

EFICIENCIA, RETRASLOCACION Y BALANCE DE NUTRIENTES EN BOSQUES DE *QUERCUS PYRENAICA* BAJO DIFERENTE PLUVIOMETRIA EN LA SIERRA DE GATA (CENTRO-OESTE ESPAÑOL)

A. MARTÍN¹, I. SANTA REGINA² y J. F. GALLARDO²

RESUMEN

Se ha estimado la eficiencia, retraslocación y balance de nutrientes en cuatro parcelas forestales experimentales en la Sierra de Gata (provincia de Salamanca, España). La especie arbórea dominante es el rebollo (*Quercus pyrenaica* Willd).

La mayor parte del N, P y Ca retorna al suelo a través de la hojarasca, aunque la contribución de Ca por la lluvia o del P en polvos atmosféricos es también importante.

La eficiencia del uso de nutrientes depende de varios factores, estando el orden de importancia de éstos de acuerdo con el bioelemento en cuestión. Así, en el caso de N, P y Ca es primordial su disponibilidad edáfica, mientras que para el K cobra importancia el aporte mediante pluviolixiviados.

Los rebollares sobre granitos (Fuenteguinaldo y El Payo) movilizan anualmente mayor cantidad de N y P que los implantados sobre esquistos (Navasfrías y Villasrubias). La parcela de Villasrubias fue la menos eficiente respecto al Mg, mientras que Navasfrías es la más eficiente para N y P. En general, la parcela de Fuenteguinaldo parece ser el ecosistema forestal menos eficiente.

La retraslocación no parece afectar decisivamente a la eficiencia de uso de los nutrientes, siendo aquélla independiente de la disponibilidad edáfica de bioelementos (al menos para N, K y posiblemente P), una vez superado cierto umbral mínimo; sin embargo, la retraslocación parece estar influenciada por los procesos de absorción y lixiviación que ocurren en el dosel de copas.

Palabras clave: Eficiencia de nutrientes, retraslocación, ciclos biogeoquímicos, ecosistemas forestales, *Quercus pyrenaica*.

INTRODUCCION

La eficiencia en el uso de los nutrientes ha sido definida por FERRÉS, *et al.* (1984) como la producción o fijación de carbono por unidad de nutriente absorbido o disponible. En plantas con corto período de vida la producción por unidad de nutriente absorbido es simplemente el inverso de la concentración de dicho nutriente en los tejidos de la planta, pero, en aquellas de larga vida, parte de los requerimientos anuales de

nutrientes proceden de la reabsorción desde los tejidos senescentes, lo cual les permite usar la misma unidad de nutriente para producir varios órganos vegetativos (VITOUSEK, 1982). Como consecuencia, la concentración de nutrientes sólo aporta un índice muy aproximado de la eficiencia en el uso de los nutrientes en parcelas forestales. En estos casos, parece más apropiado estimarla midiendo la producción primaria neta (aérea y subterránea) por unidad de nutriente absorbido a lo largo del año. Tales medidas son posibles sobre condiciones controladas, pero escasamente practicables en la naturaleza (BIRK y VITOUSEK, 1986). De forma alternativa, VITOUSEK (1982) define la eficiencia con la cual una planta usa los

¹ Área de Edafología, Facultad de Farmacia, Universidad de Salamanca 37071.

² C.S.I.C., Prado. 257, Salamanca 37071 (España).

nutrientes como la cantidad de materia orgánica *despreñada por la planta* (como hojarasca y retorno de raíces), más la almacenada de forma permanente dentro de la misma (en la madera), dividida por la cantidad de nutrientes perdidos (como desfronde, lixiviación desde la canopia o a través del retorno de raíces), más los bioelementos almacenados debido al crecimiento de la vegetación.

Por otro lado, VITOUSEK (1982) señaló que existen muchos datos en la bibliografía sobre el desfronde y la cantidad de N, P, Ca, Mg y K retornados a través de la hojarasca, pero poca información sobre la cantidad de nutrientes almacenados en la madera como consecuencia del crecimiento y, menos aún, sobre el retorno de raíces. Además COLE y RAPP (1981) señalaron que la materia orgánica, el N, el P y el Ca son aportados al suelo en su mayoría por la hojarasca, mientras que el K lo es por los pluviolavados, siendo el Mg intermedio entre estas dos vías y variable según ecosistemas.

Por tanto, VITOUSEK (1982 y 1984) reduce sus estudios a sólo tres elementos (N, P y Ca), definiendo en estos trabajos la eficiencia con la cual el bosque utiliza un nutriente como la cantidad de materia seca producida en el desfronde por unidad de ese nutriente contenida en él (es decir, el inverso de la concentración del nutriente).

Por otra parte, la retraslación permite la utilización repetida de las mismas unidades de nutriente, por lo que constituye una buena estimación de la eficiencia en el uso (SANZ, 1992). Además del probable valor adaptativo de una reabsorción eficiente, se han observado importantes diferencias interespecíficas en los índices de retraslación.

Entre los factores que se supone tienen algún efecto en esas diferencias en la retraslación están la fertilidad del suelo y los que condicionan la demografía foliar.

Fertilidad edáfica

Referente a la influencia de la fertilidad edáfica existen diversas teorías. Así, parece lógico que aquellas especies que se encuentran en lugares más pobres en P o N edáfico posean mayores índices de reabsorción, dado que se ven obligadas

a retenerlos y reutilizarlos lo mejor posible, favoreciendo un reciclado interno más eficiente (SHAVER y MEJILLO, 1984), y permitiendo a la planta una cierta independencia del suministro edáfico.

Por otro lado, podría ser que aquellas especies que se encuentran en lugares de alta fertilidad edáfica necesiten requerimientos elevados de nutrientes (exigentes), lo que les obligaría a utilizarlos de forma más eficiente o bien, debido al mejor *status* nutricional que presentan dichas plantas, poseerían una mayor reserva energética para efectuar el proceso de reabsorción de forma más eficiente (STAAF, 1982).

A estas dos posturas hay que añadir aquella en la que se defiende la independencia del proceso de retraslación con respecto a las condiciones edáficas (SANZ, 1992). En este sentido, algunos autores (CHAPIN y MOILANEN, 1991) indican que el estado nutricional de la planta no afecta a la intensidad con la que se produce la retraslación de N ni de P, y que ésta se ve muy influenciada por el flujo de carbohidratos desde las hojas, existiendo una menor reabsorción de nutrientes cuando se produce una reducción de la capacidad fotosintética.

Período de desfoliación

ESCUADERO *et al.* (1992) señalaron que la retraslación de N no está regida por la disponibilidad de este nutriente en el suelo e indicaron que existe una relación negativa entre la longitud del período de abscisión y el porcentaje de N retraslado. Así, la amplitud del período de abscisión y la retraslación de N y P (SANZ, 1992) estarían controladas por la propia planta, lo que sugeriría que ambas variables se hallan relacionadas a través de una estrategia adoptada por cada especie y que afecta al mismo tiempo a los patrones de demografía foliar y a la dinámica de N y P. Por tanto, ello indicaría que el factor de mayor influencia en el proceso de retraslación sería intrínseco y, como consecuencia, controlado por la propia planta, en contra de los factores extrínsecos (disponibilidad de nutrientes).

Un amplio período de abscisión implica una cierta indeterminación del momento exacto de abscisión de cada hoja. Ante esta circunstancia, una retirada prematura de los nutrientes que cada

hoja posee tendría un efecto negativo sobre la eficiencia fotosintética de las hojas durante el período que les resta de vida. Por el contrario, una retirada tardía supondría un gran incremento de las pérdidas de nutrientes por la hojarasca, puesto que las hojas se desprenderían con todos sus nutrientes. Por ello, las especies con amplios períodos de abscisión deben adoptar una solución de compromiso entre ambos riesgos utilizando la estrategia de mantener unos niveles de retraslocación intermedios, permitiendo el mantenimiento de la función de las hojas en niveles adecuados y reduciendo, también a niveles moderados, la pérdida de nutrientes por desprendimiento prematuro (DEL ARCO *et al.*, 1991). Por el contrario, las especies con un período de abscisión corto tienen determinado con mayor precisión, el momento en el que las hojas se desprenden. De esta forma, dichas especies pueden mantener sus nutrientes en las hojas hasta momento previos al desprendimiento, permitiendo una alta eficiencia en la fotosíntesis y siendo también altamente eficientes en el proceso de retraslocación (SANZ, 1992).

En cualquier caso, la caída gradual parece ser una adaptación al estrés hídrico en regiones de clima árido y semiárido y, por tanto, las especies propias de lugares xéricos muestran índices de retraslocación más bajos.

Tiempo de residencia

Para SANZ (1992) la ineficacia de la retraslocación del P para incrementar el tiempo de residencia de éste en la biomasa foliar explicaría la falta de relación entre la intensidad de retraslocación y el estado nutricional; así, propone dos mecanismos para conseguir alargar el tiempo que el P permanece retenido en la biomasa foliar: a) incrementar la intensidad con la que se realiza la retraslocación, y b) alargar la longevidad foliar. SANZ (1992) demostró que la retraslocación sería un mecanismo ineficaz para alargar el tiempo de residencia de P y sólo es utilizado en especies que poseen corta longevidad foliar; por ello, únicamente las especies caducifolias que posean índices de retraslocación de P superiores al 80% podrían lograr tiempos de residencia de P en la biomasa foliar similares a los que se obtendrían con longevidades foliares similares a las de las especies perennifolias.

En cualquier caso, es difícil comparar los resultados de retraslocación de diferentes estudios, debido a que en algunos se aportan datos en base a concentraciones, en otros se hace por hoja o por unidad de área foliar, y en otros en base a la canopia total. Por tanto, a continuación se tratarán de describir las diferentes formas de estimar la retraslocación, con los posibles inconvenientes que pueden presentar.

Para FERRÉS *et al.* (1984) el retorno de nutrientes al suelo (desfronde más retraslocación neta) expresa las cantidades de los distintos elementos que circulan en el ciclo rápido interno del ecosistema. La retención estaría formada por los nutrientes que se incorporan a la biomasa de troncos y ramas que se produce cada año y que entran, por tanto, en un ciclo mucho más lento. La suma del retorno y de la retención sería la absorción. Por otro lado, los requerimientos serían la suma de la retención y de la mineralomasa de las hojas producidas en el año en curso. Cuando los requerimientos son mayores que la absorción, la planta debe cubrir el resto de sus necesidades de nutrientes retranslocándolos de los órganos viejos a los órganos nuevos. Esta forma de cálculo presentaría el inconveniente de que al calcular la absorción anual no debería contabilizarse en el retorno la fracción leñosa del desfronde.

Otro problema que puede surgir en ciertas especies, como FERRÉS *et al.* (1984) señalaron, es la posible retraslocación de N desde las hojas viejas a los frutos, ya que el N de los frutos se contabiliza en el retorno y, por tanto, no aparece como retranslocado al restar la absorción de los requerimientos. Otra forma de estimar estos autores la retraslocación consistiría en comparar las concentraciones medias de las hojas del desfronde con las de las hojas verdes de dos o más años de edad, en especies perennifolias. En este tipo de cálculo no se contemplan las pérdidas de nutrientes debidas a la lixiviación y, por tanto, se estaría sobrevalorando el valor de la retraslocación. En cualquier caso, no es válido para las especies caducifolias (como las de este estudio), y habría que adaptar el cálculo de la retraslocación sustituyendo las hojas perennifolias de dos o más años por hojas verdes que han terminado la fase de crecimiento en los caducifolios.

Por otra parte, CARCELLER *et al.* (1993), trabajando con hayedos, calcularon la retraslocación

como la diferencia entre la mineralomasa foliar presente en el bosque a finales de agosto y la suma total de nutrientes que vuelven al suelo por el desfronde foliar en los meses de septiembre, octubre y noviembre. Al igual que en el caso anterior, tampoco se contemplarían las pérdidas por lixiviación, aunque sí se contemplaría la posibilidad de que las hojas que caen antes del período de mayor desfronde no contribuyan a la retraslocación de nutrientes, debido a que su desprendimiento prematuro hace que retornen con todos sus nutrientes. PIRES *et al.* (1994), trabajando en castañares, establecieron el índice de retraslocación comparando las concentraciones de las hojas en septiembre con la concentración media de la hojarasca foliar y, por tanto, tampoco tienen en cuenta las posibles pérdidas por lixiviación, ni la caída prematura de hojas.

LEONARDI *et al.* (1994) estimaron los índices de retraslocación como la diferencia entre el contenido de nutrientes en las hojas y el contenido en la hojarasca foliar, lo cual es una estimación que posee las mismas limitaciones que la realizada por PIRES *et al.* (1994). Como se señaló anteriormente, las especies que ocupan los lugares más xéricos muestran los menores índices de retraslocación (DEL ARCO *et al.* 1991) y, como consecuencia, la influencia del agua sobre la eficiencia de la retraslocación sería indirecta, ejerciendo su efecto sobre la duración del período de abscisión.

En los ecosistemas mediterráneos semiáridos resulta, probablemente, más apremiante dar respuesta a los factores derivados del estrés hídrico que a los derivados del estrés nutricional. Por tanto, los niveles de retraslocación de P difieren significativamente entre las distintas especies, siendo mayor en conjunto en especies caducifolias (SON Y GOWER, 1991), que en perennes. Para una misma especie estos niveles se mantienen en la mayoría de los casos más o menos constantes, independientemente de los distintos hábitats que ocupe.

Los mayores movimientos de entrada de N, P y K a las hojas se producen en los primeros estadios de crecimiento y desarrollo foliar (ESCUADERO *et al.* 1992, SANZ 1992, GALLEGRO *et al.* 1994), encontrándose posteriormente las mayores concentraciones en estas primeras fases y, como consecuencia de los efectos de dilución debidos al aumento de la masa foliar, las concentraciones

disminuyen hasta el momento en que se alcanza una máxima masa foliar, etapa en la cual se produce una estabilización de la concentración (SANZ 1992). El contenido máximo de N por hoja para *Quercus pyrenaica* se alcanza sólo dos o tres meses después de iniciado el crecimiento (ESCUADERO *et al.* 1992, prolongándose la fase de estabilización hasta casi el final de la vida de las hojas (GALLEGO *et al.* 1994); es decir, la fase de estabilización tendría una duración de cuatro a cinco meses para las especies caducifolias.

El objetivo del presente trabajo es estimar la eficiencia de uso y balance de los distintos macronutrientes, según diferentes criterios y, a su vez, intentar dilucidar cuáles son los factores que condicionan dichos procesos en parcelas de *Quercus pyrenaica* Willd. desarrollados en litología y pluviometría diferentes.

MATERIAL Y METODOS

Descripción de la zona de estudio

Las parcelas experimentales se encuentran localizadas en la comarca de «El Rebollar» (Sierra de Gata), Provincia de Salamanca, Centro-Oeste español; las coordenadas del área son 40° 19' N y 6° 43' W.

Se han seleccionado cuatro parcelas experimentales de monte bajo de *Q. pyrenaica*, que reciben el nombre de Fuenteguinaldo (FG), Villasrubias (VR), El Payo (EP) y Navasfrías (NF), cuyas características aparecen en la Tabla I.

Los bosques predominantes son rebollares de *Quercus pyrenaica* Willd., desde una densidad de 1.043 árboles ha⁻¹ en la parcela Villasrubias, a 406 árboles ha⁻¹ en la de El Payo (MARTÍN, 1995). Esta misma parcela es la que posee un diámetro medio (*D.B.H.*) mayor (25 cm), mayor altura media de los rebollos (17 m), y más biomasa aérea (131 Mg ha⁻¹); los valores más bajos corresponden a la parcela de Villasrubias (11 cm, 8,5 m y 63,8 Mg ha⁻¹, respectivamente; Tabla I).

El clima de la comarca se caracteriza por inviernos lluviosos y veranos secos y cálidos, habiéndose clasificado como Mediterráneo, siendo la pluviometría media anual 1.580 mm año⁻¹ y la temperatura media anual 10,4 °C en Navasfrías, y de 720 mm año⁻¹ y 12,9 °C en Fuenteguinaldo, respectivamente (Tabla I).

TABLA I
 CARACTERÍSTICAS DE LAS CUATRO PARCELAS EXPERIMENTALES (N.d.: SIN DATOS)

PARCELAS	Fuenteguinaldo (FG)	Villasrubias (VR)	El Payo (EP)	Navasfrías (NF)
Altitud (m a.s.l.)	870	900	940	1000
Geología	Granito calcoalcalino	Grauvacas	Granito calcoalcalino	Grauvacas
Tipo suelo (F.A.O., 1989).....	Cambisol húmico	Cambisol húmico	Cambisol húmico	Cambisol húmico
Densidad (árboles ha ⁻¹)	738	1.043	406	820
D.B.H. (cm)	16,5	11,0	25,4	15,2
Altura media (m)	12	8,5	17,5	13
Biomasa aérea (Mg ha ⁻¹)	98,0	63,8	130,8	64,5
L.A.I. (m ² m ⁻²)	2,6	2,0	1,9	1,8
Area basal (m ² ha ⁻¹)	21,2	13,5	19,9	15,6
Producción aérea (Mg ha ⁻¹)	4,1	2,8	3,5	2,6
P media anual (mm)	720	872	1.245	1.580
t media anual (°C)	12,9	N.d.	8,1	10,4

D.B.H.: Diámetro medio a 1,3 m; L.A.I.: Índice foliar; P: Pluviometría; t: Temperatura.

Los suelos se clasifican, en general, como *Cambisoles húmicos*, desarrollándose sobre pizarras y grauvacas Paleozoicas en las parcelas de Navasfrías y Villasrubias, y sobre granitos calcoalcalinos en las de El Payo y Fuenteguinaldo (Tabla I). Algunas características fisicoquímicas y bioquímicas se muestran en la Tabla II. Se tomaron muestras de suelos de los diferentes horizontes genéticos de los perfiles modales de cada parcela forestal.

Métodos

La mayoría de los aspectos metodológicos, junto con resultados de producción aérea anual, se ofrecen en el trabajo de MARTÍN (1995); otros resultados concernientes a la biomasa aérea se encuentran en GALLARDO *et al.* (1992); por último, MORENO (1994) estudió el balance hídrico y la concentración de bioelementos en las distintas aguas. La producción de hojarasca se contabilizó entre Febrero de 1990 y Febrero de 1993.

Los aumentos anuales de biomasa de troncos y ramas se han evaluado a partir de las ecuaciones de regresión entre el diámetro del tronco a 1,3 m (D.B.H.) y la biomasa de troncos o ramas establecidas por GALLEGÓ *et al.* (1994), teniendo en cuenta el incremento anual de D.B.H. Tales datos, multiplicados por la composición mineral media de aquéllos, permitieron calcular las can-

tidades de nutrientes retenidas anualmente dentro de la planta debido al crecimiento.

Los siguientes métodos se emplearon para el análisis químico de los diferentes componentes de la hojarasca: N total mediante un analizador Macro-N Heraeus; P total mediante colorimetría del amarillo del vanadomoltrato; Ca y Mg total por ataque ácido y determinación final mediante espectrometría de absorción atómica Varian 1240A; y K mediante fotometría de llama.

Se realizaron también las siguientes determinaciones analíticas en suelos: C orgánico edáfico por vía húmeda mediante el método del dicromato potásico (JACKSON, 1976); N total mediante un analizador Macro-N Heraeus; Ca and K asimilables por extracción con 1N acetato amónico (pH 7,0); P asimilable mediante el clásico método de BRAY-KURTZ (1945); y los cationes de cambio y capacidad catiónica total de cambio según CHAPMAN (1965), determinando finalmente los cationes mediante espectrometría de absorción atómica.

Se han determinado dos índices de eficiencia englobando diferentes factores.

El primero de ellos es el definido por VITOUSEK (1982) como materia seca producida en el desfronde por unidad de nutriente contenido en ella, utilizado con frecuencia; este índice se representa en la Tabla III como V.I. (índice de eficiencia).

TABLA II
 PROPIEDADES FÍSICOQUÍMICAS Y BIOGEOQUÍMICAS DE CUATRO SUELOS FORESTALES (*QUERCUS PYRENAICA*)

PARCELAS	Horizontes	pH (agua)	C orgánico (mg g ⁻¹)	N total (g kg ⁻¹)	P asimilable (mg kg ⁻¹)	Ca asimilable (mg kg ⁻¹)	K asimilable (mg kg ⁻¹)	C.E.C. (cmole kg ⁻¹)	S (cmole kg ⁻¹)	Ca ²⁺ intercambio (cmole kg ⁻¹)	Mg ²⁺ intercambio (cmole kg ⁻¹)	K ⁺ intercambio (cmole kg ⁻¹)	Na ⁺ intercambio (cmole kg ⁻¹)	V (%)
Navasfrías	Ah1	4,9	105	4,98	6,3	300	136	36,1	2,7	1,4	0,7	0,5	0,1	7,5
	Ah2	4,8	58	3,37	2,1	100	44	25,8	0,6	0,1	0,3	0,2	0,0	2,3
	Bw	5,0	5,0	0,47	3,2	100	12	14,4	0,4	0,2	0,1	0,1	0,0	2,8
El Payo	Ah	4,7	77	4,69	9,1	800	152	29,1	1,5	0,6	0,4	0,5	0,0	5,2
	ABw	5,2	32	2,19	7,7	2.100	36	16,3	0,9	0,4	0,0	0,3	0,2	5,5
	BwC	5,0	5,2	0,47	3,5	1.500	20	12,4	0,8	0,4	0,0	0,2	0,1	6,5
	C	4,8	4,9	0,53	3,0	1.000	16	16,4	0,8	0,5	0,1	0,1	0,1	4,9
Villasrubias	Ah	4,6	67	3,99	7,7	300	16	25,1	1,3	0,1	0,5	0,4	0,3	5,2
	Bw	5,1	12	1,25	1,4	200	16	9,4	0,4	0,0	0,1	0,1	0,2	4,3
	C	5,2	6,1	0,91	2,8	200	28	6,6	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	1,5
Fuentequinaldo	Ah	5,4	42	3,22	44	600	80	23,7	10	8,2	1,3	0,7	0,0	4,3
	ABw	5,1	25	2,08	65	4.600	304	16,3	1,6	0,8	0,4	0,4	0,0	9,8
	Bw	5,3	12,3	1,35	22	1.200	24	12,4	0,1	0,0	0,0	0,1	0,0	8,1
	C	5,3	4,4	0,39	40	800	64	15,8	0,4	0,3	0,1	0,0	0,0	2,5

C.E.C.: Capacidad de cambio catiónico; S: Suma de bases, V: Grado saturación de bases.

TABLA III
 INDICES DE EFICIENCIA DE NUTRIENTES (V.I. y G.E.I.). UNIDADES EN kg ha⁻¹ año⁻¹,
 EXCEPTO PARA LOS INDICES (N.d.: SIN DATOS). UN SIGNO NEGATIVO INDICA ABSORCION

PARCELAS	Parámetros	Materia seca	N	P	Ca	Mg	K
Navasfrías (NF)	Desfronce	2.601	34,1	1,6	18,1	5,0	6,0
	Crecimiento	4.691	17	1,9	47,7	2,1	9,6
	Lixiviación	-	-4,9	-0,04	1,7	2,5	4,5
	V.I.	-	76	1.620	144	n.d.	433
	G.E.I.	-	158	2.124	108	762	362
El Payo (EP)	Desfronce	3.489	48,9	3,0	19,8	5,8	9,4
	Crecimiento	1.984	9,0	0,7	15,6	0,6	4,5
	Lixiviación	-	-6,1	0,6	0,3	2,4	9,6
	V.I.	-	71	1.168	176	n.d.	370
	G.E.I.	-	106	1.304	154	626	234
Villasrubias (VR)	Desfronce	2.831	28,9	1,9	14,5	6,1	6,4
	Crecimiento	3.651	12,8	1,0	28,8	1,6	7,0
	Lixiviación	-	-9,8	0,2	2,0	4,4	7,8
	V.I.	-	98	1.529	196	n.d.	445
	G.E.I.	-	203	2.129	143	539	306
Fuenteguinaldo (FG)	Desfronce	4.088	51,3	4,6	32,9	8,0	11,9
	Crecimiento	7.400	25,4	2,4	105	3,0	11,7
	Lixiviación	-	-5,1	1,3	0,9	2,0	9,4
	V.I.	-	80	898	124	n.d.	344
	G.E.I.	-	160	1.398	83	889	348

El segundo índice determinado G.E.I. (índice de eficiencia general) será aquél en el que se engloban todos los términos dados por VITOUSEK (1982), excepto la contribución de las raíces (no determinada en este estudio) y, por tanto, vendrá definido por la siguiente fórmula:

$$G.E.I. = \frac{\text{Materia seca en el desfronde} + \text{Materia seca producida por crecimiento}}{\text{Nutrientes retornados por hojarasca} + \text{Retenidos por crecimiento} + \text{Lixiviación}}$$

Habría que indicar que en aquellos casos en que existe una absorción de nutrientes durante el paso del agua a través de la canopia, la lixiviación se toma con signo negativo, puesto que son elementos cuya procedencia es externa al sistema y no son absorbidos directamente por las raíces. Por último, si se aplica con rigor este último índice (G.E.I.), al calcular la absorción anual (el denominador de esa fórmula no debería contabilizarse en el retorno la fracción leñosa del desfronde, pero es práctica habitual utilizar el retorno total.

RESULTADOS Y DISCUSION

a) Índices de eficiencia

El retorno mayoritario de N, P y Ca se produjo, según MARTÍN *et al.* (1995), a través de la hojarasca (Tabla III), pero con una importancia significativa de la precipitación incidente para Ca y de la deposición seca para P. Además, se produce una absorción de N desde los aportes atmosféricos que representa un 18% del retorno por hojarasca; asimismo se produce una lixiviación de P desde la canopia que representa un 13% del retorno por hojarasca, siendo el Ca lixiviado. Por tanto, hay que considerar estos factores en el cálculo de la eficiencia, de lo contrario, representaría un error considerable.

Nitrógeno

Si se atiende al primero de los índices considerados (V.I.) las parcelas de EP y NF son las que utilizan el N de forma menor eficiente (Tabla III), siendo VR la más eficiente; en todo caso, los valores obtenidos (entre 71 y 98) son inferiores a los

determinados por FERRÉS *et al.* (1984) para encinar (152), abetal (157) y hayedo (170), o al obtenido por NÚÑEZ *et al.* (1993) en jarales (225); aunque son similares al determinado por CARCELLER *et al.* (1993) en hayedo (99), o los aportados por VITOUSEK (1982) para bosques caducifolios templados. Para el N, BIRK y VITOUSEK (1986) encontraron que la eficiencia disminuye a medida que aumenta el N disponible; asimismo FERRÉS *et al.* (1984) atribuyen la mayor eficiencia a una menor disponibilidad de N en el suelo, causada por el retardo en el proceso de descomposición originado por la falta recurrente de agua. En este trabajo, se puede ver que las parcelas con mayor cantidad de N total en el suelo (Tabla II) son las que hacen un uso menos eficiente de este nutriente. En todo caso, los contenidos totales de N edáfico en VR y FG son muy similares (Tabla II), al igual que los índices de eficiencia. Por tanto, se podría decir que los valores moderados o incluso bajos de eficiencia de N de estos bosques se correspondería con valores moderados o altos de N edáfico, respectivamente. Así pues, las condiciones favorables para la pérdida de N en estos bosques (la caída de hojas coincide con el período de máximas precipitaciones y con el inicio de la inactividad de los árboles) son compensadas por una rápida colonización de la hojarasca por microorganismos que moderan la liberación de N y por una absorción de este nutriente por la canopia, más que por el uso muy eficiente de dicho nutriente. Así, DEL ARCO *et al.* (1991) señalaron que la retraslocación de N es uno de los procesos clave por los cuales las plantas alcanzan la máxima eficiencia en su uso.

Fósforo

Se observa una mayor eficiencia del P en el caso de los rebollares asentados sobre pizarras (NF y VR) que en los asentados sobre granitos (Tabla III). Los índices de eficiencia son muy similares en VR y NF y, de hecho, QUILCHANO (1993) no observó diferencias significativas en el contenido edáfico de P entre estos dos bosques (Tabla II), aunque sí existían con los otros dos rebollares. Si se comparan estos valores con los encontrados en la bibliografía, se puede ver que todos ellos son inferiores al encontrado por FERRÉS *et al.* (1984) para hayedo (2416), pero similares a los estimados por ellos mismos para abetal (1518) o enci-

nar (1246), y por CARCELLER *et al.* (1983) para hayedo (1438), o los encontrados por VITOUSEK (1982) para bosques caducifolios templados o ecosistemas de tipo mediterráneo; aunque si sólo se considera el VI, la parcela de FG sería menos eficiente en la utilización de P que la mayoría de bosques de tipo mediterráneo, al igual que señalaron NÚÑEZ *et al.* (1993) para el caso de *Cistus ladanifer* (893) en la provincia de Badajoz.

Calcio

Se observa (Tabla III) que el índice para Ca más alto corresponde a la parcela con una menor concentración de Ca asimilable y Ca^{2+} de cambio edáficos (VR), mientras que es FG la que presenta un menor índice y un mayor contenido edáfico. Así, CARCELLER *et al.* (1993) señalaron que bajo situaciones de estrés nutricional, ya sea por oligotrofia de los suelos, ya por baja disponibilidad hídrica, la planta responde con un aumento de la eficiencia. La eficiencia de Ca de los cuatro bosques estudiados se sitúan entre las dadas por VITOUSEK (1982) para bosques caducifolios templados, siendo algo superiores a los dados por FERRÉS *et al.* (1984) para hayedo (113) o encinar (111).

Magnesio

Sólo se ha estimado el segundo de los índices (G.E.I.), ya que su retorno al suelo está condicionado, en gran medida, por el aporte a través de los pluviolavados. Aplicando ese índice se puede comprobar que en las parcelas de estudio el orden de eficiencia de Mg es justamente el opuesto al establecido en el caso del Ca (Tabla III); es decir, VR sería la parcela que presenta una menor eficiencia en el uso de Mg, quizás debido al posible desequilibrio nutricional Ca/Mg, lo que provoca la absorción de Mg en los bosques donde el suelo presenta un déficit de Ca (MARTÍN, 1995).

Potasio

La parcela de NF es la que presenta un mayor índice G.E.I. para el K (Tabla III), mientras que es VR la que presenta un mayor índice VI, y es justamente la parcela más escasa en nutrientes. Para el K la importancia cuantitativa de los pluviolavados es muy diferente entre parcelas y, por

tanto, debe ser considerado este factor en los resultados al calcular los índices de eficiencia.

Por otra parte, los resultados obtenidos en algunos estudios apuntan hacia la disponibilidad de nutrientes como posible factor determinante de eficiencia. Por tanto, parece lógico que los nutrientes sean usados más eficientemente en los lugares oligotróficos, y que su uso eficiente sea fundamental para la supervivencia de las especies de tales lugares. Sin embargo, no está claro si la mayor eficiencia observada en los suelos oligotróficos es una característica de la especie que los ocupa, o una respuesta fenotípica de los individuos a la baja disponibilidad de nutrientes (BIRK y VITOUSEK, 1986).

b) Retraslocación

Teniendo en cuenta todas las observaciones realizadas anteriormente, y tratando de solventar en la medida de lo posible los inconvenientes descritos para el cálculo de retraslocación, se estima el índice de retraslocación (Re) calculado mediante la siguiente expresión:

$$\text{Re} (\%) = \frac{M - (R + L)}{M} \times 100$$

donde M sería la mineralomasa (kg ha^{-1} ; M se estimó a partir del abatimiento de un número representativo de árboles de cada clase diamétrica presente en cada parcela, con la correspondiente extrapolación a la superficie de una hectárea), R sería el retorno a través del desfolde foliar a partir del período de máxima caída del mismo año en que se realizó la estimación de M , y L sería la lixiviación.

Con este tipo de estimación se considera que se puede eliminar el problema señalado por FERRÉS *et al.* (1984) de no considerar la lixiviación. Por otro lado, al igual que CARCELLER *et al.* (1993), se supone que las hojas que se desprenden antes del período normal de abscisión no han retranslocado sus nutrientes, al caer por accidentes mecánicos (SANZ, 1992) sin pasar por la fase de senescencia (situación que podría ser importante en EP, al estar muy afectado por agentes defoliadores) y, como consecuencia, su consideración en el cálculo infravaloraría el índice de retraslocación.

Retraslocación del N

El mayor problema que se plantea en el cálculo de este índice es la retraslocación del N, ya que existe una absorción a nivel de la canopia (MORENO, 1994); al carecer de datos mensuales de lixiviación o absorción y tener que trabajar con datos anuales, no se puede saber el momento exacto en el que se produce esa absorción. En este cálculo se ha considerado que la absorción a nivel de la canopia se producirá en los primeros estadios de crecimiento y desarrollo foliar, debido a la mayor necesidad de N en esta fase de desarrollo y, por tanto, se considera que esa cantidad de N ya estaría englobada en el valor de mineralomasa (valor estimado en la fase de estabilización de concentraciones). Como consecuencia, para la estimación de la retraslocación de N (ReN) se utiliza la siguiente expresión:

$$\text{ReN} (\%) = \frac{M - R}{M} \times 100$$

donde los diferentes términos ya han sido definidos con anterioridad.

Los valores de retralocación de N son similares en todas las parcelas, excepto en NF, donde el índice Re es muy superior (Tabla IV). Estos valores son inferiores a los aportados por ESCUDERO *et al.* (1992) para *Quercus pyrenaica* (46%), o para la mayor parte de las especies caducifolias (valores entre el 69% de *Betula pubescens* y el 37% de *Crataegus monogyna*), a los aportados por CARCELLER *et al.* (1993) para *Fagus sylvatica* (63%), y a los presentados por CHAPIN y MOILANEN (1991) para *Betula papyrifera* (entre 58 y 65%); es decir, se podría considerar que estos resultados, al igual que los estimados para los índices de eficiencia de N, son moderados o incluso bajos con respecto a los aportados en la bibliografía. Todo esto podría ser consecuencia de la diferente forma de cálculo de los índices considerados aunque, como ya se ha comentado, esta razón no sería válida, al menos, al ser comparada con el estudio realizado por CARCELLER *et al.* (1993), ya que el cálculo ha sido el mismo.

Por otro lado, dado que la duración del período de abscisión es muy similar en nuestras parcelas forestales al tratarse de la misma especie y prácticamente sometidas a las mismas condiciones

TABLA IV
INDICES DE RETRASLOCACION ESTIMADOS. (ABSOLUTOS EN kg ha⁻¹ Y RELATIVOS EN %)

PARCELAS	Retraslocación	N	P	K
Navasfrías (NF)	Absoluto	27	1,8	1,8
	Relativo	58	58	18
El Payo (EP)	Absoluto	7,0	0,5	3,6
	Relativo	23	18	22
Villasrubias (VR)	Absoluto	9,4	1,6	5,3
	Relativo	32	49	33
Fuenteguinaldo (FG)	Absoluto	11,5	1,1	4,7
	Relativo	27	20	26

ambientales, sería de esperar que los índices de retraslocación fueran similares como, de hecho, ocurre. Además, parece existir una cierta independencia entre esos índices y las características edáficas. Los bajos valores obtenidos se podrían explicar teniendo en cuenta que las especies sólo tienen una eficiente reabsorción de los nutrientes cuando pueden derivar otros beneficios en el empleo de esa estrategia y no incurrir en costos excesivos (por ejemplo, cuando los nutrientes almacenados en las hojas viejas puedan ser utilizados de forma más eficiente en otras partes de la planta; SANZ, 1992). Este hecho no parece suceder probablemente en estos bosques, dada la baja producción de frutos (MARTÍN, 1995) y, posiblemente, lo que influya también en los bajos valores de los índices obtenidos sea la absorción de N por la canopia que, debido a la gran cantidad de N aportada por las deposiciones secas (MORENO 1994), el coste energético para el árbol podría ser menor que el que se supone para una retraslocación intensa. En este mismo sentido, la mayor precipitación en NF implicaría un mayor lavado de las deposiciones secas, con lo cual el coste energético para el árbol podría ser más elevado y se vería obligado a una mayor retraslocación. Por tanto, se podría deducir que la eficiencia en la retraslocación del N foliar no afecta de forma decisiva en la eficiencia en el uso general de ese nutriente.

Retraslocación del P

Al observar los valores obtenidos, con relación al P se puede comprobar que existen dos grupos de

valores, según el tipo de material geológico subyacente (Tabla IV); es decir, por un lado se tienen las dos parcelas desarrolladas sobre pizarras (valores en torno al 50%) y, por otro, las asentadas sobre material granítico (valores próximos al 20%). Dentro de cada uno de los grupos las diferencias entre los índices de retraslocación obtenidos son mínimas, a pesar de que QUILCHANO (1993) obtuvo diferencias significativas entre los contenidos de P asimilable entre EP y FG (hay cuatro veces más P asimilable en FG que en EP; Tabla II). Por tanto, aunque no existe una clara relación entre la disponibilidad edáfica de P y su retraslocación, sí parece existir una influencia del tipo de material subyacente, lo que podría indicar la existencia de una relación hasta el momento en que se supera un cierto valor de disponibilidad edáfica o de cantidad de P en las estructuras vegetales, el cual no puede ser estimado a partir de este estudio, dado el escaso número de suelos estudiados.

Los índices de retraslocación obtenidos son similares a los obtenidos por SANZ (1992) para *Q. pyrenaica* (entre 33 y 65%), o para otras especies caducifolias (valores comprendidos entre 76% para *B. pubescens* y 27% para una parcela de *Fraxinus angustifolia*); siendo similares a los dados por CARCELLER *et al.* (1993) para *F. sylvatica* (50%), o a los de CHAPIN y MOILANEN (1991) para *B. papyrifera* (entre 27 y 45%).

Se puede observar (Tabla IV) que aquellos bosques que poseen una alta eficiencia en la retraslocación de N en las hojas senescentes, también poseen mayor eficiencia en la retraslocación de P

(ReP). Así, SANZ (1992) obtuvo correlación para especies caducifolias, la cual daba una relación altamente significativa del tipo:

$$\text{ReP} = 5,49 + 0,98 (\text{ReN}) \quad r = 0,70 \quad p = 0,01$$

siendo ReP y ReN los índices de retraslocación de P y N, respectivamente; como se observa, la pendiente de la recta es prácticamente igual a la unidad, lo que revela la total proporcionalidad entre ambas variables.

Retraslocación del K

Se observa un índice de retraslocación, inferior al 59% obtenido por CARCELLER *et al.* (1993) para hayedos; hay que tener en cuenta que estos autores no consideraron la posible lixiviación, que es muy importante en el caso del K, por lo que estos valores serían difícilmente comparables. El índice más elevado se tiene en VR, precisamente la parcela con un menor contenido edáfico de K, aunque este factor no parece influir en gran medida a la retraslocación de este elemento y, así, la otra parcela asentada sobre esquistos (NF) tiene un contenido de K asimilable menor que en EP (Tabla II) y, en cambio, posee la menor retraslocación. En todo caso, las diferencias entre parcelas se ven oscurecidas al participar dos factores (retorno foliar y lixiviación) de similar importancia.

c) Balances de nutrientes

Se utilizarán los datos presentados en la Tabla V y los obtenidos por MARTÍN (1995) para realizar un balance en el suelo y, así, poder determinar la cantidad de nutrientes perdida anualmente por el suelo debido a la absorción de la vegetación.

En este balance (Tabla VI) sólo se consideran las pérdidas por absorción radicular (sin considerar el aumento de biomasa radicular) y las ganancias por hojarasca foliar y pluviolavados. Es decir, es un balance parcial y únicamente considera al arbolado, no incluyéndose las pérdidas debidas a drenaje profundo o escorrentía superficial, ni tampoco los aportes por muerte de árboles, descomposición de raíces u otras fracciones de la hojarasca diferentes a las hojas, ni tampoco la alteración de la roca madre. Es, por tanto, una primera aproximación al balance real. Dado que en FG no se encontraron pérdidas de agua por drenaje profundo (MORENO, 1994), el balance es más real para esta parcela.

La absorción de nutrientes desde el suelo es la suma del retorno (desfronde + lixiviación) y de la retención que se produce cada año en la biomasa de troncos y ramas. Igual que se señaló al hablar de los índices de eficiencia, en aquellos casos en que existe una absorción de nutrientes al paso del agua a través de la canopia, la lixiviación se toma

TABLA V

APORTE MINIMO ANUAL DE NUTRIENTES (kg ha⁻¹ año⁻¹) AL SUELO POR LAS HOJAS (VEASE MARTÍN *et al.* 1995). (UN SIGNO NEGATIVO SIGNIFICA QUE NO EXISTE RETORNO DE NUTRIENTE)

PARCELAS	Parámetro	N	P	Ca	Mg	K
Navafriás	Retorno por hojas	5,5	0,7	7,3	2,1	2,6
	Pluviolavado	3,0	0,7	12,8	4,7	8,4
	Aporte total	8,5	1,4	20,1	6,8	11,0
El Payo	Retorno por hojas	7,8	1,2	6,8	1,5	3,5
	Pluviolavado	3,5	1,5	12,3	5,9	15,3
	Aporte total	11,3	2,7	19,0	7,4	18,7
Villasrubias	Retorno por hojas	1,0	0,6	5,9	2,4	2,6
	Pluviolavado	3,1	1,2	11,8	6,3	13,6
	Aporte total	4,1	1,8	17,7	8,7	16,1
Fuenteaguinaldo	Retorno por hojas	4,3	1,6	10,9	1,6	4,5
	Pluviolavado	3,4	2,5	11,0	6,3	17,7
	Aporte total	7,7	4,1	21,8	7,9	22,1

TABLA VI

BALANCE DE NUTRIENTES ($\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) EN LOS SUELOS FORESTALES. (SE CONSIDERAN ÚNICAMENTE LAS PERDIDAS DEBIDAS A LA ABSORCIÓN RADICULAR (A) Y LAS GANACIAS (R) POR RETORNO DE LA HOJARASCA FOLIAR Y PLUVIOLAVADOS)

PARCELAS	Parámetro	N	P	Ca	Mg	K
Navasfrías	Aborción (A)	46,2	3,4	67,5	9,6	20,2
	Aporte total (R)	8,5	1,4	20,1	6,8	11,0
	A - R	37,6	2,1	47,4	2,8	9,1
El Payo	Aborción (A)	51,7	4,2	35,6	8,7	23,4
	Aporte total (R)	11,3	2,7	19,0	7,4	18,7
	A - R	40,5	1,5	16,6	1,4	4,7
Villasrubias	Aborción (A)	32,0	3,0	45,2	12,0	21,2
	Aporte total (R)	4,1	1,8	17,7	8,7	16,1
	A - R	27,9	1,2	27,6	3,4	5,0
Fuenteguinaldo	Aborción (A)	71,7	8,2	139	12,9	33,0
	Aporte total (R)	7,7	4,1	21,8	7,9	22,1
	A - R	64,0	4,2	117	5,0	10,8

con signo negativo al constituir una cantidad de nutrientes que no son tomados del suelo. Además, en el desfronde se contabiliza la fracción leñosa, dado que es práctica habitual, aunque quizá sería más correcto no hacerlo. Así, los valores de absorción se pueden calcular a partir de los presentados en la Tabla III pudiéndose escribir:

$$\text{Absorción} = \text{Desfronde} + \text{Crecimiento} + \text{Lixiviación}$$

Los resultados así obtenidos se expresan en la Tabla VI. En dicha Tabla, además de la absorción por la planta (A), se expone el aporte mínimo anual de nutrientes al suelo considerando la suma de lo cedido por hojas (MARTÍN, 1995) y el aporte por pluvio lavado (R; véase Tabla IV); así, la diferencia entre absorción y aporte (A - R) será lo perdido anualmente por el suelo si el signo es positivo (o el aumento de reservas edáficas, si el signo fuera negativo).

Nitrógeno

Las parcelas asentadas sobre granito son las que movilizan mayores cantidades anuales de N (mayores absorciones y mayores aportes al suelo), aunque las reservas edáficas deben, en todos los rebollares, suplir alrededor de un 85% de la absorción (Tabla VI). El suministro de N depen-

de en gran medida de la mineralización del humus edáfico (MARTÍN, 1995).

Fósforo

Las parcelas asentadas sobre granito movilizan más P a través de su ciclo externo, mostrando mayores absorciones (Tabla VI), mayores retornos por hojarasca y mayores aportes por pluvio lavado (Tabla V), mostrando unos menores índices de retraslocación (Tabla IV). Como consecuencia de todo esto, las parcelas sobre pizarra se muestran como más eficientes en el uso de este nutriente (Tabla III), necesiándose en la de FG alrededor de $4 \text{ kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ adicionales de P del suelo.

Calcio

La mayor cantidad de Ca edáfico en FG (Tabla II) da lugar a una absorción muy superior a la que se produce en las otras parcelas; hay que hacer notar que los aportes al suelo son muy similares en todas las parcelas (Tabla VI) y, por tanto, en FG el 84% de la absorción se debe suplir desde las reservas edáficas ($117 \text{ kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$). MARTÍN (1995) obtuvo sólo un 44% ($16 \text{ kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) en un castañar cercano (bosque más eficiente).

Magnesio

La parcela de VR es la que presenta un ciclo de Mg más intenso (debido al posible desequilibrio nutricional Ca/Mg ya señalado), teniendo una mayor liberación por la hojarasca y un mayor aporte por pluviolavado (Tabla V), aunque no en suficiente cantidad para suplir las necesidades del arbolado.

Potasio

La parcela de FG es la que tiene unos mayores requerimientos de K (Tabla VI), que queda suplido en gran medida por las reservas edáficas, aún cuando sea intensa la liberación de este elemento de la hojarasca (Tabla V).

CONCLUSIONES

Al calcular índices de eficiencia ha de tenerse en cuenta todos los factores implicados (lixiviación, absorción, retención, desfronde y crecimiento). Asimismo, la eficiencia con la que un nutriente es utilizado depende de diversos factores, siendo la disponibilidad de dichos nutrientes en el suelo uno de los factores condicionantes de eficiencia

en el caso del N, P y Ca, mientras que el aporte por pluviolavado lo sería para el K.

La retraslocación no afecta de forma decisiva a la eficiencia con la que el bosque utiliza los nutrientes, presentando cierta independencia de la disponibilidad edáfica de bioelementos, al menos para N, K y, posiblemente, para P una vez sobrepasado un cierto límite de disponibilidad. Por otro lado, la retraslocación de nutrientes parece estar condicionada, por los procesos de absorción y lixiviación que se producen en la canopia vegetal.

Las parcelas situadas sobre granitos (FG y EP) movilizan anualmente mayor cantidad de N y P que las desarrolladas sobre esquistos (NF y VR). La parcela de Villasrubias es la menos eficiente en relación al Mg, mientras que la de Navasfrías es la más eficiente para N y P. En general, la parcela de Fuenteguinaldo es la menos eficiente de todos los rebollares.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo ha sido posible gracias a la colaboración de la Junta de Castilla y León, así como a la financiación con cargo al Programa MEDCOP/AIR (D.G. XII, U. E.) y a la C.I.Y.T. española.

SUMMARY

Nutrient efficiency and balance were estimated in four *Quercus pyrenaica* oak coppices situated at the «Sierra de Gata» mountains (province of Salamanca, Western Spain), during three cycles (1990-93).

Most of the N, P, and Ca returned to the soil through litterfall, although nutrient inputs of Ca through rainfall and P through atmospheric dusts were also important.

The efficiency with which a given nutrient is used also depends on several factors, the availability of these nutrients in the soil being one of the factors that governs efficiency in the case of N, P, and Ca, while contributions through pluviolachates would govern efficiency in the case of K.

The plot situated at Villasrubias was the least efficient forest ecosystem as regards Mg, whereas the Navasfrías plot was the most efficient for N and P. In general, the Fuenteguinaldo plot proved to be the least efficient forest ecosystem. Plots developed on granites mobilized yearly greater quantities of N and P than plots on greywackes.

Retranslocation does not decisively affect the efficiency of nutrient use by forests, showing a certain independence of soil bioelement availability at least for N, K, and, possibly, P once a certain limit of availability has been surpassed. Additionally, nutrient retranslocation seems to be governed by processes of absorption and leaching occurring in the canopy.

Key words: Nutrient efficiency, Retranslocation, Biogeochemical cycles, Forest ecosystems, *Quercus pyrenaica*.

BIBLIOGRAFIA

- BIRK E. M. & VITOUSEK P. M. 1986: «Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands». *Ecology* 67: 69-79.
- BRAY R. H. & KURTZ L. T. 1945: «Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils». *Soil Science*, 59: 39-45.
- CARCELLER F., ROCA M. C., ROVIRA P., SERRANO M. y VALLEJO V. R. 1993: «Contribución al estudio del ciclo de los nutrientes en los hayedos del Mocayo». En: *Ponencias y comunicaciones del I Congreso Forestal Español*. SILVA-PANDO F. J. y VEGA G. (Ed.). Xunta de Galicia, Pontevedra, 1: 307-312.
- CHAPIN F. S. & MOILANEN L. 1991: «Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves» *Ecology*, 72: 709-715.
- CHAPMAN H. D. 1965: «Cation-exchange capacity». In: *Methods of soil analysis (II)*. BLACK C. A., EVANS D. D., WHITE J. L., ENSMINGER L. E. & CLARK F. E. (Ed.). American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, 891-901.
- COLE D. W. & RAPP M. 1981: «Elemental cycling in forest ecosystems». En: *Dynamic properties of forest ecosystems*. REICHEL D. E. (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 341-409.
- DEL ARCO J. M., ESCUDERO A. & GARRIDO M. V. 1991: «Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves». *Ecology*, 72: 701-708.
- ESCUDERO A., DEL ARCO J. M. & GARRIDO M. V. 1992: «The efficiency of nitrogen retranslocation from leaf biomass in *Quercus ilex* ecosystems». *Vegetatio*, 99-100: 225-237.
- FERRÉS LL., RODÁ F., VERDÚ A. M. C. y TERRADAS J. 1984: «Circulación de nutrientes en algunos ecosistemas forestales de Montseny (Barcelona)». *Mediterránea, Ser. Biol.*, 7, 139-166.
- GALLARDO J. F. *et al.* 1992: *Nutrient cycling in degenerated natural forests in relation to their rehabilitation*. Proyecto STEP. Memoria final. C.S.I.C., Salamanca. 200 pp.
- GALLEGO H. A., SANTA REGINA I., RICO M. y RAPP M. 1994: «Variación estacional de la concentración de nutrientes en hojas y ramas en bosques naturales de *Quercus pyrenaica* Willd. (Sierra de Gata, España)». En: *Biogeoquímica de ecosistemas*. GALLARDO J. F. (Ed.). Junta de Castilla y León, Valladolid, 111-120.
- JACKSON M. L. 1976: *Análisis químico de suelos*. Omega, Barcelona, 662 pp.
- LEONARDI S., RAPP M., FAILLA M. & KOMAROMY E. 1994: «Organic matter and nutrient cycling within an endemic birch stand in the Etna massif (Sicily): *Betula atenensis* Rafin». *Vegetatio*, 111: 45-57.
- MARTÍN A. 1995: *Reciclado de bioelementos a través de la hojarasca en ecosistemas forestales de la Sierra de Gata (Sistema Central español)*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, 356 pp.
- MARTÍN A., GALLARDO J. F. & SANTA REGINA I. 1995: «Interaction between litter and soil epipedons in forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains, Province of Salamanca, Spain». *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9: 299-305.
- MORENO G. 1994: *Balances de agua y nutrientes en rebollares (Quercus pyrenaica Willd.) de la vertiente salmantina de la Sierra de Gata*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca, 470 pp.
- NÚÑEZ E., MARTÍNEZ J. & ESCUDERO J. C. 1993: «Litterfall and nutrient flux in *Cistus ladanifer* L. shrubland in S. W. Spain». *Acta Oecologica*, 14: 361-369.
- PIRES A. L., PORTELA E. & MARTINS A. 1994: «Nutrient cycling in chestnut groves in the Tras-Os-Montes region». En: *Biological criteria for sustainable developments in natural degenerate forests of mediterranean Europe: A case study of chestnut ecosystems*. ROMANE F. (Ed.) Memoria final de Proyecto. C.N.R.S., Montpellier, 9-22.
- QUILCHANO C. 1993: *Contribución al estudio de algunos parámetros edáficos relacionados con los ciclos biogeoquímicos, en ecosistemas forestales*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, 360 pp.

- SANZ I. 1992: *Estudio de la eficiencia en el uso del fósforo en la biomasa foliar de diversas especies leñosas de la Cuenca del Duero*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Salamanca, 103 pp.
- SHAVER G. R. & MELILLO J. M. 1984: «Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability». *Ecology*, 65: 1491-1510.
- SON Y. & GOWER S. T. 1991: «Aboveground nitrogen and phosphorus use by five plantation-grown trees with different leaf longevities». *Biogeochemistry*, 14: 167-191.
- STAAF H. 1982: «Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics». *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 3: 161-170.
- VITOUSEK P. M. 1982: «Nutrient cycling and nutrient use efficiency». *American Naturalist*, 119: 553-572.
- VITOUSEK P. M. 1984: «Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests». *Ecology*, 65: 285-298.