

## VARIACIONES ESPACIALES DE LA COMPOSICIÓN QUÍMICA DEL MANTILLO ARBÓREO EN EL ECOSISTEMA DE DEHESA

A. ESCUDERO BERIÁN\*

B. GARCÍA CRIADO\*\*

**SUMMARY:** In this paper we study the differences of chemical composition between the organic debris collected at different distances from isolated *Quercus rotundifolia* and *Q. pyrenaica* trees. The several materials shed by the trees have different contents of mineral elements and organic components. Because of these differences, together with different patterns of spatial distribution, the global composition of litter vary with the distance to the centre of each tree. Most of the nutrients —potassium is the most important exception— have lesser concentrations in the litter under the trees' crowns than in the open area. The contents of the most labile organic components are also lowest under the crowns. These differences make the litter of the open area more readily decomposable.

**RESUMEN:** Se estudian las diferencias de composición química entre los materiales detriticos recogidos a diferentes distancias de encinas y robles aislados. Los diversos materiales desprendidos de los árboles poseen distintos contenidos de elementos minerales y de fracciones orgánicas. Estas diferencias, asociadas a diversos patrones de distribución espacial, hacen que la composición global del mantillo varíe con la distancia al centro de cada árbol. La mayoría de los nutrientes —el potasio es la principal excepción— aparecen bajo las copas en menor concentración que en áreas abiertas. Los contenidos de las fracciones orgánicas más lábiles son también menores en las zonas situadas bajo las copas. Todo ello hace que el mantillo sea más susceptible de una rápida descomposición en las áreas abiertas.

\* Departamento de Ecología, Universidad de Salamanca.

\*\* U.E.I. Praticultura y Bioclimatología. Centro de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca.

## INTRODUCCIÓN

Los restos vegetales constituyen uno de los principales factores formadores del suelo. Entre todas las formas biológicas vegetales, son los árboles los que mayor impacto ejercen en la determinación de las propiedades edáficas. Esta importante función del arbolado reside en su enorme capacidad de producción de detritos, mucho mayor que la de la mayoría de las plantas herbáceas a causa de la menor accesibilidad de los órganos arbóreos al consumo por parte de los fitófagos. La cuantía y naturaleza química de los detritos arbóreos determina así en gran medida la mayor parte de los parámetros edáficos.

En los ecosistemas de monte adhesado, el arbolado también ejerce considerable influencia sobre las propiedades del suelo. Debido a la fuerte separación entre unos pies y otros, esta influencia se traduce en una gran heterogeneidad espacial en la composición del suelo (ESCUDERO, 1983), que se debe tanto a diferencias en la cuantía de los detritos aportados al suelo como a la naturaleza química de los mismos. En este trabajo presentamos datos que demuestran que los propios detritos arbóreos se distribuyen espacialmente de tal forma que conducen a una composición final del mantillo distinta en función de la distancia al árbol. Asociadas a otros factores debidos a la vegetación herbácea y a los animales en pastoreo, estas diferencias en la composición del mantillo deben contribuir en considerable medida a la alteración edáfica observada.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Para elaborar este trabajo, se seleccionaron tres dehesas típicas de la provincia de Salamanca. Dos de ellas (denominadas Campillo y Servández) se hallan pobladas por encinas, con densidades de población en torno a 24 pies/ha. La tercera (Cilloruelo) cuenta con robles o rebollos como especie arbórea dominante, y la densidad de población se eleva a 39 pies/ha. El porcentaje de suelo cubierto por las copas de los árboles varía entre 18 y 22 %, por lo que restan aún áreas bastante extensas en las que la influencia del arbolado es muy tenue. Detalles adicionales sobre las características edafoclimáticas de estas parcelas pueden encontrarse en ESCUDERO (1983).

La producción de detritos del arbolado se estimó mediante recogida continua de los mismos (MEDWECKA-KORNÁS, 1971) en recipientes adecuados, que fueron dispuestos en torno a árboles aislados de forma ordenada a lo largo de líneas radiales, tomando como centro el tronco del árbol. De esta manera pudimos determinar la variación de los aportes con la distancia al tronco de cada árbol. La duración total del período del control ha sido de tres años.

Los contenidos de elementos minerales en el material recolectado fueron determinados por las técnicas habituales de Kjeldahl, colorimetría y espectrofotometría de absorción atómica (DUQUE, 1970). La composición orgánica de los materiales de encina fue evaluada por espectroscopia de la radiación infrarroja (GARCÍA y cols., 1977). Para la calibración previa del equipo de medida se utilizó la técnica de laboratorio de VAN SOEST (GOERING y VAN SOEST, 1970).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 1. *Aporte de material detrítico y composición química de cada componente*

Las proporciones de los distintos tipos de restos en el conjunto del mantillo depositado a diferentes distancias del tronco aparecen en la tabla I. Bajo la copa, en concreto, el mantillo depositado cuenta con unas escasísimas proporciones de hojarasca (entre 35 y 42 % en la encina y de 39 a 43 % en el roble). Como comparación, para RAPP (1969) y POLI y cols. (1974), la proporción de hojarasca en el mantillo de *Quercus ilex* se eleva a 50-60 %, cifra que aún resulta inferior que la mayoría de los porcentajes suministrados en la revisión de BRAY y GORHAM (1964), que varían entre 69 y 73 %. La contrapartida de esta acumulación de material leñoso en la zona más directamente sometida a la influencia del árbol es el mayor predominio, hasta porcentajes superiores a los obtenidos para otras especies, de la hojarasca en el resto del área afectada por los aportes. Otra fracción de relativa importancia cuantitativa, a mayores distancias al árbol, son las inflorescencias, cuyo pequeño peso posibilita también cierta dispersión por el viento.

A causa de esta distribución de los materiales, cabría considerar en la dehesa cuatro zonas diferentes por lo que respecta a la calidad del material detrítico recibido del árbol. En la primera, delimitada por el área limítrofe al borde de la copa de los árboles, las proporciones de frutos y material leñoso son muy grandes comparación con lo habitual en otras comunidades leñosas, como consecuencia de la eliminación de la hojarasca por el viento.

En la segunda de las zonas consideradas, que se supone incluida en una corona circular en torno a cada árbol, cuya circunferencia media se sitúa a dos metros del borde de la copa, la proporción de material foliar es ya netamente más elevada que en la zona anterior e iguala a la de la mayoría de las especies forestales. En la tercera zona (a unos 5 m de distancia del borde de la copa) encontramos ya unos porcentajes de hojas que oscilan entre 78 y 84%, y que resultan por consiguiente mayores que las cifras aceptadas para otras especies arbóreas. Aún mayor predominio de la hojarasca se observa a 9 m del borde, donde esta fracción constituye entre 82 y 93 % del conjunto del material recogido.

TABLA I  
 APORTES DE CADA FRACCIÓN DETRÍTICA EXPRESADOS COMO PORCENTAJES DEL TOTAL EN CADA DISTANCIA.  
 VALORES MEDIOS DE 16 MEDIDAS EN CADA PARCELA Y CADA DISTANCIA

parcela	distancia (m)	hojas	ramas	cúpulas	frutos	amentos	otros
CAMPILLO	0.50	35.80	23.40	8.40	17.46	4.68	10.26
	2.44	35.27	23.91	10.36	20.53	4.04	5.89
	4.38 (borde copa)	36.32	14.72	12.39	28.06	3.83	4.69
	6.38	71.21	7.63	3.47	5.51	6.29	5.89
SERVÁNDEZ	9.38	83.90	4.67	0.05	—	5.40	5.99
	13.38	84.73	1.89	—	—	3.43	9.95
	0.50	36.98	17.93	7.62	20.99	7.09	9.38
	2.44	34.96	17.70	9.82	27.26	5.53	4.74
CILLORUELO	4.38 (borde copa)	42.02	11.24	10.68	27.52	6.46	2.08
	6.38	79.85	3.98	2.50	0.69	11.30	1.68
	9.38	77.88	6.78	0.51	—	13.28	1.54
	13.38	81.99	0.96	1.53	—	13.51	2.01
CILLORUELO	0.50	40.78	28.82	4.24	10.98	—	15.17
	2.29	38.91	27.96	5.31	14.99	—	12.84
	4.07 (borde copa)	43.08	19.03	5.60	19.69	—	12.60
	6.07	76.46	10.48	0.19	1.32	—	11.54
CILLORUELO	9.07	82.15	9.95	—	—	—	7.91
	13.07	92.67	3.10	—	—	—	4.23

En la tabla II se presentan los datos de composición mineral y orgánica de los detritos arbóreos. Para la mayoría de los nutrientes, la fracción denominada «otros restos», que engloba cortezas y líquenes epifíticos, posee una

TABLA II  
COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS DISTINTAS FRACCIONES DETRÍTICAS

a) Nutrientes minerales (% y ppm sobre materia seca)

<i>Q. rotundifolia</i>	hojas	ramas	cúpulas	frutos	amentos	otros
cenizas	4.48	6.03	2.34	2.07	4.51	10.44
N	0.97	0.86	0.73	0.89	1.65	1.56
P	0.075	0.074	0.053	0.088	0.102	0.111
K (%)	0.281	0.288	0.415	0.297	0.288	0.375
Ca	1.078	1.567	0.351	0.134	0.770	1.685
Mg	0.175	0.175	0.124	0.094	0.152	0.182
Na	148.4	115.0	72.3	14.3	68.2	104.4
Fe	123.4	103.9	38.9	17.4	168.4	418.0
Cu (ppm)	4.26	7.79	5.44	5.31	10.38	11.69
Mn	750.2	281.5	195.6	86.9	416.0	518.9
Zn	19.20	18.57	12.51	10.47	29.44	37.16

<i>Q. pyrenaica</i>	hojas	ramas	cúpulas	frutos	amentos	otros
cenizas	5.70	4.15	1.00	1.48	3.72	3.92
N	0.98	0.70	0.45	0.99	2.03	1.52
P	0.050	0.051	0.023	0.068	0.100	0.090
K (%)	0.206	0.238	0.171	0.468	0.143	0.191
Ca	1.032	1.119	0.251	0.066	0.560	0.693
Mg	0.221	0.168	0.101	0.062	0.188	0.141
Na	134.8	186.7	12.9	1.0	58.3	35.5
Fe	132.7	51.4	25.3	13.7	155.0	144.7
Cu (ppm)	5.32	7.42	6.26	5.66	9.79	8.93
Mn	504.9	225.2	125.1	27.0	294.2	208.8
Zn	16.42	28.80	5.85	7.52	25.83	24.17

b) Componentes orgánicos (% sobre materia seca)

<i>Q. rotundifolia</i>	hojas	ramas	cúpulas	frutos	amentos	otros
proteína	5.96	4.70	4.41	4.82	9.63	9.06
NDF	44.09	55.60	66.47	41.39	39.84	38.25
CC	55.91	44.40	33.53	58.61	60.16	61.75
ADF	40.29	55.28	52.89	30.41	34.52	35.92
hemicelulosa	3.80	0.32	13.58	10.98	5.32	2.33
lignina	11.43	26.20	26.08	13.65	13.41	17.36
celulosa	28.86	29.08	26.81	16.76	21.11	18.56
DCC	41.89	30.61	19.96	44.54	46.06	47.62
DNDF	14.40	8.39	9.12	7.01	8.72	5.51
DMD	56.29	39.00	29.08	51.55	54.78	53.13

especial riqueza, lo que enfatiza la importancia de estos materiales en el ciclo de los elementos minerales, como apuntan DENAEYER-DE SMET (1969) y PIKE (1978). Las inflorescencias masculinas muestran asimismo una elevada concentración de algunos nutrientes; en particular, N, P, Fe, Cu y, en menor medida, Zn. La hojarasca sólo destaca por sus elevados contenidos de Mn. Las ramas se muestran pobres en la mayoría de los nutrientes, salvo Ca y Na. Finalmente, cúpulas y frutos son los componentes del mantillo más pobres en todos los elementos, con la única excepción del potasio.

Por lo que se refiere a la composición orgánica de los restos de encina, el contenido celular representa una proporción de la materia seca superior a la de la pared (NDF) en hojas, frutos, inflorescencias masculinas y en la fracción «otros restos». En ramas y cúpulas sucede lo contrario. Por otra parte, la constitución de la pared difiere ampliamente de unos órganos a otros. En todos ellos la fibra más abundante es la celulosa. Pero mientras que en ramas, cúpulas y otros restos las proporciones de lignina se aproximan notablemente a las de celulosa, revelando con ello una fuerte lignificación de la pared, las proporciones de aquella fibra en hojas e inflorescencias son inferiores a la mitad de las de celulosa en las primeras y sólo un poco superiores a esa proporción en las segundas. Los frutos presentan una posición intermedia: las proporciones de celulosa superan a las de lignina por estrecho margen; pero esto no se debe a una particular abundancia de lignina sino más bien a la sustitución parcial de celulosa por hemicelulosa.

La pared celular digestible (DNDF) y, mejor aún, el porcentaje que esta fracción de la pared celular supone en el conjunto de la misma, proporciona una representación muy adecuada de las variaciones en la abundancia relativa de las distintas fibras entre unos materiales y otros. Las proporciones de la fracción digestible de la pared celular frente a la pared total son las siguientes: 33 % para hojas, 15 % para ramas, 14 % para cúpulas, 17 % para frutos, 22 % para inflorescencias y 14 % para otros restos. Según estas cifras, parece poderse diferenciar claramente la pared de las hojas de la de los restantes materiales, pues presenta una considerablemente mayor digestibilidad. El otro componente de la fracción digestible de la materia seca se calcula como función lineal de los contenidos celulares, por lo que depende exclusivamente de la cuantía de éstos. Para todos los órganos que constituyen el mantillo, el contenido celular digestible contribuye más que la pared a la digestibilidad total, a pesar de que en los órganos más leñosos el contenido celular es minoritario respecto de la pared. La suma de ambos componentes de la digestibilidad, o digestibilidad total de la materia seca (DMD), oscila como media entre el 29.08 % de las cúpulas y el 56.29 % de las hojas.

## 2. *Composición química del conjunto de materiales depositados a diferentes distancias del tronco de los árboles*

La constitución química de los distintos materiales afecta al procesamiento a experimentar una vez añadidos al suelo. Por tanto, tendrá considerable influencia sobre la determinación de las características edáficas. Sin embargo, los distintos tipos de detritos no deben ser considerados aisladamente, pues, como afirma OVERTON (1962), entre los diversos componentes del mantillo se dan interacciones que afectan a la tasa final de descomposición. Por ello, vamos a discutir en lo que sigue la composición global del mantillo. No obstante, ésta difiere en función de la distancia al árbol, en la medida en que el grado de dispersión de los distintos materiales varía a causa de las diferentes densidades de éstos. En las tablas III y IV se pone de manifiesto tal variación. Los contenidos de la mayoría de los nutrientes cambian notablemente en función de la distancia y lo hacen de modo diferente unos de otros. Así, las concentraciones de cenizas, N, Ca, Mg, Na, Fe y Mn son claramente más altas en los detritos depositados en las zonas situadas fuera de la proyección de la copa del árbol sobre el suelo y generalmente va aumentando en estas áreas exteriores con la distancia al borde de la copa. En cambio, K y Cu mantienen concentraciones máximas en el mantillo depositado bajo la copa del árbol. Finalmente, P y Zn se hallan en posición intermedia, al presentar el primero una variación en sentido decreciente con el aumento de la distancia al árbol sólo en dos de las parcelas (Servández y Cilloruelo) y, por el contrario, incrementarse los contenidos de Zn con la distancia sólo en las parcelas pobladas por encinas, siendo en todo caso estas variaciones de menor amplitud que las de los restantes elementos.

Por otra parte, de entre las unidades de muestreo colocadas bajo la copa del árbol, se distinguen muy claramente las inmediatamente adyacentes al tronco por presentar generalmente una mayor riqueza en los contenidos minerales de los restos en ellas recogidos. Parece claro que la abundancia de cortezas desprendidas del tronco, con su acentuada riqueza mineral, es la causa de esta singularidad del mantillo depositado en estas áreas. La mayor escasez, en efecto, de cortezas en el mantillo de roble hace menos acusadas las diferencias entre la primera distancia y las restantes en esta especie.

Por lo que se refiere a la composición orgánica del mantillo, ésta define con absoluta claridad dos zonas en las parcelas de encina. La primera, bajo la copa de los árboles, se caracteriza por la recepción de un mantillo con altos contenidos de pared celular, de lignina y de hemicelulosa. La segunda recibe unos materiales caracterizados por mayores contenidos celulares y celulosa, debida esta última a la disminución de las proporciones de las otras dos fibras que constituyen la pared celular. La digestibilidad, tanto cada uno de sus componentes como el total, aumenta también de modo destacado en las zonas abiertas. Generalmente, además, el cambio en las distintas propieda-

COMPOSICIÓN MINERAL MEDIA DEL MANTILLO DEPOSITADO A DIFERENTES DISTANCIAS DEL TRONCO

TABLA III

Parcela	Distancia	%						ppm					
		cen.	N	P	K	Ca	Mg	Na	Fe	Cu	Mn	Zn	
CAMPILLO	1	5.14	1.05	0.088	0.339	1.03	0.13	123.61	134.75	6.32	429.88	20.86	
	2	4.73	1.00	0.086	0.334	0.98	0.12	118.49	113.61	6.03	408.27	19.18	
	3	4.21	0.99	0.086	0.337	0.82	.11	111.10	100.76	5.71	394.32	18.22	
	4	4.85	1.07	0.087	0.328	1.05	0.13	155.32	141.67	5.43	614.16	22.08	
	5	4.97	1.09	0.086	0.324	1.11	0.13	169.26	150.96	5.21	685.09	22.86	
	6	5.15	1.11	0.087	0.330	1.10	0.14	171.87	163.46	5.30	694.17	23.58	
SERVÁNDEZ	1	4.38	0.97	0.073	0.273	0.94	0.18	77.26	112.21	6.45	445.59	17.35	
	2	3.95	0.94	0.072	0.276	0.83	0.18	72.87	93.09	6.09	409.17	16.18	
	3	3.74	0.93	0.072	0.275	0.78	0.17	73.43	87.08	5.72	435.66	15.75	
	4	4.49	0.99	0.070	0.253	1.04	0.21	106.63	121.08	5.30	678.50	18.26	
	5	4.54	1.00	0.070	0.250	1.06	0.21	107.40	122.28	5.50	672.67	18.49	
	6	4.50	1.01	0.070	0.250	1.04	0.21	106.51	123.85	5.34	692.82	18.41	
CILLORUELO	1	4.31	1.00	0.058	0.237	0.86	0.17	116.56	94.24	6.62	317.23	19.86	
	2	4.14	0.98	0.057	0.247	0.82	0.17	111.51	88.63	6.53	302.38	19.09	
	3	4.07	1.00	0.058	0.257	0.76	0.17	100.44	89.94	6.35	304.39	17.51	
	4	5.26	1.04	0.055	0.208	0.98	0.21	128.10	124.38	6.01	439.28	18.57	
	5	5.40	1.02	0.054	0.206	1.01	0.21	133.00	125.97	5.85	457.07	18.33	
	6	5.57	1.01	0.052	0.205	1.02	0.22	132.66	130.89	5.55	485.53	17.16	

TABLA IV  
 COMPOSICIÓN ORGÁNICA MEDIA DEL MANTILLO DEPOSITADO  
 A DIFERENTES DISTANCIAS DEL TRONCO (% sobre materia seca)

Parcela	Distancia	NDF	CC	ADF	hem.	lig.	cel.	DCC	DNDF	DMD
CAMPILLO	1	47.39	52.61	42.41	4.98	17.21	25.21	38.65	10.08	48.74
	2	48.09	51.91	42.66	5.43	17.36	25.30	37.97	9.77	47.74
	3	47.37	52.63	40.86	6.51	16.40	24.46	38.68	9.84	48.52
	4	44.98	55.02	40.71	4.27	13.66	27.05	41.02	12.11	53.13
	5	44.06	55.94	40.43	3.63	12.59	27.84	41.92	12.99	54.91
	6	43.58	56.42	39.94	3.64	12.37	27.57	42.39	12.93	55.32
SERVÁNDEZ	1	46.44	53.56	41.04	5.40	16.36	24.68	39.59	9.76	49.35
	2	47.08	52.93	40.97	6.11	16.48	24.49	38.96	9.75	48.71
	3	46.63	53.37	40.14	6.49	15.52	24.62	39.40	10.29	49.69
	4	44.51	55.49	40.41	4.10	12.72	27.69	41.48	12.96	54.44
	5	44.33	55.63	40.53	4.30	12.86	27.67	41.62	12.78	54.40
	6	43.85	56.15	39.76	4.09	12.18	27.58	42.13	13.17	55.30

des comentadas se efectúa de modo gradual a partir del borde de la copa a medida que aumenta la distancia a éste.

En todos los casos pueden explicarse los cambios espaciales de composición del mantillo en función del predominio de una u otra fracción de éste. Generalmente son hojas y frutos, por su gran abundancia las primeras y por su concentración en las proximidades del árbol los segundos, los principales causantes de la variación. Así, parece claro que la pobreza acentuada de frutos y cúpulas en cenizas, Ca, Mg, Na, Fe, Mn y Zn diluye los contenidos de estos elementos en el mantillo total depositado directamente bajo la copa. La concentración de N se eleva con la distancia por el aumento correlativo de la proporción de inflorescencias masculinas. El potasio, como ya pusimos de manifiesto, es un nutriente relativamente abundante en los órganos reproductivos, lo que se traduce en sus mayores concentraciones en las proximidades del árbol. Por último, la pobreza relativa en Cu de las hojas de encina y roble diluye sus contenidos en los restos depositados a mayores distancias. La hemicelulosa es abundante bajo la copa a causa de la gran concentración que alcanza esta en los frutos. El aumento de la digestibilidad con la distancia al árbol se debe, por su parte, al gradual mayor predominio de las hojas e inflorescencias.

Puesto que son los glandes los principales causantes de la variación espacial, es muy posible que el consumo por animales de parte de su producción atenúe tales variaciones. Sin embargo, no serán totalmente anuladas, pues una proporción más o menos grande de bellotas, así como de partes indigeribles de éstas, no es consumida, a lo que se añade la abundancia en las proximidades del tronco de los otros materiales (cúpulas y ramas) de gran pobreza en la mayoría de los nutrientes y en materia digestible.

Así pues, con la única excepción de K, Cu y, en cierta medida, P, el mantillo depositado sobre el suelo de las dehesas en la inmediata proximidad de árbol presenta unos contenidos minerales medios, así como una calidad en sus componentes orgánicos, netamente inferiores a los del resto de la superficie beneficiada por los aportes del arbolado. Independientemente de las características diferenciales de las condiciones ambientales (luz, temperatura, etc.) imperantes en estas dos áreas del ecosistema, las diferencias en composición mineral y orgánica sugieren por sí solas una menor velocidad de liberación al medio de los nutrientes previamente incorporados a la materia orgánica en las zonas más próximas al árbol. En efecto, como es ya sabido desde los trabajos de WAKSMANN y TENNEY (1928), la pobreza en nutrientes minerales de los materiales de partida es uno de los factores que retarda su descomposición e incluso, aunque ésta tenga lugar, puede no producirse la liberación al medio de los nutrientes a causa de su incorporación, en concentraciones muy superiores a las del mantillo, en el tejido microbiano (GOSZ et al., 1973). Efectos negativos asimismo intensos ejerce la lignina sobre la descomposición (ver, por ejemplo, SHARPE et al., 1980).

Nos encontramos, pues, con un indicio de una diferenciación adicional de los dos subsistemas de la dehesa, dominado, el uno, por un estrato arbóreo y por vegetación herbácea el otro. A la tendencia, propia del ecosistema forestal, al retardamiento de los ciclos minerales a través de la constitución de componentes vivos de gran tamaño y lenta renovación, que diferencia a las áreas dominadas por arbolado de las de pastizal abierto, se añade la evidencia de la construcción en aquéllas de capas más gruesas de mantillo (ESCUADERO, 1985), con la función de atesorar elementos minerales y disminuir más aún su tasa de renovación. Por el contrario, las áreas desarboladas, que ya cuentan de por sí con un componente vegetal más dinámico desde el punto de vista de la circulación de elementos minerales, se benefician además de unos aportes de detritos vegetales de presumiblemente mayor velocidad de mineralización, lo que debe contribuir a incrementar más aún la tasa de renovación de la mineralomasa en aquellas zonas. En realidad, otros estudios realizados en las mismas parcelas (GARRIDO, 1984) han demostrado que, a igualdad de material de partida, la descomposición de los detritos es más rápida en las zonas arboladas que en el pastizal abierto. Sin embargo, esto no contrarresta sino en escasa medida las desigualdades en la composición del mantillo que hemos descrito en este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- BRAY, J. R. and GORHAM, E. (1964). Litter production of forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2, 101-157.
- DENAEYER-DE SMET, S. (1969). Teneurs en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe. En: *Productivité des écosystèmes forestiers*. UNESCO, 1971.
- DUQUE, F. (1970). *Estudio químico de suelos y especies pratenses y pascícolas de comunidades seminaturales de la provincia de Salamanca*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- ESCUADERO, A. (1983). *Transferencias de nutrientes minerales desde el estrato arbóreo en monte adehesado (ecosistemas de pastizales semiáridos)*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- ESCUADERO, A.; GARCÍA, B.; GÓMEZ, J. M. and LUIS, E. (1985). The nutrient cycling in *Quercus rotundifolia* and *Quercus pyrenaica* ecosystems («dehesas») of Spain. *Oecol. Plant.* 6, 73-86.
- GARCÍA, B.; LEÓN, L. y GARCÍA, A. (1977). Determinación directa de proteína, NDF, ADF, lignina, DNDF y DMD en plantas herbáceas mediante reflectancia de infrarrojos. *XVII Reunión Científica de la S.E.E.P.*, Córdoba.
- GARRIDO, M. V. (1984). *Estudio de la descomposición de la hojarasca de Quercus rotundifolia Lam. y Quercus pyrenaica Willd. en monte adehesado*. Tesina de Licenciatura. Universidad de Salamanca.

- GOERING, H. K. and VAN SOEST, P. J. (1970). *Forage fiber analysis*. Agric. Handb. 379 U.S. Dep. Agric.
- GOSZ, J. R.; LIKENS, G. E. and BORMANN, F. H. (1973). Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, New Hampshire. *Ecological Monographs* 43, 173-191.
- MEDWECKA-KORNAS, A. (1971). Plant litter. In: *Methods of study in quantitative soil ecology*. Blackwell Sci. Publ. Oxford and Edinburgh.
- OVINGTON, J. D. (1962). Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. Ecol. Res.* 1, 103-203.
- PIKE, L. H. (1978). The importance of epiphytic lichens in mineral cycling. *The Bryologist* 81, 247-257.
- POLI, E.; LEONARDI, S. e BELLA, R. (1974). Produzione di lettiera nella leccetta del M. Minardo (Etna) nel periodo Settembre 1970-Giugno 1974. *Archivio Botanico e Biogeografico Italiano* Vol. I, 4ª Serie-Vol. XIX, Fasc. III-IV.
- RAPP, M. (1969). Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens: la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol. Plant.* 4, 377-410.
- SHARPE, D. M.; CROMACK, K., Jr.; JOHNSON, W. C. and AUSMUS, B. S. (1980). A regional approach to litter dynamics in Southern Appalachian forests. *Can. J. For. Res.* 10, 395-404.
- WAKSMAN, S. A. and TENNEY, F. G. (1928). Composition of natural organic materials and their decomposition in the soil. III. The influence of nature of plant upon the rapidity of its decomposition. *Soil. Sci.* 26, 155-171.