaciones semejantes (Van Der Drift, 1963; Wood, 1974; Schlesinger y Hasey, 1981; Pastor et al. 1987).

En realidad la contradicción es solo aparente si se considera que el contenido en nutrientes del material es consecuencia de la importancia relativa de dos procesos contrapuestos: importación y exportación (Staaf y Berg, 1981, 1982). Así, cuando la importación es muy baja respecto a la exportación, debido por ejemplo, a la baja disponibilidad de nutrientes (caso de Doñana), el material básicamente muestra mineralización (figura 13); en tanto que cuando la importación es muy alta respecto a la exportación, debido a la alta disponibilidad de nutrientes en el medio (caso de La Saucedá), el material solo muestra inmovilización. En ambos casos pues ese efecto (mineralización en Doñana o inmovilización en La Saucedá) es solo aparente, puesto que ambos procesos se están dando

simultáneamente, aunque evidentemente, a una tasa distinta según la localidad.

Por lo tanto, la mayor inmovilización observada en La Sauceda es consecuencia del enriquecimiento en nutrientes de las muestras por efecto de los procesos de importación. En Doñana esa importación no se produce debido a que los nutrientes son más escasos y, por ello, más difíciles de importar. Las menores tasas de importación observadas en Doñana sugieren que, en esta localidad, los nutrientes deben desempeñar un papel más importante como determinantes de la tasa de descomposición.

La fuerte relación detectada ($p < 0.01$, y $p < 0.1$) entre la concentración inicial de fósforo (en la Fase II) y la inmovilización máxima de este elemento (figura 17) está de acuerdo con las predicciones de la teoría (Swift et al. 1979) en el sentido de que las especies con unas concentraciones más bajas de un elemento clave necesitan importarlo para equilibrar sus tejidos, en tanto que, aquellas que poseen concentraciones más elevadas en sus tejidos, son menos dependientes de la importación, por lo que pueden experimentar pérdidas desde el inicio del proceso (Bosatta y Staaf, 1982; Gosz et al. 1973; Berg, 1986). La existencia de esta relación sugiere que, dentro de cada localidad, pero sobre todo en Doñana, las diferencias de concentración de fósforo entre especies pueden ser un factor importante en la determinación de las tasas de descomposición.

En el caso del nitrógeno llama mucho la atención la ausencia de correlación entre la concentración inicial de este elemento y la inmovilización máxima, sobre todo teniendo en cuenta que esta relación es estadísticamente significativa ($p < 0.05$) en el caso de las muestras de La Sauceda, y que también lo es en el caso del fósforo.

Sin embargo, la fuerte correlación que muestran la inmovilización máxima de este elemento con la concentración de taninos ($p < 0.01$ para las dos localidades estudiadas) sugiere que la inmovilización del nitrógeno en

las muestras y, en general, su dinámica global, debe ser consecuencia de un proceso muy complejo.

Muchos autores (Berg y Theander, 1984; Melillo et al. 1982; Berg y McClaugherty, 1987) han descrito la existencia de una relación positiva y significativa entre la inmovilización del nitrógeno y la fracción de lignina. Según Aber y Melillo (1982) la inmovilización del nitrógeno se debería a la incorporación de este elemento a la fracción de la lignina, formándose así sustancias complejas difíciles de degradar. El análisis conjunto de la dinámica de estas tres fracciones (taninos, nitrógeno y lignina) sugiere que los taninos liberados durante el proceso de descomposición, sobre todo en los primeros estadios, juegan un papel importante en esta inmovilización del nitrógeno.

El nitrógeno sería importado por el sistema hojarasca-microorganismos en cantidades inversamente proporcionales a su concentración, aumentando así el contenido de la hojarasca en este elemento. Paralelamente, los compuestos nitrogenados más o menos complejos liberados al medio por este sistema (liberación directamente de la estructura de la hojarasca, muerte y lisis de los microorganismos, exoenzimas etc), serían susceptibles de ser precipitados por efecto de los taninos presentes, formándose así compuestos complejos estables de naturaleza y características similares a las de la lignina, y cuyo destino final sería el humus.

La coincidencia observada entre la aparición de la fase de mineralización neta (posterior a la fase de inmovilización) en muchas de las muestras (sobre todo de las incubadas en La Sauceda, figura 13) y la desaparición total de los taninos (figuras 10,11) apoya este argumento.

La distribución del nitrógeno importado en estas dos fracciones (biomasa microbiana y complejo taninos-lignina) debe depender lógicamente de la competencia que se establece entre microorganismos y taninos por los compuestos nitrogenados y de la accesibilidad de estos en

el medio. En un medio pobre en nutrientes (como es Doñana) la mayor parte del nitrógeno importado sería bloqueado en el complejo taninos-lignina, con lo que la inmovilización del nitrógeno en forma de biomasa bacteriana baja en comparación con la inmovilizada por los taninos. En un medio rico en nutrientes, y por lo tanto con posibilidad de importar más nitrógeno (caso de La Saucedá), podría llegarse a la saturación de la capacidad precipitante de los taninos más fácilmente, lo que permitiría a su vez importar nitrógeno para la síntesis microbiana. En este caso, la inmovilización sería proporcional a la concentración inicial de nitrógeno y a la concentración de taninos (p.05, p.01 respectivamente; tabla 12), en tanto que en el caso de Doñana solo existiría relación significativa con los taninos (p.01, tabla 12).

La existencia de una correlación negativa y significativa entre la concentración inicial de nitrógeno y la inmovilización máxima en las muestras de la Saucedá sugiere que su concentración puede limitar las tasas de descomposición en esta localidad. Sin embargo, la falta de significación estadística observada en el caso de las muestras incubadas en Doñana, no necesariamente significa que este elemento no sea determinante de la tasa de descomposición, ya que la complejidad de los procesos descritos dificulta el establecimiento de relaciones entre los parámetros considerados.

6. RELACION ENTRE PERDIDAS DE PESO Y CARACTERISTICAS FOLIARES.

6.1 Introducción.

La hojarasca es la principal fuente de energía y nutrientes para los microorganismos descomponedores. La apetencia de los detritívoros por un determinado sustrato dependerá de la concentración en esqueletos carbonados fácilmente digeribles y/o de la concentración de nutrientes.

La influencia de la composición química del sustrato en la velocidad de descomposición de la materia orgánica se puso de manifiesto hace algunas décadas (Tenney y Waksman, 1929; Melin, 1930). Desde entonces, numerosos autores han concentrado sus esfuerzos en determinar con fines predictores el efecto de los distintos constituyentes orgánicos de la hojarasca en facilitar o inhibir el proceso de descomposición.

La lignina, la cutina y los taninos han sido reconocidos como inhibidores del proceso, mientras que el nivel de nutrientes o la concentración de carbohidratos solubles aparecen relacionados con sustratos de fácil descomposición (Swift et al. 1979).

En los últimos años algunos autores han intentado formular un modelo predictor que pueda ser de uso general para un gran número de ecosistemas. Melillo et al. (1982) propusieron el cociente lignina/nitrógeno como el mejor predictor de la tasa de descomposición. Más complejo es el modelo presentado por Berg y colaboradores (Berg y Staaf, 1980, Berg et al. 1984, McClaugherty y Berg, 1987). En este modelo la primera fase de descomposición (menos del 30% de pérdida de peso) se encontraría regulada por la concentración de nutrientes, mientras que la lignina y el cociente lignina/celulosa regularía la segunda fase de descomposición.

Recientemente Taylor et al. (1989) discuten el índice lignina/nitrógeno en un amplio rango de sustratos y concluyen que el cociente carbono/nitrógeno es mejor predictor cuando se consideran sustratos con contenidos en ligninas muy diferentes.

La influencia de las características físicas de la hoja en la tasa de descomposición es prácticamente inexistente en la bibliografía, a pesar del reconocimiento por algunos autores del efecto negativo que tiene la dureza de la hoja sobre los invertebrados que las depredan (Raupp, 1985; Denno et al. 1990). En este sentido, la fauna del suelo es la principal responsable de la fragmentación de la hojarasca, produciendo un aumento de la superficie expuesta a los microorganismos descomponedores pudiendo ejercer gran influencia sobre la tasa de descomposición.

El objetivo de este capítulo es el análisis de la influencia que las características químicas y físicas de las hojas de las especies seleccionadas sobre las pérdidas de peso que experimentan en los dos ecosistemas estudiados.

6.2 Métodos.

Los resultados obtenidos en los capítulos anteriores permiten distinguir dos fases en el proceso de descomposición: Fase I (o fase de lavado) y Fase II (o fase de descomposición biológica).

Con objeto de relacionar las pérdidas de peso que experimentan las especies con las características de éstas al inicio de cada una de las dos fases mencionadas, para cada especie se ha calculado la pérdida de peso desde el inicio del proceso de descomposición hasta el final de la Fase I, e igualmente, la pérdida de peso desde el inicio de la Fase II (final de la Fase I) hasta el final del periodo de estudio.

Para ello, a partir de los valores del porcentaje de pérdidas de peso (figura 3, capítulo 3) se ha elaborado la tabla 13 que recoge los porcentajes de peso perdidos en los intervalos correspondientes a la Fase I y a la Fase II.

Para estudiar la relación entre las pérdidas de peso y la composición química se estimaron los coeficientes de correlación lineal y multiplicativos entre la pérdida de peso en cada una de las fases de descomposición y las concentraciones de los componentes orgánicos e inorgánicos al inicio de cada una de esas fases. En el análisis se incluyeron también los cocientes entre los componentes orgánicos e inorgánicos comúnmente considerados en la bibliografía.

La utilización de la función multiplicativa ha sido propuesta por Melillo et al. (1982) y está justificada sobre todo en el caso de los componentes que poseen carácter inhibitor o estimulador sobre el proceso de descomposición, ya que en estos casos su efecto sobre la tasa de descomposición debe ser de distinta intensidad a medida que cambia su concentración.

La función propuesta tiene la forma:

DOÑANA

LA SAUCEDA

ESPECIES	DOÑANA			LA SAUCEDA		
	Fase I	Fase II	Total	Fase I	Fase II	Total
H. halimifolium	6.2	26.4	32.6	12.6	51.4	64.1
C. libanotis	8.8	17.7	26.6	12.6	38.6	51.2
Q. suber	5.2	28.4	33.6	6.7	45.1	51.9
Q. coccifera	8.8	29.8	38.6			
Q. canariensis	9.7	43.0	52.7	9.3	49.3	58.6
Q. pyrenaica	8.6	44.1	52.7	19.3	49.0	68.3
Q. lusitanica	1.6	29.2	30.8	2.0	43.2	45.3
S. atrocinerea	8.3	25.6	33.9	9.1	51.0	60.1
F. angustifolia	29.5	32.9	62.4	42.4	51.6	93.9

Tabla 13. Pérdidas de peso (%) que experimenta la hojarasca de las especies incubadas en Doñana y La Sauceda en las fases I y II, y en el periodo total de estudio.

$$\text{Pérdida de peso} = a X^b$$

Donde X es el valor de la concentración, cociente o estima de la Resistencia y a y b son constantes de la regresión.

Paralelamente y con objeto de seleccionar el conjunto de variables que mejor explican las pérdidas de peso para cada especie, se realizaron regresiones múltiples con selección de variables paso a paso considerando como variables independientes las características de las hojas y como variable dependiente las pérdidas de peso de éstas. Se realizaron tres análisis de regresión: para el total del proceso, para la Fase I y para la Fase II.

El peso de cada variable en las ecuaciones de regresión se estimó mediante un análisis de la varianza.

6.3 RESULTADOS.

La tabla 13 presenta las pérdidas de peso en la Fase I y II y en el periodo total de estudio. Las tablas 14 y 15 presentan la composición química de las hojas al inicio de la Fase II (las correspondientes a la Fase I se presentaron ya en el capítulo 4 (tabla 10).

6.3.1 Características de las especies y las pérdidas de peso en la Fase I.

En la tabla 16 se presentan los coeficientes de correlación lineal y multiplicativo correspondientes a las dos localidades estudiadas. Solo se incluyen las variables que presentan correlaciones estadísticamente significativas o que están próximas al nivel de significación.

Solo la Resistencia presenta correlaciones estadísticamente significativas, que los son más altas cuando se considera la función multiplicativa. En La Saucedá el modelo multiplicativo absorbe el 75 % de la varianza, en tanto que en Doñana la absorción es del 57 % (figura 19, tabla 17). Esta alta absorción de varianza contrasta con la ausencia de relaciones estadísticamente significativas en el caso de los componentes químicos de las hojas, sobre todo en el caso de aquellos que experimentaban las mayores pérdidas de peso en esta fase y que se deben básicamente a los carbohidratos solubles, taninos y grasas.

La inclusión de más de una variable en el análisis de regresión múltiple no aumenta la absorción de varianza.

	LIGNINA (%)	CUTINA (%)	HOLOCELULOSA (%)	GRASAS (%)	CARBOHIDRATOS SOLUBLES (%)	TANINOS TOTALES (%)
H. HALIMIFOLIUM	13.8	9.2	32.4	21	9.9	11.0
C. LIBANOTIS	14.1	14.3	23.5	6.2	11.8	6.7
Q. SUBER	13.0	10.3	42.6	3.0	6.2	4.7
Q. COCCIFERA	16.2	8.6	36.8	1.6	7.5	8.5
Q. CANARIENSIS	14.3	6.0	36.9	3.5	12.2	5.5
Q. PYRENAICA	14.0	5.4	40.3	3.6	9.8	3.3
Q. LUSITANICA	14.5	9.6	33.6	2.8	10.9	9.8
S. ATROCINEREA	16.1	21.9	25.5	3.0	6.7	2.5
F. ANGUSTIFOLIA	11.3	8.13	37.0	7.5	11.4	1.0

	CENIZAS (%)	NITROGENO (%)	FOSFORO (ppm)	RECUPERACION (%)
H. HALIMIFOLIUM	4.9	0.44	272.1	86.1
C. LIBANOTIS	6.2	0.43	233.4	85.5
Q. SUBER	8.0	0.86	368.6	93.2
Q. COCCIFERA	4.1	1.03	346.3	89.7
Q. CANARIENSIS	7.8	0.90	491.2	91.8
Q. PYRENAICA	9.2	1.07	391.4	92.3
Q. LUSITANICA	5.4	1.06	368.6	93.2
S. ATROCINEREA	7.5	0.79	716.8	88.1
F. ANGUSTIFOLIA	9.1	1.14	491.8	92.5

Tabla 14. Composición química de la hojarasca después de cuatro meses en Doñana. El porcentaje de recuperación se ha obtenido mediante la suma de todos los componentes orgánicos, las cenizas, y el nitrógeno multiplicado por 6.25 (como estima del contenido en proteínas).

	LIGNINA (%)	CUTINA (%)	HOLOCELULOSA (%)	GRASAS (%)	CARBOHIDRATOS SOLUBLES (%)	TANINOS TOTALES (%)
H. HALIMIFOLIUM	13.1	12.8	32.7	1.4	6.9	6.3
C. LIBANOTIS	16.6	15.6	23.0	6.6	6.6	4.4
Q. SUBER	15.8	9.9	43.4	2.4	6.0	2.6
Q. CANARIENSIS	17.1	5.6	36.8	3.7	8.9	4.1
Q. PYRENAICA	17.3	6.6	44.6	3.8	6.6	2.0
Q. LUSITANICA	16.8	9.8	33.8	2.5	7.4	6.9
S. ATROCINEREA	13.4	31.2	22.5	2.4	5.4	1.5
F. ANGUSTIFOLIA	15.1	9.4	33.5	8.7	8.8	1.4

	CENIZAS (%)	NITROGENO (%)	FOSFORO (ppm)	RECUPERACION (%)
H. HALIMIFOLIUM	7.4	0.64	430.0	84.6
C. LIBANOTIS	11.9	0.69	471.9	89.0
Q. SUBER	7.4	0.90	373.4	93.1
Q. CANARIENSIS	9.8	0.94	546.8	91.9
Q. PYRENAICA	10.1	1.17	698.7	98.3
Q. LUSITANICA	5.2	1.05	441.7	89.0
S. ATROCINEREA	8.6	0.89	702.5	90.6
F. ANGUSTIFOLIA	7.5	1.52	762.7	93.9

Tabla 15. Composición química de la hojarasca después de dos meses en La Saucedá. El porcentaje de recuperación se ha obtenido mediante la suma de todos los componentes orgánicos, las cenizas, y el nitrógeno multiplicado por 6.25 (como estima del contenido en proteínas).

PARAMETRO	COEFICIENTE CORRELACION	
	LINEAL	MULTIPLICATIVO
DOÑANA		
Carbohidratos Solubles	0.52	0.45
Taninos Totales	-0.58	-0.57
Grasas	0.50	0.43
Resistencia	-0.65	-0.75*
LA SAUCEDA		
Carbohidratos Solubles	0.46	0.41
Taninos Totales	-0.55	-0.54
Grasas	0.49	0.45
Resistencia	-0.72*	-0.87**

Tabla 16. Coeficientes de correlación lineal y multiplicativo entre las pérdidas de peso en la primera fase de descomposición, la resistencia al fraccionamiento y los componentes de la hoja que presentan mayores pérdidas en este periodo. (*) $p < 0.05$. (**) $p < 0.01$.

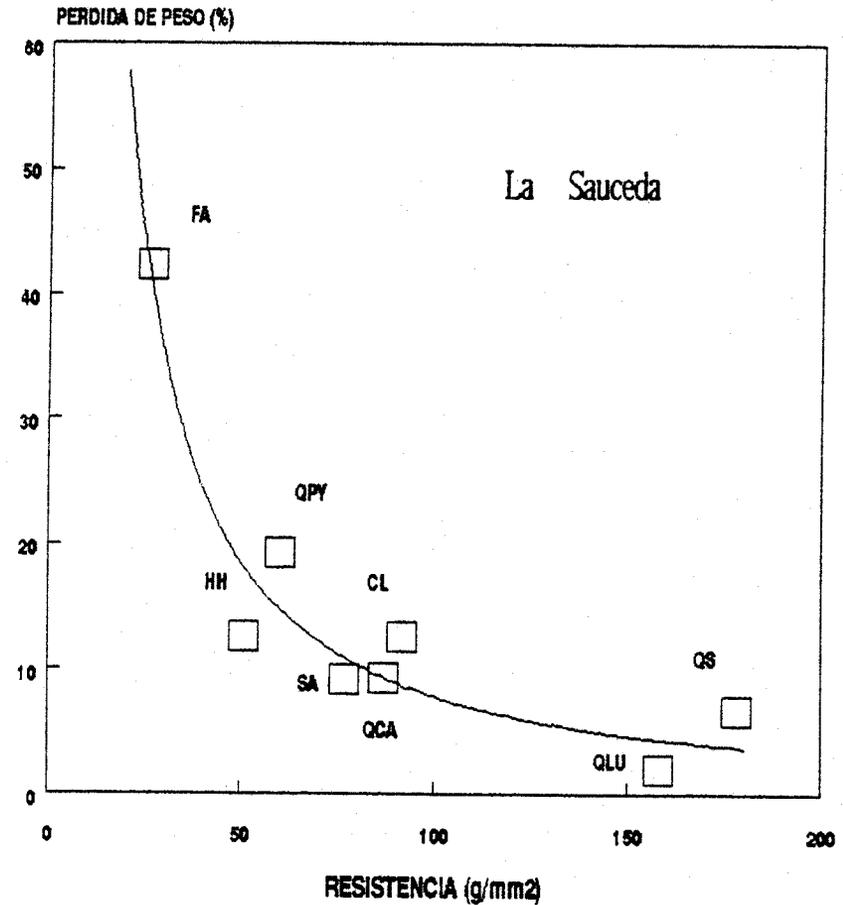
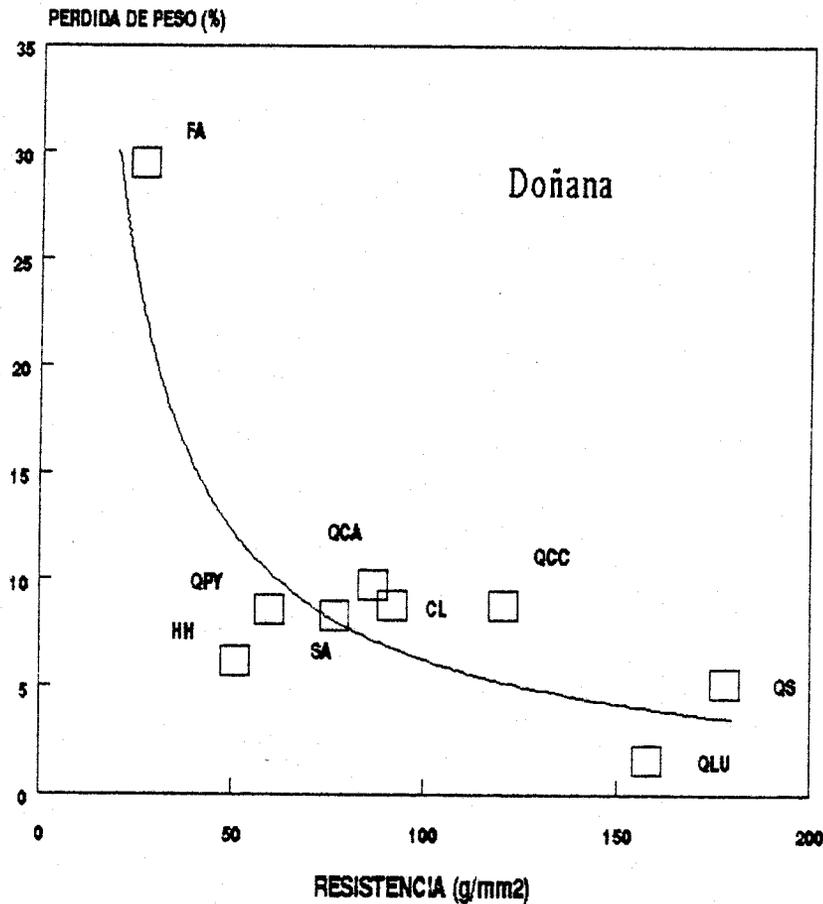


Figura 19. Relación entre las pérdidas de peso que experimentan las hojas de las especies incubadas en Doñana ($Y=555.9 X^{-0.97}$) y La Saucedá ($Y=2411.9 X^{-1.24}$) en los primeros meses de descomposición (Fase I) y la resistencia a la penetración de estas hojas.

DOÑANA

LA SAUCEDA

PARAMETRO ESTIMA	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.	PARAMETRO ESTIMA	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.
ORDENADA(*)6.32	1.42	4.44	0.00301	ORDENADA(*) 7.79	1.28	6.09	0.0089
PENDIENTE -0.97	0.32	-3.04	0.01884	PENDIENTE -1.24	0.29	-4.28	0.0052
Coeficiente de Correlación= -0.75				Coeficiente de Correlación= -0.87			
Error Estandar de la Estima= 0.49				Error Estandar de la Estima= 0.47			

ANALISIS DE LA VARIANZA

	FUENTE	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	MEDIA DE CUADRADOS	F	NIVEL DE PROB.	% VARIANZA
DOÑANA	MODELO	2.61	1	2.61	9.24	0.01884	57
	ERROR	1.97	7	0.28			43
	TOTAL	4.58	8				
LA SAUCEDA	MODELO	4.01	1	4.01	18.38	0.00516	75.4
	ERROR	1.31	6	0.22			24.6
	TOTAL	5.32	7				

Tabla 17. Resultado del análisis de regresión de la pérdida de peso sobre la Resistencia media de la hoja de cada especie (modelo multiplicativo $Y=a X^b$). (*) La ordenada es igual a $\ln a$. Se incluye el análisis de la varianza para la regresión.

6.3.2 Características de las especies y las pérdidas de peso en la Fase II.

En la tabla 18 se presentan los coeficientes de correlación lineal y multiplicativo correspondientes a las dos localidades estudiadas. Como en el caso anterior solo se incluyen las correlaciones estadísticamente significativas o que están próximas al límite de significación.

En el caso de las muestras incubadas en el área de Doñana, las pérdidas de peso están relacionadas positiva y significativamente con los contenidos de las muestras en nitrógeno y holocelulosa (a partir de aquí celulosa se refiere a holocelulosa), y negativamente con la cutina. Las correlaciones más altas se obtienen con los cocientes Cutina/Nitrógeno y Cutina/fósforo, y son algo más bajas con el cociente Lignina/Nitrógeno.

La relación positiva con el contenido en celulosa se explica por ser este el componente mayoritario de la hojarasca en esta fase (tabla 15) y por estar sus pérdidas entre las más elevadas (figura 9).

Llama la atención la importancia de la cutina que aparece correlacionada tanto de forma independiente como en asociación con el nitrógeno y el fósforo, subrayando así su papel como determinante de la pérdida de peso de las muestras. Igualmente los resultados tienden a subrayar la importancia de los nutrientes en este proceso.

La ausencia de relación significativa en el caso de la relación Carbono/Nitrógeno puede explicarse en base a el carácter complejo del parámetro Carbono, ya que este componente incluye tanto fracciones que están relacionadas positivamente con la tasa de descomposición (celulosa, carbohidratos solubles) como fracciones que lo están negativamente (cutina, lignina, taninos).

PARAMETRO	COEFICIENTE CORRELACION	
	LINEAL	MULTIPLICATIVO
DOÑANA		
Carbono/nitrógeno	-0.63	-0.65
Cutina	-0.67*	-0.79*
Cutina/nitrogeno	-0.81**	-0.89**
Cutina/fósforo	-0.89**	-0.98**
Holocelulosa	0.68*	0.76*
Lignina/nitrógeno	-0.66	-0.70*
Nitrógeno	0.64	0.70*
LA SAUCEDA		
Lignina/fósforo	-0.70	-0.67

Tabla 18. Coeficientes de correlación lineal y multiplicativo entre las pérdidas de peso en la segunda fase de descomposición (fase II) y la concentración de los componentes de las hojas al comienzo de dicha fase en Doñana y La Sauceda. (*)= $p < 0.05$. (**) = $p < 0.01$.

En el caso de las muestras incubadas en La Sauceda solo la relación Lignina/Fósforo está cerca del nivel de significación (es significativa al 90%).

Este resultado llama la atención por la ausencia de significación de las pérdidas de peso con componentes tradicionalmente considerados como determinantes de la tasa de descomposición como es el caso del Nitrógeno y de las relaciones Lignina/Nitrógeno y Carbono/Nitrógeno. Por otra parte, también llama la atención la ausencia de relación significativa con la concentración de celulosa por los argumentos comentados más arriba.

En la tabla 19 se presentan las ecuaciones de regresión múltiple para las muestras incubadas en Doñana y La Sauceda.

Para las muestras de Doñana la ecuación es:

$$Y = 30.7 \cdot 1.70 * CUTINA + 0.04 * FOSFORO$$

Donde Y es el porcentaje de pérdida de peso que experimentan las hojas de una especie en la Fase II, CUTINA es el porcentaje de cutina en la muestra y FOSFORO es la concentración de fósforo en ppm, ambos al comienzo de la Fase II. En esta ecuación la cutina y el fósforo absorben respectivamente el 45% y el 43% de la varianza total (tabla 19).

Para las muestras de La Sauceda, la ecuación es:

$$Y = 59.9 \cdot 2.16 * LIGNINA + 0.018 * FOSFORO + 0.034 * CELULOSA.$$

Donde LIGNINA Y CELULOSA son los porcentajes de estas fracciones en la muestra y FOSFORO es la concentración de fósforo en ppm. Las tres variables absorben respectivamente el 28.1%, 27.2% y 27.7% de la varianza total (tabla 19)

DOÑANA

LA SAUCEDA

VARIABLE INDEPENDIENTE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.	VARIABLE INDEPENDIENTE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.
CONSTANTE	30.73	3.65	8.41	0.0002	CONSTANTE	59.9	10.3	5.84	0.0043
CUTINA	-1.70	0.27	-6.4	0.0007	LIGNINA	-2.16	0.66	-3.3	0.0310
FOSFORO	-0.04	0.009	-4.640	0.0035	FOSFORO	0.018	0.006	2.73	0.0524
					HOLOCELULOSA	0.340	0.133	2.55	0.0632

 $R^2 = 0.88$

Error Estandar de la Estima= 3.33

 $R^2 = 0.83$

Error Estandar de la Estima= 2.55

ANALISIS DE LA VARIANZA

	FUENTE	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	MEDIA DE CUADRADOS	F	NIVEL DE PROB.	% VARIANZA
DOÑANA	MODELO	488.7	2	244.3	22.0	0.0017	88
	CUTINA	249.7	1	249.7	22.5	0.0032	44.9
	FOSFORO	238.9	1	238.9	21.5	0.0035	43.0
	ERROR	66.6	6	11.1			12.0
LA SAUCEDA	MODELO	127.1	3	42.4	6.5	0.0511	83.0
	LIGNINA	42.9	1	42.9	6.6	0.0621	28.1
	FOSFORO	41.7	1	41.7	6.4	0.0648	27.2
	HOLOCELULOSA	42.4	1	42.4	6.5	0.0632	27.7
	ERROR	26.1	4	6.5			17.0

Tabla 19. Resultado del análisis de regresión múltiple paso a paso de la pérdida de peso después de la fase de lavado (Fase II) en Doñana y La Sauceda sobre las variables que acepta el modelo. Se incluye el análisis de la varianza para la regresión.

6.3.3 Características de las especies y pérdidas de peso en el periodo completo

En la tabla 20 se presentan los coeficientes de correlación lineal y multiplicativo correspondientes a las dos localidades estudiadas. Como en casos anteriores solo se incluyen las correlaciones estadísticamente significativas o las que están próximas al límite de significación.

Llaman mucho la atención las altas significaciones de los cocientes Resistencia/Nitrógeno y Cutina/Nitrógeno en las muestras incubadas en Doñana y de la Resistencia en La Saucedá.

En la tabla 21 se presentan las ecuaciones de regresión múltiple para las muestras incubadas en Doñana y La Saucedá.

Para las muestras incubadas en Doñana, la ecuación es:

$$Y = 34.1 + 42.2 \text{ NITROGENO} + 0.012 \text{ FOSFORO} - 3.56 \text{ CUTINA} - 0.08 \text{ RESISTENCIA.}$$

Donde Y es el porcentaje de pérdida de peso en el periodo de estudio (2 años), CUTINA y NITROGENO son los porcentajes de estas fracciones en la muestra, FOSFORO es la concentración de fósforo en ppm y RESISTENCIA es la Resistencia al fraccionamiento expresada en g/mm², todos ellos referidos al comienzo del proceso de descomposición. Estas variables absorben respectivamente el 47%, 7%, 17%, y 19% de la varianza total (tabla 21).

Para las muestras incubadas en La Saucedá, la ecuación es:

$$Y = 96.8 - 0.22 \text{ RESISTENCIA} - 1.17 \text{ TANINOS.}$$

Donde RESISTENCIA y TANINOS son los porcentajes de estas fracciones en la muestra al inicio del proceso de descomposición. Estas variables absorben el 62% y el 23% respectivamente (tabla 21).

PARAMETRO	COEFICIENTE CORRELACION	
	LINEAL	MULTIPLICATIVO
<hr/>		
DOÑANA		
Resistencia/nitrógeno	-0.85**	-0.85**
Cutina/nitrógeno	-0.77*	-0.83**
Taninos	-0.72*	-0.77*
<hr/>		
LA SAUCEDA		
Resistencia	-0.79*	-0.93**
Lignina/nitrógeno	-0.72*	-0.76*
<hr/>		

Tabla 20. Coeficientes de correlación lineal y multiplicativo entre las pérdidas de peso al final de los dos años de estudio y la concentración de los componentes iniciales de las hojas en Doñana y La Sauceda. (*)= $p < 0.05$. (**) = $p < 0.01$.

DOÑANA

LA SAUCEDA

VARIABLE INDEPENDIENTE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.	VARIABLE INDEPENDIENTE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.
CONSTANTE	34.07	7.47	4.56	0.0103	CONSTANTE	64.9	10.5	6.19	0.0016
CUTINA	-3.56	1.28	-2.78	0.0498	NITROGENO	27.3	13.3	2.06	0.0946
NITROGENO	42.17	8.59	4.91	0.0080	RESISTENCIA	-0.25	0.06	-4.19	0.0085
RESISTENCIA	-0.08	0.05	-1.56	0.1933					
FOSFORO	0.012	0.007	1.76	0.1531					

$R^2 = 0.91$
Error Estandar de la Estima= 5.18

$R^2 = 0.79$
Error Estandar de la Estima= 8.05

ANALISIS DE LA VARIANZA

	FUENTE	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	MEDIA DE CUADRADOS	F	NIVEL DE PROB.	% VARIANZA
DOÑANA	MODELO	1115	4	278.8	10.4	0.0218	91.2
	CUTINA	212.8	1	212.8	7.92	0.0481	17.4
	NITROGENO	580.1	1	580.1	21.6	0.0097	47.4
	RESISTENCIA	239.1	1	239.1	8.90	0.0406	19.5
	FOSFORO	83.3	1	83.3	3.10	0.1531	6.81
	ERROR	107.5	4	26.9			8.8
LA SAUCEDA	MODELO	1334.8	2	667.4	13.8	0.0192	84.6
	TANINOS	357.2	1	357.2	7.4	0.04	22.6
	RESISTENCIA	977.6	1	977.6	20.2	0.006	62.0
	ERROR	242.3	5	48.5			15.4

Tabla 21. Resultado del análisis de regresión múltiple paso a paso de la pérdida de peso durante todo el periodo de estudio en Doñana y La Sauceda sobre las variables que acepta el modelo. Se incluye el análisis de la varianza para la regresión.



6.4 DISCUSION.

6.4.1 Fase I.

Los resultados obtenidos por otros autores trabajando con hojarasca de especies mediterráneas indican que las fracciones solubles son los principales responsables de las pérdidas que experimenta la hojarasca durante la primera fase del proceso de descomposición (Mitchel et al. 1986; Schlesinger y Hasey, 1981, O'Connell, 1987).

En el caso de las hojas estudiadas aquí, las fracciones más solubles (carbohidratos solubles, taninos y grasas) representan en conjunto un porcentaje elevado del peso total de la hojarasca fresca que alcanza un 35 % del promedio en el conjunto de las muestras. Paralelamente sus tasas de desaparición en la Fase I son también muy elevadas (respectivamente 48.2 %, 61.5 %, 22.7 % en las muestras incubadas en Doñana, y 64.7 %, 76.4 % y 31.7 % en La Saucedá).

La exploración de las curvas de desaparición (figuras 5 a 11, capítulo 4) indican que efectivamente estas fracciones son las responsables de las pérdidas de peso que experimentan las muestras en la primera fase del proceso.

Sorprende por ello la ausencia de correlaciones significativas entre las tasas de descomposición en la Fase I y la abundancia de estas fracciones (tabla 16).

Esta falta de relación se debe sin duda a la complejidad de los procesos implicados. Así por ejemplo, los taninos experimentan pérdidas muy elevadas que deberían incidir fuertemente en las pérdidas de peso. Sin embargo, como se ha discutido ya (capítulo 4) el destino aparente de una fracción significativa del contenido en taninos que se lavan, es la

incorporación a la fracción de lignina. (figura 12), por lo que su desaparición es solo aparente.

Por otra parte, cuando se considera el contenido en carbohidratos solubles se comprueba que las hojas que muestran unas pérdidas más altas en esta fracción (*F. angustifolia*) son las que muestran la mayores pérdidas de peso en la Fase I (Doñana 29 %, Saucedá 51 %); en tanto que las especies que muestran las menores pérdidas en el contenido de esta fracción (*Q. lusitanica*) muestran a su vez las pérdidas de peso en las hojas más bajas (1.6 % en Doñana y 2.1 % en La Saucedá). Esto subraya el papel de los carbohidratos solubles en la pérdida de peso en la hoja durante la Fase I.

Sin embargo, a pesar de esta relación, la disminución en el peso que experimenta la muestra como consecuencia de la pérdida de carbohidratos, resulta en muchos casos compensada por el aumento del complejo Lignina-Cutina debido a la acción de los taninos (discutido en el capítulo 4) lo que explica la ausencia de correlación entre las pérdidas de carbohidratos solubles y las pérdidas de peso de la hoja en la Fase I.

La consideración conjunta de las pérdidas de carbohidratos solubles y el balance entre los taninos perdidos y las fracciones orgánicas que aumentan (lignina, cutina, compuestos nitrogenados) explican efectivamente las pérdidas de peso de las muestras en las dos localidades (figura 20).

El parámetro Resistencia ha sido utilizado por algunos autores en estudios sobre la alimentación de los insectos (Raupp, 1985; Denno et al.; 1990). Sin embargo su utilización como predictor de la tasa de descomposición es una novedad.

Dada la alta significación de este parámetro en los resultados del presente estudio, con objeto de conocer su naturaleza, es interesante analizar su posible relación con el resto de los parámetros aquí analizados. Para ello, se ha realizado un análisis de regresión múltiple paso a paso,

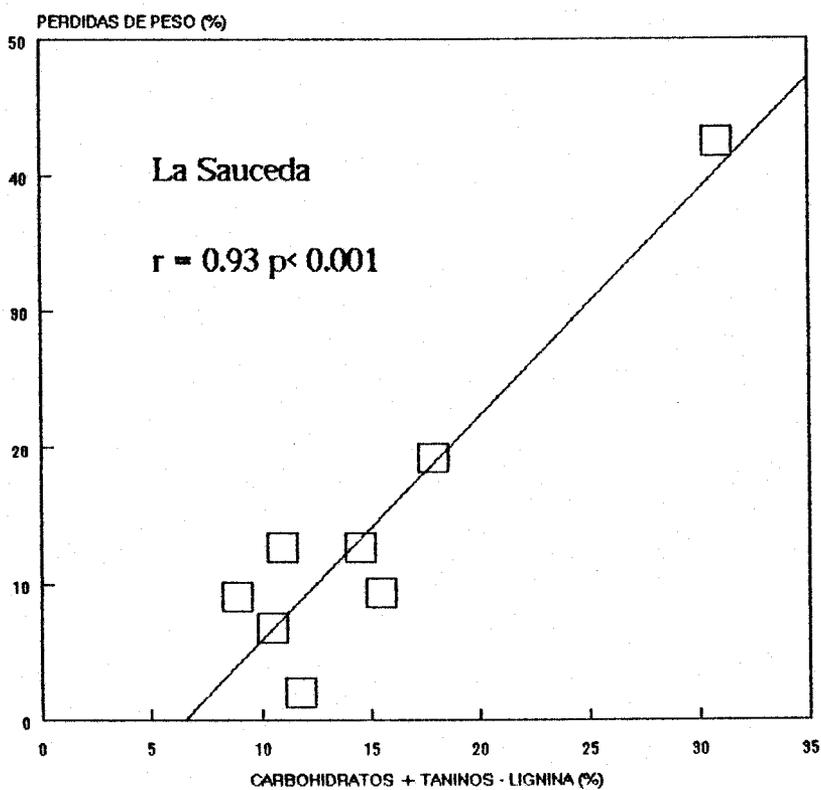
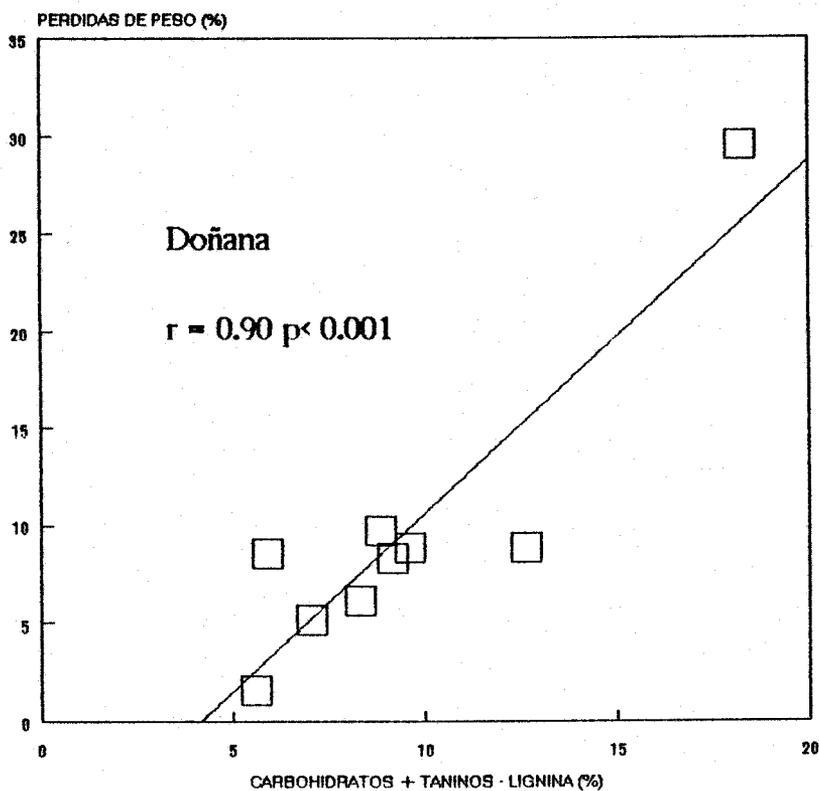


Figura 20. Relación entre las pérdidas de peso (%) en la Fase I (fase de lavado) y la suma de las pérdidas (g por 100g de hojarasca) de carbohidratos, taninos y aumentos de lignina en el mismo periodo.

considerando como variable dependiente el valor de la Resistencia y como variables independientes los componentes orgánicos de las hojas. Se ha incluido también la "fibra neutro detergente" por ser un parámetro que engloba a todos los componentes estructurales (a excepción de los taninos).

En la tabla 22 se presentan los resultados del análisis. Como puede comprobarse, el valor de la Resistencia está determinado básicamente por la suma de la concentración de lignina y cutina de las muestras, ya que la suma de ambas son las únicas variables que contribuyen significativamente al valor de r , explicando el 50 % de su varianza total. El resto de las variables no son aceptadas por el análisis.

Un análisis de regresión similar sin incluir la suma de lignina y cutina no admitió variables capaces de explicar la Resistencia de las hojas a un nivel de significación del 95 % o incluso cercano a ese nivel. Esto indica que el valor de la Resistencia está determinado por la riqueza en algunos componentes estructurales pero que la composición química por sí sola de las hojas es incapaz de explicar un alto porcentaje de la variación de la Resistencia (alrededor del 50 %).

Teniendo en cuenta que las fracciones consideradas en el análisis caracterizan de forma suficiente la composición química de las hojas (tabla 10), estos resultados sugieren que el valor de la Resistencia no se deriva inmediatamente de la riqueza en fracciones estructurales. Posiblemente, el tipo de fracciones concretas en cada especie, la forma en que estas fracciones están ensambladas, su distribución espacial, grado de compactación, etc. son determinantes significativos del valor de la Resistencia en cada caso.

De hecho *H. halimifolium*, una especie con un contenido en lignina y cutina muy similar al de *C. libanotis* (tabla 10) presenta un valor de Resistencia sensiblemente más bajo, lo que sugiere que efectivamente, no es solo el contenido en lignina y cutina, sino posiblemente la forma en que estos componentes se organizan en el espacio.

PARAMETRO	ESTIMA	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.
ORDENADA	-22.9	46.3	-0.49	0.6352
PENDIENTE	7.9	3.0	2.64	0.0335

Coefficiente de Correlación= 0.69

Error Estandar de la Estima= 37.5

ANALISIS DE LA VARIANZA

FUENTE	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	MEDIA DE CUADRADOS	F	NIVEL DE PROB.	% VARIANZA
MODELO	9780.5	1	9780.5	6.96	0.0335	49.9
ERROR	9833.8	7	1404.8			50.1
TOTAL	19614.3	8				

Tabla 22. Resultado del análisis de regresión de la Resistencia media al fraccionamiento sobre la suma de los contenidos en lignina y cutina de las hojas en sus

Hay que señalar que la capacidad predictora de la Resistencia es mayor en La Saucedá ($p < 0.01$) que en Doñana ($p < 0.05$, tabla 17). Posiblemente esta diferencia se debe a que el efecto de la precipitación sobre las fracciones solubles es más intenso en La Saucedá (precipitación media anual de 1600 mm) por lo que las diferencias en el valor de la Resistencia que muestran las hojas debe traducirse en diferencias más importantes en la intensidad del lavado. En Doñana, la relativamente baja precipitación disminuye el efecto de la Resistencia como agente regulador del efecto del lavado, lo que explica la menor significación de este parámetro como factor discriminante de las tasas de descomposición en la Fase I.

En conjunto estos resultados indican que la importancia de las características intrínsecas de las hojas es relativa y depende de las condiciones ambientales en que se desenvuelve el proceso. En ambientes muy lluviosos las diferencias en el valor de la Resistencia que muestran las hojas se traducirán en fuertes diferencias en la tasa de descomposición. En un ambiente poco lluvioso, las diferencias debidas al valor de la Resistencia pueden ser muy poco importantes. El carácter relativo de estos parámetros ha sido discutido ya para el caso de la lignina (Berg, 1990).

El análisis de la relación entre la desaparición de taninos (porcentaje de taninos perdidos sobre el total de taninos en las hojas) y la Resistencia (figura 21), muestra que estos están correlacionados negativamente y significativamente ($p < 0.05$ en Doñana y muy cerca del límite de significación $p < 0.1$ en La Saucedá). El análisis muestra también que la desaparición de taninos no está correlacionada significativamente con la concentración inicial de taninos (figura 21). Además, la Resistencia no está correlacionada significativamente con la concentración de taninos ($r = 0.09$). Esto sugiere que la desaparición de los taninos en las dos localidades está únicamente determinada por la Resistencia de la hoja.

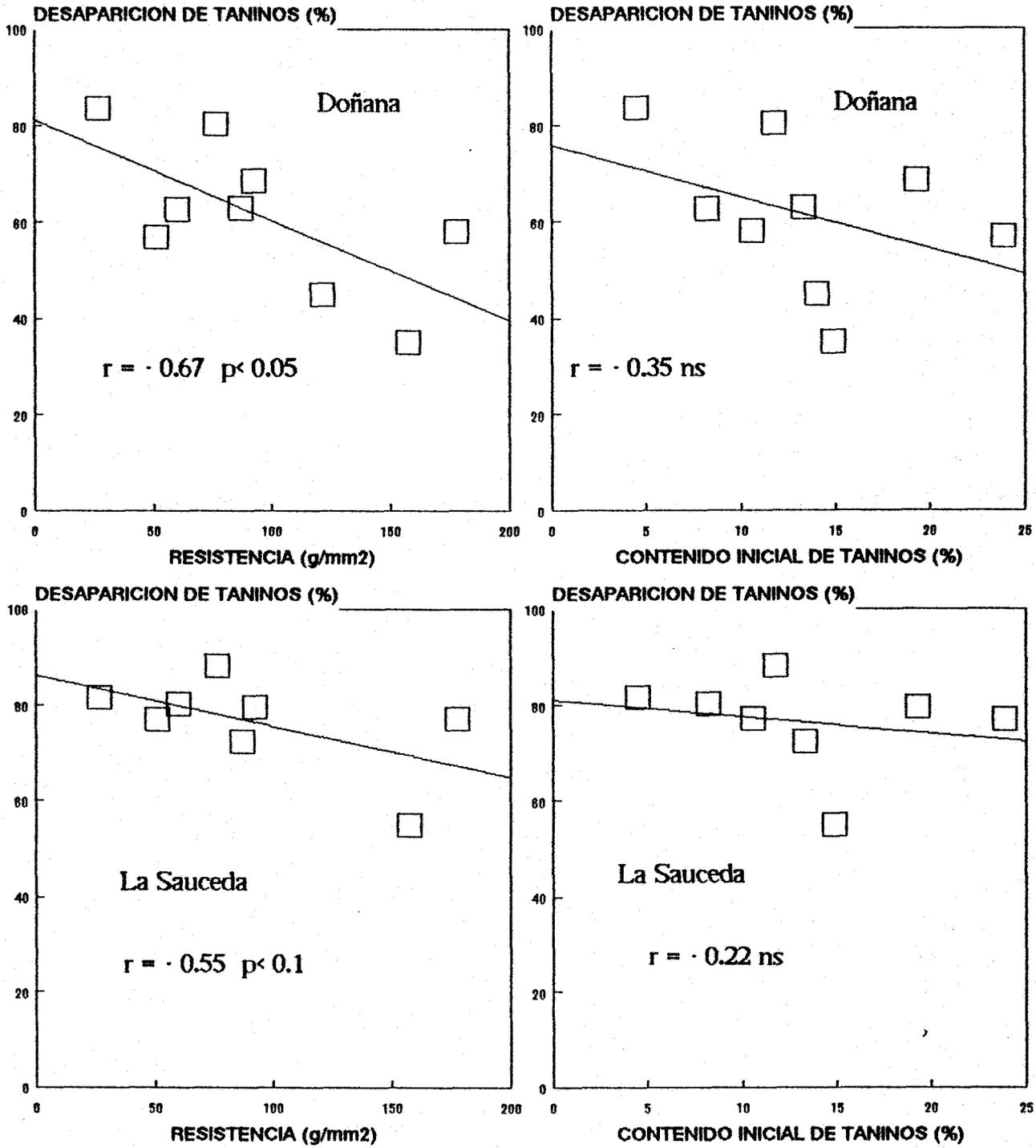


Figura 21. Relación entre la desaparición de taninos (% de taninos iniciales) durante la Fase (fase de lavado), la Resistencia (g mm⁻²), y el contenido inicial de taninos (%).

En el caso de los azúcares se observa también una clara asociación negativa entre la Resistencia y la desaparición de carbohidratos solubles (figura 22).

Estos resultados, en conjunto, indican que ni pierden más azúcares o taninos las muestras que más tienen, sino aquellas que tienen una Resistencia más baja.

La Resistencia aparece pues como un elemento regulador de la tasa de descomposición en la primera fase de este proceso.

Conceptualmente se podría imaginar la célula vegetal como un elemento encerrado en una caja que representaría la estructura de la hoja. Esta estructura sería más o menos estanca dependiendo de su contenido en lignina y cutina. En el caso de hojas más "estancas" (Resistencia más alta), el porcentaje del peso total de fracciones solubles que desaparece debe ser relativamente más bajo que en el caso de hojas más "permeables" (Resistencia más baja) donde el efecto de lavado por acción del agua de lluvia debe ser más intenso; y por lo tanto más altas las tasas de descomposición como de hecho se observa (figura 22).

6.4.2 Fase II en Doñana.

La correlación negativa y significativa entre los cocientes indicados y las pérdidas de peso de las hojas en Doñana (tabla 18) subraya la importancia de los nutrientes (fósforo y nitrógeno) y de los componentes estructurales (cutina y lignina) en la determinación de la tasa de descomposición.

La correlación positiva y significativa entre los contenidos de nitrógeno y de celulosa al comienzo de la Fase II y la tasa de descomposición en Doñana (tabla 18) era de esperar en base al papel que

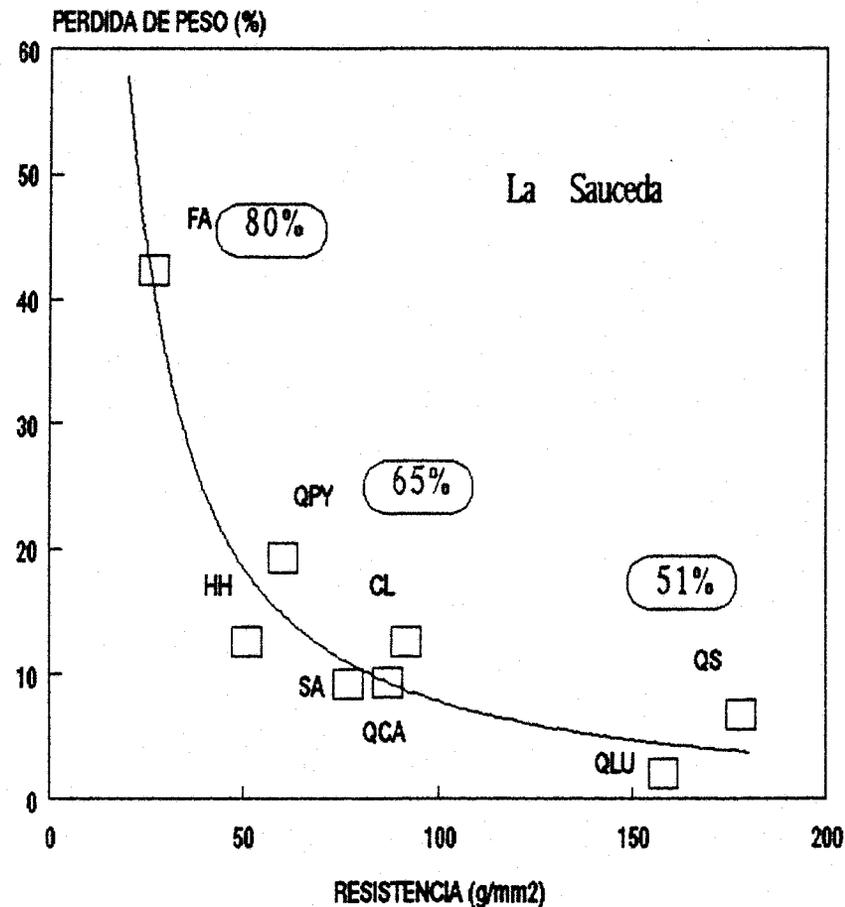
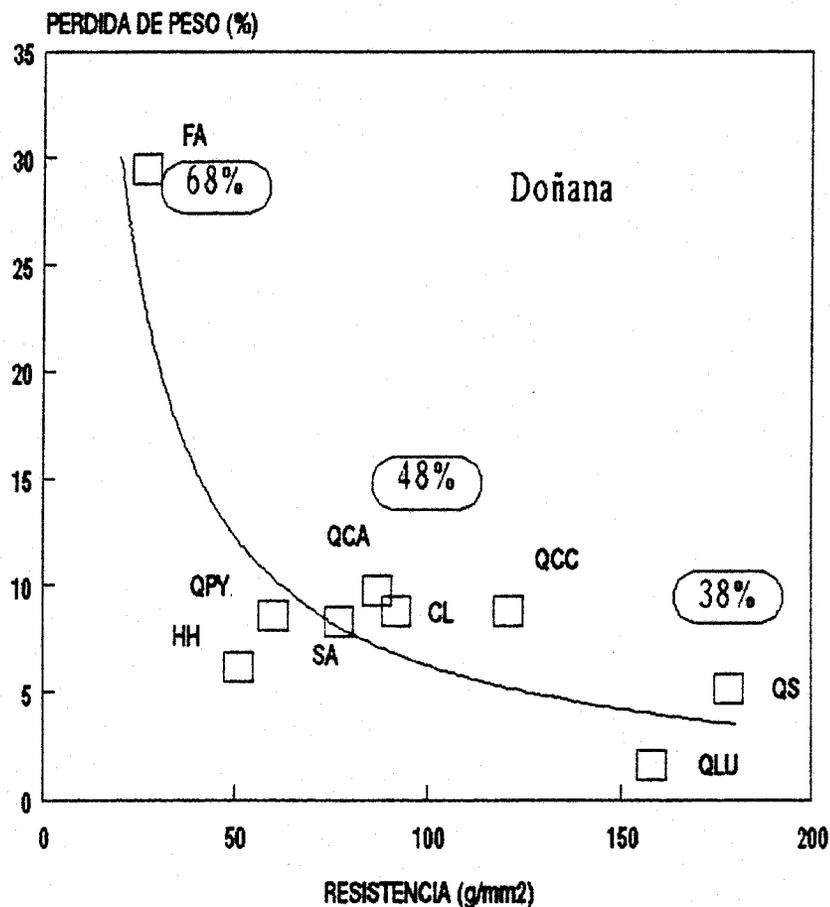


Figura 22. Relación entre las pérdidas de peso que experimentan las hojas de las especies incubadas en Doñana y La Saucedá en los primeros meses de descomposición (Fase I) y la resistencia a la penetración de estas hojas. Sobreimpreso el porcentaje de desaparición de carbohidratos solubles en cada uno de los grupos de especies.

desempeñan estas dos fracciones en el metabolismo de los organismos descomponedores; el nitrógeno como agente determinante de la actividad metabólica (descomponedora) de estos y la celulosa como recurso energético. Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por otros autores en cuanto a la fracción de celulosa en estudios realizados en el norte de Europa (Berg et al. 1984, McClaugherty y Berg, 1987, O'Connell, 1987) y coinciden con los resultados de numerosos estudio en cuanto al nitrógeno (Bocock 1963,1964; Anderson, 1973).

Sorprende por tanto que el análisis de regresión múltiple no incluya ni a la celulosa ni al nitrógeno como variables predictoras.

En realidad aunque las pérdidas de peso en las hojas está relacionada con la concentración de celulosa al comienzo de la Fase II, la pérdida de celulosa es mejor predictor de la tasa de descomposición en esta fase (figura 23). Como a su vez la desaparición de celulosa no está relacionada con el contenido inicial de celulosa, sino con la relación Cutina/Fósforo (figura 24), la cutina resulta seleccionada en la regresión.

Por tanto la cutina aparece como una fracción reguladora del proceso de descomposición en Doñana, ya que de su abundancia depende aparentemente la magnitud de las pérdidas de celulosa y por lo tanto, la magnitud de las pérdidas de peso que experimenta la hojarasca.

El contenido de la hojarasca en cutina no suele ser considerado aisladamente en los estudios de descomposición, ya que en los análisis se cuantifica conjuntamente con la fracción de lignina. Esta falta de interés por parte de los autores se debe posiblemente a la baja concentración que alcanza esta fracción en las especies herbáceas (0.5 % por término medio; Van Soest y Wine, 1967). Sin embargo en las especies leñosas, y sobre todo las de climas áridos y semiáridos, sus niveles pueden ser relativamente elevados (aproximadamente un 7 % en las especies estudiadas aquí; 11.4 % en la especie *Eucalyptus microcarpa*, Maheswaran y Attiwill, 1987) y ha

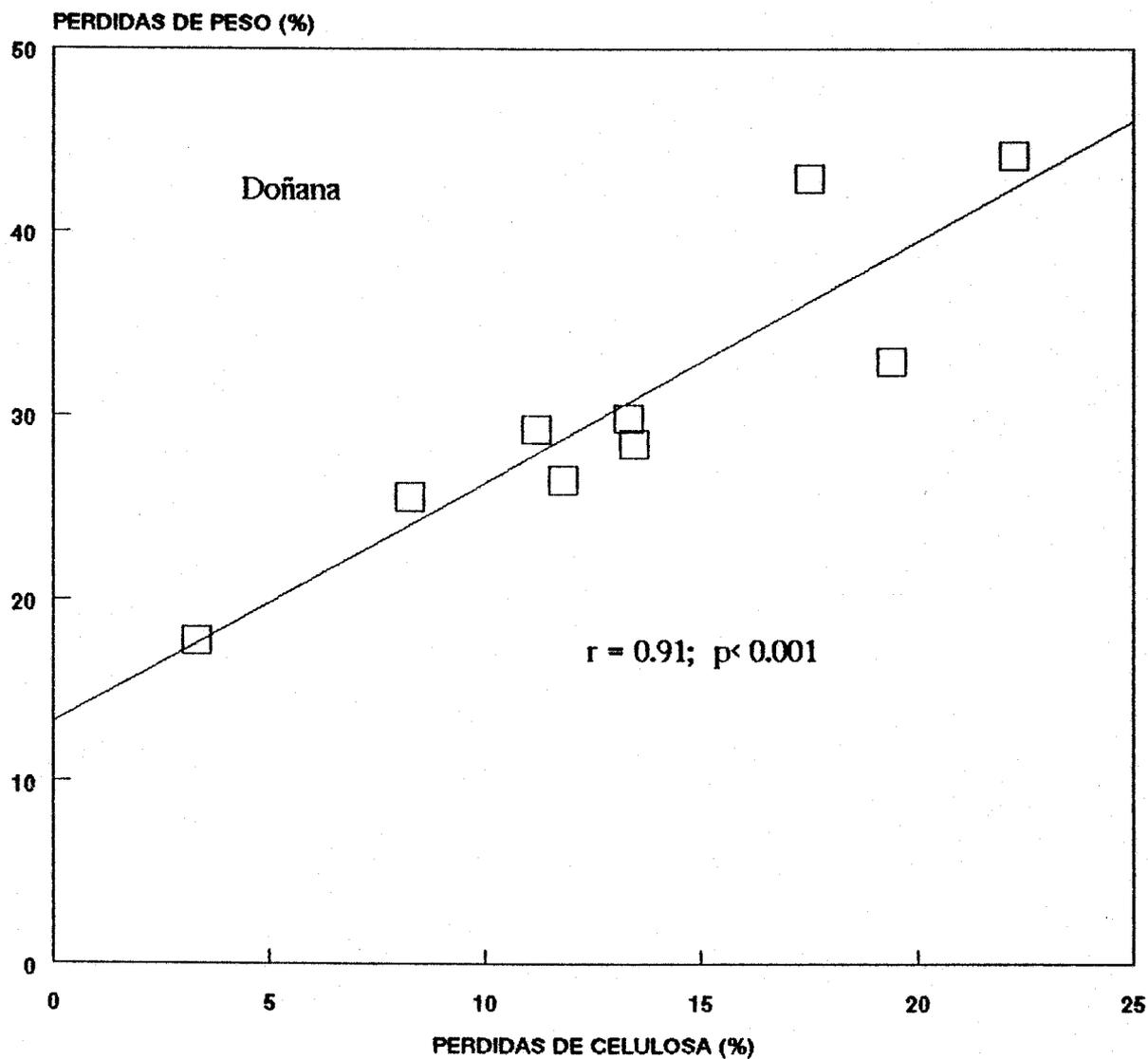


Figura 23. Relación entre las pérdidas de peso que experimentan las hojas incubadas en Doñana y las pérdidas de celulosa en las mismas hojas durante la Fase II.

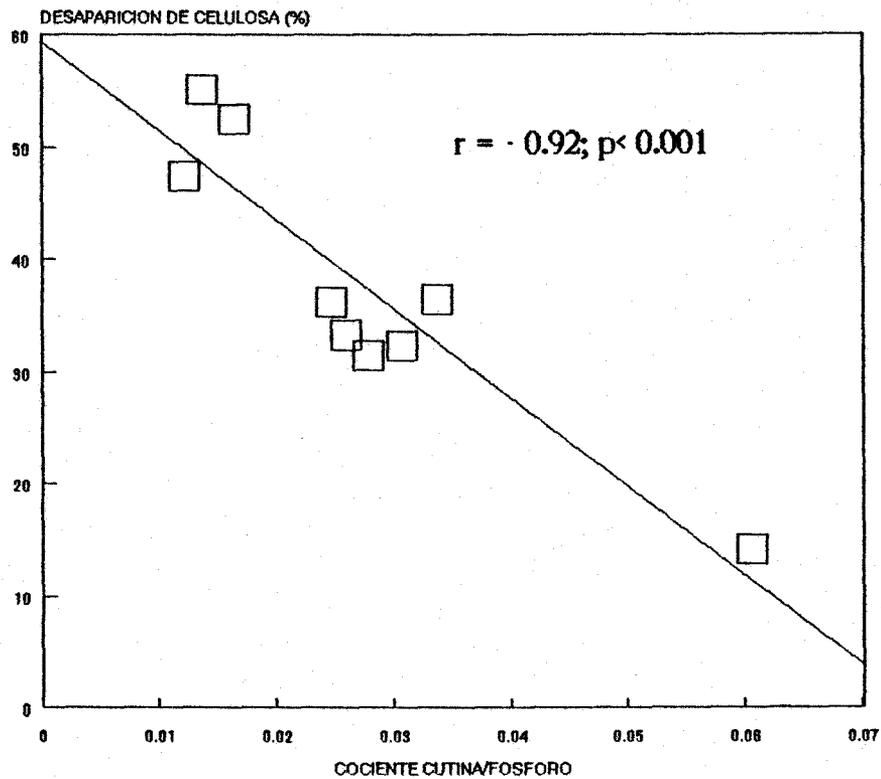
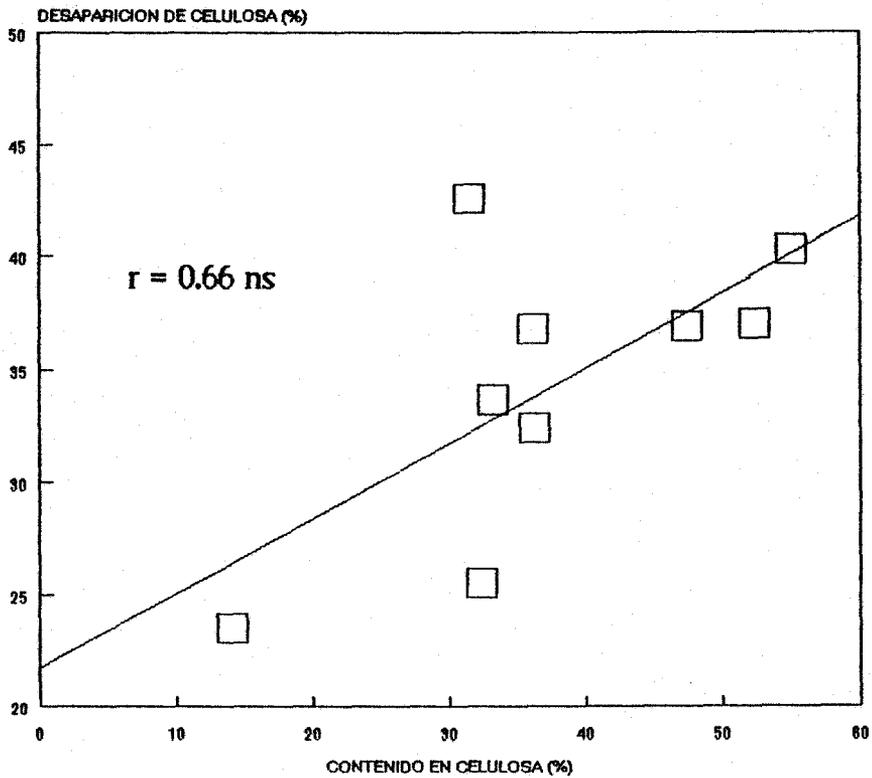


Figura 24. Relación entre la desaparición de celulosa (porcentaje de la celulosa inicial) en la Fase II de Doñana y el contenido en celulosa y el cociente cutina/fósforo al comienzo de dicha fase.

sido reconocida como una fracción resistente a la descomposición microbiana (Kolattukudy, 1980)

De hecho, en un estudio sobre la tasa de descomposición de las hojas de *Eucalyptus microcarpa*, Maheswaran y Attiwill (1987) encontraron que el contenido en cutina predice mejor la tasa de descomposición que el contenido en lignina en la segunda fase de la descomposición (que ellos consideran a partir de los tres meses). Este estudio representa posiblemente la única contribución bibliográfica que considera el papel de la cutina en el proceso de descomposición.

Como en el caso de la celulosa también el nitrógeno sorprende que no aparezca en la regresión como variable independiente, sobre todo, si se tiene en cuenta que su concentración, al inicio de esta fase, está correlacionada positiva y significativamente con las pérdidas de peso de las hojas.

Esta aparente paradoja se debe a la distribución de los valores de concentraciones de fósforo, nitrógeno y cutina en las muestras.

Así, aunque el nitrógeno es significativamente mejor predictor que el fósforo, la relativamente alta tasa de descomposición de la especie más rica en cutina (*S. atrocínerea*) solo se explica por ser también esta especie la que presenta un contenido en fósforo sensiblemente superior a la del resto de las muestras.

La selección del fósforo en el análisis de regresión no se hace pues en base a su capacidad predictora de las pérdidas de peso de las hojas, sino a que absorbe la fracción de varianza que no es absorbida por la cutina (es decir complementa la capacidad de predicción de ésta).

Nitrógeno y fósforo son dos fracciones determinantes de la actividad fisiológica y por tanto su concentración en las muestras debe desempeñar un papel importante en la tasa de descomposición.

Nitrógeno y fósforo aparecen significativamente asociados a la intensidad de la tasa de descomposición en numerosos estudios realizados con hojarasca de características muy diversas. En el caso de ecosistemas mediterráneos la concentración de fósforo de las muestras está significativamente asociada a la tasa de descomposición (Schlesinger y Hasey, 1981). En el caso discutido aquí la correlación existente entre el nitrógeno y el fósforo sugiere que además del nitrógeno el contenido en fósforo de las muestras es también un factor importante de su tasa de descomposición. De hecho sólo su alta concentración en las hojas de *S. atrocinerea* explica su comparativamente alta tasa de descomposición.

Por último, a diferencia de los resultados obtenidos en otros estudios (Aber y Melillo, 1982; Flanagan y Van Cleve, 1983; O'Connell, 1987; Taylor et al. 1989; Berg 1990) la lignina no aparece asociada a la tasa de descomposición. De hecho, la relación Lignina/Nitrógeno, no mejora la correlación significativa observada entre la concentración de nitrógeno y las pérdidas de peso (tabla 18). Esta falta de significación se debe posiblemente a la similitud de las concentraciones de lignina al comienzo de la Fase II que presentan las muestras analizadas (tabla 14).

6.4.3 Fase II en La Sauceda.

En general las pérdidas de peso de la hojarasca en esta localidad son resultado de la pérdida de peso combinada de la práctica totalidad de las fracciones.

Así, aunque la celulosa es el componente con una contribución más alta a las pérdidas de peso totales (aproximadamente del 50 %, tabla 23), por ser por término medio la fracción más abundante (35 %, tabla 15), la correlación entre la concentración de celulosa al comienzo de la Fase II y las pérdidas de peso de las hojas en esta fase no es estadísticamente

Pérdidas (%)

Especies	Celulosa	Cutina	Lignina	Totales
<i>H. halimifolium</i>	25.0	6.8	4.4	51.4
<i>C. libanotis</i>	12.5	3.8	7.9	38.6
<i>Q. suber</i>	30.1	7.7	0.0	45.1
<i>Q. canariensis</i>	24.4	3.7	4.7	49.3
<i>Q. pyrenaica</i>	33.4	5.5	4.1	49.0
<i>Q. lusitanica</i>	20.5	6.2	1.2	43.2
<i>S. atrocinerea</i>	14.3	22.4	4.2	50.9
<i>F. angustifolia</i>	30.5	9.0	11.9	51.5

Tabla 23.

Pérdidas de celulosa, cutina, lignina y totales (porcentaje del peso de hojarasca) que experimentan las especies incubadas en La Sauce-da durante la fase II.

significativa. Igualmente, las pérdidas de celulosa tampoco están correlacionadas con la de las muestras, ya que, por ejemplo, la mayor parte de las pérdidas de las muestras de *S. atrocinerrea* no se deben a la pérdida de celulosa sino a las altas pérdidas de cutina (tabla 23), cuya concentración es muy elevada en esta especie (las pérdidas de cutina suponen el 44% de las pérdidas totales en esta especie).

En general, a diferencia de las incubadas en Doñana, las muestras incubadas en la Saucedá experimentan pérdidas más o menos importantes de cutina en el caso de todas las especies (figura 8, capítulo 4, tabla 23). Dado que las muestras de *S. atrocinerrea* son relativamente pobres en celulosa, las pérdidas de cutina parecen complementar a las pérdidas de celulosa en esta especie, y, en general en todas las demás (tabla 23). Por esta razón el conjunto de las pérdidas de peso de estas dos fracciones está correlacionada significativamente con las pérdidas de peso de las hojas ($p < 0.05$, figura 25). La lignina tiene un comportamiento parecido a la cutina (figura 7, capítulo 4). Por todo ello, las pérdidas conjuntas de celulosa y en menor medida de lignina y cutina están correlacionadas significativamente con las pérdidas de peso totales en la hoja en esta fase ($p < 0.01$, figura 25).

Sin embargo, a diferencia de lo que sucede en Doñana, el hecho de que la concentración inicial de celulosa sea capaz de explicar parte de la variación de las pérdidas de peso de las hojas de las muestras en la regresión múltiple (tabla 19) sugiere que, el efecto regulador de las fracciones lignina y fósforo es menos importante que el que ejercían la cutina y el fósforo en Doñana.

No obstante, el contenido inicial en lignina y fósforo de las muestras ejercen un cierto papel regulador de las pérdidas de peso de las hojas.

Así, las relativamente altas pérdidas de peso de las hojas observadas en la especie *F. angustifolia* debidas a las elevadas pérdidas de

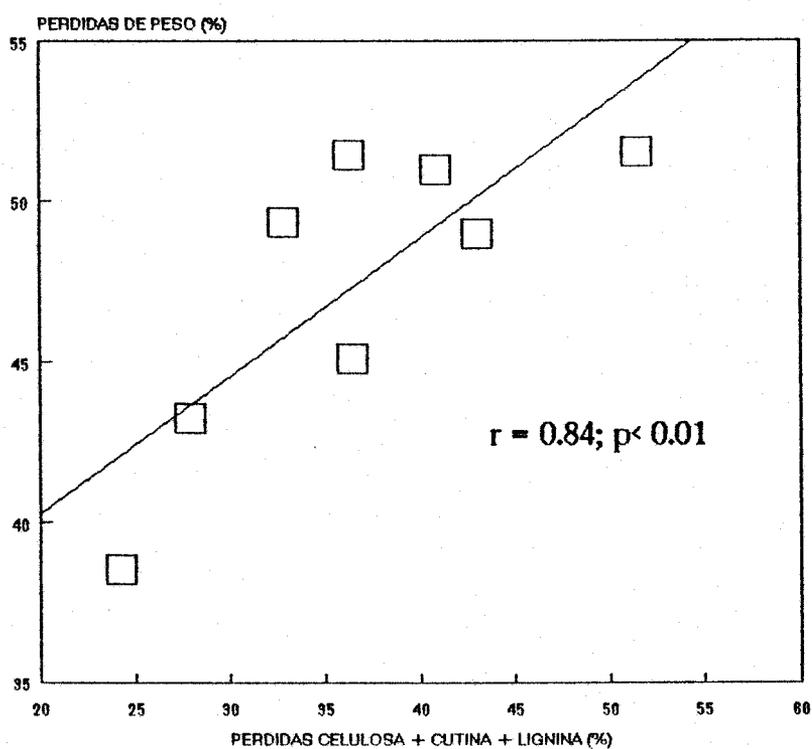
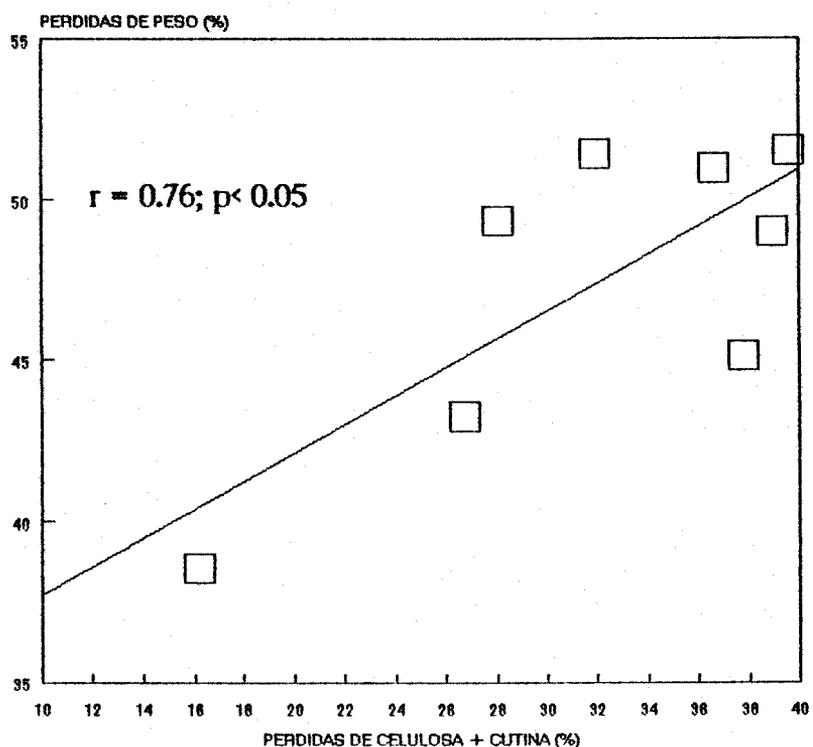


Figura 25. Relación entre las pérdidas de peso que experimentan las hojas incubadas en La Saucedá en la Fase II y la suma de las pérdidas de celulosa y cutina (gráfico superior) y celulosa, cutina y lignina (gráfico inferior).

celulosa, cutina y lignina (tabla 23) están asociadas a unos contenidos de fósforo de 760 ppm; el más alto de todas las muestras.

Por otra parte, las altas pérdidas de peso de las hojas de *H. halimifolium* debidas también a las elevadas pérdidas de celulosa y moderadas de cutina y lignina (tabla 23) están asociadas a un contenido inicial de lignina del 13 %; el más bajo de todas las muestras.

Por último, las altas tasas de pérdidas de peso de las hojas de *S. atrocinerea* se deben a las elevadas pérdidas de cutina y celulosa y se explicarían por la relativamente alta concentración de fósforo (702 ppm) y la baja concentración de lignina (13.4 %).

En resumen, estos resultados señalan la existencia de dos grupos de fracciones cada una con una función sensiblemente distinta. Las pérdidas de peso se deben básicamente a la celulosa y en menor grado a la cutina y lignina. Aparentemente su papel es la de proveer energía para el metabolismo microbiano. Sin embargo, la importancia de esta última como fuente de energía no se explica en base a sus pérdidas de peso, ya que su concentración en la hoja (tabla 15) y su tasa de desaparición media (figura 7 c,d, capítulo 4) son bastante bajas. Por las mismas razones las pérdidas de fósforo no se corresponden con la alta absorción de varianza que explican. El fósforo y la lignina actúan pues básicamente como reguladores del proceso, acelerando o ralentizando respectivamente la tasa a la cual tiene lugar el proceso de descomposición.

La cutina presenta un comportamiento distinto en las dos localidades estudiadas: en tanto que en Doñana su tasa de desaparición parece ser pequeña y desempeña un papel importante como inhibidor del proceso, en La Saucedá todas las especies experimentan pérdidas en el contenido de esta fracción (singularmente las hojas de *S. atrocinerea* y *F. angustifolia*) y no parece ejercer control alguno sobre la tasa de descomposición.

Este diferente comportamiento podría estar relacionado con las diferencias en la humedad del suelo observadas en las dos localidades estudiadas (figura 27, capítulo 7). La cutina está localizada básicamente en la superficie de las hojas, y representa una superficie hidrófoba protectora, que en los ambientes más secos, puede constituir una primer barrera para los organismos descomponedores (Swift et al. 1979), ya que los hongos necesitan de condiciones hidrófilas para que germinen sus esporas. En Doñana, como parece suceder en los suelos mediterráneos poco fértiles (Schaefer, 1973) los hongos descomponedores deben ser relativamente más importantes que las bacterias, por lo que la cutina debe afectar negativamente a la actividad de los hongos, ralentizando de esta forma la tasa de descomposición. En La Saucedá la importancia de los hongos respecto de las bacterias debe ser mucho menor, por lo que el papel regulador de la cutina debe ser mucho menos importante.

6.3.4 Conjunto de las dos fases.

La alta proporción de varianza absorbida por las ecuaciones de regresión múltiple que describen las pérdidas de peso en las dos localidades estudiadas (91 % y 85% en Doñana y La Saucedá respectivamente, tabla 21) subraya su interés como predictores del proceso y resumen las características de la hojarasca que determinan el proceso de descomposición en los dos ecosistemas.

La inclusión del nitrógeno y el fósforo en la ecuación correspondiente a Doñana indica la dependencia del proceso de descomposición del contenido de la hojarasca en estos nutrientes, e indica su papel limitante en este ecosistema. La mayor riqueza de nitrógeno y fósforo en los suelos de La Saucedá, independiza a los organismos descomponedores de las concentraciones internas de estos nutrientes, por

lo que la tasa de descomposición no resulta tan afectada por sus concentraciones en las hojas.

Las ecuaciones señalan también la importancia de la Resistencia de las hojas como determinantes del proceso de descomposición en los dos ecosistemas y sobre todo en La Saucedá, donde absorbe el 62 % de la varianza total (tabla 21). De hecho el parámetro Resistencia junto al Nitrógeno (Doñana) o aisladamente (La Saucedá) absorbe respectivamente el 72 % y el 86 % de la varianza total del modelo multiplicativo (figura 26, tabla 24).

Hay que subrayar que las variables incluidas en las ecuaciones correspondientes a las dos localidades, son en todos los casos de carácter calificado en este estudio como "regulador", bien de tipo estructural (Resistencia, cutina, taninos) o bien de tipo funcional (nitrógeno y fósforo); no apareciendo en ningún caso las fracciones que realmente experimentan pérdidas de peso.

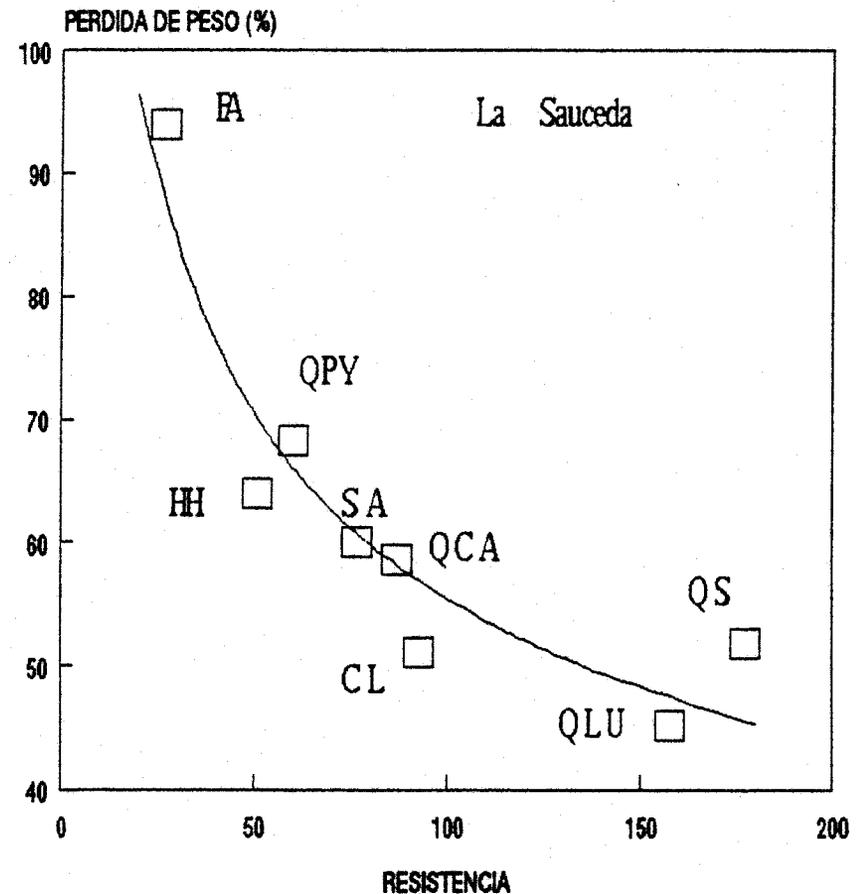
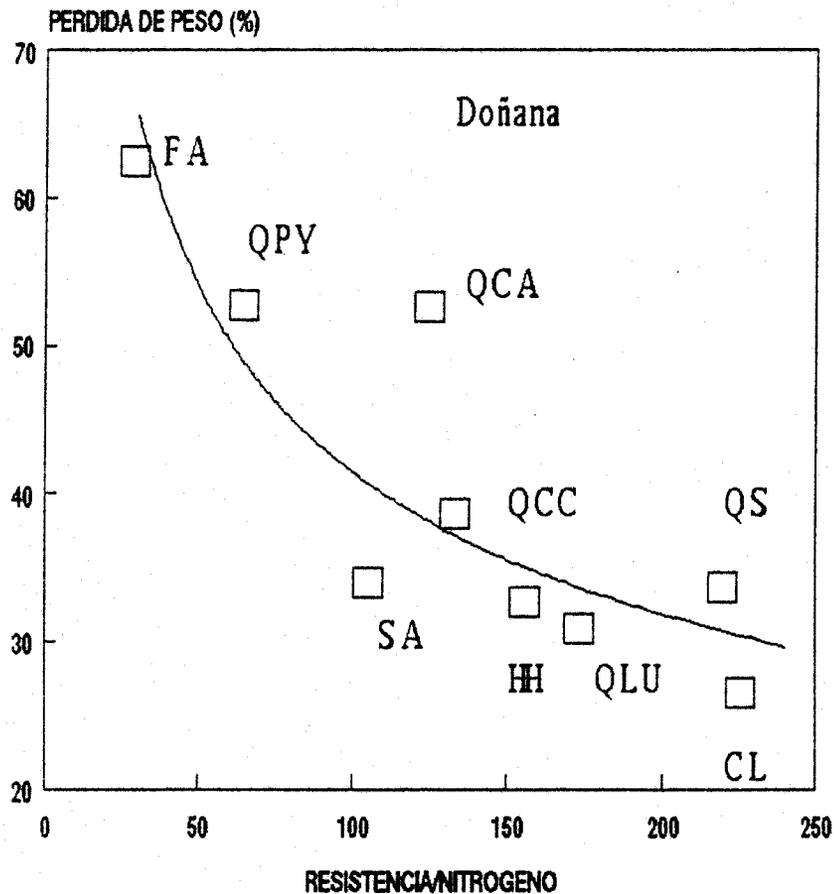


Figura 26. Relación entre las pérdidas de peso que experimentan las hojas de las especies incubadas en Doñana y La Saucedá durante todo el periodo de estudio y el cociente Resistencia/nitrogeno en Doñana y la Resistencia en La Saucedá. HH= *H. halimifolium*. CL= *C. libanotis*. QS= *Q. suber*. QCC= *Q. coccifera*. QCA= *Q. canariensis*. QPY= *Q. pyrenaica*. SA= *S. atrocinnerea*. FA= *F. angustifolia*.

DOÑANA

LA SAUCEDA

PARAMETRO ESTIMA	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.	PARAMETRO ESTIMA	ERROR ESTANDAR	VALOR DE T	NIVEL PROB.
ORDENADA(*)5.49	0.42	12.84	0.00000	ORDENADA(%) 5.59	0.24	23.5	0.00000
PENDIENTE -0.38	0.09	-4.29	0.00358	PENDIENTE -0.34	0.05	-6.3	0.00072
Coeficiente de Correlación= -0.85				Coeficiente de Correlación= -0.93			
Error Estandar de la Estima= 0.16				Error Estandar de la Estima= 0.09			

ANALISIS DE LA VARIANZA

	FUENTE	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	MEDIA DE CUADRADOS	F	NIVEL DE PROB.	% VARIANZA
DOÑANA	MODELO	0.49	1	0.49	18.5	0.00358	72.1
	ERROR	0.19	7	0.03			27.9
	TOTAL	0.68	8				
LA SAUCEDA	MODELO	0.30	1	0.30	40.2	0.00072	85.7
	ERROR	0.05	6	0.007			14.3
	TOTAL	0.35	7				

Tabla 24. Resultado del análisis de regresión de las pérdidas de peso en todo el periodo de estudio sobre el cociente Resistencia/nitrógeno (Doñana) y la Resistencia media (La Sauceda) de la hoja de cada especie (modelo multiplicativo $Y=a X^b$). (*) La ordenada es igual a Lna. Se incluye el análisis de la varianza para la regresión.

7. INFLUENCIA DEL MEDIO FISICO EN LA ACTIVIDAD BIOLOGICA DEL SUELO.

7.1 Relacion entre descomposicion y variables climaticas.

7.1.1 Introduccion.

El objetivo de este apartado es el análisis de la relación existente entre las pérdidas de peso y las condiciones climáticas observadas en los distintos periodos a lo largo del estudio.

Debido a la ausencia de respuesta lineal encontrada por otros autores entre las tasas de descomposición y los parámetros climáticos (Berg y Jansson, 1985), se ha ensayado el uso de un modelo que relaciona estas variables de un modo más complejo (el modelo DECO). Este modelo va acoplado a un modelo que simula las condiciones de humedad del suelo (el modelo SOIL).

El modelo de simulación de flujos de calor y agua en el suelo (modelo SOIL) ha sido desarrollado por Jansson (1980) y Jansson y Halldin (1979,1980). El modelo estima el contenido en agua en los distintos horizontes del suelo a partir de variables meteorológicas estandar (temperaturas diarias, precipitación diaria, humedad relativa, radiación, velocidad del viento, horas de sol), parámetros físicos del suelo (textura, porosidad, espesor de la capa de humus), y características de la vegetación (índice foliar, altura de la vegetación).

Con la ayuda de este modelo se ha estimado la humedad diaria media de los primeros cinco centímetros de suelo durante la totalidad del periodo de estudio en los suelos de Doñana y La Saucedá.

El modelo de descomposición de hojarasca DECO, usado por primera vez por Berg y Jansson (1985), utiliza las salidas del modelo SOIL (humedad media del suelo en los primeros cinco centímetros de perfil) para testar diferentes funciones de respuesta de las tasas de descomposición a las condiciones climáticas del suelo.

Este modelo se basa en la limitación que para la actividad de los microorganismos descomponedores puede suponer tanto el defecto de agua en el suelo como su exceso (efecto de anoxia).

Actualmente se está desarrollando un modelo válido que simule la influencia de la temperatura del suelo sobre la tasa de descomposición en ecosistemas mediterráneos (Jansson y Reurslag, comunicación personal). Por esta razón, en este capítulo, la influencia de la temperatura es discutida en base a la inspección de la evolución de la descomposición en los distintos periodos estacionales.

7.1.2. Métodos.

La relación entre las pérdidas de peso en cada periodo de muestreo y la temperatura y precipitación en el mismo intervalo se ha analizado mediante el uso de regresiones lineales y regresiones múltiples.

Para analizar el efecto de la humedad del suelo sobre las pérdidas de peso, el modelo DECO utiliza la siguiente expresión:

$$(\theta/\theta_0)^a \text{ Cuando } \theta < \theta_0$$

$$D = (\theta_1/\theta)^a \text{ Cuando } \theta > \theta_1$$

$$1 \text{ Cuando } \theta_0 < \theta < \theta_1$$

Donde D es un valor entre 0 y 1 que representa la intensidad de la descomposición en función de la humedad del suelo. O es la humedad media diaria en los primeros cinco centímetros de suelo (porcentaje en volumen de suelo), \emptyset_0 y \emptyset_1 son los valores inferior y superior del rango de humedad del suelo en el que la tasa de descomposición es máxima, y "a" es una constante.

El modelo utiliza la humedad del suelo (simulada por el modelo SOIL) día a día durante el periodo comprendido entre las dos fechas consecutivas de recolección de bolsas. Si la humedad de un día concreto se encuentra en el rango óptimo (entre \emptyset_0 y \emptyset_1) en el cual la descomposición es máxima, a D se le asigna el valor 1. Si la humedad presenta valores por debajo o por encima del rango óptimo de humedad, a D se le asigna el valor que le corresponde según la función anteriormente expuesta. Posteriormente calcula la media de todos los valores diarios de D en el periodo considerado, siendo esta media el factor de descomposición o descomposición teórica durante ese periodo.

Para testar la bondad del modelo, se calcula la recta de regresión entre los valores teóricos de descomposición y los valores reales.

El estudio de la evolución de la descomposición en el tiempo se ha realizado mediante la representación de las pérdidas de peso de cada especie y ecosistema en diagramas de barra.

7.1.3 Resultados

7.1.3.1 Relación entre pérdidas de peso, precipitación y temperatura.

En la tabla 25 se presentan los coeficientes de correlación lineal y múltiple entre las pérdidas de peso en cada periodo de muestreo y la precipitación y temperatura media en dicho periodo.

En Doñana ninguna correlación es significativa, mientras que en La Saucedá, las pérdidas de peso en la especie *H. halimifolium* aparece significativamente relacionada con la precipitación y la temperatura y con el conjunto de ambas en una regresión múltiple. En el caso de la precipitación, el coeficiente de correlación lineal es positivo, indicando mayores pérdidas de peso en los periodos con mayor precipitación. Por el contrario, la temperatura y las pérdidas de peso aparecen relacionadas negativamente, con las mayores pérdidas de peso en los periodos más fríos.

7.1.3.2 Simulación con los modelos SOIL y DECO.

En la figura 27 se representan los resultados de simulación del contenido volumétrico en agua de los primeros cinco centímetros de perfil, del suelo en Doñana y La Saucedá según el modelo SOIL.

En Doñana, los valores diarios de humedad del suelo oscilan entre un mínimo de 0.79% y un máximo de 10.9%. El modelo predice mínimos contenidos en humedad del suelo en los periodos estivales y entre periodos de precipitación. En estos periodos, el modelo infravalora la humedad del

Regresión			
Lineal (r)		Múltiple (R ²)	
Temperatura	Precipitación	Temperatura + Precipitación	
Doñana			
H. halimifolium	-0.33	0.41	0
C. libanotis	-0.05	-0.11	0
Q. suber	0.07	0.23	0.04
Q. coccifera	0.03	0.01	0
Q. canariensis	-0.12	0.24	0
Q. pyrenaica	-0.13	0.16	0
Q. lusitánica	0.20	0.15	0
S. atrocinerea	0.17	-0.02	0.09
F. angustifolia	-0.27	0.09	0
La Saucedá			
H. halimifolium	-0.71**	0.74**	0.49*
C. libanotis	-0.56	0.42	0.17
Q. suber	-0.16	0.23	0
Q. canariensis	-0.15	0.13	0
Q. pyrenaica	-0.20	0.20	0
Q. lusitánica	-0.39	0.21	0
S. atrocinerea	-0.45	0.49	0.08
F. angustifolia	-0.41	0.52	0.11

Tabla 25. Matriz de correlaciones lineales y múltiples entre las pérdidas de peso de las especies en los periodos de muestreo y la precipitación y temperatura media en ese periodo.. (*) p<0.05. (**) p<0.01.

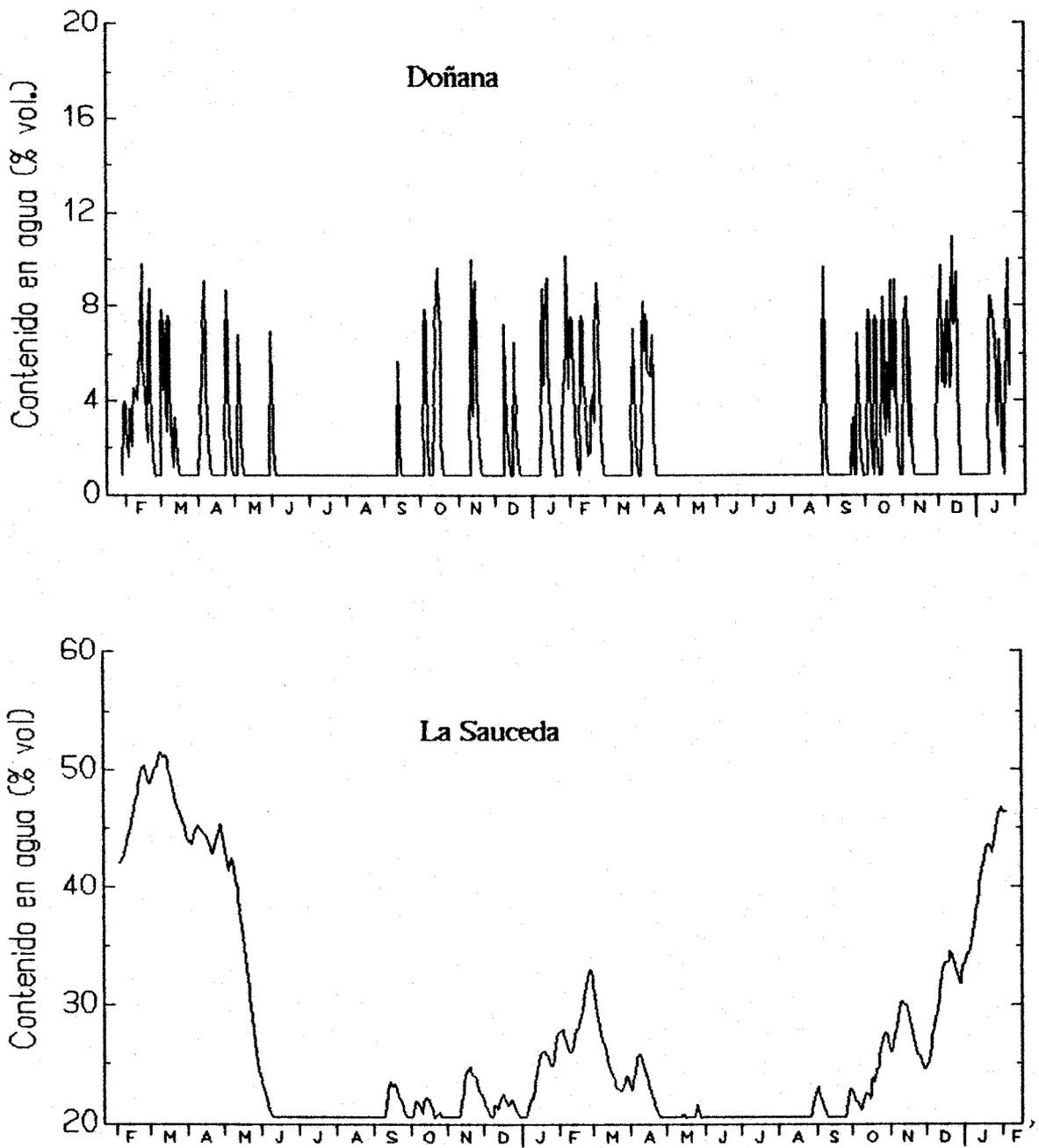


Figura 27. Contenido en agua del suelo de Doñana y La Saucedá en los primeros cinco centímetros de perfil según la simulación del modelo SOIL.

suelo, puesto que no incluye entradas de agua por fenómenos meteorológicos distintos de la precipitación (como rocío o nieblas).

En La Sauceda, el contenido volumétrico de agua en el suelo oscila entre un mínimo del 20.55 y un máximo del 51.4%, lo que supone contenidos de agua en el suelo muy superiores a los de Doñana y que se explican en base a las diferentes características edáficas que existen entre los dos ecosistemas (Tabla 1, capítulo 2).

En la tabla 26 se presentan los contenidos en agua del suelo mínimos y máximos (\emptyset_0 y \emptyset_1) entre los que la tasa de descomposición alcanza su máximo en cada una de las especies y ecosistemas. La tabla incluye el coeficiente de determinación (R^2) resultado de comparar los valores de la descomposición predichos por el modelo DECO (en función de la humedad del suelo) con los valores reales.

En la figura 28 se representa gráficamente la función generada por el modelo DECO en Doñana y La Sauceda. Los valores mínimos y máximos de humedad del suelo en los que la descomposición es máxima usados en esta figura son las medias de los valores en todas las especies de cada ecosistema.

En Doñana el rango medio de máxima descomposición aparece desplazado hacia los contenidos en humedad más altos, entre el 5% y el 9% (el contenido máximo de agua en el suelo nunca sobrepasa el 10.9%).

En La Sauceda el rango de máxima descomposición de las hojas de las especies allí incubadas se detecta entre el 26% y el 42%, más desplazado hacia valores bajos de humedad del suelo que en el caso de Doñana.

Los rangos óptimos para la descomposición son diferentes para cada especie (tabla 26). En Doñana, este rango óptimo se encuentra salvo en dos especies (*F. angustifolia* y *C. libanotis*) en los más altos contenidos en humedad. Estas dos especies presentan óptimos de descomposición con

DOÑANA

Especie	\emptyset_0	\emptyset_1	R ²	p
H. halimifolium	5	9	0.605	.05
C. libanotis	1	4.2	0.537	.05
Q. suber	5	9	0.678	.05
Q. coccifera	2	11	0.478	.05
Q. canariensis	7	9	0.707	.01
Q. pyrenaica	5	11	0.749	.01
Q. lusitanica	10	11	0.567	.05
S. atrocinerea	9	11	0.467	.05
F. angustifolia	1	5	0.575	.05

LA SAUCEDA

H. halimifolium	22.5	47	0.524	.05
C. libanotis	25	52	0.518	.05
Q. suber	22	31	0.715	.01
Q. canariensis	25	29	0.522	.05
Q. pyrenaica	45	50	0.512	.05
Q. lusitanica	21	35	0.805	.01
S. atrocinerea	25	40	0.640	.05
F. angustifolia	24	51	0.430	.05

Tabla 26. Valores del contenido volumétrico de agua en los primeros cinco centímetros de suelo para los que se observa máxima descomposición según el modelo DECO. R²= Coeficientes de determinación. p= nivel de probabilidad obrtenidos en el ajuste del modelo en cada caso.

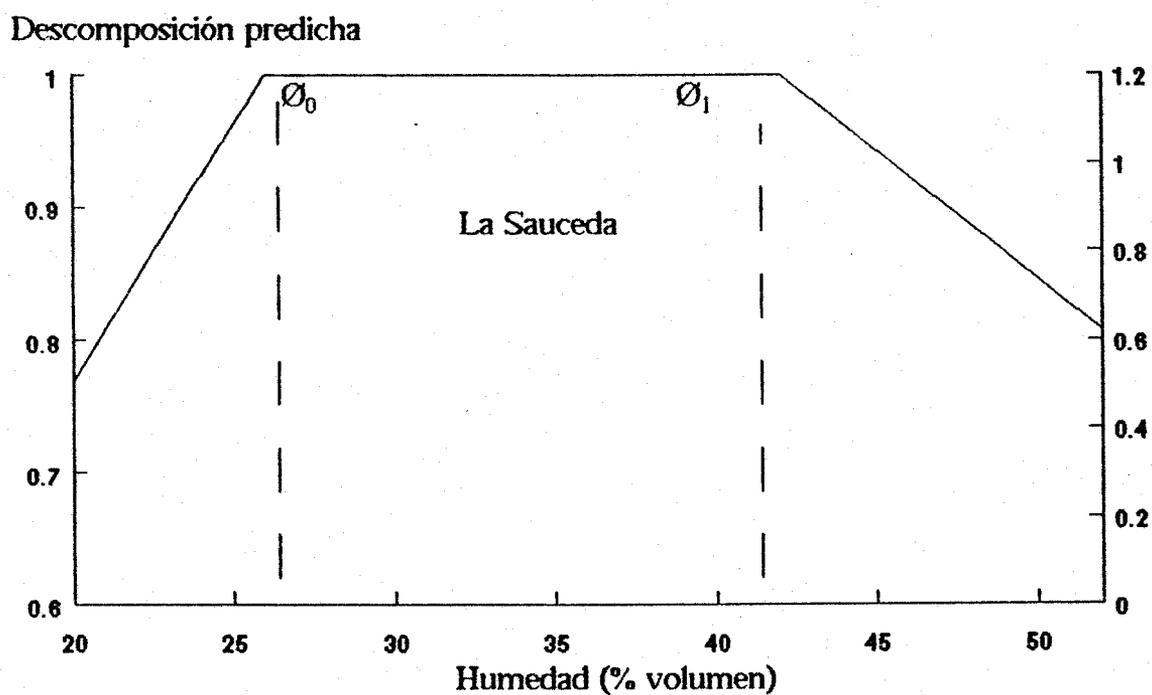
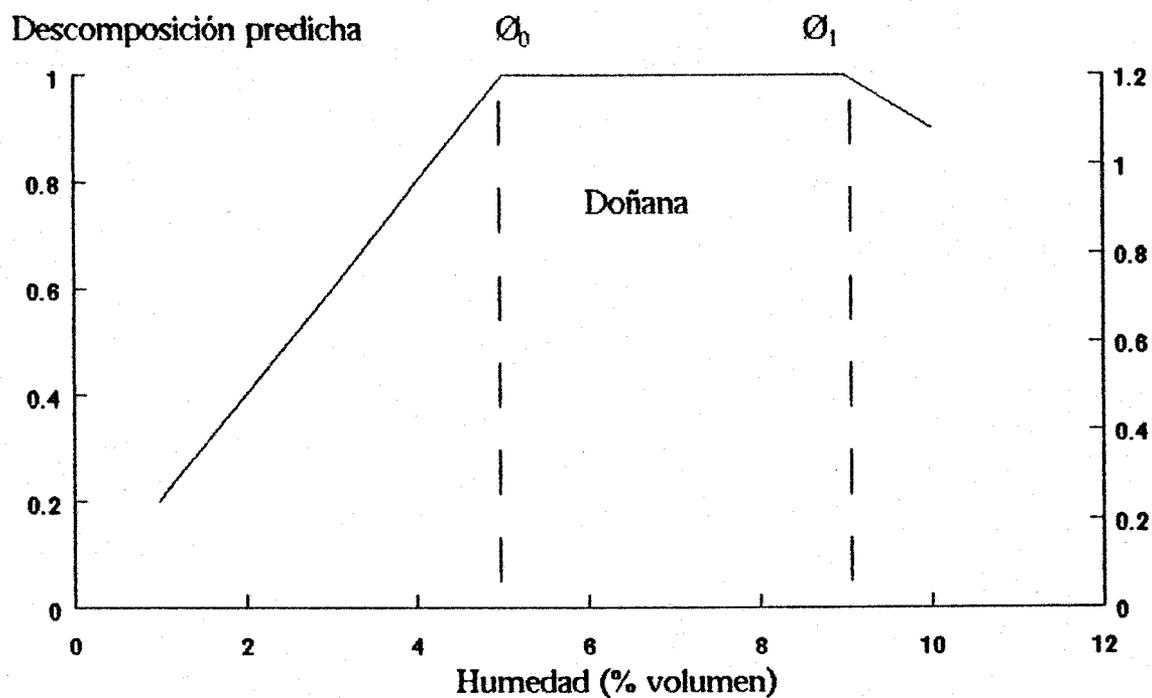


Figura 28. Curvas de respuesta de la descomposición a la humedad del suelo consideradas por el modelo DECO en Doñana y La Sauceda. Los puntos de máxima descomposición representan la media de todas las especies en cada ecosistema.

porcentajes de humedad relativamente bajos (entre el 1 y el 5% de agua en el suelo).

En La Saucedá los rangos de humedad donde se detecta la descomposición óptima dependen también de la especie. Las dos especies de hoja más dura (*Q. suber* y *Q. lusitanica*) son las que presentan las mayores pérdidas de peso a menores contenidos en humedad, alcanzando el óptimo entre un 21% y un 30% de humedad en el suelo). Por el contrario, *C. libanotis*, *F. angustifolia* y *Q. pyrenaica*, encuentran condiciones óptimas para la descomposición hasta contenidos volumétricos entre el 50% y el 52%.

Estos resultados ponen de manifiesto la influencia de la humedad del suelo en la tasa de descomposición en ambos ecosistemas.

7.1.3.3 Estacionalidad de la descomposición.

En las figuras 29 y 30 se representa la distribución de las pérdidas de peso (en porcentajes del total perdido) en cada uno de los periodos bimensuales durante los dos años de estudio en Doñana (figura 29) y La Saucedá (figura 30) junto con la temperatura media y la precipitación en cada periodo considerado. Además se presentan las medias en cada periodo del conjunto de las especies.

En Doñana (figura 29), los periodos con mayores porcentajes de pérdida de peso tienen lugar en el primer año durante los meses de febrero y marzo. En el segundo año, las pérdidas de peso se concentran principalmente en los meses de febrero a marzo, de agosto a septiembre, y de diciembre a enero. Los dos periodos de febrero a marzo se caracterizan por tener precipitaciones intermedias (inferiores a las registradas en otoño y principios de invierno) y temperaturas bajas (medias similares a las de los

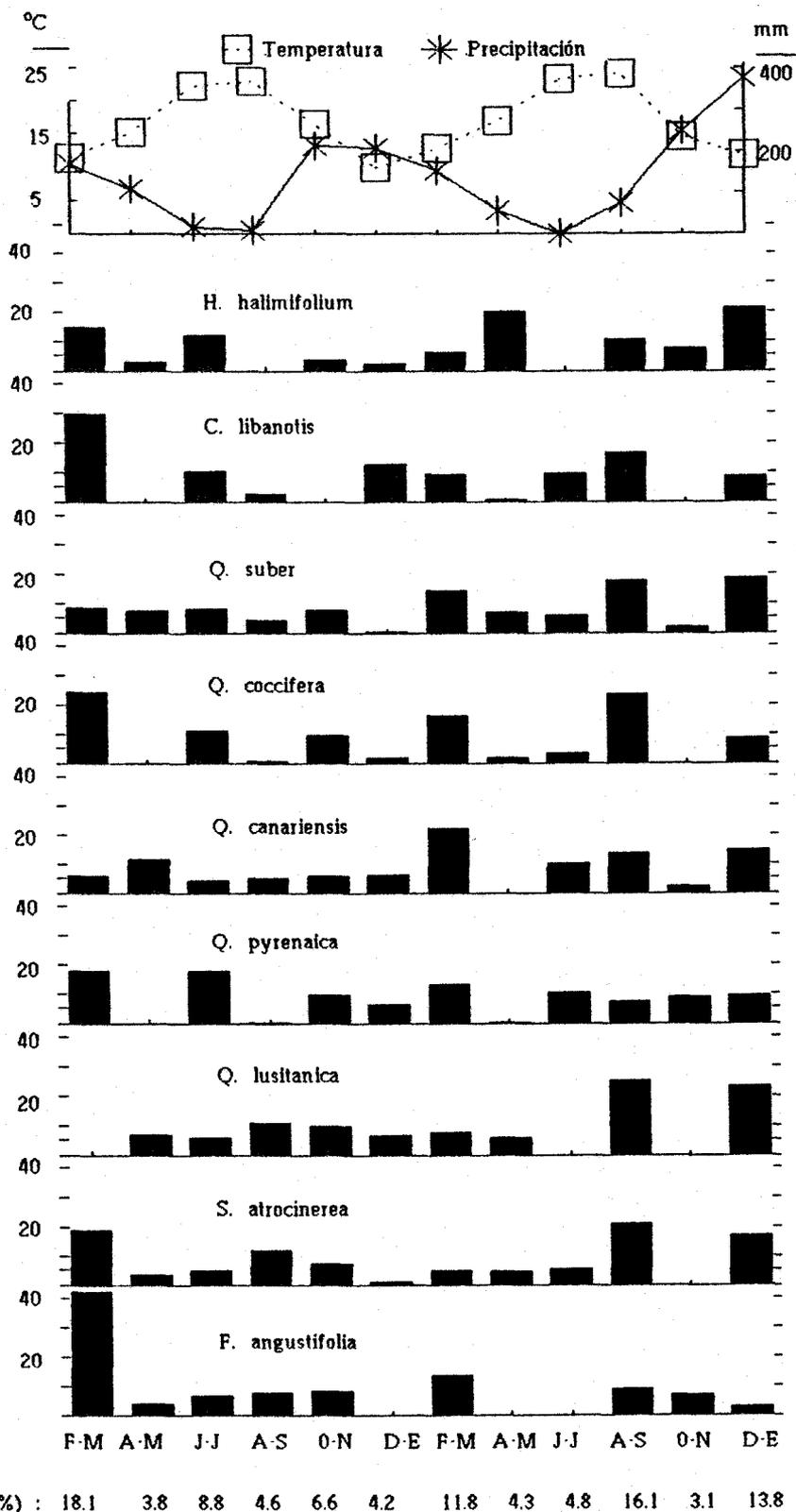


Figura 29. Distribución de las pérdidas de peso (en %) en cada uno de los periodos de muestreo en Doñana y promedio de los mismos periodos para el conjunto de las especies.

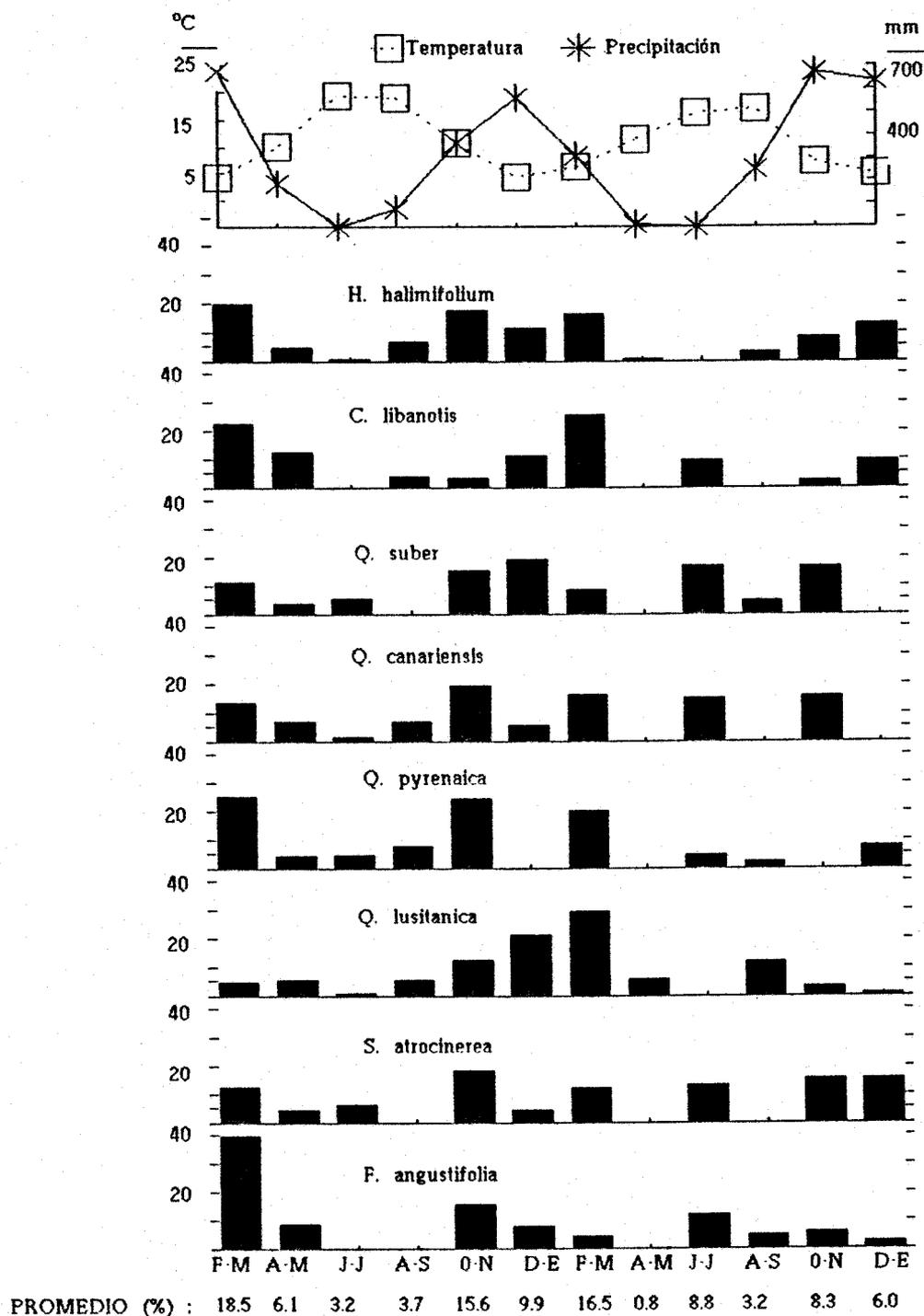


Figura 30. Distribución de las pérdidas de peso (en %) en cada uno de los periodos de muestreo en La Saucedá y promedio de los mismos periodos para el conjunto de las especies.

periodos de diciembre-enero, figura 29). Los meses de agosto y septiembre del segundo año se caracteriza por tener una precipitación baja, aunque inusual para el periodo estival, y temperaturas altas. Durante este periodo, a principios de septiembre, se recogieron 55 mm de precipitación en un solo día, totalizando 75 mm para todo el periodo de agosto y septiembre. En los meses de diciembre y enero del segundo año se recogieron las precipitaciones más altas de los periodos de estudio (375 mm en los dos meses), siendo las temperaturas medias superiores a las dadas en el mismo periodo del año anterior (11.8°C frente a 10°C).

En La Sauceda los periodos con mayores porcentajes de pérdidas de peso se encontraron en los meses de Febrero y Marzo (figura 30). Durante el primer año, en este periodo se recogió una precipitación alta (674 mm) y temperaturas medias relativamente bajas (9.31°C). El segundo año se registraron precipitaciones intermedias (311 mm) y temperaturas medias sensiblemente más altas que en el mismo periodo del primer año (11.1°C). Durante el primer año, el periodo de octubre a noviembre aparece como el segundo periodo con mayores pérdidas de peso, con precipitaciones intermedias (363 mm) y temperaturas relativamente altas (15.7°C).

7.1.4 Discusión.

Si bien el análisis de regresión lineal no detecta ninguna relación significativa entre las pérdidas de peso y la precipitación, la función de respuesta a la humedad del suelo usada por el modelo DECO si se ajusta a los resultados obtenidos en este estudio.

El ajuste a la función del modelo DECO muestra diferencias en el comportamiento frente a la humedad de las distintas especies, que puede estar asociado a la diferente composición química de estas. No obstante, no se ha encontrado una relación clara entre los distintos comportamientos de las especies frente a la humedad del suelo y los componentes químicos analizados en este estudio. Sin embargo, existe una coincidencia aceptable entre el comportamiento de algunas de las especies frente a la humedad y el tipo de ajuste que estas especies presentaban a sus curvas de descomposición (capítulo 3). Las curvas de descomposición en Doñana de *C. libanotis* y *F. angustifolia* se ajustaban significativamente mejor a una ecuación exponencial que a una recta, lo que se interpretaba como indicativo de la ocurrencia de pérdidas rápidas debidas a la presencia de abundantes fracciones solubles. Estas dos especies son las que presentan el rango de descomposición máximo en valores bajos de contenidos en agua del suelo, lo que encaja con la facilidad con que estos componentes solubles pueden perderse por efecto de lavado.

Los coeficientes de determinación correspondientes al ajuste a la función del modelo DECO de las pérdidas de peso observadas, ponen de manifiesto la importancia de la humedad del suelo en predecir las tasas de descomposición, llevando sin embargo, asociado un importante grado de varianza no explicada. Una parte del error puede ser debida tanto a la varianza intrínseca en las pérdidas de peso como a el grado de realismo de la simulación de las variables climáticas del suelo realizada por el modelo SOIL. En estos momentos se están realizando tanto medidas

microclimáticas como análisis de las propiedades físicas del suelo de Doñana que permitan testar y mejorar los resultados de los modelos aquí presentados que sólo suponen una primera aproximación a este enfoque.

Además hay que tener en cuenta que las hojas van cambiando su composición química a través del tiempo, por lo que las respuestas frente a las características físicas del medio deben ser distintas a medida que avanza el tiempo de descomposición.

Jansson y Berg (1985), y Olofsson (1988), trabajando en bosques de coníferas del norte de Europa con rangos de temperaturas que oscilan entre -12°C y 16°C , donde el suelo se encuentra congelado durante el periodo invernal y muy húmedo durante el periodo estival, encuentran que en estos ecosistemas la temperatura es capaz de predecir por sí sola la tasa de descomposición. Berg et al. (1990) usando estos modelos en los mismos tipos de ecosistemas concluyen que la temperatura es más importante que la humedad como factor determinante de las tasas de descomposición.

Sin duda, la temperatura debe acelerar los procesos biológicos asociados al proceso de descomposición de la hoja. Sin embargo, en los ecosistemas estudiados aquí, el clima se caracteriza por unas temperaturas medias relativamente altas, por lo que si se exceptúan los meses más fríos del año (diciembre, enero y tal vez febrero) la temperatura está siempre por encima de la temperatura media de inhibición de la actividad microbiana y solo durante los meses veraniegos puede elevarse por encima de las temperaturas superior de inhibición (Schaefer, 1973).

Por otra parte, el hecho de que exista una correlación negativa entre temperatura y precipitación (y por tanto de agua disponible en el perfil superficial) dificulta aún más la detección de la relación entre la temperatura y la tasa de descomposición (figura 31).

En Doñana el segundo periodo donde mayor descomposición se produce es en los meses de agosto y septiembre. Una posible causa podría ser la fuerte precipitación registrada a principios de septiembre del segundo

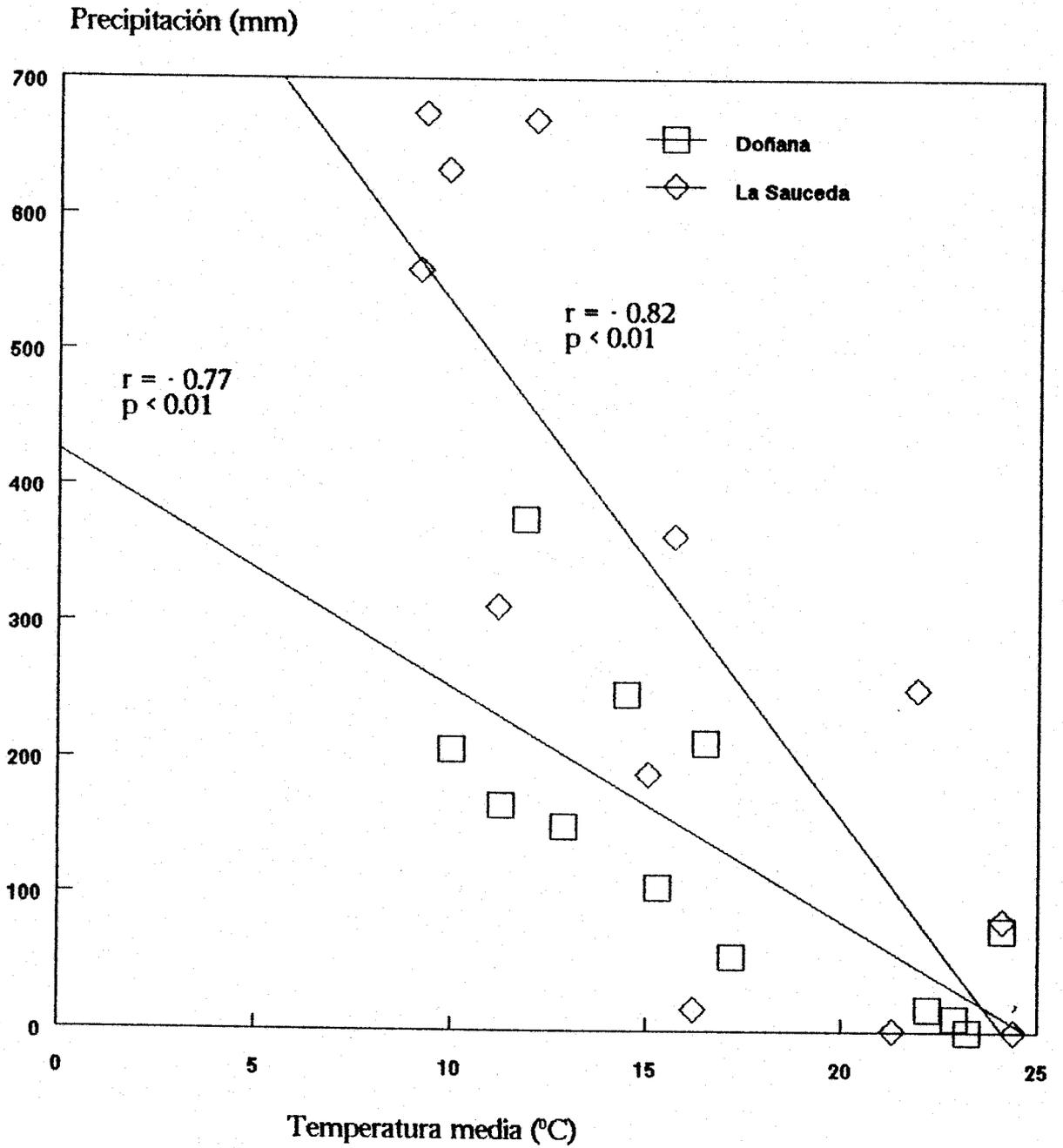


Figura 31. Relación entre la temperatura media y la precipitación en cada periodo de recogida de muestras en Doñana y La Saucedá.

año de estudio (55 mm en solo un día y que totalizó de 75 mm durante el periodo de agosto-septiembre, sobre un total anual de 716mm). Hay que señalar que esta alta precipitación tuvo lugar después de varios meses de sequía y con altas temperaturas (ver figura 1). Las pérdidas de peso medias durante agosto y septiembre de 1987 representaron el 16.1% de las pérdidas de peso totales, mientras que en agosto-septiembre de 1986, con una precipitación mucho más baja (9.5 mm) las pérdidas representaron solo el 4.3% del total (figura 29). Estos resultados parecen indicar el posible efecto acelerador de la descomposición que puede tener una precipitación alta después de un periodo seco en donde las hojas han estado expuestas a altas temperaturas (verano).

Sin embargo en La Saucedá, en las mismas fechas se dieron precipitaciones intensas con las mismas características que en Doñana (197 mm en un solo día, 251 mm durante agosto y septiembre, lo que corresponde al 13.3% del total anual), siendo la aportación de este periodo al total de las pérdidas de peso un 3.2%, muy inferior a la de Doñana. No obstante, en La Saucedá, por las características del sitio (mayor cobertura) las hojas no han estado expuestas a una constante insolación directa como en Doñana.

Todo esto nos indica que la contracción-dilatación de las hojas sometidas a cambios bruscos de temperaturas junto con una posterior precipitación intensa puede producir un pulso importante de descomposición.

En ambos ecosistemas las pérdidas de peso que se producen en diciembre-enero son relativamente bajas, a pesar de ser el periodo con mayor precipitación.

Tanto en Doñana como en La Saucedá, la mayor descomposición se produce en periodos donde se recogen precipitaciones intermedias, mientras que la temperatura no parece mostrar ninguna relación.



7.2 Respiración del suelo.

7.2.1 Introducción.

La respiración del suelo es un parámetro muy útil para evaluar la actividad biológica en ecosistemas terrestres (Lundergardh, 1927); y engloba fundamentalmente tres procesos: los asociados a la descomposición de materia orgánica (respiración microbiana y microfaunística), la respiración de las raíces (degradación y síntesis de materiales orgánicos suministrados via floema), y los procesos no biológicos de oxidación química (Bunt y Rovira, 1954).

La tasa respiratoria del suelo puede ser una buena estimación de la tasa de descomposición en un ecosistema. No obstante, para hacer esta aproximación es necesario separar la respiración debida al proceso de descomposición de la debida a la respiración de las raíces, ya que ésta última constituye en muchos casos una fracción importante de la respiración total del suelo (Edward y Harris 1977, Medina et al. 1980). La existencia en la formación de matorral xérico del P.N. Doñana de zonas de acumulación de hojarasca y zonas aparentemente libres de hojarasca permite en principio la estimación del componente radical de la respiración total del suelo, si se asume que los procesos de oxidación química no constituyen un componente importante de la respiración total

En este apartado se discuten las tasas respiratorias en los dos ecosistemas estudiados y su relación con la humedad y la temperatura del suelo.

Por último, se comparan los resultados obtenidos entre la descomposición de las hojas y las variables climáticas con los obtenidos en el estudio de la respiración del suelo y las mismas variables en Doñana y La Saucedá.

7.2.2 Métodos.

En el área de Doñana seleccionada para este estudio la hojarasca se concentra alrededor de los pies de planta, lo que permitió medir la producción de CO_2 por parte del suelo en zonas de acumulación de hojarasca y en zonas desnudas de hojarasca.

Las medidas de respiración del suelo se iniciaron en Julio de 1987 y finalizaron en Junio de 1988, tomándose medidas cada 20-40 días. Para ello se dispusieron al azar en zonas de acumulación de hojarasca diez recipientes cilíndricos metálicos de 15 cm de diámetro por 15 cm de altura. Otros diez fueron situadas sobre zonas carentes de hojarasca. Por último, otros dos recipientes se tomaron como control, colocándolos sobre bolsas de plástico para impedir la difusión de CO_2 desde el suelo al recipiente. En el interior del recipiente se disponía un vial conteniendo 50ml de NaOH 0.5 N que absorbe el CO_2 desprendido por el suelo (Gupta y Singh 1977) durante un periodo de 24 horas.

Durante ese periodo se recogían las temperaturas máximas y mínimas del suelo a una profundidad de 5cm. Paralelamente, se recogían al azar muestras de suelo (aproximadamente 2Kg) para determinar el contenido en humedad del mismo.

La respiración debida a la descomposición de la hojarasca se calculó como la diferencia entre los valores de producción de CO_2 en las zonas con hojarasca y los obtenidos en zonas sin hojarasca.

En la zona de estudio del Monte La Saucedá se dispusieron diez recipientes para el análisis de la respiración sobre la hojarasca del suelo. La ausencia de espacios libres de hojarasca no permitió realizar observaciones de respiración sobre suelo desnudo.

Otros dos recipientes se colocaron como control, procediendo de la misma forma descrita en Doñana.

El análisis de los datos se realizó mediante el uso de regresiones lineales, múltiples y de segundo orden entre las tasas respiratorias y la temperatura y humedad del suelo.

7.2.3 Resultados.

En la figura 32 se representan las tasas de respiración media diaria durante el periodo de estudio en Doñana y en La Saucedá.

El estudio de las tasas respiratorias en Doñana incluye la respiración total (zona con hojarasca), la respiración de las raíces (obtenida sobre superficie sin hojarasca), y aquella proveniente de la hojarasca, obtenida como diferencia de las dos primeras.

La tasa media anual de respiración total por unidad de superficie en Doñana es de $2.11 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, oscilando entre un máximo de $2.85 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en junio con una temperatura media del suelo de 23°C y un contenido en agua del suelo del 6% (en volumen), y un mínimo de $1.35 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ a finales de Julio con una temperatura media de 25°C y una humedad del suelo del 0.75%. En total, la cantidad de CO_2 liberado por el suelo durante un año equivaldría aproximadamente a 770 g m^{-2} (valor obtenido multiplicando la media diaria por 365 días).

La respiración del suelo, resultado de los procesos metabólicos implicados en la descomposición de hojarasca, presenta una tasa media anual de $0.40 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, variando los valores entre 0.11 y $0.67 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, con una producción anual aproximada de 147.1 g m^{-2} .

La respiración del suelo debida a la hojarasca supone pues aproximadamente un 19% de la respiración total, correspondiendo el 81 % restante a la respiración asociada a las raíces (que incluye tanto la respiración metabólica de estas como la debida a su descomposición).

En la figura 33 se representa la relación entre las tasas de respiración (total, raíces y hojarasca) y la humedad del suelo en Doñana, expresada en porcentaje de volumen. Las tasas de producción total de CO_2 y el contenido en humedad del suelo están correlacionados

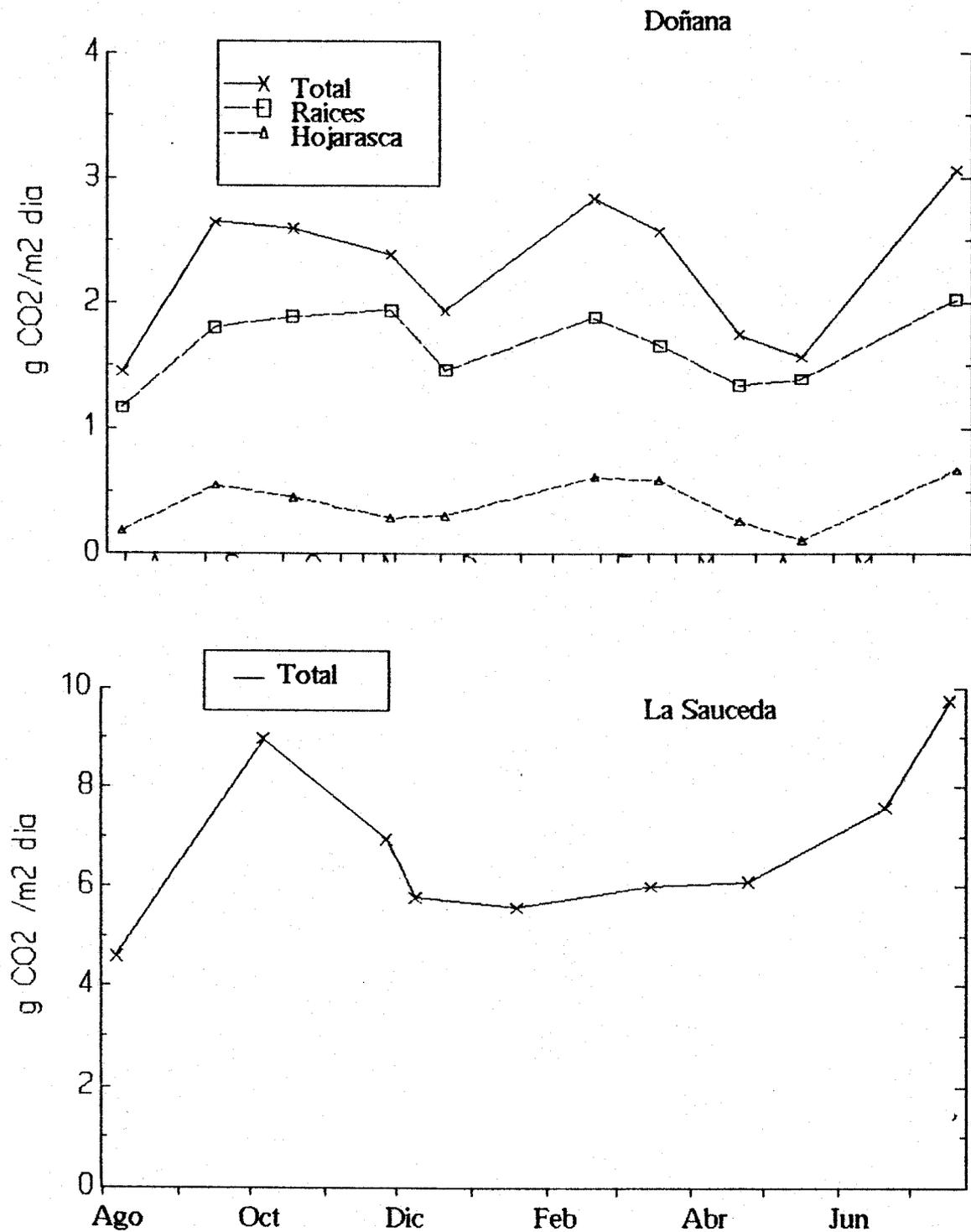
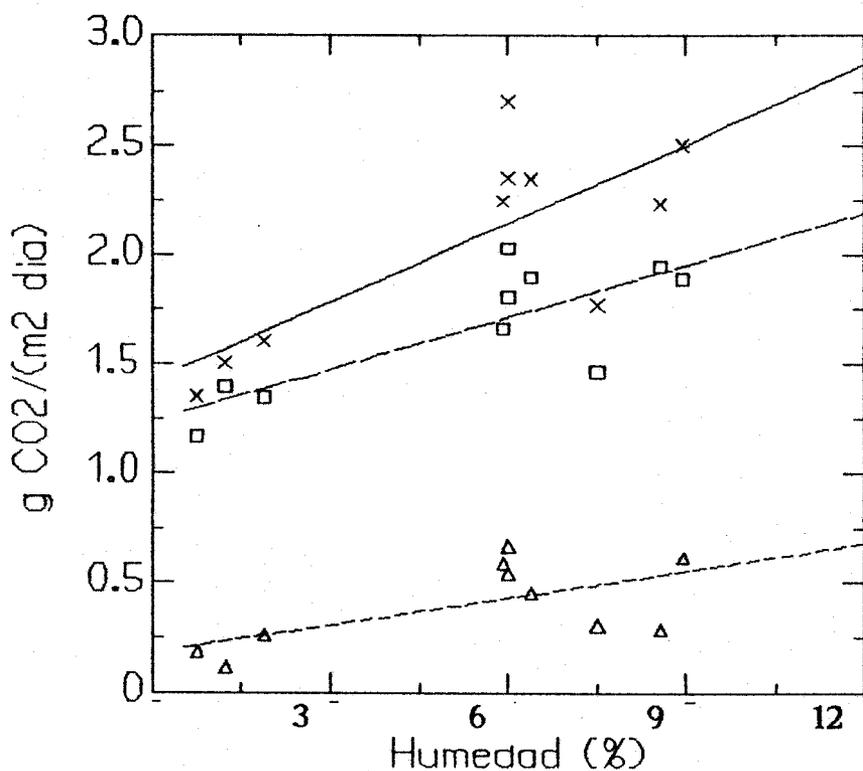


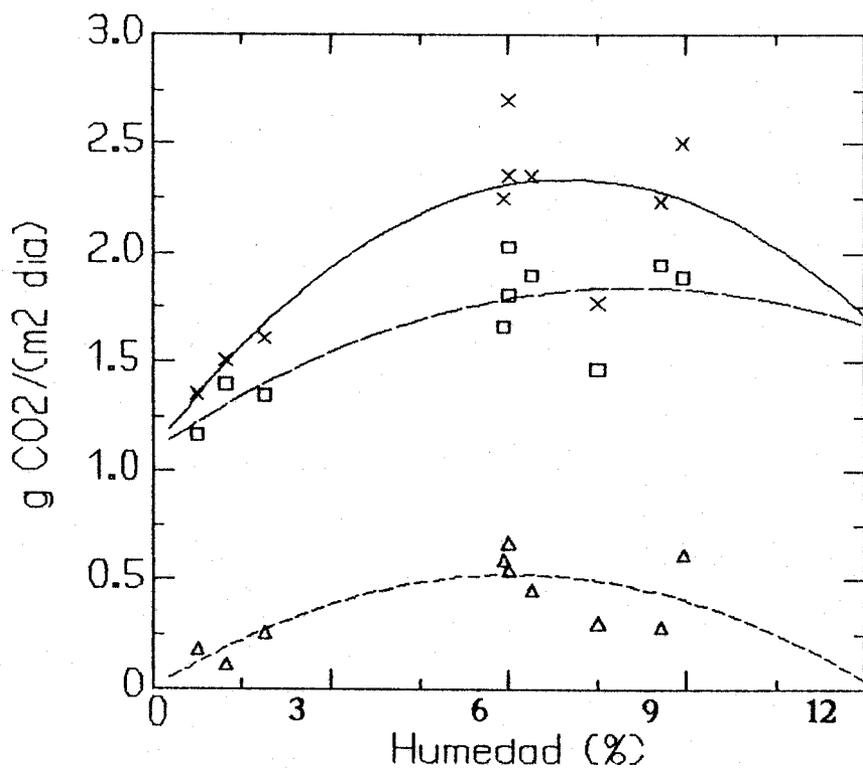
Figura 32. Valores medios de las tasas respiratorias durante el periodo de muestreo en Doñana y La Saucedá



x —————			
Total			
RXX2	.600	n	10
COEF			
A0	1.422		
A1	.181		

□ —————			
Raices			
RXX2	.630	n	10
COEF			
A0	1.239		
A1	.119		

△ —————			
Hojarasca			
RXX2	.390	n	10
COEF			
A0	.184		
A1	.062		



x —————			
Total			
RXX2	.721	n	10
COEF			
A0	1.094		
A1	.532		
A2	-.057		

□ —————			
Raices			
RXX2	.690	n	10
COEF			
A0	1.091		
A1	.277		
A2	-.025597		

△ —————			
Hojarasca			
RXX2	.593	n	10
COEF			
A0	.003156		
A1	.255		
A2	-.031298		

Figura 33. Relación lineal ($Y=A_0+A_1X$) y de segundo orden ($Y=A_0 + A_1X + A_2X^2$) entre las tasas respiratorias del suelo de Doñana y su contenido en humedad.

significativamente ($R^2 = 0.6$, $p < 0.01$, tabla 27). El mejor ajuste se obtiene con una ecuación de segundo grado, que muestra una relación directa entre la producción de CO_2 y el aumento de la humedad, hasta que esta alcanza aproximadamente el 6%; a partir de ahí se observa un decrecimiento de las tasas de respiración (figura 33).

La respiración debida a la descomposición de la hojarasca y la asociada al sistema radical (figura 33) muestran un comportamiento similar al de la respiración total, siendo los ajustes a una ecuación de segundo grado siempre mejores (R^2 mayor) que los ajustes a una recta.

En ningún caso se detectaron correlaciones significativas de la respiración con la temperatura del suelo (tabla 27). El análisis de regresión múltiple paso a paso no admite la temperatura como variable que mejore la relación lineal de las tasas respiratorias con la humedad.

En La Saucedá, la tasa media diaria de respiración total del suelo es de $6.8 \text{ g CO}_2 / \text{m}^2 \text{ día}$, oscilando entre un máximo de $9.7 \text{ g CO}_2 \text{ m}^2 \text{ día}$ y un mínimo de $4.6 \text{ g CO}_2 \text{ m}^2 \text{ día}$.

Las correlaciones entre la tasa respiratoria del suelo en La Saucedá y la temperatura y humedad del suelo no son significativas (tabla 27).

El mejor ajuste de las tasas respiratorias del suelo de La Saucedá con la temperatura y humedad se produce usando la siguiente ecuación lineal múltiple ($R_2 = 0.66$, $p < 0.05$):

$$Y = -5.96 + 0.23 * \text{HUMEDAD} + 0.53 * T^{\text{a}} \text{ MINIMA}$$

Donde Y es la respiración del suelo en g de CO_2 por m^2 , la humedad esta expresada en % de volumen de los primeros cinco centímetros de suelo y la temperatura mínima en grados centígrados. La temperatura mínima explica el 64.3% de la varianza del modelo, la humedad el 1 %, y un 34.6% es varianza no explicada (tabla 28).

		Humedad				
		(Tipo de ecuación)				
		T ^a máxima	T ^a mínima	T ^a media	Lineal (R ²)	Segundo orden (R ²)
<i>Doñana</i>						
Respiración	total	-0.30	-0.41	-0.37	0.60 (**)	0.72 (**)
Respiración	radical	-0.34	-0.35	-0.38	0.63 (**)	0.69 (**)
Respiración	hojarasca	-0.20	-0.44	-0.30	0.39 (*)	0.59 (**)
<i>La Saucedá</i>						
Respiración	total	0.36	0.48	0.42	0.01	0.12

Tabla 27. Coeficientes de correlación (r) y de determinación (R²) de las tasas respiratorias en Doñana y La Saucedá (g CO₂ m⁻² día⁻¹) y la temperatura y humedad diaria del suelo (*) = p<0.05. (**)= p<0.01.

Fuente	Suma cuadrados	Grados libertad	F	Nivel prob.	% Varianza
Humedad	231952	1	0.2		1
Ta mínima	14507061	1	11.1		64.3
Error	7815442	6			34.6
Total	22554455	8		0.0416	

Tabla 28. Análisis de la varianza para la regresión múltiple entre las tasas medias diarias de respiración en La Sauceda y la temperatura y humedad del suelo.

7.2.4 Discusión.

El valor extremo presentado en Doñana ($2.85\text{g CO}_2/\text{m}^2 \text{ día}$), así como el valor estimado de la producción anual de CO_2 ($770\text{g CO}_2/\text{m}^2$) son significativamente más bajos que los publicados para los climas templados (Singh y Gupta 1977), y del orden del 50% inferiores a los publicados para la frigana (Fouseki y Margaris 1981) y para la garriga del sur de Francia (Billes et al. 1971), formaciones de fisionomía semejante al matorral considerado en el presente estudio.

Los resultados indican que la respiración es muy baja en la época de verano, cuando los contenidos de agua en el suelo son mínimos. Cuando el contenido de agua aumenta por efecto de las lluvias, la tasa de respiración aumenta paralelamente; no obstante, a valores de humedad elevados las tasas de respiración tienden a bajar como consecuencia seguramente de la disminución de la tasa de aireación (Según O. Merino la saturación del suelo de Doñana se alcanza entre el 7.5 y el 10.5% del contenido volumétrico en agua).

Sin embargo, a pesar del relativamente amplio rango de temperaturas considerado ($12\text{-}26^\circ\text{C}$), resulta sorprendente la ausencia de relación estadística entre la tasa de respiración y la temperatura del suelo, resultado que está en contradicción con los publicados por la mayoría de los autores (Lundergardh, 1927, Rajvanshi y Gupta, 1986). Esta ausencia de relación podría estar relacionada con la mayor importancia relativa del componente radical de la respiración (el 81% del total en Doñana), el cual podría depender más de la actividad metabólica del individuo que de la temperatura del suelo (Medina et al. 1980).

Por otra parte, en este tipo de ecosistemas, las temperaturas más altas coinciden con los periodos en que el contenido en agua del suelo es

mínimo (Merino, 1987), lo que podría enmascarar el efecto de la temperatura sobre la actividad de los microorganismos descomponedores. Esto podría explicar la falta de asociación estadística observada entre la respiración del suelo y la temperatura. En este sentido, debe señalarse que la relación temperatura · respiración del suelo es significativa en ecosistemas en los que la humedad no es limitante, al estar el suelo permanentemente húmedo durante el ciclo anual, como sucede por ejemplo en bosques de Suecia (Lundergardh, 1927), Canadá (Coxson y Parkinson, 1987), o en bosques tropicales con una estación cálida y húmeda (Rajvanshi y Gupta, 1986).

Los resultados de un estudio realizado en un bosque de roble en Francia por Boois (1974) muestran también ausencia de relación entre la temperatura del suelo y tasa de respiración. Según este autor, el CO₂ desprendido en el crecimiento de las hifas de los hongos en las épocas más frías y relativamente más húmedas del año, es decir, en la época en la que la tasa de producción de CO₂ debido a la descomposición debería ser más baja a causa de las bajas temperaturas, podrían producir un desprendimiento de CO₂ significativo, compensando la producción más elevada de CO₂ por efecto de la descomposición en épocas del año con temperaturas más elevadas. Este efecto debe ser más fuerte en suelos muy pobres como son los del área estudiada, donde la vía fúngica de descomposición debe ser muy importante en relación con la vía bacteriana.

La contribución de la respiración radical a la respiración total es del 81%, cifra que puede considerarse muy elevada si se compara con los resultados de los estudios disponibles (Kucera y Kirkham, 1971, Medina et al., 1980). Este resultado es congruente con la elevada proporción de biomasa radical del sistema estudiado (la relación biomasa radical/biomasa aérea es de 2.3; Martínez y Rodríguez, 1988) y con las relativamente bajas tasas de descomposición de la hojarasca (tabla 7, capítulo 3).

Las cifras de respiración en La Saucedá suponen promedios más de tres veces superior a aquellos obtenidos en Doñana, y está en el mismo

rango que las cantidades estimadas por otros autores para el bosque templado (Singh y Gupta, 1977).

En este ecosistema, debido a la mayor precipitación, la mayor capacidad de retención de agua por parte del suelo y el efecto protector de la cubierta vegetal, el contenido en agua del suelo parece menos fluctuante a lo largo del año, y por ello menos limitante que en Doñana. Por esta razón la temperatura puede ejercer un papel más importante de estimulación o inhibición de los procesos respiratorios del suelo.

Además, estas tasas respiratorias incluyen a las debidas a la actividad de las raíces, tanto superficiales como profundas. Puede ser que estas últimas dispongan de suficiente agua todo el año para desarrollar su actividad, estando, por tanto, limitadas más por las temperaturas que el suelo pudiese alcanzar que por la disponibilidad de agua.

7.3 Discusión general.

En Doñana, los resultados del ajuste de las pérdidas de peso a la función del modelo DECO, la inspección de la distribución de las pérdidas de peso con el tiempo, y el comportamiento de las tasas respiratorias ponen de manifiesto la influencia de la humedad del suelo en la actividad metabólica del mismo, así como la imposibilidad de detectar significativamente la influencia de la temperatura sobre los mismos procesos.

El comportamiento de las tasas respiratorias del suelo y las tasas de descomposición de hojarasca frente a la humedad del suelo en Doñana es muy similar, con un máximo de respuesta a una concentración determinada de agua en el suelo (sobre un 6%), por debajo y por encima de la cual estos procesos biológicos se ven ralentizados. conclusión a la que se llega usando dos metodologías muy diferentes (medición del CO₂ producido frente al confinamiento de hojarasca en bolsas).

Sin embargo los resultados que relacionan la respiración en La Saucedá con la humedad y temperatura del suelo y aquellos obtenidos usando los modelos de descomposición no son coincidentes. Ello puede ser debido a que en los perfiles profundos del suelo de La Saucedá (donde presumiblemente se encuentre una gran parte de la biomasa de las raíces con una importante contribución a la respiración total) no se produzca déficit de agua en la misma medida que en los perfiles superficiales.

En los ecosistemas estudiados, el contenido hídrico del suelo parece tener un papel más relevante que la temperatura en los procesos de degradación de la materia orgánica.

8. VALIDACION DE LAS TASAS DE DESCOMPOSICION

8.1 INTRODUCCION.

El método de confinamiento de la hojarasca en bolsas ha sido el más ampliamente aceptado en la literatura. Sin embargo, numerosos autores han intentado hacer un esfuerzo para determinar el grado de fiabilidad de este método, disminuir el grado de error que conlleva el uso y manejo de las bolsas, y contrastar los resultados con otro tipo de métodos. (Alvera, 1981; Verdú, 1984, Suffling y Smith, 1982).

Los métodos indirectos (aquellos que no implican el seguimiento de un peso determinado de material vegetal) proporcionan una posibilidad de comparación, aún cuando están limitados por su premisa más importante: la necesidad de que el sistema esté en equilibrio.

A su vez, la tasa de respiración del suelo asociada a la descomposición de la hojarasca es un parámetro que también puede validar las tasas de descomposición obtenida por otros métodos.

El objetivo de este capítulo es contrastar las tasas de descomposición obtenidas a partir del confinamiento en bolsas de hojarasca con las estimadas mediante el uso de métodos indirectos, y con las tasas respiratorias del suelo. Puesto que estas últimas están medidas para el conjunto de la comunidad de matorral xerofítico de Doñana, se discuten los resultados tanto a nivel de especies como a nivel de comunidad.

8.2 METODOS.

Para la validación de las tasas de descomposición de las especies de matorral xerofítico de Doñana, se estudió una parte del ciclo del carbono de las especies *H. halimifolium* y *C. libanotis*, las dos especies de este tipo de matorral consideradas en este estudio.

En un sistema en estado de equilibrio la entrada anual de materia orgánica debe ser igual a la salida. De ser así la tasa de materia orgánica que se descompone anualmente podría ser estimada calculando un parámetro de la comunidad k' (Jenny et al., 1949). Este parámetro se calcula usando la fórmula:

$$k' = \frac{A}{FE + A}$$

Donde FE es la cantidad de material presente en el suelo del bosque antes de la caída de la hoja (valor mínimo para la hojarasca), y A es la producción anual de hojarasca.

Para estimar la producción anual de hojarasca (A) de cada una de las dos especies se colocaron trampas debajo de seis individuos elegidos al azar de cada especie, siguiendo las recomendaciones y métodos de Merino, O. (1983). En la hojarasca recogida se distinguieron tres fracciones: hojas, ramas y miscelánea, donde se incluyeron flores y frutos.

En segundo lugar, se realizó un muestreo de la hojarasca presente en el suelo en la primavera, previo a la caída de hojarasca (FE). Mediante treinta repeticiones del lanzamiento al azar de un cuadrado de 100 cm² de superficie, se muestreó la hojarasca presente debajo de los individuos, en la proyección de estos. La hojarasca de los espacios entre individuos se muestreó mediante diez repeticiones del lanzamiento de un cuadrado de 1 m².

Paralelamente se realizaron medidas de la cobertura aérea de las especies de la zona. Para ello se usaron cuatro transectos de 20 m cada uno, separados entre sí por 5 m (tabla 29).

Para la estimación del parámetro k' para el conjunto de la comunidad de matorral se consideraron dos estimas diferentes de los valores anuales de caída de hojarasca. El primero de ellos (71.4 g m^{-2}), es una media de tres años, climatológicamente diferentes, de los cuales al menos los dos últimos se pueden considerar como secos, y que fueron tomados por Merino (1983) en una comunidad xerofítica de similares características a la nuestra aunque con menor biomasa, y cercana a la zona de estudio. El segundo valor de caída anual de hojarasca (122.7 g m^{-2}) ha sido realizado extrapolando los resultados individuales de las especies *H. halimifolium* y *C. libanotis* al resto de la comunidad, como si la cobertura total de esta estuviera compuesta solo por estas dos especies.

Para la estimación de los flujos de carbono en la comunidad de matorral debidos a la caída de hojarasca se usaron las estimaciones de producción anual de hojarasca para la comunidad, considerando que el contenido de carbono era del 50%.

La estimación de los flujos de carbono debido a la respiración del suelo se calculó a partir de la estima anual de respiración debido a los procesos metabólicos asociados a la descomposición de hojarasca ($147.1 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, capítulo 7, apartado 7.2.3).

Una tercera estimación se realizó usando el valor de hojarasca presente en el suelo (compuesta por un 50% de carbono), y asumiendo que el 15% (promedio de pérdida de peso de las hojas de *H. halimifolium* y *C. libanotis*; tabla 7, capítulo 3) de esta hojarasca se descompone anualmente.

a)		b)	
	%		%
Suelo vacío:	35.18	<i>H. halimifolium</i>	44.08
<i>H. halimifolium</i> :	24.92	<i>H. commutatum</i>	20.96
<i>H. commutatum</i> :	11.85	<i>R. officinalis</i>	10.93
Matorral muerto:	8.28	<i>L. stoechas</i>	9.13
<i>R. officinalis</i> :	6.18	<i>C. libanotis</i>	6.76
<i>L. stoechas</i> :	5.16	<i>H. italicum</i>	4.96
<i>C. libanotis</i> :	3.82	<i>A. pungens</i>	3.16
<i>H. italicum</i> :	2.80		
<i>A. pungens</i> :	1.78		

Tabla 29. Porcentajes de cobertura de las especies de la formación de matorral estudiada en Doñana. a) Cobertura de las especies y del suelo vacío. b) Cobertura considerando solo las especies.

8.3 RESULTADOS.

8.3.1 COMPARACIONES ENTRE K Y K'.

En la tabla 30 se presentan los valores de k' (estima indirecta mediante la ecuación de Jenny et al 1949), junto con los valores de caída de hojarasca y hojarasca presente en el suelo a partir de los cuales se ha estimado este parámetro. También se incluyen los valores de k (estima directa a partir de los resultados obtenidos en el análisis de descomposición, capítulo 3) y el tiempo necesario para que desaparezca el 99% del peso de la hojarasca ($t_{0.99}$). Estos parámetros han sido calculados tanto para la dos especies de matorral xerofítico consideradas como para el conjunto de la comunidad.

Los tres componentes de la hojarasca considerados en las especies *H. halimifolium* y *C. libanotis* (hojas, ramas y miscelánea) muestran valores de k' muy diferentes, que oscilan entre las k' obtenidas para las ramas (0.07 para las de *H. halimifolium* y 0.12 para las de *C. libanotis*), y las constantes obtenidas para el componente de miscelánea (0.54 y 0.59), donde se incluyen restos de flores y frutos. En un rango intermedio entre las ramas y la miscelánea se encuentran las hojas, con k' de 0.22 y 0.24 para *H. halimifolium* y *C. libanotis* respectivamente.

Las diferencias entre las k' de los componentes de las dos especies son muy escasas, siendo en la especie *C. libanotis* estos parámetros siempre superiores que en la especie *H. Halimifolium*.

Las k' para la comunidad de matorral xerofítico de Doñana muestran valores distintos en las dos estimas realizadas ($k'= 0.12$ y $k'= 0.18$, tabla 30). Ello se debe a la diferencia entre los valores anuales de caída de hojarasca considerados.

	Caida de hojarasca (g m ² año ⁻¹)	Hojarasca en el suelo (g m ²)	k'	k	t _{0.99}
COMUNIDAD					
Total (1)	71.4	542.6	0.12		38.4
Total	122.7	542.6	0.18		25.6
H. HALIMIFOLIUM					
Hojas	54.1	184.6	0.22	0.16	31.0 (22.7)
Ramas	0.7	9.4	0.07		
Miscelanea	17.4	14.4	0.54		
Total	72.2	208.5	0.26		
C. LIBANOTIS					
Hojas	8.3	25.1	0.24	0.14	35.7 (20.8)
Ramas	0.2	1.2	0.12		
Miscelanea	2.8	1.9	0.59		
Total	11.3	28.9	0.28		

Tabla 30. Caída de hojarasca, hojarasca presente en el suelo y parámetros k, k' y tiempo necesario para que desaparezca el 99% de la hojarasca (t_{0.99}) en la comunidad de matorral xerofítico de Doñana. En paréntesis t_{0.99} correspondiente a la k'. (1) Tomado de Merino, O. (1983).

La constante de descomposición k para las hojas es en las dos especies estudiadas sensiblemente inferior que el parámetro k' para el mismo componente. Las diferencias se ponen de relieve si se inspeccionan las $t_{0.99}$ correspondientes a cada parámetro (tabla 30).

Atendiendo a la tabla 30, el tiempo necesario que tardaría en descomponerse el 99% de la hojarasca oscilaría entre 20 y 35 años para las hojas de las dos especies estudiadas y entre 26 y 38 años para el conjunto de la hojarasca en el suelo.

8.3.2 ESTIMACION DE LOS FLUJOS DE CARBONO.

Las distintas estimaciones de los flujos de carbono en la formación de matorral estudiado en Doñana se presentan en la tabla 31.

La tasa de respiración del suelo debida a la descomposición de la hojarasca en Doñana supone anualmente 40.12 g C m^{-2} . Si el sistema estuviera en equilibrio, esta salida anual de C sería equivalente a la estimada a partir de la hojarasca presente en el suelo y de las tasas de descomposición de la hojarasca (tabla 30).

El valor de la hojarasca presente en el suelo es de 542.6 g m^{-2} (tabla 30). Si se considera que el 15% (promedio de las dos especies estudiadas, tabla 7, capítulo 3), y se asume que el C constituye aproximadamente el 50% del peso de la hojarasca (Merino et al. 1982), obtenemos una descomposición anual de 40.69 g de carbono por m^2 lo que es un valor extraordinariamente parecido al obtenido al medir directamente la producción de CO_2 (40.12 g C m^{-2}). No obstante, esta estimación es solo aproximada, ya que se ha realizado aplicando un porcentaje de descomposición de la hoja de las especies en estudio, ignorando el resto de los componentes de la hojarasca.

Considerando los valores de caída hojarasca publicados por Merino (1983, tabla 30), y asumiendo que un 50% de su contenido es carbono, la entrada al suelo de este elemento sería de 35.7 g C/m² y año, valor algo inferior a las estimaciones anteriores (respiración y descomposición).

A partir de la estimación de la caída de hojarasca de las especies *H. halimifolium* y *C. libanotis* realizadas en este estudio (tabla 30), y extrapolando para toda la comunidad (asumiendo que sólo existen estas dos especies), nos darían valores anuales de caída de hojarasca de 122.7 g/m², lo que supondría unos 61.3 g/m² año⁻¹ de entrada de carbono, valor superior al obtenido en las estimas anteriores, y en concreto al obtenido por Merino (1983).

	(1)	(2)
Entrada al subsistema suelo:	35.7	44.9
	(3)	(4)
Salida del subsistema suelo:	40.1	40.7

Tabla 32. Estima de los flujos de carbono (g C m⁻² año⁻¹) en el matorral xerofítico de Doñana. (1) Estima a partir de los valores de caída de hojarasca aportados por Merino O. (1983). (2) Estima a partir de los datos de producción de hojarasca de las especies *H. halimifolium* y *C. libanotis*. (3) Estima a partir de los datos de respiración del suelo. (4) Estima utilizando las tasas de descomposición (k) y la hojarasca presente en el suelo.

8.4 DISCUSION.

Las comparación entre las k' obtenida a partir de los estudios de producción de hojarasca realizados por Merino, O (1983) y la estimación realizada en este estudio revela diferencias importantes (tabla 30). Mientras que según la primera estima, el 99% de la hojarasca desaparecería en aproximadamente 38 años, la segunda estima reduce este tiempo a aproximadamente 26 años. Las diferencias podrían ser debidas a varias causas.

En primer lugar, el estudio realizado por Merino (1983), como ya se ha comentado, se realizó en años que se pueden definir como climatológicamente secos, al estar su precipitación por debajo de la precipitación media para la zona, mientras que los años considerados en este estudio fueron climatológicamente húmedos (ver capítulo 2). Por ello parece consecuente que la productividad en nuestro periodo de estudio alcance valores superiores.

En segundo lugar, la estima de la caída de hojarasca para el conjunto de la comunidad de matorral se ha realizado asumiendo que todo el matorral está compuesto por *H. halimifolium* y *C. libanotis*. Sin embargo, la cobertura de estas dos especies solo abarca aproximadamente el 50% de la cobertura de todas las especies (tabla 29). El resto de las especies puede tener productividades muy diferentes, y por ello el resultado final ser bien distinto al aquí estimado.

Las diferencias entre las k' de los componentes de la hojarasca, aquí considerados pueden deberse a diferencias en su composición química. El componente de miscelánea, con las mayores tasas de descomposición, incluye flores y frutos, materiales en principio relativamente ricos en proteínas y fáciles de descomponer. Por el contrario las ramas, con las k' más bajas, son tejidos con un alto grado de lignificación, y por ello su descomposición debe ser lenta.

Comparando las tasas de descomposición obtenidas por métodos indirectos ($k' = 0.22$ y $k' = 0.24$ para las hojas de *H. halimifolium* y *C. libanotis* respectivamente), con las obtenidas por métodos directos para las hojas de estas especies, se observan, que estas últimas, son claramente inferiores ($k = 0.16$ y $k = 0.14$).

Estas diferencias pueden ser explicadas de varias formas. En primer lugar, la k' de las especies *H. halimifolium* y *C. libanotis* están calculadas en base a la hojarasca acumulada alrededor de los pies de planta, donde las condiciones son posiblemente mejores para la actividad microbiana (mayor humedad, menores oscilaciones térmicas).

Además los autores coinciden en que si bien el método de confinamiento de hojarasca en bolsas minimiza las pérdidas por fragmentación en comparación con otros métodos directos, puede subestimar la tasa de descomposición, ya que las bolsas restringen la entrada de muchos invertebrados que pueden desempeñar un papel importante como detritívoros (Singh y Gupta 1977). Este aspecto adquiere importancia en los ecosistemas donde los lumbrícidos estén bien representados. Sin embargo, el tamaño de malla usado en este estudio (1mm^2) permite la entrada de la mayoría de los grupos de detritívoros, y es lo suficientemente pequeño como para evitar pérdidas (Swift et al. 1979).

En tercer lugar, dentro de las bolsas las hojas pueden estar en condiciones diferentes a las condiciones naturales (como por ejemplo menor compactación de las hojas o mayor dificultad en establecer contacto con el suelo mineral), y que pueden afectar a las tasas de descomposición (Anderson 1975, Alvera 1981).

Por todo ello, cabe esperar que las tasas de descomposición determinadas por el confinamiento de las hojas en bolsas de malla resulten inferiores a las obtenidas por métodos indirectos.

Las diferencias entre las tasas de descomposición obtenidas por los dos métodos son importantes, como se pone de relieve al comparar los

tiempos necesarios para que desaparezca el 99% de la hojarasca según los distintos métodos.

La correspondencia entre los valores de respiración ($40.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y los flujos de carbono estimados en base a la descomposición de la hojarasca por el método de las bolsas ($40.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, tabla 31) induce a considerar que estos valores deben aproximarse a los valores reales. Sin embargo, el alto valor de entrada de carbono estimado a partir de la caída de hojarasca en este estudio ($61.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en comparación con el resto de las estimaciones, parece confirmar la sobrestimación de las k' calculadas en base a estos datos. Los valores de flujo de carbono más bajo se corresponden a los estimados a partir de los datos de caída de hojarasca de Merino O. (1983), poniéndose posiblemente de manifiesto la influencia del periodo climatológicamente seco que comprende dicho estudio.

CONCLUSIONES

A la vista de los resultados anteriormente expuestos, las conclusiones generales de este estudio son las siguientes:

1) Las tasas de descomposición de las hojas de las especies incubadas en Doñana están en el mismo rango que aquellas aportadas por otros autores en ecosistemas de matorral mediterráneo. En La Saucedá, estas tasas son superiores a las de Doñana, siendo similares a las encontradas en bosques de *Eucalyptus* australianos, salvo para la especie *F. angustifolia*, cuya tasa de descomposición es más parecida a las encontradas en ecosistemas tropicales.

2) Las hojas de las especies perennes presentan las tasas de descomposición más bajas. Sin embargo, el carácter caducifolio no muestra relación aparente con la tasa de descomposición de sus hojas.

3) Las diferencias debidas a las características intrínsecas de la hoja de las especies incubadas parecen más importantes que las diferencias debidas al medio.

4) La fracción de lignina y cutina muestran incrementos al comienzo del proceso de descomposición que están relacionados con la desaparición de la fracción de taninos en el mismo periodo. Esta relación sugiere que algunos taninos pueden incorporarse a estas fracciones.

5) La inmovilización del nitrógeno en la hoja está relacionada con el contenido en taninos iniciales, lo que sugiere que puede estar causada por la precipitación de las proteínas por los taninos de las hojas. El fósforo es inmovilizado después de la fase de lavado. Esta inmovilización aparece relacionada con el contenido en fósforo de la hoja después de esta fase, lo que sugiere que los microorganismos descomponedores son los responsables de su inmovilización.

6) Las características físicas iniciales (Resistencia al fraccionamiento) de la hoja están relacionadas con las pérdidas de peso que experimentan en la fase de lavado. Considerando todo el periodo de estudio, el mejor predictor simple de esta relación es la Resistencia al fraccionamiento en La Sauceda y el cociente Resistencia/nitrógeno en Doñana. Cuando se usa un modelo de regresión múltiple, La Resistencia al fraccionamiento, la cutina y los nutrientes (nitrógeno y fósforo) son los factores que mejor explican las pérdidas de peso en Doñana. Los nutrientes, por lo tanto juegan un papel importante como limitantes de la tasa de descomposición en este ecosistema. En La Sauceda, el modelo sólo incluye la Resistencia y los taninos.

7) Las mayores pérdidas de peso se producen en rangos de humedad del suelo intermedios. La temperatura no muestra relación con las pérdidas de peso, quizás debido a su correlación negativa con la precipitación.

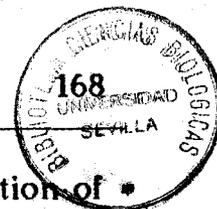
8) Las tasas de descomposición de las hojas de matorral xerofítico de Doñana son congruentes con otras estimaciones indirectas y con los resultados de la respiración del suelo.

11. BIBLIOGRAFIA.

- Aber J.D., Melillo J.M. 1980. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Canadian Journal of Botany* 58: 416-421.
- Aber, J.D., Melillo J.M. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany*. 60: 2263-2269
- Aerts R. y Berendse F. 1989. Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *Journal of Ecology* 77: 343-356.
- Allen S.E., Grimshaw A.H., Parkinson J.A., Quarmby C. 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Allier C.F., Gonzalez Bernaldez F. & Ramirez Diaz L. 1974. *Reserva Biológica de Doñana. Mapa ecológico*. Estación Biológica de Doñana. CSIC. Sevilla.
- Alvera B. 1981. Descomposición de hojas en un pinar altoaragonés. *Anales de Edafología y Agrobiología*. Tomo XL nº 1-2: 38-46.
- Anderson J.M. 1973. The breakdown and decomposition of sweet chesnut (*Castanea sativa* Mill) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. I. Breakdown, leaching, and decomposition. *Oecologia* 12: 251-274.
- Anderson J.M. 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology* 44: 475-495.
- Basabara J., Starkey R.L. 1966. Effect of plant tannins on decomposition of organic substances. *Soil Science* 101: 17-23.

- Beadle N.C.W. 1954. Soil phosphate and the delimitation of plant communities in eastern Australia. *Ecology* 35: 370-375.
- Berg B., Söderström B. 1979. Fungal biomass and nitrogen in decomposing Scots pine needle. *Soil Biology and Biochemistry*. 11: 339-341.
- Berg B., Staff H. 1980. Decomposition rate and chemical changes of scots pine needle litter. II Influence of chemical composition. *Ecological Bulletin*. 32: 373-390.
- Berg B., Staff H. 1981. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter. *Ecological Bulletin*. 33: 163-178.
- Berg B., Hannus K., Popoff T., Theander O. 1982. Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition. Long-term decomposition in a Scots pine forest. I. *Canadian Journal of Botany*, 60: 1310-1319.
- Berg B., Ekbohm G. 1983. Nitrogen immobilization in decomposing needle litter at variable carbon:nitrogen ratios. *Ecology* 64: 63-67
- Berg B., Ekbohm G., McClaugherty C. 1984. Lignin and holocellulose relations during long-term decomposition of some forest litters. Long-term decomposition in a Scots pine forest. IV. *Canadian Journal of Botany*. 62: 2540-2550.
- Berg B., Theander O. 1984. Dynamics of some nitrogen fraction in decomposing Scots Pine needle litter. *Pedobiologia* 27: 261-267.
- Berg B. 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils, a mini review. *Scandinavian Journal of Forestry Research* 1: 359-369.
- Berg B., McClaugherty C. 1987. Nitrogen release from litter in relation to the disappearance of lignin. *Biogeochemistry* 4: 219-224.

- Berg B. 1988. Dynamics of nitrogen ^{15}N in decomposing Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest VI. *Canadian Journal of Botany*. (En prensa).
- Berg B., Jansson P-E., McLaugherty C. 1990. Litter mass-loss rates in a climatic transect in North-Western Europe. Climatic and substrate quality. Versión 10 (En preparación).
- Berg B. 1990. Climate variability and litter decomposition, results from a transect study. *Landscape-ecological impact of climatic change*. Eds. Boer y De Groot. IOS Press. Amsterdam.
- Billes G., Cortez J., Lossaint P. 1979. L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. I. Mineralisation du carbon. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 8: 375-379.
- Bocock K.L. 1963. Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf litter of sessile oak (*Quercus petraea*). *Journal of Ecology* 51: 555-556.
- Bocock K.L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *Journal of Ecology* 52: 273-281.
- Bonde T.A., Schurer J., Rosswall T. 1988. Microbial biomass as a fraction of potentially mineralizable nitrogen in soils from long-term field experiments. *Soil Biology and Biochemistry* 20: 447-452.
- Boois H.M. 1974. Measurements of seasonal variations in the oxygen uptake of various litter layers of an oak forest. *Plant and soil* 40: 545-555.
- Bosatta E., Staaf H. 1982. The control of nitrogen turn-over in forest litter. *Oikos* 39: 143-151
- Boyd C.E. 1970. Losses of mineral nutrients during decomposition of *Typha latifolia*. *Arch. Hydrobiol.* 66: 511-517.



- Bunt J.S., Rovira A.D. 1954. Oxygen uptake and carbon dioxide evolution of heat-sterilized soil. *Nature* 173: 1242.
- Christensen N.L.; Muller C.H. 1975. Effect of fire on factor controlling plant growth in *Adenostoma* chaparral. *Ecological Monographs* 45: 29-55.
- Chabot B.F.; Hicks D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual review of Ecology and systematics*, 13: 229-259.
- Coxson D., Parkinson D. 1987. Winter respiratory activity in aspen woodland forest floor litter and soils. *Soil Biology and Biochemistry* 19: 49-59.
- Denno R.F., Larsson S., Olmstead K. 1990. Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ecology* 71: 124-137.
- Di Castri F. 1981. in *Ecosystems of the World* (Di Castri F., Goodall D.W., Spetch R.L. eds) Vol 2: 1-43. Elsevier, Amsterdam.
- Dickinson S. 1960. The mechanical ability to breach the host barriers. In: *Plant pathology*, vol.2, eds J.G. Horsfall & A.E. Dimond, pp. 203-232. Academic Press, London and New York.
- Doutre D.A., Hay G.W., Hood A., Vanloon G.W. 1978. Spectrophotometric methods to determine carbohydrates in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 10: 457-462.
- Edwards C.A., Heath G.W. 1963. The role of soil animals in breakdown of leaf material. In: *Soil Organisms*. J.Doecksen y J. Van Der Drift (eds.) North Holland, Amsterdam.
- Edward N.T., Sollins P. 1973. Continuous measurements of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components. *Ecology* 54: 406-412.
- Ehleringer J.R. y Comstock J.P. 1987. Leaf absorptance and leaf angle: Mechanisms for stress avoidance. In *Plant response to stress - Functional analysis in mediterranean ecosystems*, eds., J.Tenhunen, F. Catarino, O.L. Lange, and W. Oechel. New York: Springer-Verlag.

- Elias-Castillo F. & Ruiz Beltran L. 1973. *Clasificación agroclimática de España, basada en la clasificación de Papadakis*. Servicio meteorológico nacional. Ministerio del Aire. Madrid. 145 pp.
- Escudero Berian A., Garrido Hernandez M.V., Gomez Gutierrez J.M. 1985. Descomposición de la hojarasca de *Quercus rotundifolia* Lam. y *Quercus pyrenaica* Willd. en monte adhesado. *Anales de Edafología y Agrobiología*. Tomo XLIV, nº 1-2: 65-79.
- Escudero A., Garrido M.V., Matias M.D. 1987. Decay curves of leaf litter from evergreen and deciduous tree species. *Acta Oecologica-Oecologia plantarum* 8: 81-90.
- Fahey T.J., Yavitt J.B., Knight D.H., Pearson J.A. 1985. The nitrogen cycle in lodgepole pine ecosystems. *Biogeochemistry* 1: 257-275.
- Field C., Merino J. y Mooney H.A. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia* 60: 384-389.
- Flanagan P.W. y Van Cleve K. 1983. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic matter quality in taiga ecosystem. *Canadian Journal of Forestry Research* 13: 795-817.
- Fogel R. y Cromack K. 1977. Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in western Oregon. *Canadian Journal of Botany* 55: 1632-1640.
- Foo L.Y, Porter L.J. 1980. The phytochemistry of proanthocyanidin polymers. *Phytochemistry* 19: 1747-1754.
- Fouseki E. Margaris N.S. 1981. Soil metabolism and decomposition in a Phrygic (East mediterranean) ecosystem. *Oecologia* 50: 417-420.

- Gallardo A., Merino J. 1987. Descomposición de la hoja de especies leñosas en dos ecosistemas distintos del SW peninsular. *Actas de la VIII Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural* pp. 611-618.
- Gallardo A., Pino J. 1988. Importancia del medio físico en la descomposición de la hoja de especies arbóreas. *Lagascalia* 15: 541-547.
- García Novo F., Ramírez Díaz L. & Torres Martínez A. 1975. El sistema de dunas de Doñana. *Naturalia Hispánica* No. 5. ICONA, Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Gill D.S.; Mahall B.E. 1986. Quantitative phenology and water relations of an evergreen and a deciduous chaparral shrub. *Ecological Monographs* 56: 127-143.
- Gilbert O., Bock K.L. 1960. Changes in the leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash litter. *Journal of Soil Science*. 11: 10-19.
- Gloaguen J.C. y Touffet J. 1982. Evolution du rapport C/N dans les feuilles et au cours de la décomposition des litières sous climat atlantique. Le hêtre et quelques conifères. *Annales Sciences Forestières* 39: 219-230.
- Glyphis J.P., Puttick G.M. 1988. Phenolics in some southern african mediterranean shrubland plants. *Phytochemistry* 27: 743-751
- González Bernaldez F. García Novo F. & Ramírez Díaz L. 1975a. Analyse factorielle de la végétation des dunes de la réserve Biologique de Doñana (Espagne). I. Analyse numérique des données floristiques. *Israel Journal of Botany*. 24, 106-117.
- Gosz J.R., Likens G.E., Bormann F.H. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecological Monograph* 43: 173-191.

- Gosz J.R. 1981. Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. *In: Terrestrial nitrogen cycles. Processes, ecosystems strategies and management impacts. Ecological Bulletin* 33: 405-426.
- Greweling T. 1976. Chemical analyses of plant tissue. *Search* 6 (8): 1-35.
- Grigal D.F., McColl J.G. 1977. Litter decomposition following forest fire in northeastern Minnesota. *Journal of Applied Ecology* 14: 531-538.
- Gupta S.R., Singh J.S. 1977. Effect of alkali concentration, volume and absorption area on the measurement of soil respiration in a tropical sward. *Pedobiologia* 17: 233-239.
- Harrison A.F. 1971. The inhibitory effect of oak leaf litter tannins on the growth of fungi in relation to litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 3: 167-172.
- Heal O.W., French D.D. 1974. Decomposition of organic matter in tundra. Pag. 227-248. En: A.J. Holding, W.O. Heal, S.F. MacLean, Jr. y P.W. Flanagan, editores. *Soil organisms and decomposition in tundra*. IBP Tundra Biome Steering Committee, Stockholm, Sweden.
- Herman, W.A., McGill W.B. y Dormaar J.F. 1977. Effects of initial chemical composition on decomposition of roots of three grass species. *Canadian Journal of Soil Science* 57: 202-215.
- He X.-T, Stevenson R.L., Mulvaney K.R., Kelley K.R. 1988. Incorporation of newly immobilized ^{15}N into stable organic forms in soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 20: 75-81.
- Jansson P.E. 1980. SOIL water and heat model.II. Field studies and applications. *Acta Univ. Ups. Abstr. Uppsala Diss. Sci* 568: 1-26

- Jansson P.E., Halldin S. 1979. Model for the annual water and energy flow in a layered soil. In: S. Halldin(ed.). *Comparison of Forest and Energy Exchange Models*. Society for Ecological Modelling, Copenhagen, 145-163.
- Jansson P.E., Halldin S. 1980. *Soil water and heat model*. Technical description. Swedish Coniferous Forest Project, Tech. Rep. 26, 81 pp. Uppsala: Lantbruksuniversitet.
- Jansson P.-E, Berg B. 1985. Temporal variation of litter decomposition in relation to simulated soil climate. Long-term decomposition in a Scots pine forest V. *Canadian Journal of Botany* 63: 1008-1016.
- Jansson P.E. 1989a. *SOIL model. User's manual*. Department of Soil Sciences. University of Uppsala. Sweden.
- Jansson P.E. 1989b. *DECO model. User's manual*. Department of Soil Sciences. University of Uppsala. Sweden.
- Kolattukudy, P.E. 1980. Biopolyester membranes of plants: cutin and suberin. *Science* (Washington D.C.) 203: 990-1000.
- Jenny H., Gessel S.P., Bingham F.T. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*. 68: 419-432.
- Jones W.T., Broadhurst R.B., Lyttelton J.W. 1976. The condensed tannins of pasture legume species. *Phytochemistry* 15: 1407-1409.
- Karenlampi L. 1971. Weight loss of leaf litter on forest soil surface in relation to weather at Kerostation, Finish Lapland. *Rep. Kevo Subarct. Res. Syn.* 8: 101-103.
- Kittredge J. 1955. Litter forest floor of the chaparral in parts of the San Dimas Experimental Forest, California. *Hilgardia* 23: 563-596.
- Kucera C.L., Kirham D.L. 1971. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. *Ecology* 52: 912-915.

- Lindroth R.L., Pajutee M.S. 1987. Chemical analysis of phenolic glycosides: art, facts, and artifacts. *Oecologia* 74: 144-148.
- Lousier J.D., Parkinson D. 1978. Chemical element dynamics in decomposing leaf litter. *Canadian Journal of Botany* 56: 2795-2812.
- Loveless A.R. 1961. A nutritional interpretation of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Ann. Bot. N.S.*, 25: 168-184.
- Lundergardh H. 1927. Carbon dioxide evolution of soil and crop growth. *Soil Science* 23: 417-453.
- Maheswaran J., Attiwill P.M. 1987. Loss of organic matter, elements, and organic fractions in decomposing *Eucalyptus microcarpa* leaf litter. *Canadian Journal of Botany* 65: 2601-2606.
- Martinez F. 1987. *Biomasa y productividad del sistema radical del matorral xerofítico del área de Doñana*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla.
- Martinez F., Rodriguez J.M. 1988. Distribución vertical de las raíces del matorral de Doñana. *Lagascalia* 15: En prensa.
- McClagherty 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: 266-275.
- McClagherty C. y Berg B. 1987. Cellulose, lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. *Pedobiologia* 30: 101-112.
- Mc Lean D.A., Wein R.W. 1978. Weight loss and nutrient changes in decomposing litter and forest floor material in New Brunswick forest stands. *Canadian Journal of Botany* 56: 2730-2749.

- McKey D., Waterman P.G., Mbi C.N., Gartlan J.S., Struhsaker T.T. (1978). Phenolic content of vegetation in two African rain forests: ecological interpretations. *Science* 202: 61-64.
- Medina E., Klinge H., Jordan C., Herrera R. 1980. Soil respiration in Amazonian Rain Forest in the Rio Negro Basin. *Flora* 170: 240-250.
- Melin E. 1930. Biological decomposition of some types of litter from North American forest. *Ecology* 11: 72-102.
- Melillo J.M., Aber J.D., Muratore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621-626.
- Meentmeyer V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- Merino J., Garcia Novo F. & Sanchez Diaz. 1976. Annual fluctuation of water potencial in the xerophitic scrub of the Doñana Biological Reserve (Spain). *Oecologia plantarum* 11: 1-11.
- Merino J., Field C., Mooney H.A. 1982. Construction and maintenance costs of mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves. I. Growth and CO₂ analysis. *Oecologia* 53: 208-213.
- Merino J., Field C.H., Mooney H.A. 1984;. Construction and maintenance costs of mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves. II. Biochemical pathway analysis. *Oecologia plantarum* 5: 211-229.
- Merino O. 1983. *Producción de hojarasca del matorral de la Reserva Biológica de Doñana*. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla.
- Merino O. 1987. Xilem water potential and phenological relationships in narrow-leaf species, growing on sand dunes in Southern Spain. *Proceedings of MEDECOS* v. Montpellier. Mooney y Di Castri (eds). En prensa.

- Merino O., Martin M.P., Martin A., Merino J. 1988. Successional and temporal changes in primary productivity in two mediterranean scrub ecosystems. *Oecologia Plantarum* (En prensa).
- Minderman G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *Journal of Ecology* 56: 355-362.
- Mitchell D.T., Coley P.G.F., Webb S., Allsop P.N. 1986. Litterfall and decomposition processes in the coastal fynbos vegetation, South-western Cape, South Africa. *Journal of Ecology* 74: 977-993.
- Mole S., Waterman P.G. 1987. A critical analysis of techniques for measuring tannins in ecological studies. *Oecologia* 72: 137-147
- Monk C.D. 1966. An ecology significance of evergreenness. *Ecology* 47: 504-506.
- Monk C.D. 1971. Leaf decomposition and loss of ^{45}Ca from deciduous and evergreen trees. *American Midland Naturalist* 86: 379-384.
- Mooney H.A.; Dunn E.L. 1970. Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist* 104: 447-453.
- Moore T.R. 1984. Litter decomposition in a subarctic spruce-lichen woodland, eastern Canada. *Ecology* 65: 299-308.
- Mudarra J., Merino J., Clemente L., Figueroa M.E. 1980. Descripción de los principales tipos de suelos de la Reserva Biológica de Doñana. *I Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados*, La Rábida, 1977.
- Muller R.N., Kalisz P.J., Kimmerer T.W. 1987. Intraspecific variation in production of astringent phenolics over a vegetation-resource availability gradient. *Oecologia* 72: 211-215.
- O'Connell A.M. 1987. Litter dynamics in Karri (*Eucalyptus diversicolor*) forests of south-western Australia. *Journal of Ecology* 75: 781-796.

- Odum H.T., Jordan C.F. 1970. Metabolism and evapotranspiration of some rain forest plants and soil. In: *A tropical rain forest: A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*, ed. by H.T. Odum. Div Tech. Information, USAEC, Washington D.C. pp. I-103 to I-124.
- Olson J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322-331.
- Olofsson J. 1988. Climatic influence on decomposition rates of unified Scots pine needle litter in a climatic transect of forest sites in North-Western Europe. *Report to National Board of Environmental Protection (Stockholm)* 25pp.
- Pastor J., Stillwell M.A., Tilman D. 1987. Little blustem litter dynamics in Minnesota old fields. *Oecologia* 72: 327-330
- Peterson D.L., Rolfe G.L. 1982. Nutrient dynamics and decomposition of litterfall in floodplain and upland forests of Central Illinois. *Forest Science*, 28: 667-681.
- Rajvanshi R., Gupta S.R. 1986. Soil respiration and carbon balance in a tropical Dalbergia sissoo forest ecosystem. *Flora* 178: 257-260.
- Ramirez Diaz, L. 1973. *Estudio ecológico cuantitativo de la Reserva ecológica de Doñana*. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. Sevilla. España.
- Raupp M.J. 1985. Effect of leaf toughness on mandibular wear of the leaf beetle, *Plagioderia versicolora*. *Ecological Entomology* 10: 73-79.
- Reichle D.E., Dinger B.E., Edwards N.T., Harris W.F., Sollins P. 1973. Carbon flow and storage in a forest ecosystem. *Brookhaven Symposium in Biology* 24: 345-365.
- Robertson J.B. & Van Soest P.J. 1981. The detergent system of analysis and its application to human food. In: *The analysis of dietary fiber in food*. Eds. W.P.T. James y O. Theander. Marcel de Keer, inc. New York and Basel.

- Robertson J.B. & Van Soest P.J. 1981. The detergent system of analysis and its application to human food. In: *The analysis of dietary fiber in food*. Eds. W.P.T. James y O. Theander. Marcel de Keer, inc. New York and Basel.
- Robbins C.T., Hanley T.A., Hagerman A.E., Hjeljord O., Baker D.L., Schwartz C.C., Mautz W.W. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology* 68:98-107.
- Rundel P.W., Parsons D.J. 1980. Nutrient changes in two chaparral shrubs along a fire-induced age gradient. *American Journal of Botany* 67: 51-58.
- Santos P.F., Elkins N.Z., Steinberger Y, Whitford W.G. 1984. A comparasion of surface and buried *Larrea tridentata* leaf litter decomposition in North American hot deserts. *Ecology* 65: 278-284.
- Satchell J.E., Lowe D.G. 1967. Selection of leaf litter by *Lumbricusterrestris*. In: *Progress in soil biology*, eds. O. Graff & J.E. Satchell, pp. 102-119. North Holland, Amsterdam.
- Schaefer R. 1973. Microbial activity under seasonal conditions of drought in mediterranean climates. In: *Mediterranean Type Ecosystems: Origin and Structure*. Castri F. di, Mooney H.A. (eds).
- Schaefer D., Steinberger Y., Whitford W.G. 1985. The failure of nitrogen and lignin control of decomposition in a North American desert. *Oecologia* 65: 382-386.
- Schlesinger W.H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual review of Ecology and Systematics* 8: 51-81.
- Schlesinger W.H., Hasey M.M. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* 62: 762-774.
- Schlesinger W.H. 1985. Decomposition of chaparral shrub foliage. *Ecology* 66: 1353-1359.

- Sharma E.; Ambashat R.S. 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the eastern Himalaya. *Journal of Ecology* 75: 997-1010.
- Singh J.S., Gupta S.R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review* 43: 449-528.
- Singlenton V.L., & Rosi J.A. 1965. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic phosphotungstic acid reagents. *Am. J. Enol. Vitic* 16: 144-158
- Snedecor G.W., Cochran W.G. 1978. *Statistical methods*. Sixth edition. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.
- Staff H., Berg B. 1981. Plant litter input to soil. In: terrestrial nitrogen cycles. Processes, ecosystem strategies and management impacts. *Ecological Bulletin* 33: 147-162.
- Staff H., Berg B. 1982. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. II. *Canadian Journal of Botany* 60: 1561-1568.
- Statgraphics*. Statistical Graphics Corporation. Rockville.
- Suberkropp K., Godshalk G.I., Klug M.J. 1976. Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 720-727.
- Suffling R., & Smith D. 1974. Litter decomposition studies using mesh bags: spillage inaccuracies and the effects of repeated artificial drying. *Canadian Journal of Botany* 52: 2157-2163.
- Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Studies in Ecology, vol.5, Blackwell Scientific Publications LTD, Oxford.

- Taylor B.R., Parkinson D., Parsons F.J. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology* 70: 97-104.
- Tenney F.G. y Waksman S.A. 1929. Composition of natural organic materials and their decomposition in the soil: IV. The nature and rapidity of decomposition of the various organic complexes in different plant materials, under aerobic conditions. *Soil Science* 28: 55-84.
- Thieme H. 1965. Die Phenolglykoside der Salicaceen. *Planta Med.* 13: 431-438.
- UNESCO-FAO. 1963. *Etude ecologique de la zone méditerranéenne. Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne.* Paris. 60 pp.
- Van Der Drift J. 1963. The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditions and the activity of the macrofauna. In: *Soil Organisms* by J. Doecksen & J. Van Der Drift (eds.) North-Holland Publ.Co., Amsterdam. pp. 125-133.
- Van Soest P.J. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell wall constituents. *Journal of the Association of Official Agricultural Chemists*, 50: 50-55.
- Verdú Gonzalez A.M.C. 1984. *Circulació de nutrients en tres ecosistemes forestals del Montseny: caiguda de virosta i descomposició de la fullaraca.* Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona-Bellaterra.
- Villar R. 1987. *Variación de la concentración de nitrógeno foliar con la sucesión en el matorral del Parque Nacional de Doñana.* Tesis de Licenciatura. Universidad de Sevilla.
- Villar R., Martín Vicente A. 1988. Evolución del nitrógeno foliar en dos ecosistemas mediterráneos del Parque Nacional Doñana. *Lagascalia* 15 (Extra): 559-564.

- Vitousek PM, Matson PA (1985). Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology* 66: 1360-1376.
- Vitousek PM, Gosz JR, Grier CC, Melillo JM, Reiner WA (1982). A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monograph* 52: 155-177
- Wanner H. 1970. Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 58: 543-547.
- 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.
- Whitford W.G., Meentmeyer V., Seastedt T.R., Cromack Jr K., Crossley D.A., Santos P., Todd R.L., Waide J.B. (1981). Exceptions to the AET model: deserts and clear-cut forests. *Ecology* 62: 275-277.
- Witkamp M., Olson J.S. 1963. Breakdown of confined and nonconfined oak litter. *Oikos* 14: 138-147.
- Wood T.G. 1974. Field investigations on the decomposition of leaves of *Eucalyptus delegatensis* in relation to environmental factors. *Pedobiologia* 14: 343-371.
- Yavitt J.B., Fahey T.J. 1985. Organic chemistry of the soil solution during snowmelt leaching in *Pinus contorta* forest ecosystems. Wyoming, USA. *Planetary Ecology* (ED. por D.E. Caldwell, J.A. Brierly y C.A. Brierly). pp. 485-496. Van Reinhold Co., Nueva York.
- Yavitt J.B., Fahey T.J. 1986. Litter decay and leaching from the forest floor in *Pinus Contorta* (lodgepole pine) ecosystems. *Journal of Ecology* 74: 525-545.

Yielding L. 1977. Decomposition in chaparral. In: *Proceedings of the Symposium on the Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems*, 1-5 August. Palo Alto, California. Mooney H.A.; Conrad C.E. (eds.). Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, and U.S. Forestry Service Gen. Tech. Rep., WO-3, pp 419-425.

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

Reunido el Tribunal integrado por los abajo firmantes
en el día de la fecha, para juzgar la Tesis Doctoral de
D. Antonio Gallardo Torres
titulada Descomposición de la tipo de especies tóxicas
en las reacciones del ciclo de Lindbergh.

acordó otorgarle la calificación de Dpto cum Laude

Sevilla, a 1 de Junio de 1972

El Vocal,



El Presidente

El Vocal,

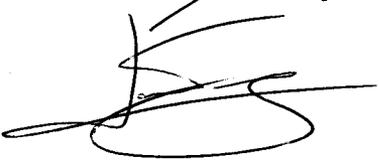


El Secretario,

El Vocal,



El Doctorado,



Roñ. Fde + 11

A. Gallardo

UNIVERSIDAD DE SEVILLA



600672374