

# Descomposición de hojarasca en la leguminosa *Adenocarpus decorticans*. Pérdida de peso y dinámica de los nutrientes

M. J. Moro<sup>1</sup> y F. Domingo<sup>2</sup>

## Resumen

Se ha estudiado la pérdida de peso y la liberación de N, P, K, Mg y Ca de la hojarasca de *Adenocarpus decorticans* Boiss. en la Sierra de los Filabres (Almería). Tras 828 días de incubación en el campo, la pérdida de peso inicial fue del 70%. La tasa de descomposición estimada a partir de la aplicación del modelo exponencial simple es de -0.82 el primer año, -0.62 el segundo año y -0.53 para el conjunto del periodo. La liberación de nutrientes sigue la secuencia K>Mg>Ca>P>N. Todos los elementos presentan liberación neta al cabo de 1.5 años. Las tasas de liberación de nutrientes estimadas a partir de ajustes exponenciales simples son: -0.31 (N), -1.69 (K), -0.96 (Mg) y -0.68 (Ca). La rápida liberación de N en esta especie es consistente con el carácter mesófilo de sus hojas y el bajo valor inicial del índice C/N en la hojarasca.

## Summary

Rates of weight loss and release of N, P, K, Mg and Ca from decomposing leaf litter were measured in *Adenocarpus decorticans* Boiss. growing in Sierra de los Filabres (Almería, Spain). Decomposition rate calculated from a simple exponential model was -0.82 during the first year, -0.62 during the second year and -0.53 for the overall period. The order of element mobility from decomposing leaf litter was K>Mg>Ca>P>N. All elements showed net release after 1.5 years. Rates of nutrient release calculated from exponential models were: -0.31 (N), -1.69 (K), -0.96 (Mg) and -0.68 (Ca). Fast N mineralization in *Adenocarpus* leaf litter was attributed to the low C/N ratio combined to the mesophyllous character of its leaves.

**Palabras clave:** Almería, C/N, descomposición de hojarasca, ecosistemas mediterráneos, leguminosas arbustivas, liberación de nutrientes.

**Key words:** Almería, C/N, litter decomposition, woody legumes, Mediterranean areas, nutrient release, Spain.

## INTRODUCCIÓN

Las características morfológicas, estructurales y químicas de las hojas determinan en buena parte su dinámica de descomposición. En España, la mayoría de los estudios sobre descomposición de hojarasca en vegetación

leñosa mediterránea se han centrado en especies con hojas esclerófilas, caracterizadas por un alto contenido en componentes estructurales recalcitrantes y bajos niveles de nutrientes foliares. Por el contrario existe muy poca información sobre leguminosas arbustivas. Estas últimas, combinan altos contenidos de nitrógeno foliar con hojas mesófilas en algunos casos (e.g. *Adenocarpus decorticans*, *Anthyllis citysoides*), o bien con estructuras duras especializadas que las substituyen, como cladodios o espinas (e.g. *Retama sphaerocarpa*, *Ulex parviflorus*). Las diferentes combinaciones de atributos químicos y estructurales presentes en las leguminosas leñosas pueden conducir a patrones de descomposición alejados de la dinámica habitual que caracteriza a las especies esclerófilas. El objetivo de este trabajo es el estudio de la dinámica de pérdida de peso y de nutrientes durante el proceso de descomposición de hojarasca en la leguminosa arbustiva *Adenocarpus decorticans*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en una pequeña cuenca de la Sierra de los Filabres (Almería) a 1700 m de altitud. *A. decorticans* se asocia en esta zona con individuos de *C. laurifolius* para formar el sotobosque de un joven pinar de repoblación. La cobertura de *Adenocarpus* es de un 35% en este área, llegando a alcanzar recubrimientos superiores en microsítios con suelos más profundos. *Adenocarpus decorticans* es una leguminosa arbustiva que puede alcanzar más de dos metros de talla y es fijadora efectiva de N<sub>2</sub> (Moro *et al.* 1992). Las hojas son pequeñas, mesófilas, con altos contenidos de nutrientes y bajo peso específico foliar (Moro 1992). La precipitación media durante el periodo de estudio (1988-1990) fue de 700 mm distribuida sobre todo en otoño e invierno y con frecuentes nevadas entre los meses de Diciembre y Febrero. La temperatura media anual es de 11° C. La roca madre es silíceo y los suelos son cambisoles-regosoles eutricos.

Los estudios de descomposición en *Adenocarpus* se han llevado a cabo en una parcela experimental de la cuenca, en la que paralelamente se realizaban seguimientos de los ciclos de nutrientes en ésta y otras especies. La hojarasca para el experimento se recolectó directamente de las trampas de desfronde situadas en la parcela durante el mes de Agosto de 1988, coincidiendo con el periodo de máximo desfronde foliar en esta especie (Moro *et al.* 1996, en prensa). En el laboratorio, las hojarasca se secaba al aire hasta peso constante. Tres submuestras se colocaban en la estufa a 75°C para calcular la relación peso seco/peso seco al aire así como para analizar la composición química inicial de la hojarasca. El método empleado para el seguimiento de la evolución del peso y nutrientes en la hojarasca ha sido el de incubación de las muestras en el campo

<sup>1</sup> Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, 03080 Alicante, España.

<sup>2</sup> Estación Experimental de Zonas Áridas, Gral. Segura, 1, 04001, Almería, España.

mediante bolsas (Bocock *et al.* 1960). En este estudio se han utilizado bolsas de 15 X 20 cm. de fibra de vidrio con malla de 1 mm y cerradas mediante una lengüeta. Se rellenaron 50 bolsas, cada una con el equivalente a 5 g de hojarasca secada al aire que se colocaban bajo cubierta de un individuo escogido al azar dentro de la parcela. El periodo de incubación comenzó el 28 Agosto de 1988 continuándose hasta Diciembre de 1990. La evolución de los nutrientes se analizó únicamente hasta Mayo de 1990. Con una periodicidad bimensual el primer año y más espaciada durante el segundo, se recogían tres bolsas al azar del campo introduciéndolas en bolsas de papel para evitar pérdidas y se transportaban al laboratorio. Las muestras eran cuidadosamente sacadas de las bolsas eliminando las partículas de suelo y otros materiales adheridos. Posteriormente se secaban en la estufa a 75°C y se pesaban apreciando hasta 0.001 g. A continuación las muestras eran trituradas individualmente en un molinillo convencional. Una submuestra de 0.2 g era utilizada para determinar el N total mediante el método Kjeldahl (Allen *et al.* 1974). Otra submuestra de 0.5 g se utilizaba para el análisis del contenido en cenizas, P y cationes (K, Ca y Mg). La acenización se realizó por vía semihúmeda en mufla a 450°C. Las cenizas se disolvieron utilizando 5 ml de CIH 20% y 5 ml de NO<sub>3</sub>H<sub>2</sub> 5N enrasando con agua desionizada hasta 50 ml para preparar las soluciones madre. El P se analizó mediante el método colorimétrico molibdato-metavanadato amónico (Allen *et al.* 1974) en un espectrofotómetro UV-V. Los cationes se determinaron con espectrofotometría de absorción atómica (Ximenez 1981). En los patrones de Ca se añadió un 0.1 % de lantano para evitar interferencias. Para un número considerable de muestras escogidas al azar, se realizaron replicados a distintos niveles (muestra molida, solución madre y repetición de análisis químicos).

La pérdida de peso de las muestras a lo largo del tiempo ha sido ajustada a un modelo de tipo exponencial simple (Olson 1963) mediante la fórmula linearizada:

$$\ln W_t = \ln W_0 - kt$$

donde:

$W_t$  = porcentaje remanente del peso inicial

$W_0$  = peso inicial (%)

$k$  = tasa de descomposición ( $a^{-1}$ )

$t$  = tiempo transcurrido (a)

El modelo ha sido aplicado para el cálculo de  $k$  en distintos periodos: primer año, segundo año y periodo total. Las constantes de descomposición entre los distintos periodos se han comparado mediante el test-t. El modelo exponencial simple ha sido también aplicado para aquellos

nutrientes que presentan un patrón de liberación continua desde los momentos iniciales de la incubación.

## RESULTADOS

### Pérdida de peso

La hojarasca reciente de *Adenocarpus* presenta concentraciones relativamente elevadas de N (1.59%) y K (0.69%) y un bajo índice C/N (Tabla 1). El peso específico foliar puede considerarse como un índice de esclerofilia y es igualmente bajo (14 mg cm<sup>-2</sup>).

N	1.595 ± 0.109
P	0.041 ± 0.003
K	0.689 ± 0.040
Mg	1.378 ± 0.125
Ca	0.295 ± 0.044
C/N	33 ± 1.54
PEF	14 ± 0.84

Tabla 1. Concentración química inicial (% p.s.) e índice C/N en hojarasca de *A. decorticans*. Se muestra también el peso específico foliar (mg cm<sup>-2</sup>) en hojas vivas de esta especie. Los valores son medias ± 1 e.s..

La hojarasca de *Adenocarpus* presenta disminuciones en su masa muy acusadas el primer año (Fig. 1), seguidas de pérdidas más suaves durante el segundo año. Al final del periodo de incubación se ha perdido alrededor de un 70 % de la masa de hojarasca inicial. La constante de descomposición estimada para *Adenocarpus* (Tabla 2) tras la aplicación del modelo exponencial simple para el primer año ( $k_1 = -0.82 a^{-1}$ ), es netamente superior a la del segundo ( $k_2 = -0.6 a^{-1}$ ) reflejando las dos fases diferenciadas en la dinámica de la descomposición. Para el conjunto del periodo la tasa media de pérdida de peso fue de  $k_t = -0.53 a^{-1}$ . No obstante no se han encontrado diferencias significativas entre  $k_1$  y  $k_2$  ( $t = -1.16$ , ns). Probablemente el menor número de grados de libertad al utilizar periodos parciales junto con elevados errores estándar en algunos valores, impiden que se alcance la significación. Tampoco existen diferencias entre  $k_1$  y  $k_2$  ( $t = -0.619$ , ns). Sin embargo sí existen diferencias significativas entre la tasa de descomposición del primer año y periodo total ( $t = -2.6$   $p < 0.05$ ). Utilizando el

valor de  $k_1$  puede estimarse una pérdida de peso en la hojarasca de *Adenocarpus* de alrededor del 40% del peso seco inicial al final del primer año. Para el segundo año, utilizando indistintamente  $k_2$  o  $k_1$  se estima una pérdida de un 75 % del peso inicial.

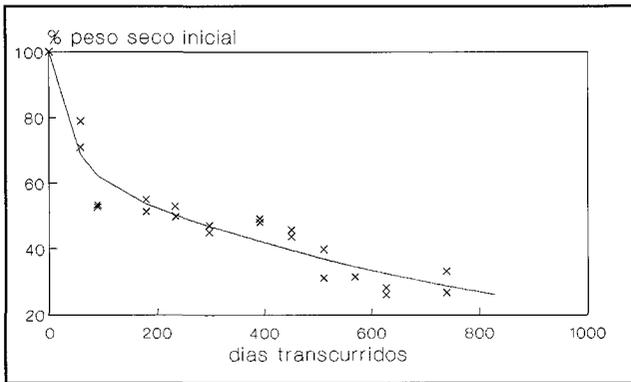


Fig. 1. Evolución de la pérdida de peso (expresado como % remanente) en la hojarasca de *A. decorticans* en el transcurso de la descomposición. El ajuste se ha realizado mediante un modelo exponencial.

	$k$ ( $a^{-1}$ )	$r^2$	$p <$
año 1	- 0.824 <sup>a</sup>	0.75	0.001
año 2	- 0.602 <sup>ab</sup>	0.71	0.001
periodo total	- 0.535 <sup>b</sup>	0.85	0.001

Tabla 2. Constantes de descomposición ( $a^{-1}$ ) en *A. decorticans* calculadas a partir del modelo exponencial para los distintos periodos considerados: primer año, segundo año y periodo total (830 días). Se indica la significación del ajuste y el coeficiente de regresión ( $r^2$ ). Los valores seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ).

**Nutrientes**

La evolución del contenido en nutrientes sigue a grandes rasgos el mismo patrón que el de las concentraciones químicas (datos no mostrados) con la excepción del N y Ca (Fig. 2). Así, mientras que la concentración de N sigue un patrón progresivamente ascendente, su masa sigue un patrón opuesto (Fig. 3) existiendo una correlación significativa entre el peso remanente y la concentración de N ( $r=0.93$ ,  $p<0.001$ ). La concentración de Ca oscila alrededor del valor inicial (Fig. 2), sin sufrir grandes cambios. La masa de Ca, sin embargo, sigue una dinámica descendente continua a lo largo de la incubación (Fig. 3).

El orden de liberación de nutrientes para el perio-

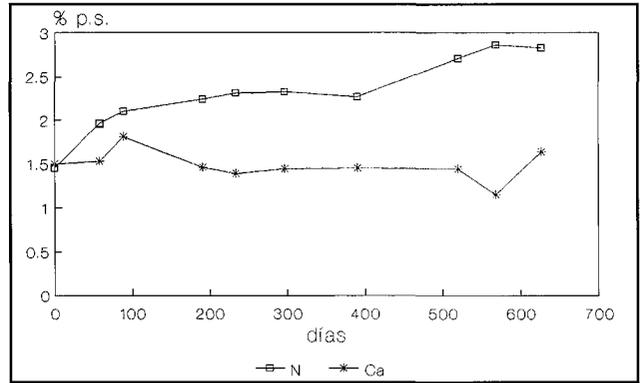


Fig. 2. Evolución de las concentraciones químicas (% p.s) de N y Ca y de la pérdida de peso (% peso remanente) en la hojarasca de *A. decorticans* durante el periodo de incubación.

do de estudio es de  $K > Mg > Ca > P > N$ . K y Mg son los elementos más fácilmente liberados mientras que P y N presentan una liberación más lenta. En *A. decorticans* todos los elementos presentan en mayor o menor grado mineralización neta. Destaca el caso del N, cuya liberación puede apreciarse incluso en las etapas tempranas de descomposición. Tras los primeros 58 días, la hojarasca de *A. decorticans* pierde alrededor de un 30% del contenido inicial de N. La liberación en esta fase probablemente se deba a lixiviado más que a factores biológicos. La liberación de N continúa progresivamente en meses sucesivos. Al final del periodo de incubación la pérdida de N es de un 55 % del contenido inicial de N. A pesar de la concentraciones de N progresivamente ascendentes la evolución del contenido de este elemento es descendente. Es muy probable que la rápida pérdida de peso de la hojarasca sea el factor dominante en la evolución del contenido en N. En la Fig. 3 puede apreciarse que el peso seco y el N siguen una dinámica muy similar si bien la curva de N se sitúa siempre por encima de la primera encontrándose entre ambas curvas una correlación significativa ( $r= 0.98$ ,  $p<0.001$ ).

La dinámica del P sigue dos fases (Fig. 3b). Durante el primer año domina la inmovilización neta e incluso la acumulación si bien, existe una pequeña liberación en los tres primeros meses que no supera el 4%. Esta fase viene seguida de un periodo de mineralización neta durante el segundo año. El K se libera con una gran rapidez durante los estadios iniciales (dos primeros muestreos) para después mantenerse en niveles muy inferiores a los iniciales de una manera más o menos estable (Fig. 3c). Esta primera fase coincide con la presencia de lluvias otoñales que causan probablemente el descenso brusco observado los primeros meses. Las pérdidas porcentuales de K son superiores a las del peso seco. Al final del periodo de estudio sólo el 2.31 % de K inicial en *A. decorticans* permanece en la hojarasca.

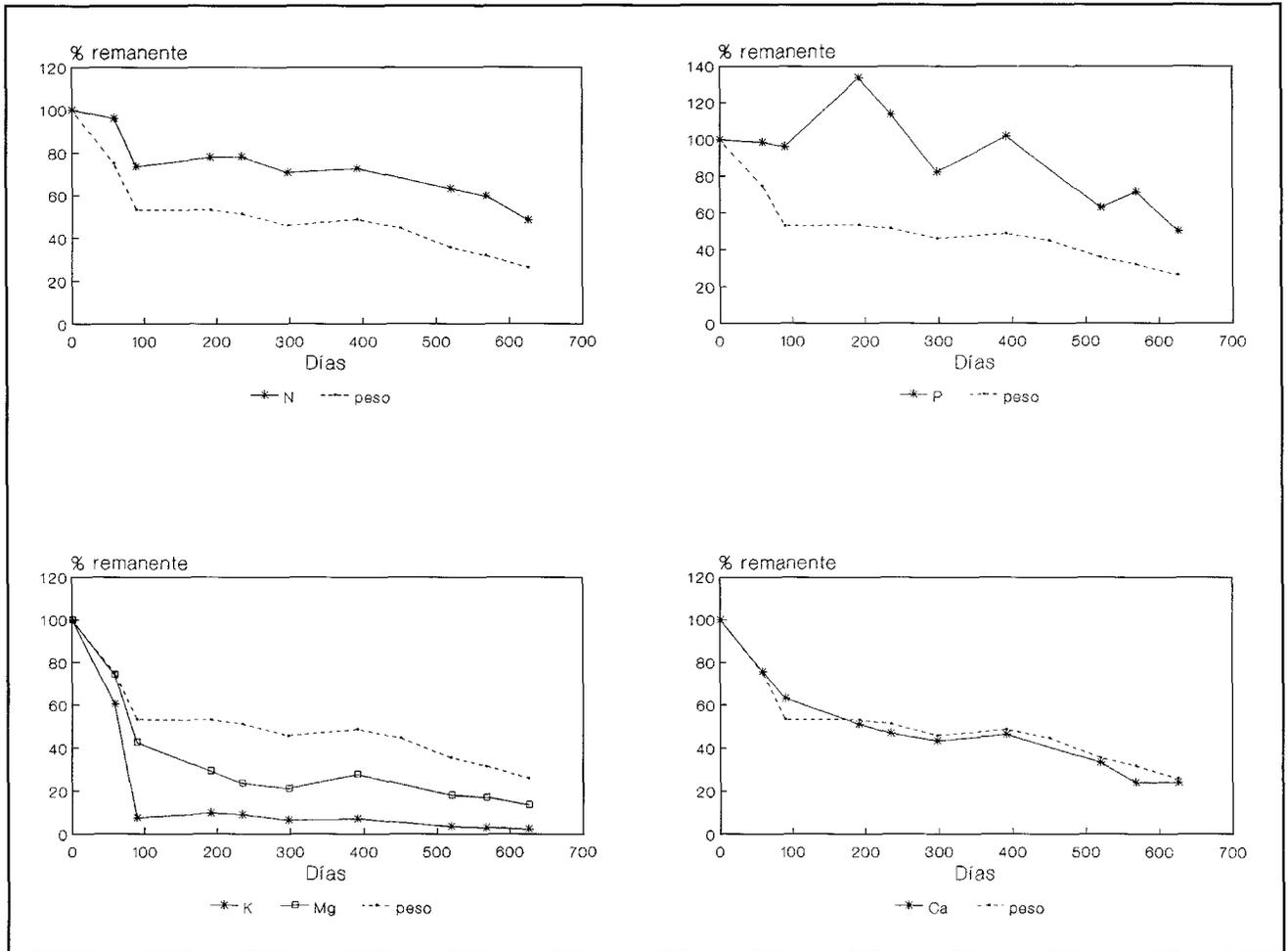


Fig. 3. Evolución del contenido en nutrientes, expresados en porcentaje remanente del contenido inicial, a lo largo de la incubación en la hojarasca de *A. decorticans*. Valores superiores al 100% indican un incremento neto (inmovilización + acumulación) del nutriente considerado. Valores inferiores indican una liberación neta del almacén inicial. Se muestra también la pérdida de peso.

El Mg presenta un patrón similar al del K, sin embargo su liberación en la hojarasca se realiza de forma más lenta. La pérdida relativa de Mg es superior a la del peso seco (Fig. 3c). Al final del periodo la hojarasca pierde un 87% de su contenido inicial de Mg. El Ca se mineraliza de forma relativamente rápida y continua mientras que las concentraciones químicas de este elemento presentan poca variación a lo largo del periodo de incubación (Fig. 2). Existe una estrecha similitud entre la dinámica del Ca y la del peso seco (Fig. 3d). La correlación entre ambas curvas es altamente significativa ( $r = 0.96$ ,  $p < 0.001$ ). Al cabo de los 626 días, sólo un 24.3 % de Ca es retenido en la hojarasca de esta especie, valor muy similar al peso seco remanente para este mismo periodo (26.11%).

### Aplicación del modelo exponencial simple a algunos nutrientes

Los resultados del ajuste exponencial a los nutrientes que en este estudio presentan un claro patrón de mineralización (K, Mg, Ca y N) se muestra en la tabla 3. Las ecuaciones ajustadas son en todos los casos significativas a nivel  $p < 0.001$ . La tasa de pérdida de N ( $k_n = -0.31$ )

$\ln (\%N) = 4.54 - 0.31t$	$r^2 = 0.81$	$p < 0.001$
$\ln (\%K) = 3.61 - 1.69t$	$r^2 = 0.72$	$p < 0.001$
$\ln (\%Mg) = 4.16 - 0.96t$	$r^2 = .0.77$	$p < 0.001$
$\ln (\%Ca) = 4.40 - 0.68t$	$r^2 = 0.72$	$p < 0.001$

Tabla 3. Ecuaciones resultantes de la aplicación del modelo exponencial simple (tras transformación logarítmica) a los nutrientes que presentan una dinámica de mineralización neta. El tiempo está expresado en años.

es significativamente inferior a la de los demás elementos, mientras que la correspondiente al K ( $k_k = -1.69$ ) es significativamente superior a las de los demás nutrientes. No se han encontrado diferencias significativas entre las tasas de Ca y Mg.

## DISCUSIÓN

### Pérdida de peso

Diversos autores han comentado la importancia del índice C/N inicial como buen predictor de la dinámica de descomposición, (Stohlgren 1988a, Cromack y Monk 1975) de manera que índices altos implican tasas de descomposición inferiores. Pero en otros casos, es el nivel de componentes recalcitrantes el que parece controlar la dinámica de la descomposición (Berg 1986). Además la importancia de los factores que regulan la dinámica de mineralización pueden variar a lo largo del tiempo (Berg y Lundmark 1987). La alta velocidad de descomposición de *A. decorticans* probablemente sea una consecuencia de factores estructurales y químicos. Los altos contenidos de N y su mesofilia le acercan más a las especies caducifolias y de hecho la tasa de descomposición calculada en este estudio para el primer año está muy próxima a la encontrada por Dziadowiec (1987) en tilo (-0.91), carpe (-1.06) y roble (-0.63) al final del primer año. Con periodos de incubación de dos años Merino y Gallardo (1993) obtienen tasas de -0.44 para *Fraxinus angustifolia* en la zona de Doñana y de -0.62 para *Quercus pyrenaica* en la Saucedá, valores cercanos a los del presente trabajo (-0.53). Para especies mediterráneas perennes de hojas más esclerófilas que *Adenocarpus* las tasas de descomposición son inferiores (e.g. Gallardo y Merino 1993, García Ple *et al.* 1995, Moro *et al.* 1995). El hecho de que *Adenocarpus* sea una planta fijadora de nitrógeno se relaciona con sus altas concentraciones de N en hoja viva (3% p.s Moro *et al.* en prensa). Aunque durante la época de máximo desfronde estival se produce una considerable retranslocación de N (Moro 1992), las concentraciones foliares en hojarasca poseen valores medios del 1.5 % frente que resultan incluso superiores a los contenidos en tejido vivo de mucha especies mediterráneas (Specht 1988). En consecuencia el C/N es bastante inferior a especies mediterráneas no leguminosas lo que parece ser decisivo para su dinámica de descomposición. La dinámica del índice C/N está correlacionado con la pérdida de peso (Moro *et al.* 1995)

La disminución progresiva del contenido en carbono del material foliar durante el proceso de descomposición causa origina un incremento en las concentraciones de N (Gosz *et al.* 1973) haya o no haya liberación de N (Berg y Staaf 1981). Este aumento progresivo de la concentración de N se observa en este trabajo y es señalado comúnmente en la bibliografía (e.g. Gosz *et al.* 1973, Lousier y

Parkinson 1978, Verdú 1984, Klemmedson *et al.* 1985, Dziadowiec 1987, Maheswaran y Attiwill 1987).

### Nutrientes

El orden de liberación de nutrientes en la hojarasca de *Adenocarpus* coincide con la mayor parte de los resultados de la bibliografía. (Lousier y Parkinson 1978, Verdú 1984, Schlesinger 1985, Dziadowiec 1987, Alvera 1990). El K es el elemento más fácilmente liberado en casi todas ellas seguido por el Na y Mg. Para los elementos que ocupan los últimos lugares (Ca y N ò P y N) la mayor parte de autores describen inmobilizaciones netas lo cual contrasta con el resultado del presente trabajo.

En términos generales, el N en la hojarasca de bastantes especies suele seguir una dinámica similar a la descrita por Berg (1986). Este autor describe tres etapas consecutivas: una fase corta de liberación atribuible a lixiviado sin intervención de factores biológicos (Gosz *et al.* 1973, Dziadowiec 1987), una fase de inmobilización y/o acumulación debida a utilización microbiana del recurso y una última fase consistente en una liberación neta. En este estudio no se observa inmobilización sino una mineralización neta N desde los estadíos iniciales de incubación, aunque es probable que el descenso detectado en los primeros 80 días se deba a lixiviado y no a una mineralización. Una dinámica similar ha sido observada en plantaciones de otra especie fijadora, *Alnus nepalensis* en el Himalaya (Sharma y Ambasht 1987). Estos autores describen un pérdida neta de N desde el comienzo de la incubación con correlativos aumentos en la concentración de N. Las concentraciones de N inicial son de 1.59% en *A. decorticans* y de 2.8 % en *Alnus nepalensis*. Esto implica unos bajos C/N iniciales que, a la vista de los resultados pueden ser considerados por debajo del valor crítico para la demanda heterótrofa. Este patrón no es generalizable a otras leguminosas o fijadoras de N<sub>2</sub> puesto que un bajo C/N inicial no implica necesariamente el comienzo de una mineralización neta. Schwintzer (1984) señala una inmobilización neta de N en la fijadora actinorriza *Myrica gale* a pesar de un C/N inicial de 28.9. El autor lo atribuye al elevado contenido de lignina en sus hojas que, a su vez, ralentiza la tasa de descomposición de la materia orgánica. El comportamiento del P presenta un patrón muy variable durante el proceso de descomposición. En especies esclerófilas de Sierra de Filabres (Moro *et al.* 1995) se han encontrado inmobilizaciones netas para este elemento durante dos años en especies de pino o liberaciones netas desde el comienzo de la incubación en *C. laurifolius*. *A. decorticans* posee un patrón con una primera fase de inmobilización seguida de una mineralización neta. Un comportamiento similar al de *Adenocarpus* ha sido observado por Fahey (1983) en *Pinus contorta*, Gosz *et al.* (1973) en

ciertas planifolias y Dziadowiec (1987) en roble. La dinámica del P parece estar en estrecha consonancia con los índices C/P. Se han calculado valores críticos de C/P para distintas especies a partir de los cuales comienza la fase de mineralización neta. Enright y Ogden (1987) calcula un valor crítico de alrededor de 650/1 en varias especies componentes del bosque de kauri en Nueva Zelanda. Por su parte Gosz *et al.* (1973) calculan para especies de Hubbard Brook valores críticos de 480/1, Sharma y Ambasth (1987) de 637/1 en *Alnus nepalensis* y Dziadowiec (1987) de 400/1 en acículas de *Pinus sylvestris*. El valor crítico calculado para la mineralización de P en *A. decorticans* es de 609/1, valor dentro del rango de los resultados encontrados por los autores citados anteriormente.

Prácticamente todos los trabajos bibliográficos coinciden en señalar para el K y Mg un patrón caracterizado por un significativa liberación inicial seguida de un mantenimiento en niveles bajos y constantes. La movilidad de estos elementos, que aparecen en vegetales de forma ionizada, facilita el lixiviado y por tanto su liberación (Dziadowiec 1987). El contenido inicial de K y Mg en hojarasca suele exceder la demanda heterotrófica con lo que estos elementos pueden ser liberados y dada su susceptibilidad al lixiviado, la pérdida se produce muy rápidamente (Gosz *et al.* 1973). En *Adenocarpus* el Mg es liberado de forma más paulatina que el K de acuerdo con la mayoría de los resultados de otros autores para diversas especies (Fahey 1983, Dziadowiec 1987, Stohlgren 1988b).

El Ca es menos lixiviable que el K o Mg debido a su papel estructural en las paredes celulares (Swift *et al.* 1979) y a la menor solubilidad de las sales de Ca de las células (Lousier y Parkinson 1978). El contenido en Ca en hojarasca es superior a la demanda de la fauna del suelo (Swift *et al.* 1979). Por estos motivos, el tipo de hoja y la tasa de pérdida de peso y no el índice C/Ca parecen ser los principales responsables de la dinámica de Ca durante el proceso de descomposición (Gosz *et al.* 1973, Schlesinger 1985, Enright y Ogden 1987), siendo esperable una dinámica similar a la del peso seco (Lousier y Parkinson 1978). La correlación altamente significativa entre la pérdida de peso seco y de Ca en *Adenocarpus* y el paralelismo entre las dinámicas de los dos parámetros (Fig. 2) apoya esta hipótesis. En un experimento paralelo al de *Adenocarpus*, las hojas de *Cistus laurifolius* con una concentración inicial de Ca en hojarasca significativamente mayor a la de *Adenocarpus*, presentaron una liberación de Ca significativamente inferior explicada por una tasa de descomposición más lenta (Moro 1992). Sin embargo en la bibliografía aparecen casos en los que se considera a la concentración de Ca inicial como el factor fundamental (Dziadowiec 1987).

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo ha sido realizado gracias a la financiación de la CEE (No. EV4V-0109-E) y de ICONA-CSIC a través del proyecto LUCDEME. Los autores agradecen a A. Durán, S. Ivars y N. Jimenez su colaboración en las tareas de campo y de laboratorio.

## REFERENCIAS

- ALLEN S. E., GRIMSHAW H. M., PARKINSON J. A. Y QUARMBY CH. (1974). Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ALVERA B. (1990). Ciclos de elementos minerales en dos pinares pirenaicos. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- BERG B. (1986). Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils: A mini review. *Scand. J. For. Res.* 1, 359-369.
- BERG B. Y LUNDMARK J. E. (1987). Decomposition of needle litter in *Pinus contorta* and *Pinus sylvestris* monocultures. A comparison. *Scand. J. For. Res.* 2, 3-12.
- BOCOCK K. L., GILBERT O. J., CAPSTICK C. K., TURNER D. C., WARD J. S. Y WOODMAN M. J. (1960). Changes in leaf litter when placed on the surface of soil with contrasting humus types. *J. Soil Sci.* 11, 1-9.
- CROMACK J. R. Y MONK C. D. (1975). Litter production, decomposition and nutrient cycling in a mixed hardwood watershed and a white pine watershed. En: Mineral cycling in southeastern ecosystems. Ed F J Well J B Gentry and M H Smith. Washington DC. Technical Information Center, United States Energy Research and Development Administration.
- DZIADOWIEC H. (1987). The decomposition of plant litter fall in a oak-linden-hornbeam forest and an oak-pine mixed forest of the Bialowieza National Park. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 56 (1), 169-185.
- ENRIGHT N. J. Y OGDEN J. (1987). Decomposition of litter from common woody species of kauri (*Agathis australis* Salisb.) forest in northern New Zealand. *Aus. J. Ecol.* 12, 109-124.
- FAHEY T. J. (1983). Nutrient dynamics of aboveground detritus in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. latifolia) ecosystems, southeastern Wyoming. *Ecol. Mon.* 53 (1), 51-72.
- GALLARDO A. Y MERINO J. (1993). Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of Southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74 (3), 152-161.
- GARCIA-PLE C., VANRELL P. Y MOREY M. (1995). Litter fall and decomposition in a *Pinus halepensis* forest on Mallorca. *J. Veg. Sci.* 6, 17-22.
- GOSZ J. M., LIKENS G. E. Y BORMMAN F. H. (1973). Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, New Hampshire. *Ecol. Mon.* 43, 173-191.
- KLEMMEDSON J. O., MEIER C. E. Y CAMPBELL R. E. (1985). Needle decomposition and nutrient release in ponderosa pine ecosystems. *Forest Sci.* 31 (3), 647-660.
- LOUSIER J. D. Y PARKINSON D. (1978). Chemical element dynamics in decomposing leaf litter. *Can. J. Bot.* 56, 2795-2812.
- LUTZ H. J. Y CHANDLER R. F. (1946). Forest Soils. John Wiley & Sons Inc. New York
- MAHESWARAN J. Y ATWILL P. M. (1987). Loss of organic matter, elements and organic matter in decomposing *Eucalyptus microcarpa* leaf litter. *Can. J. Bot.* 65, 2601-2606.
- MORO M. J. (1992). Desfronde, descomposición y fijación de nitrógeno en una microcuenca con repoblación joven de coníferas y matorral de *Cistus laurifolius* y *Adenocarpus decorticans* en la Sierra de los Filabres (Almería). Tesis doctoral. Universidad de Alicante, Alicante.

- MORO M. J., DOMINGO F. Y BERMUDEZ DE CASTRO F. (1992). Acetylene reduction activity (ARA) by the shrub legume *A. decor-ticans* Boiss. in Southern Spain (Almería). *Acta Oecol.* 13 (3), 325-333.
- MORO M.J., DOMINGO F. Y BELLOT J. (1995). Leaf and needle litter decomposition in mediterranean shrub and pine species of "Sierra de los Filabres" (Almería, Spain): Weight loss and N and P dynamics. In: Nilsson LO, Hüttl RF, Johansson UT, Mathy P, eds. *Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems*. Ecosystems Research Report 21. Luxembourg: Commission of European Communities, 165-176.
- MORO M.J., DOMINGO F. Y ESCARRÉ A. (1996). Organic matter and nitrogen cycles in a pine afforested catchment with a shrub layer of *Adenocarpus decorticans* and *Cistus laurifolius* in south-eastern Spain. *Annals of Botany* (in press).
- OLSON J. S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44, 322-331.
- SCHLESINGER W. H. (1985). Decomposition of chaparral shrub foliage. *Ecology* 66 (4), 1353-1359.
- SCHWINTZER C. R. (1984). Production, decomposition, and nitrogen dynamics of *Myrica gale* litter. *Plant Soil* 78, 245-258.
- SHARMA E. Y AMBASHT R. S. (1987). Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the Eastern Himalaya. *J. Ecol.* 75, 997-1010.
- SPECHT R. L. (1988). Mediterranean-type ecosystems. A data source book. Kluwer Academic Publisher.
- STOHLGREN T. J. (1988a). Litter dynamics in two Sierran mixed conifer forests. 1 Litterfall and decomposition rates. *Can. J. For. Res.* 18, 1127-1135.
- STOHLGREN T. J. (1988b). Litter dynamics in two Sierran mixed forests 2: Nutrient release in decomposing leaf litter. *Can. J. For. Res.* 18, 1136-1144.
- SWIFT M. J., HEAL O. W. Y SANDERSON J. M. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology*, 5: Blackwell Scientific Publications.
- VERDU A. M. C. (1984). Circulació de nutrients en ecosistemes forestals del Montseny: Caiguda de virosta i descomposició de les fulles. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.
- XIMENEZ L. (1981). Espectroscopía de absorción atómica. Madrid