

VARIABILIDAD ESPACIAL A DIFERENTES ESCALAS EN EL DESFRONDE DE DOS ESPECIES DE *QUERCUS* Y SU RELACIÓN CON LA HETEROGENEIDAD DEL SUELO SUBYACENTE

Cristina Aponte Perales ¹, Luis V. García Fernández, María Navarro Copete, Eduardo Gutiérrez González, Ignacio M. Pérez-Ramos, Manuel del Pozo y Teodoro Maraño Arana

Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (CSIC). Apartado 1052. 41080-SEVILLA (España). ¹ Correo electrónico: aponte@irnase.csic.es

Resumen

Se evalúan la variabilidad espacial de los aportes de biomasa y nutrientes en el desfronde de dos quercíneas (*Q. suber* y *Q. canariensis*) a tres escalas diferentes: bajo la copa del mismo árbol, rodal y regional. La variabilidad se cuantifica usando el Coeficiente de Variación. Se analiza, además, la relación entre la variabilidad de la composición mineral de la hoja del desfronde y la de la heterogeneidad de nutrientes disponibles en el suelo. La variabilidad de los aportes de biomasa de desfronde aumenta con la escala espacial y es, en general, más elevada para *Q. suber*. La heterogeneidad en el contenido en nutrientes del desfronde depende del elemento, estando K y Fe entre los elementos más variables. *Q. canariensis* muestra una mayor variabilidad en sus contenidos minerales que aumenta con la escala espacial. Elementos como el P o el K muestran valores de heterogeneidad similares en el suelo y el desfronde, indicando una posible relación directa entre ellos. Otros, como el Zn y Cu, son altamente variables en el suelo, por lo que su heterogeneidad se debe mayormente a otros factores además del desfronde.

Palabras clave: *Alcornoque*, *Ciclos biogeoquímicos*, *Hojarasca*, *Quejigo*, *Quercus canariensis*, *Quercus suber*

INTRODUCCIÓN

Una distribución espacial heterogénea de los recursos genera un continuo de condiciones diferentes las cuales favorecen la coexistencia de especies que pueden encontrar su nicho en algún punto del gradiente. En un bosque de quercíneas los recursos limitantes para el desarrollo vegetal -luz, agua y nutrientes- son en gran parte modulados por los propios árboles, que se convierten en “ingenieros de ecosistemas” (JONES et al., 1994; MALTEZ-MOURO et al., 2005; GARCÍA et al., 2006).

Una de las vías principales mediante la cual los árboles llegan a modificar su entorno es el desfronde. La acumulación de hojas senescentes y ramas en el suelo crea una barrera mecánica que afecta a la dinámica de agua, luz y temperatura en el suelo a la vez que supone la principal fuente de elementos minerales y materia orgánica en el proceso de transferencia de nutrientes al suelo (VITOUSEK, 1984), lo cual condiciona la dinámica de regeneración y distribución de las comunidades vegetales (MARAÑO et al., 2004).

La cantidad y calidad del desfronde varía entre especies y suele estar relacionada con la

longevidad foliar. El aporte de biomasa y elementos minerales en el desfronde varía también dentro de una misma especie, ya que su producción se ve afectada por factores climáticos que actúan a gran escala, por variables geográficas locales, y por otras que adquieren gran importancia a escalas espaciales pequeñas como la herbivoría, la fertilidad y la capacidad de retención de agua del suelo (CHRISTENSEN & NILSSON, 1975; GONZÁLEZ & GALLARDO, 1982; FACELLI & PICKETT, 1991) Todas estas variables ambientales generan distintas respuestas a nivel individual en función de la edad, el tamaño y la plasticidad de cada árbol.

La heterogeneidad en el desfronde es en parte causa y en parte efecto de la variabilidad en la distribución de nutrientes disponibles en el suelo. Existe por tanto una relación bidireccional estrecha entre planta y suelo.

En este estudio se analiza la variabilidad de los aportes de biomasa y de elementos minerales al suelo, producidos por el desfronde anual de dos quercíneas, el alcornoque (*Quercus suber*) de hábito perenne y el quejigo moruno (*Quercus canariensis*) de hábito marcescente, a distintas escalas: (1) escala individuo, referida a la variabilidad entre muestras bajo la copa de un mismo individuo; (2) escala rodal, analizando la heterogeneidad entre los individuos en un mismo rodal (de aproximadamente 1 ha); (3) escala regional, en la que se evalúa la variabilidad entre todos los individuos estudiados, distribuidos entre parcelas separadas por decenas de kilómetros. Se analiza, además, la relación entre la variabilidad de la composición mineral de la hojarasca y la de la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

MÉTODOS

El área de estudio es el Parque Natural los Alcornocales (en las provincias de Cádiz y Málaga) que tiene una extensión de 167.767 ha. De relieve abrupto y fuertes pendientes, se sitúa sobre areniscas silíceas intercaladas con capas margo-arcillosas y afloramientos calizos dispersos que, junto con la variabilidad microclimática (temperatura, humedad e insolación) generan una notable heterogeneidad de suelos.

La vegetación está compuesta principalmente por bosques mixtos de alcornoque (*Quercus suber*) y quejigo moruno (*Quercus canariensis*). También son importantes las formaciones de acebuche (*Olea europaea*) en las zonas bajas sobre suelos arcillosos, y los bosques de ribera con alisos (*Alnus glutinosa*) donde se refugian especies relictas del terciario, como el ojaranzo (*Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*) (véase descripción general en QUILCHANO et al., 2007).

El estudio se ha llevado a cabo en tres parcelas de bosque (Panera, Buenas Noches y Tiradero) donde se han seleccionado 50 árboles; diez por especie y parcela, con excepción de *Q. canariensis* que estaba ausente de Buena Noches. Bajo la copa de cada individuo se situaron 4 trampas circulares de 0,50 cm diámetro en las que se recogió el desfronde correspondiente a un año completo. Las muestras se separaron en hojas secas, restos leñosos (ramas, cortezas) y frutos. Se realizó la determinación del contenido en elementos minerales de la hoja seca del desfronde en una muestra conjunta por individuo (mezcla de las cuatro trampas), salvo en una parcela (Panera) donde se examinó la variabilidad intra-individual analizando cada una de las trampas separadamente. En el material vegetal molido se determinaron el contenido de Nitrógeno total por destilación y de diversos macro- y micronutrientes (P, Ca, K, Mg, Na, S, Mn, Zn, Cu, Fe y Al) mediante espectroscopía con plasma acoplado inductivamente (ICP/OES). En la parcela de Panera se tomaron también muestras de los primeros 25 cm del perfil del suelo bajo cada individuo. Se determinó el Nitrógeno total mediante el método Kjeldahl, el fósforo disponible según el método Olsen, los macronutrientes (Ca, K, Mg, S) fueron extraídos con acetato amónico y los micronutrientes (S, Mn, Zn, Cu, Fe y Al) fueron extraídos con AEDT, y posteriormente se determinaron en un ICP/OES.

Para cuantificar la variabilidad de los aportes y de la composición del suelo se empleó el Coeficiente de Variación (CV), calculado como el cociente entre la desviación estandar y la media, y se expresó en porcentaje (QUILCHANO et al., 2007). La heterogeneidad espacial se evaluó a tres escalas: (1) a escala individuo se

tomaron separadamente los datos de las cuatro trampas de cada individuo y se calculó el CV para cada árbol. La media del CV de todos los individuos representa la variabilidad a esta escala. (2) a escala rodal se trabajó con el valor medio del aporte de cada individuo (agrupando las cuatro trampas). Los datos se analizaron por parcelas (Panera, Buenas Noches y Tiradero), calculando un CV entre los árboles de cada parcela, así como la media del CV de las tres parcelas. (3) a escala regional se obtuvo el CV de todos los árboles estudiados (50 individuos). En cada escala espacial se estudiaron separadamente *Quercus suber* y *Quercus canariensis*.

RESULTADOS

Variabilidad en el aporte de biomasa

A escala de individuo los coeficientes de variación en el aporte de hojas secas en el desfronde oscilan entre un mínimo de 3% y un máximo de 34%. El rango es más amplio para el aporte de restos leñosos, pues varía entre un 4% y un 97% (Tabla 1). A mayores escalas la variabilidad de la biomasa del desfronde no supera el 25% para la hoja seca y el 38% para los restos leñosos. La heterogeneidad del aporte de hojarasca aumenta con la escala espacial, aunque su incremento es poco notable en el caso de *Q.*

Elemento		Individuo			Rodal			Región
		medio (n=50)	min	max	medio (n=3)	min	max	cv (n=1)
N	S	9,8	2,0	31,5	12,0	5,0	16,2	13,9
	C	11,1	4,7	26,0	14,2	8,9	19,6	18,8
P	S	19,3	6,4	49,7	23,4	20,1	28,7	31,1
	C	16,6	5,8	34,0	20,6	14,0	27,2	27,5
Ca	S	10,9	2,6	19,7	12,8	11,8	14,2	16,5
	C	12,0	3,9	25,6	19,1	14,4	23,9	19,5
K	S	20,2	10,4	44,0	26,3	17,8	37,1	34,3
	C	26,6	5,7	56,1	22,8	20,4	25,3	33,1
Mg	S	7,2	1,2	14,9	13,1	11,1	14,9	14,6
	C	15,2	2,4	35,7	18,5	15,1	21,8	24,9
Na	S	9,6	5,3	17,3	12,4	9,8	17,5	23,9
	C	11,3	4,3	21,9	10,4	8,4	12,4	16,0
S	S	5,3	1,1	13,1	9,0	5,8	10,7	20,4
	C	6,3	1,1	20,0	9,3	3,6	15,1	24,8
Mn	S	6,3	0,9	16,0	19,9	19,3	20,4	26,7
	C	13,5	6,2	23,3	25,2	24,0	26,4	25,2
Zn	S	8,3	1,8	13,4	12,2	8,6	15,5	35,1
	C	20,3	4,8	51,1	20,0	15,0	24,9	55,3
Al	S	25,7	7,0	59,8	19,7	12,5	33,9	27,9
	C	34,0	3,0	55,9	25,8	22,3	29,2	48,7
Cu	S	14,0	5,5	37,1	15,9	11,7	18,3	33,6
	C	13,8	4,6	32,4	19,0	18,0	20,1	40,2
Fe	S	21,2	5,8	72,4	22,1	16,5	28,5	48,0
	C	27,3	3,4	56,0	28,0	23,3	32,6	66,7
Hojas secas	S	15,3	2,9	34,7	21,0	20,8	25,4	23,4
	C	13,7	5,9	26,2	16,5	12,2	12,7	16,6
R. Leñosos	S	29,4	4,2	97,4	29,7	22,6	31,1	38,2
	C	33,6	15,4	88,9	29,4	34,1	35,4	33,5

Tabla 1. Variabilidad (CV) media, máxima y mínima de los aportes de biomasa y elementos minerales en el desfronde a distintas escalas, para *Quercus suber* (S) y *Q. canariensis* (C)

canariensis. En todas las escalas el aporte de hojarasca de *Q. suber* es el más variable, incrementándose la diferencia entre especies con la escala espacial (Figura 1). El aporte de restos leñosos muestra distintas tendencias para ambas especies en función de la escala espacial.

Variabilidad en el aporte de elementos minerales

Los elementos más variables en la composición de las hojas secas en todas las escalas son, para las dos especies, el K, Al, Fe y, mientras que S, Na y Mg presentan los valores más bajos de CV. A todas las escalas, los quejigos producen una lluvia de minerales más heterogénea para la mayoría de los elementos estudiados. Las

hojas secas del alcornoque contienen, según la escala, cantidades más variables de P, K, Zn y Fe (Tabla 2). La tendencia de los elementos entre escalas es similar para ambas especies, siendo el aumento de heterogeneidad con la escala más notable para los quejigos, y especialmente en el caso de Fe, Zn, Cu y S.

Relación entre la heterogeneidad del suelo y la lluvia de minerales

Los elementos Z, Cu y Ca son más variables en el suelo, (hasta 6 veces más) que en las hojas secas de los dos *Quercus* (Figura 2). Los elementos menos variables en la hojarasca, Na y S, son también los que presentan un menor CV en

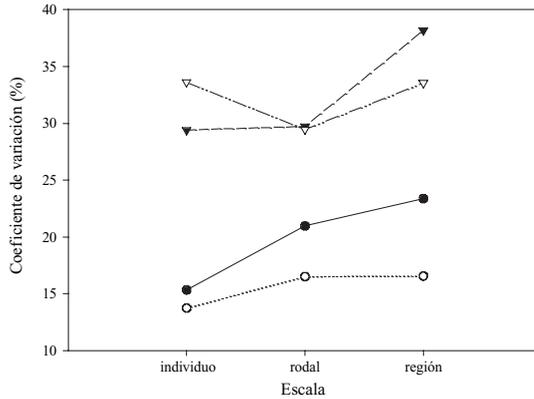


Figura 1. Variabilidad (CV) del desfronde de *Q. suber* (símbolos rellenos) y *Q. canariensis* (Símbolos vacíos) a diferentes escalas. Los círculos corresponden a biomasa de hojas secas, los triángulos a biomasa de restos leñosos

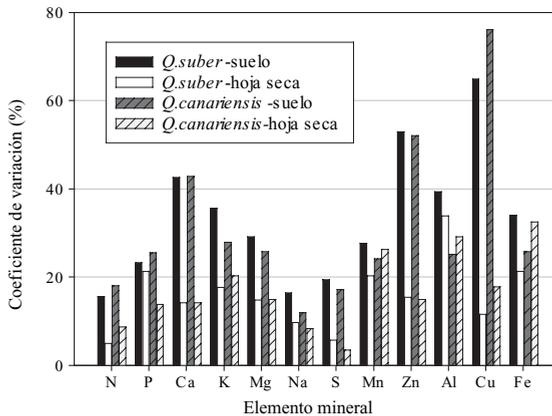


Figura 2. Variabilidad (CV) de los elementos minerales en el suelo y las hojas secas de *Q. suber* y *Q. canariensis*

el suelo. Los elementos Fe, Al y Mn aportados con las hojas secas presentan una variabilidad similar o incluso mayor (para el quejigo) que los valores extraídos de sus suelos.

DISCUSIÓN

Variabilidad espacial en el aporte de biomasa

La variabilidad de los aportes leñosos es mayor a la que presentan los aportes de hojas secas. Aunque la caída de ramas y brotes se puede considerar un fenómeno estocástico (FACELLI & PICKETT, 1991) marcado por la influencia de fuertes vientos, su abscisión esta controlada por factores fisiológicos (CHRISTENSEN & NILSSON, 1975).

Se ha comprobado que, en especies de *Quercus*, brotes dañados por herbivoría son activamente eliminados por abscisión, generando una elevada heterogeneidad de desfronde bajo la copa de un mismo individuo. Por otro lado, *Q. canariensis*, es una especie de ramificación amplia y extendida que alcanza alturas superiores a las de *Q. suber*, viéndose más influenciada por los vientos que provocan una caída de tallos jóvenes espacialmente más heterogénea. El estrés hídrico o las temperaturas extremas, variables regionales que también activan el proceso de abscisión (CHRISTENSEN & NILSSON, 1975), parecen afectar en mayor medida al alcornoque cuyo desfronde esta principalmente relacionado con el déficit hídrico (ESCUADERO & DEL ARCO, 1987)

La heterogeneidad en el aporte de hojas secas de un mismo individuo, similar entre especies, se debe a factores como la diferente morfología en hojas de sol y sombra (VALLADARES et al., 2000), la exposición a los vientos, la capacidad de producción de las ramas, o la herbivoría (FACELLI & PICKETT, 1991). Los aportes de hojarasca entre quejigos muestran una variabilidad similar a escala de rodal y regional, lo que indicaría que su desfronde se ve más influenciado por diferencias entre individuos (dbh, productividad) y factores que varían muy localmente como la fertilidad y profundidad del suelo o la exposición del individuo a los vientos (GONZÁLEZ & GALLARDO, 1982; FACELLI & PICKETT, 1991; KUMAR & DEEPU, 1992). La producción de hojarasca del alcornoque varía regionalmente con la temperatura y humedad que

condicionan el estrés hídrico y localmente con la capacidad de respuesta de cada individuo, que se muestra altamente variable.

Variabilidad en el aporte de nutrientes

La concentración de elementos minerales contenidos en la hojarasca depende de la especie, el genotipo y la edad del árbol (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997). Todo ello influencia la capacidad de absorción de nutrientes de suelo así como su tasa de retranslocación. A su vez, la absorción está condicionada por factores ambientales como el pH, la textura, fertilidad y humedad del suelo que determinan la disponibilidad de nutrientes. Estas características edáficas varían entre rodales, generando una alta heterogeneidad a escala regional, que parece afectar mayormente a los quejigos, que, debido a su estrategia funcional, tienden a recircular con mayor rapidez los nutrientes absorbidos del (RAPP et al., 1999; PÉREZ et al., 2003).

El Fe es un elemento poco móvil que tiende a acumularse en las hojas senescentes y cuya absorción está estrechamente ligada a las condiciones de pH y biodisponibilidad (ROBERT et al., 1996; KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997). Estudios anteriores (QUILCHANO et al., 2007) muestran que la variabilidad de la concentración de Fe en el suelo crece con la escala espacial, al igual que ocurre con el pH lo cual podría ser el motivo de su heterogénea presencia en las hojas secas. Por otro lado, el Fe se encuentra principalmente en los cloroplastos, de modo que una heterogénea concentración de cloroplastos en las hojas de sol y de sombra de un mismo individuo podría explicar en parte su variabilidad intra-individuo (VALLADARES, 2004). La misma situación se observa en el Zn, un micronutriente esencial en las plantas que ha mostrado una alta variabilidad en el suelo tanto a escala de rodal como regional (ROBERT et al., 1996; QUILCHANO et al., 2007).

Relación entre la heterogeneidad del suelo y la lluvia de minerales

Entre los nutrientes estudiados en el suelo, el Zn, Cu y Ca muestran la mayor variabilidad, llegando a tener coeficientes de variación hasta 6 veces superiores a los correspondientes de las hojas secas. Este resultado parece indicar que el

árbol a través de su desfronde solo genera directamente una fracción de la heterogeneidad observada en el suelo. Otros factores que contribuyen a esta heterogeneidad son las variaciones en la naturaleza del sustrato mineral, las condiciones de mineralización de la hojarasca y de lixiviación o acumulación de estos nutrientes en el suelo (GONZÁLEZ & GALLARDO, 1982). En cambio, elementos como el P, el K o el Al poseen un coeficiente de variabilidad en el suelo muy similar al observado en el contenido mineral de las hojas secas, lo que hace a ésta un candidato plausible como causa directa de la mayor parte de la heterogeneidad observada.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se enmarca dentro del proyecto DINAMED(CGL2005-05830-C03-01-BOS) financiado por la CICYT (MEC).

BIBLIOGRAFÍA

- CHRISTENSEN, O. & NILSSON, L.M.; 1975. Wood Litter Fall in Relation to Abscission, Environmental Factors, and the Decomposition Cycle in a Danish Oak Forest. *Oikos* 26: 187-195
- ESCUADERO, A. & DEL ARCO, J.P.R.; 1987. Ecological Significance of the Phenology of Leaf Abscission. *Oikos* 49 (1): 11-14
- FACELLI, J.M. & PICKETT, S.; 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57 (1): 1-32
- GARCÍA, L.V.; MALTEZ-MOURO, S.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; FREITAS, H. & MARAÑÓN, T.; 2006. Counteracting gradients of light and soil nutrients in the understorey of Mediterranean oak forest. *Web Ecology* 6: 67-74
- GONZÁLEZ, M. & GALLARDO, J.; 1982. El efecto hojarasca: una revisión. *An. Edafol. Agrobiol.* 69(3): 373
- JONES, C.G.; LAWTON, J. & SHACHAK, M.; 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69(3): 373
- KUMAR, B.M. & DEEPU, J.K.; 1992. Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests of the Western Ghats in Peninsular India. *Forest Ecol. Manage.* 50(3-4): 181-201
- MALTEZ-MOURO, S.; GARCÍA, L.V.; MARAÑÓN, T. & FREITAS, H.; 2005. The combined role of topography and overstorey tree composition in promoting edaphic and floristic variation in a Mediterranean forest. *Ecol. Res.* 20(6): 668
- MARAÑÓN, T.; CAMARERO, J.J.; CASTRO, J.; DÍAZ, M.; ESAPELTA, J.M.; HAMPE, A.; JORDANO, P.; VALLADARES, F.; VERDÚ, M. Y ZAMORA, R.; 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: F. Valladares (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: 69-99. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid
- PÉREZ, C.A.; ARMESTO, J.J.; TORREALBA, C. & CARMONA, M.R.; 2003. Litterfall dynamics and nitrogen use efficiency in two evergreen temperate rainforests of southern Chile. *Austral Ecology* 28(6): 591
- QUILCHANO, C.; MARAÑÓN, T.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; NOEJOVICH, L.; VALLADARES, F. & ZAVALA, M.A.; 2007. Patterns and ecological consequences of abiotic heterogeneity in managed cork oak forest of Southern Spain. *Ecol. Res.* 23: 127-139.
- RAPP, M.T.; SANTA REGINA, I.; RICO, M. & GALLEGU, H.A.; 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forests. *Forest. Ecol. Manage.* 119(1): 39
- ROBERT, B.; CARITAT, A.; BERTONI, G.; VILAR, L. & MOLINAS, M.; 1996. Nutrient content and seasonal fluctuations in the leaf component of cork-oak (*Quercus suber* L.) litterfall. *Plant Ecology* 122(1): 29
- VALLADARES, F.T., MARTÍNEZ-FERRI, E.; BALAGUER, L.; PÉREZ-CORONA, E. & MANRIQUE, E.; 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148(1): 79
- VITOUSEK, P.M.; 1984. Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology* 65(1): 285