



**Universitat de les
Illes Balears**

Facultat de Ciències

Memòria del Treball de Fi de Grau

Estudio de los factores que regulan el proceso de descomposición de la hojarasca: dinámica de la fase de lixiviación en tres especies caducifolias y tres perennifolias.

Marina Valero Ruiz

Grau de Biologia

Any acadèmic 2014-15

DNI de l'alumne: 43172465Q

Treball tutelat per Carme García Plé
Departament de Biologia



S'autoritza la Universitat a incloure el meu treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línia, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació

Paraules clau del treball:

Longevidad foliar, esclerofilia, cenizas, lixiviación, conductividad, materia orgánica disuelta, descomposición hojarasca.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	4
1.1. Marco teórico.....	4
1.2. Justificación.....	5
1.3. Objetivos.....	6
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
2.1. Descripción general de las especies estudiadas y de su hábitat.....	6
2.2. Localización y descripción de las zonas de muestreo.....	10
2.3. Diseño del estudio y metodología.....	12
2.3.1. Diseño del estudio.....	12
2.3.2. Metodología de campo y de laboratorio.....	12
2.3.3. Análisis estadístico de los datos.....	16
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	17
3.1. Contenido inicial en cenizas de la hojarasca.....	17
3.2. Pérdida de peso por lixiviación de la hojarasca.....	18
3.3. Evolución de la conductividad del agua de lixiviación.....	21
3.4. Materia orgánica disuelta y color del agua de lixiviación.....	24
3.5. Relaciones entre las variables estudiadas.....	27
4. CONCLUSIONES.....	30
5. BIBLIOGRAFÍA.....	31

1.INTRODUCCIÓN

1.1.Marco teórico

La descomposición es el proceso general de transformación de la materia orgánica muerta procedente del desfronde, raíces, animales y microorganismos. Conduce al desprendimiento de CO₂, H₂O y nutrientes inorgánicos directamente disponibles para las plantas, así como a la producción microbiana de los compuestos orgánicos altamente resistentes que conforman el humus (Schlesinger, 2000; Bosco *et al.* 2004).

La descomposición puede dividirse en cuatro procesos: lixiviación por el agua de lluvia, fragmentación por la fauna edáfica, degradación química por los microorganismos y humificación (Álvarez-Sánchez, 2001).

La lixiviación es un proceso físico por el que los minerales solubles y pequeños compuestos orgánicos de la hojarasca, se disuelven en el agua y pasan al suelo (Bosco *et al.* 2004); corresponde a la fase inicial de la descomposición. La degradación posterior, mucho más lenta, es debida al desarrollo de poblaciones bacterianas y fúngicas (Sánchez *et al.* 2008).

Los invertebrados juegan un importante papel al fragmentar la hojarasca en pequeñas partículas lo que facilita el ataque posterior por los microorganismos (Bosco *et al.* 2004).

Los factores más importantes que regulan la descomposición son el clima, principalmente la temperatura y la humedad, las características de la hojarasca y las comunidades de invertebrados y microorganismos (Schlesinger, 2000; Gallardo, 2001; Terradas, 2001, entre otros).

Respecto al clima, en los ecosistemas mediterráneos, la temperatura y la humedad del suelo interactúan de tal forma, que el proceso de descomposición puede estar ralentizado en invierno por las bajas temperaturas, cuando hay disponibilidad de agua, y en verano por la baja disponibilidad de agua cuando las temperaturas son favorables (Gallardo, 2001).

Longevidad foliar y características físico-químicas de las hojas

Dentro de las especies leñosas, se pueden distinguir dos grupos funcionales definidos por su longevidad foliar: caducifolias, aquellas plantas cuyas hojas duran menos de un año, mientras que las perennifolias tienen hojas con una longevidad superior al año. Ambos grupos coexisten en el ambiente mediterráneo ocupando diferentes hábitats; presentan, por lo general, características ecofisiológicas distintas que afectan a la descomposición, entre otros aspectos.

Las plantas con estrategia caducifolia presentan hojas malacófilas, blandas y delgadas; suelen presentar unas tasas altas de fotosíntesis, una concentración alta de nitrógeno en hoja, y un bajo peso específico foliar (relación entre peso seco foliar y área). Evitan las condiciones adversas del invierno perdiendo todas las hojas (previamente retranslocan parte de sus nutrientes) y manteniendo una actividad metabólica muy baja (Terradas, 2001; Villar *et al.* 2004).

Las plantas con estrategia perennifolia presentan hojas esclerófilas, de textura rígida, dura y coriácea; suelen ser hojas pequeñas y gruesas, de elevado peso específico y baja concentración de nitrógeno y fósforo. Las plantas leñosas mediterráneas, en verano tienen que equilibrar sus balances de agua, carbono y nutrientes mediante diversos mecanismos como por ejemplo una menor transpiración y perdiendo las hojas viejas (Terradas, 2001; Villar *et al.* 2004).

Los constituyentes químicos del material vegetal generalmente se dividen en las siguientes categorías (Poorter y Villar, 1997):

- 1-minerales (potasio, sodio, calcio, magnesio...)
- 2-ácidos orgánicos (ácido oxálico, ácido málico, ácido cítrico...)
- 3-compuestos nitrogenados (aminoácidos, péptidos, proteínas, ácidos nucleicos...)
- 4-carbohidratos estructurales (celulosa, hemicelulosa y pectinas)
- 5-carbohidratos no estructurales (azúcares y almidón)
- 6-lípidos (cutina, suberina, ceras, resinas, terpenos...)
- 7-ligninas
- 8-compuestos fenólicos (taninos entre otros)

Cada componente químico se descompone a una tasa distinta. Se pueden distinguir tres fracciones principales: una de fácil descomposición, soluble en agua, que se pierde rápidamente compuesta de gran variedad de sustancias como azúcares, aminoácidos y ácidos orgánicos; otra insoluble en agua, pero fácilmente degradable, que se compone principalmente de celulosa y hemicelulosa; y una tercera, que persiste durante más tiempo y que está compuesta principalmente por lignina, lípidos y carbohidratos lignificados (Heal *et al.*, 1997). Los compuestos fenólicos de las plantas forman un grupo químicamente heterogéneo; algunos son solubles sólo en solventes orgánicos, otros son solubles en agua, mientras que otros son grandes polímeros muy insolubles (Taiz y Zeiger, 2006).

1.2. Justificación

La descomposición de la materia orgánica orgánica es un aspecto muy importante del flujo de energía y del ciclo de la materia en los ecosistemas forestales, con consecuencias sobre la producción primaria y secundaria.

El desfronde está mayoritariamente compuesto por hojas senescentes que caen sobre el suelo. Las diferencias interespecíficas en las características de la hojarasca inciden en el proceso de descomposición. Una descomposición lenta reduce la disponibilidad de nutrientes para las plantas, mientras que una descomposición rápida de la hojarasca potencia un reciclaje más rápido de los nutrientes en los ecosistemas.

En el contexto del cambio global, los cambios en la concentración de CO₂, temperatura y disponibilidad de agua pueden influir en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres al afectar a procesos fisiológicos de las plantas como es la composición de los tejidos y a procesos edáficos como es la descomposición de la materia orgánica (Gallardo, 2001; Peñuelas, 2001; Terradas, 2001).

Parte de las preocupaciones en torno al cambio climático y sus efectos tienen que ver con el previsible aumento de la relación C/N de los tejidos en un ambiente enriquecido en C y las consecuencias que esto pueda tener sobre las tasas de descomposición y, por tanto, sobre la producción primaria (Terradas, 2001).

La relación C/nutriente como predictor de la tasa de descomposición asume que todo el C va actuar en la misma dirección a la hora de acelerar o retrasar el proceso de descomposición. Sin embargo, el C en forma de carbohidratos solubles va influir positivamente y, por el contrario, el C en forma de lignina va a actuar negativamente (Gallardo, 2001).

Es por eso que los estudios sobre los procesos y factores que regulan la tasa de descomposición constituyen una herramienta importante para comprender el funcionamiento de los ecosistemas y predecir el efecto de cambios. Si existe pérdida en la capacidad de un ecosistema para descomponer, está se reflejará en una disminución de la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Por último hay que señalar que en la mayoría de estudios sobre descomposición se recoge información del proceso en una escala de tiempo larga (meses, años). Sin embargo existen pocos estudios que hayan cuantificado la pérdida de peso atribuible a la lixiviación, que corresponde a la fase inicial de la descomposición y donde la escala de tiempo es mucho más corta (días, semanas). Entre ellos se encuentran los trabajos de Ibrahima *et al.* (1995), Ostrofsky (1997), Davis III *et al.* (2006), Ibrahima *et al.* (2007).

1.3. Objetivos

Objetivo general

Estudiar la dinámica de la fase inicial de la descomposición atribuible a la lixiviación en tres especies caducifolias y tres perennifolias.

Objetivos específicos

1. Examinar las principales diferencias entre especies caducifolias y perennifolias, en cuanto al contenido inicial en cenizas de las hojas senescentes.
2. Evaluar las diferencias en la pérdida de peso por lixiviación entre las hojas de las distintas especies.
3. Analizar las diferencias en el lixiviado de los componentes solubles entre las hojas de las distintas especies a través de la conductividad del agua y de la materia orgánica disuelta.
4. Relacionar las variables estudiadas y, en su caso, identificar tendencias.

Pregunta de investigación

Se trata de responder a la siguiente pregunta:

Se sabe que las hojas de las especies leñosas caducifolias, en general, se descomponen más rápido que las hojas de las especies perennifolias. En la fase de lixiviación ¿realmente es así para *Fraxinus angustifolia*, *Acer opalus* subsp. *granatense* y *Pistacia terebinthus* comparadas con *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* y *Pinus halepensis*?

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Descripción general de las especies estudiadas y de su hábitat

Se han seleccionado tres especies leñosas caducifolias (*Fraxinus angustifolia*, *Acer opalus* subsp. *granatense*, *Pistacia terebinthus*) y tres especies perennifolias (*Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Arbutus unedo*). A continuación se presenta una breve descripción basada en el Herbario Virtual del Mediterráneo Occidental (Rita, 2007) y Llorens *et al.* (2007).

Fraxinus angustifolia

Fraxinus angustifolia (fresno) es un árbol caducifolio de la familia *Oleaceae*. Raramente supera los 20 m de altura, pero puede llegar a los 25 m. Se caracteriza por sus hojas compuestas, con folíolos alargados y dentados.

Hábitat: Este árbol coloniza los márgenes de algunos torrentes de Mallorca, se le considera como naturalizado. Es una especie muy exigente con el agua y vive en los márgenes de ríos, pies de laderas, y fondos de valles frescos, con el nivel de agua freática próxima a la superficie. El bosque de ribera es una comunidad edafohigrófila.



Imagen 1: Aspecto de *Fraxinus angustifolia* con hojas senescentes.



Imagen 2: El muestreo se realizó el 3 de diciembre del 2014, en la ribera del torrente de sa Riera, Puigpunyent.

Acer opalus* subsp. *granatense

Acer opalus subsp. *granatense* (arce) es un árbol de hoja caduca de la familia *Aceraceae*. Hasta 8 m de altura, frecuentemente con porte arbustivo. Las hojas verdes, algo lustrosas por el haz, tienen 5 lóbulos foliares triangulares que no alcanzan la mitad del limbo.

Hábitat: Ranuras de rocas y paredes rocosas de las cimas de la Serra de Tramuntana. Se trata de un árbol que vive en las zonas sombrías de la Serra de Tramuntana, generalmente enraizado en las ranuras de las paredes rocosas. Es una reliquia de una vegetación propia de un clima más húmedo que el actual.

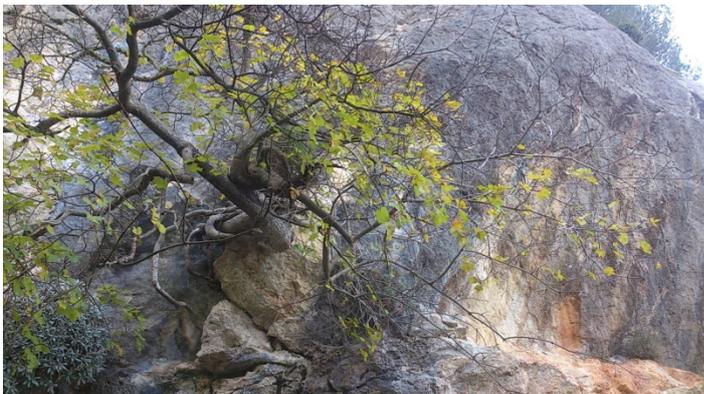


Imagen 3: Aspecto de un individuo de *Acer opalus* subsp. *granatense* con hojas senescentes. Peñascos del tunel de Monnàber (Fornalutx).



Imagen 4: Detalle de las hojas.

Pistacia terebinthus

Pistacia terebinthus (cornicabra, terebinto) es un arbusto caducifolio de la familia *Anacardiaceae*. Puede llegar a medir hasta 6 m de altura. Son muy características las hojas compuestas con folíolos bastante más grandes que *Pistacia lentiscus* (lentisco), además de caer en invierno.

La picadura de un insecto de las hojas de la cornicabra produce las características agallas (tumores) de este arbusto en forma de cuerno retorcido como el de una cabra, y que a veces se suele confundir con el fruto.

Hábitat: Arbusto que vive colgado de las fisuras de las paredes rocosas de la Serra de Tramuntana.



Imagen 5: Aspecto de un individuo de *Pistacia terebinthus* con hojas senescentes. El muestreo se realizó el 13 de diciembre de 2014, en los peñascos de la presa del Gorg Blau, Escorca.



Imagen 6: Detalle de las hojas.

Quercus ilex* subsp. *ilex

Quercus ilex (encina) es un árbol perennifolio de la familia *Fagaceae*. Su altura varía entre los 5 y 20 m. Tiene las hojas alargadas, verde oscuro por el haz y tomentosas por el envés; presenta una gran variabilidad en la morfología de las hojas. El limbo es típicamente coriáceo, recubierto de ceras.

Hábitat: Forma la comunidad climática forestal en las zonas con más de 500 mm de precipitación anual. El óptimo del encinar es el piso mesomediterráneo de ombroclima húmedo.



Imagen 7: Aspecto del encinar de s'Estret de Valldemossa.



Imagen 8: Detalle de las hojas.

Arbutus unedo

Arbutus unedo (madroño) es un arbusto perennifolio de la familia *Ericaceae*. No suele superar los 5 metros de altura, aunque excepcionalmente puede llegar a los 10 m. Presenta hojas serradas en los márgenes.

Hábitat: Garrigas de Baleares y zonas forestales, especialmente en los encinares. Constituye una comunidad propia del piso termo (-meso) mediterráneo con ombroclima subhúmedo.



Imagen 9: Aspecto de un conjunto de individuos de *Arbutus unedo* con hojas verdes y senescentes. Pinar de Canet, Esporles.



Imagen 10: Detalle de las hojas.

Pinus halepensis

Pinus halepensis (pino carrasco) es un árbol perennifolio de la familia *Pinaceae*. De 15 a 20 m de altura. Las hojas, agrupadas de dos en dos, son cortas y estrechas (hasta un milímetro) en comparación con las otras especies de pinos.

Hábitat: Zonas forestales.



Imagen 11: Detalle de las hojas de *Pinus halepensis*.

2.2. Localización y descripción de las zonas de muestreo

Las seis especies estudiadas están distribuidas en diferentes localidades que pertenecen a municipios de la Serra de Tramuntana. En la **tabla 1** se indica el nombre de cada localidad y las coordenadas latitud-longitud.

	Localidad	Latitud	Longitud
<i>Fraxinus angustifolia</i>	Ribera torrente de sa Riera, Puigpunyent	39°37'15"N	2°31'51"E
<i>Acer opalus</i> subsp. <i>granatense</i>	Peñascos tunel de Monnàber, Fornalutx	39°47'24"N	2°46'26"E
<i>Pistacia terebinthus</i>	Peñascos presa del Gorg Blau, Escorca	39°48'41"N	2°49'26"E
<i>Quercus ilex</i>	S'Estret de Valldemossa	39°41'36"N	2°38'03"E
<i>Arbutus unedo</i>	Pinar de Canet, Esporles	39°40'16"N	2°35'40"E
<i>Pinus halepensis</i>	Camí de Son Morro, Valldemossa	39°41'49"N	2°38'08"E

Tabla 1.- Ubicación de las zonas de muestreo.

Clima y suelos

Como ya se ha dicho, la descomposición de la hojarasca es el resultado de numerosas y complejas interacciones entre distintos factores como el clima y el suelo.

Clima

Es característico del clima mediterráneo un verano con temperaturas elevadas y con déficit hídrico que se suele traducir en sequía. Los inviernos son relativamente suaves con precipitaciones moderadas.

Las diferentes zonas de muestreo presentan una pluviometría y temperaturas relacionadas con la topografía. En general, se traduce en un territorio de carácter forestal, con diferentes microclimas que corresponden a fondos de valle, a laderas de montaña de umbría o de solana, y a las partes altas y cimas.

Los datos climatológicos más importantes se resumen en la **tabla 2**.

Es importante señalar que no figura en la tabla la localidad muestreada que está a mayor altitud (850m). Corresponde a la entrada del tunel de Monnàber (Fornalutx) con una precipitación anual de 1248,28 mm a una cota de 635 m (AEMET). En este punto se ha muestreado *Acer opalus* subsp. *granatense*; como se ha dicho anteriormente, esta especie representa una reliquia de un pasado de clima más húmedo y frío que el actual.

Localidad (altitud)	Puigpunyent (243 m)	Almallutx (698 m)	Valldemossa (433 m)	Esporles (223 m)
P (mm)	778,2	1415,2	749,5	749,0
T (°C)	16,9	13,0	13,7	17,2
TM (°C)	31,4	28,2	25,6	31,2
Tm (°C)	6,3	2,5	4,8	7,0
Tma (°C)	1,4	-2,9	-0,6	2,4
ETP Th. (mm)	865,2	716,2	732,8	878,6
ETR (mm)	537,8	560,0	497,9	541,3

Tabla 2.- Datos climáticos anuales de las diferentes localidades de muestreo (Guijarro, 1986).

P = Precipitación **ETP (Th.)** = Evapotranspiración potencial, según Thornthwaite **ETR** = Evapotranspiración real
T = Temperatura media **TM** = Media de temperaturas máximas **Tm** = Media de las temperaturas mínimas
Tma = Media de las temperaturas mínimas absolutas

En la tabla se observa como la pluviometría anual oscila entre 749 mm y 1415 mm. Conforme la distribución mensual, el regimen general de precipitaciones es otoño > primavera > invierno > verano (Guijarro, 1986). El ombroclima (a partir de la precipitación anual) según Rivas Martínez (1987) corresponde a subhúmedo (Puigpunyent, Valldemossa y Esporles) y a húmedo (Fornalutx y Almallutx).

Suelos

Los suelos forestales mediterráneos presentan una notable variedad: desde suelos que se desarrollan sobre rocas duras (calizas, dolomías...), hasta rocas blandas (margas...); desde ser más profundos a ser más delgados; más ricos en materia orgánica o más pobres; carbonatados o descarbonatados, etc.

Además, se trata de una región especialmente vulnerable frente a los procesos erosivos en la que la presión humana ha sido muy importante a lo largo de la historia y a los incendios.

La vegetación forestal puede responder al clima general de la zona o al suelo, y, en este último caso, la vegetación será edafohigrófila o edafoxerófila según los suelos presenten un balance hídrico positivo o negativo respecto al normal en el territorio.

En la **tabla 3** se detallan los tipos de suelos identificados en cada zona de muestreo.

	Tipo de suelo
<i>Fraxinus angustifolia</i>	Fluvisol
<i>Acer opalus</i> subsp. <i>granatense</i>	-
<i>Pistacia terebinthus</i>	Leptosol
<i>Quercus ilex</i>	Regosol o Cambisol
<i>Arbutus unedo</i>	Regosol o Cambisol
<i>Pinus halepensis</i>	Regosol o Cambisol

Tabla 3.- Tipos de suelos identificados según la clasificación de la FAO: Base de Referencia Mundial (WRB, World Reference Base for Soil Resources 2014).

A continuación se realiza una breve descripción de cada tipo de suelo (WRB, 2014)

FLUVISOLS: Suelos con sedimentos recientes, estratificados, de origen fluvial, desde 25 hasta, al menos, 50 cm de profundidad, con perfil A/C.

LEPTOSOL: Suelos delgados (con roca dura continua a ≤ 25 cm) o muy pedregosos, con perfil A/R.

REGOSOLS: Suelos débilmente desarrollados, formados a partir de materiales no consolidados, con perfil A/C.

CAMBISOLS: Suelos con moderada diferenciación en horizontes (horizonte subsuperficial presenta cambios), con perfil A/B_w /C.



Imagen 12: Perfil suelo del encinar de Valldemossa.



Imagen 13: Perfil suelo del pinar de Valldemossa.

2.3. Diseño del estudio y metodología

2.3.1. Diseño del estudio

Para conocer la dinámica de la fase inicial de la descomposición de la hojarasca atribuible a la lixiviación se ha realizado un estudio experimental en el laboratorio bajo condiciones homogéneas de luz y temperatura.

Frecuentemente la descomposición se mide como la pérdida de peso a través del tiempo. La rápida pérdida inicial de peso que caracteriza en general a la degradación de la hojarasca es atribuible al lavado inmediato del material orgánico soluble y de compuestos inorgánicos. Entre un 10 y un 30% de las sustancias presentes en las hojas recién caídas se disuelven en agua fría (Ricklefs, 1998).

Según los objetivos propuestos en este estudio, las variables consideradas han sido:

Variable independiente o factor principal: especie leñosa. Se trata, por tanto, de una variable cualitativa con seis estados (seis especies).

Variable dependiente o variable respuesta:

- contenido inicial y final en cenizas de las hojas
- pérdida de peso de las hojas por lixiviación
- conductividad del agua de lixiviación
- materia orgánica disuelta en el agua de lixiviación

Se trata, en todos los casos, de variables cuantitativas.

La unidad experimental ha sido la cubeta de lixiviación, con diez réplicas de hojarasca para cada especie.

Una vez tomadas estas decisiones se procedió a la recogida de datos y a su análisis estadístico.

2.3.2. Metodología de campo y de laboratorio

Campo

De cada una de las especies de estudio, se recolectaron hojas senescentes a principios de diciembre del 2014 (especies caducifolias) y a principios de junio del 2015 (especies perennifolias) en las zonas de muestreo descritas anteriormente. Las fechas coincidieron con máximos de caída de hojas.

Según la especie, se tomaron muestras de hojas senescentes que aún estaban en el árbol y caían fácilmente golpeando las ramas o se desprendían al tocarlas (Perez *et al.* 1991; Barrera *et al.* 2004) o bien de hojas recién caídas sobre el suelo que se diferenciaban bien de las hojas en proceso de descomposición caídas hacía más tiempo (Gallardo y Merino, 1993; Ibrahima *et al.* 1995).

Para cada especie, se recogieron hojas de diferentes individuos o bien de diferentes puntos sobre el suelo, mezclándose en una única muestra compuesta (Castro *et al.* 2008). No se ha estudiado, por tanto, la variabilidad intraespecífica.

Finalmente, las muestras se transportaron al laboratorio para su procesamiento inmediato.



Imagen 14: Aspecto de la hojarasca de *Acer opalus* subsp. *granatense*. El muestreo se realizó el 13 de diciembre del 2014. en los peñascos del Tunel de Monnàber, Fornalutx.



Imagen 15: Aspecto de la hojarasca de *Quercus ilex*. El muestreo se realizó el 2 de junio del 2015, en S'Estret de Valldemossa.



Imagen 16: Aspecto de *Arbutus unedo* con hojas verdes y hojas senescentes. El muestreo se realizó el 1 de junio del 2015 en el Pinar de Canet, Esporles.

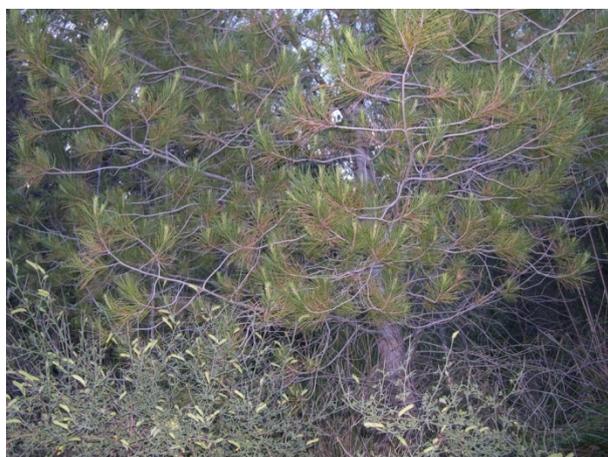


Imagen 17: Aspecto de *Pinus halepensis* con hojas verdes y hojas senescentes. El muestreo se realizó el 4 de junio del 2015 en el Camí de Son Morro, Valldemossa.

Laboratorio

Se ha estudiado la descomposición de la hojarasca siguiendo la metodología de Ibrahim *et al.* (1995) con algunas modificaciones. Estos autores estudiaron en el laboratorio las pérdidas de componentes solubles en siete especies de plantas mediterráneas mediante la inmersión de las hojas en agua destilada durante 10 días.

Después de la toma de muestras en el campo, se extendieron las hojas encima de papel de filtro y se secaron al aire, a temperatura ambiente del laboratorio. Se limpiaron minuciosamente con un pincel para eliminar cualquier resto. Se procuró que las hojas estuvieran completas.

Se pesaron diez muestras de hojas (6 ± 0.18 g) de cada especie en una balanza analítica y se colocaron en diez cubetas rectangulares de plástico con 1 litro de agua destilada en cada una. Se taparon con papel de filtro para evitar al máximo la evaporación.

Cantidades adicionales de 6 ± 0.15 g de hojas para cada especie se pusieron en sobres y fueron secadas a 60°C en una estufa con circulación de aire forzada hasta alcanzar el peso seco constante y con él establecer la conversión inicial de masa seca al aire a masa seca en estufa. De esta forma, el material utilizado en las cubetas de lixiviación no se puso en la estufa; se trata del modo habitual de proceder en la mayoría de los estudios de descomposición.

Después de 10 días de inmersión en las cubetas, las hojas se pusieron en sobres y se secaron a 60°C hasta conseguir el peso constante. No se recomiendan temperaturas de secado más elevadas porque hay pérdidas de sustancias volátiles.

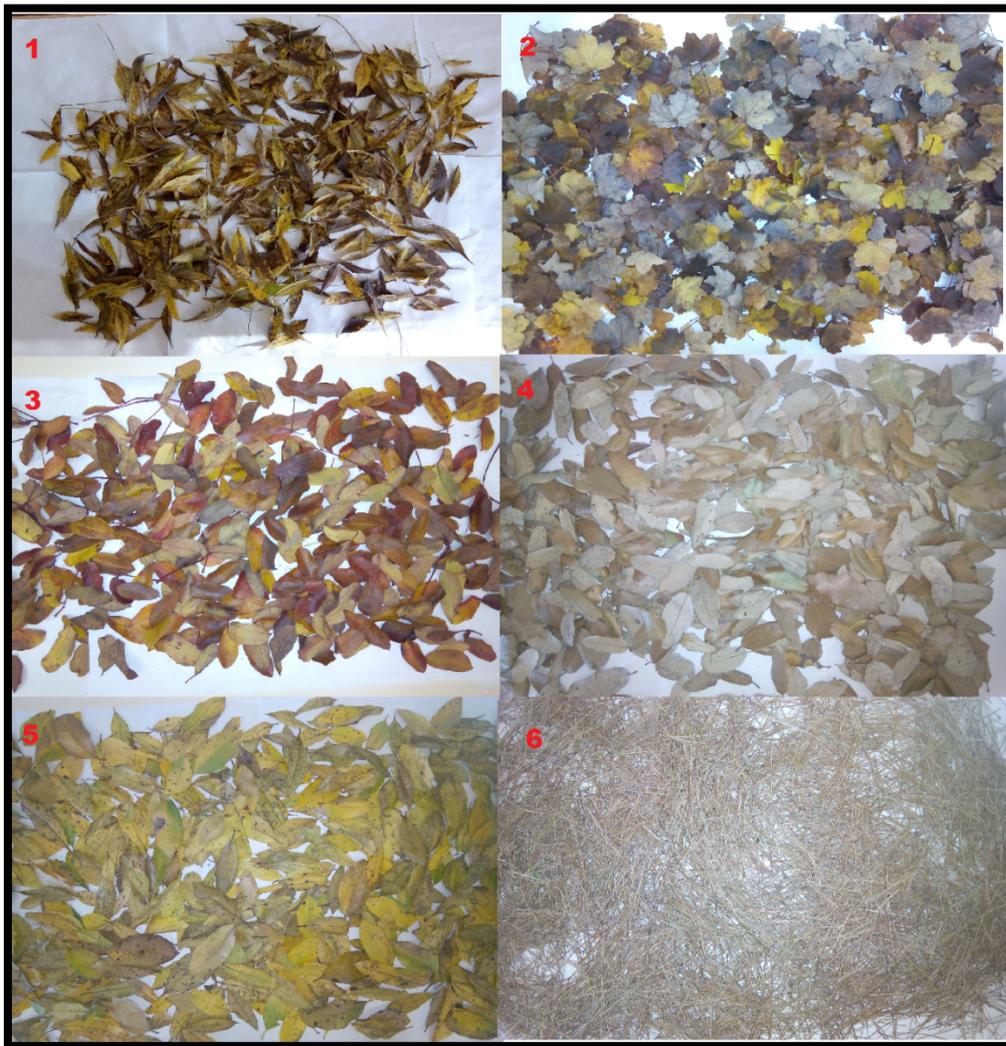


Imagen 18: Hojas recogidas para la realización del experimento: **1** *Acer opalus* subsp. *granatense*; **2** *Pistacia terebinthus*; **3** *Fraxinus angustifolia*; **4** *Quercus ilex*; **5** *Arbutus unedo*; **6** *Pinus halepensis*.



Imagen 19: Aspecto que presentaban las cubetas de lixiviación con las hojas. Esta imagen corresponde al primer día que se pusieron las hojas de *Quercus ilex* en agua destilada.

La descomposición de la hojarasca se evaluó como la pérdida de peso seco a través del tiempo en relación al peso seco inicial.

Peso seco inicial = Peso fresco inicial (g) x b/a, siendo b/a el factor de corrección (peso seco/peso fresco) obtenido a partir de muestras adicionales.

$$\text{Peso seco perdido (\%)} = \frac{\text{Peso seco inicial (g)} - \text{Peso seco final (g)}}{\text{Peso seco inicial (g)}} \times 100$$

Determinaciones analíticas en el material vegetal

Para analizar el contenido inicial en cenizas de la hojarasca se utilizaron las muestras adicionales empleadas para el cálculo del factor de corrección peso seco/peso fresco.

Las hojas, diez réplicas para cada especie, se molieron con un molinillo de café convencional, hasta alcanzar un polvo muy fino; para evitar la contaminación entre muestra y muestra se limpiaba el molinillo con escurpulosidad.

Después se pesaban 3 ± 0.18 g de cada muestra y se introducían en un crisol de porcelana. Se procedía a la calcinación en un horno mufla a 450°C durante 12 horas. Finalmente se colocaba el crisol con las cenizas en el desecador y una vez estaba a temperatura ambiente se pesaba.

El contenido en cenizas se asimila a la fracción inorgánica de la composición química, por tanto se calcula:

$$\text{Cenizas (\%)} = 100\% - \text{Materia orgánica (\%)}$$

$$\text{Materia orgánica (\%)} = \frac{P' - P''}{P} \times 100$$

P' = peso del crisol con la muestra antes de la calcinación (g)

P'' = peso del crisol con las cenizas después de la calcinación (g)

P = peso seco de la muestra (g).

Se procedió del mismo modo para analizar el contenido final de cenizas en las hojas sumergidas durante 10 días en las cubetas de lixiviación.

Determinaciones analíticas en el agua de lixiviación

Se ha determinado la conductividad eléctrica del agua de lixiviación a los 2, 4, 7 y 10 días de sumergir las hojas en las cubetas (diez réplicas de cada especie). Se ha medido con un conductímetro, el cual debe ser calibrado previamente con una disolución patrón de conductividad 1413 $\mu\text{s}/\text{cm}$ a 25°C (1278 $\mu\text{s}/\text{cm}$ a 20°C). Después de esto se limpia el electrodo con agua destilada para tener una lectura fiable, así como entre lectura y lectura de las muestras problema. Todas las lecturas se han referido a una temperatura de 20°C.

Posteriormente al experimento con las especies caducifolias, se consideró de interés incorporar información relativa a la materia orgánica disuelta y al color del agua de lixiviación y aplicarlo al experimento de las especies perennifolias.

Por convención práctica, la materia orgánica disuelta se define como la que atraviesa un filtro de 0,45 μm de tamaño de poro.

Para la determinación de la materia orgánica disuelta se ha utilizado el método espectrofotométrico. Variaciones en la concentración o la naturaleza de la materia orgánica presente da lugar a variaciones en la absorción en la región ultravioleta.

Se ha medido la absorbancia (densidad óptica) a 254 nm (indicativa de MOD), 280 nm (indicativa de polifenoles totales), 400 nm (indicativa de coloración) y a 546 nm (indicativa de turbidez) con un espectrofotómetro UV-VIS. El uso de estas longitudes de onda se halla bien documentado.

Todas las muestras se centrifugaron previamente (5600 rpm durante 10 minutos) y, si era necesario, se diluía el sobrenadante en agua destilada homogeneizando bien la mezcla. Se midió su absorbancia a las longitudes de onda mencionadas anteriormente frente a agua destilada como blanco y en una cubeta de cuarzo de 1 cm de recorrido óptico. La lectura a 546 nm sirve para restar la interferencia que pueda tener la turbidez a las lecturas a 254, 280 y 400 nm. En el caso de diluir, el resultado de la absorbancia se multiplica por el factor de dilución utilizado.

No se ha aplicado ninguna ecuación para transformar las unidades de absorbancia (cm^{-1}) en concentraciones.

2.3.3. Análisis estadístico de los datos

Estadística descriptiva

Se ha calculado la media, la desviación típica y el error estándar de la media para el conjunto de datos de cada variable cuantitativa (2.3.1.).

Estadística inferencial

Para detectar la existencia de diferencias significativas entre las medias de una determinada variable cuantitativa (variable dependiente) en dos o más grupos de datos de la variable cualitativa (variable independiente) se utilizan los tests de comparación de medias.

Existen numerosos tests estadísticos que permiten realizar tanto pruebas paramétricas a partir de la distribución normal como pruebas no paramétricas cuando los datos obtenidos no se ajustan a la distribución normal y/o tienen varianzas distintas.

En este estudio, después de comprobar primero la normalidad con el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de las varianzas con el test de Bartlett, se ha utilizado el test de comparación no paramétrico de Kruskal-Wallis. Finalmente, para saber que pares son diferentes se ha utilizado el test a posteriori, post-hoc, de Dunn (no paramétrico). Se ha empleado el programa estadístico R y RStudio versión 3.1.1.

Para averiguar el grado de asociación entre dos variables cuantitativas se utiliza el coeficiente de correlación. Igualmente hay que comprobar primero la normalidad de cada variable. En este estudio se ha utilizado el coeficiente correlación de Pearson (paramétrico) y el de Spearman (no paramétrico). Se ha empleado el programa Excel versión 14.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Contenido inicial en cenizas de la hojarasca

El contenido inicial en cenizas de las hojas senescentes (**figura 1**) de las especies caducifolias *F. angustifolia* (12,40%), *A. opalus* subsp. *granatense* (10,83%) y *P. terebinthus* (8,29%) fue mayor que el de las especies perennifolias *Q. ilex* (5,52%), *A. unedo* (5,25%) y *P. halepensis* (4,4%).

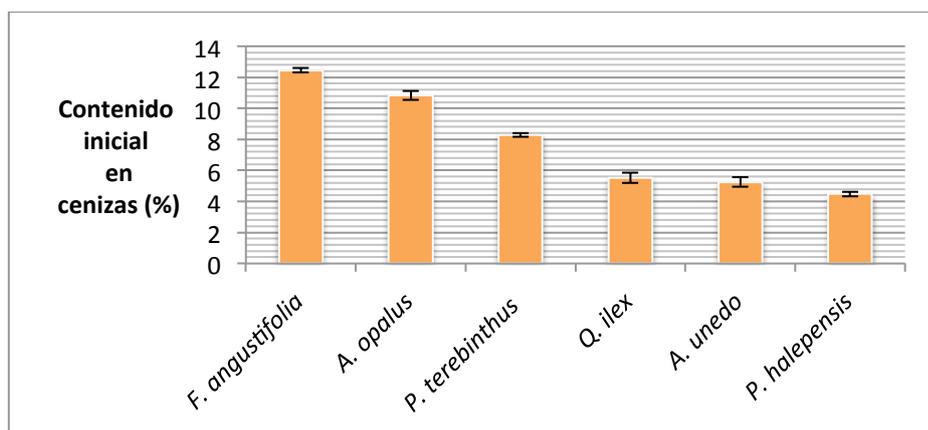


Figura 1.- Contenido inicial en cenizas de la hojarasca de las seis especies estudiadas, media y error estándar (n = 10).

Al aplicar el test de Shapiro-Wilk (**tabla 4**) se obtuvo normalidad para todas las especies ($p > 0,05$), a excepción de *A. unedo*, pero al aplicar el test de Bartlett no se obtuvo homogeneidad de las varianzas ($p < 0,05$). Por tanto se recurrió al test de comparación no paramétrico de Kruskal-Wallis que detectó diferencias significativas ($p < 0,05$).

Test de Shapiro-Wilk	p-valor
<i>F. angustifolia</i>	0,6923
<i>A. opalus</i>	0,8741
<i>P. terebinthus</i>	0,6228
<i>Q. ilex</i>	0,1239
<i>A. unedo</i>	8,812e-06
<i>P. halepensis</i>	0,5409

	p-valor
Test de Bartlett	0,02388

	p-valor
Test de Kruskal-Wallis	3,369e-10

Tabla 4.- A la izquierda los p-valores obtenidos con el test de Shapiro-Wilk (normalidad). A la derecha los p-valores obtenidos con el test de Bartlett (igualdad de varianzas) y con el test de Kruskal-Wallis (compara las diferencias) para 5 grados de libertad. A partir de 60 datos del contenido inicial en cenizas de las hojas.

Para conocer que pares son diferentes se utilizó el test a posteriori de Dunn (**tabla 5**). Se han obtenido diferencias significativas entre las especies de ambos grupos, caducifolias y perennifolias. No se han encontrado diferencias significativas entre las especies de un mismo grupo, salvo alguna excepción entre las caducifolias (*F. angustifolia* y *P. terebinthus*) y entre las perennifolias (*Q. ilex* y *P. halepensis*, parcialmente significativo).

	<i>F. angustifolia</i>	<i>A. opalus</i>	<i>P. terebinthus</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>A. unedo</i>
<i>A. opalus</i>	0,1299				
<i>P. terebinthus</i>	0,0060	0,0834			
<i>Q. ilex</i>	<0,0001	0,0007	0,0355		
<i>A. unedo</i>	<0,0001	0,0001	0,0099	0,2998	
<i>P. halepensis</i>	<0,0001	< 0,0001	0,0003	0,0506	0,1326

Tabla 5.- p-valores obtenidos con el test de Dunn para cada par de especies estudiadas. A partir de 60 datos del contenido inicial en cenizas de las hojas.

Discusión

Los constituyentes minerales, generalmente expresados como cenizas, varían del 1 al 13% del total del tejido (Alexander, 1980) valores que coinciden con los resultados obtenidos en el presente trabajo.

En la **figura 1** se observa una clara tendencia decreciente en el contenido inicial de cenizas desde las especies caducifolias a las perennifolias. La longevidad de la hoja (carácter caducifolio-perennifolio) está asociada, en este caso, al contenido inicial de cenizas. Además, *Pinus halepensis*, una conífera, es la que presenta el valor más bajo.

Bray y Gorham, citados por González & Gallardo (1982) en una revisión sobre el efecto hojarasca, señalan que las coníferas poseen menor contenido de cenizas que las especies caducifolias. Indican que las especies caducifolias, como las del género *Fraxinus* poseen más de un 10% de cenizas, que el género *Quercus* suele tener entre 5% y 7% de cenizas y *Pinus* menos del 4%.

Es común encontrar diferencias en los contenidos de minerales entre las coníferas y las planifolias (Carballo, 1990). No obstante, Ibrahima *et al.* (1995) obtienen un 6,29% para *Quercus ilex* y un 6,47 % para *Pinus halepensis*.

Finalmente, Dimitrakopoulos y Panov (2001) muestran valores de cenizas para *Quercus ilex* y *Arbutus unedo* de 3,15 % y 3,81 % respectivamente, un poco por debajo nuestros valores, aunque se trata de hojas verdes recolectadas en diciembre.

Estas diferencias son fáciles de explicar ya que la composición química de las hojas varía en dependencia de diferentes factores como: la especie, individuos de una misma especie, edad, la época del año, las condiciones climáticas y edáficas de la localidad...

Las cenizas presentan contenidos importantes de diferentes nutrientes como K, Ca y Mg, los cuales se encuentran en formas relativamente solubles. Esto puede contribuir a la mayor tasa de descomposición de las especies caducifolias vs. las especies perennifolias, pauta descrita en la bibliografía.

3.2. Pérdida de peso por lixiviación de la hojarasca

A los diez días de inmersión de las hojas en agua las mayores pérdidas de peso por lixiviación (**figura 2**) correspondieron a una caducifolia *F. angustifolia* (51,88%) seguida de una perennifolia *A. unedo* (27,11%). El resto de especies siguieron el mismo orden que el contenido inicial en cenizas, aunque con valores muy próximos, *A. opalus* (14,35%), *P. terebinthus* (13,48%), *Q. ilex* (12,92%) y *P. halepensis* (11,40%).

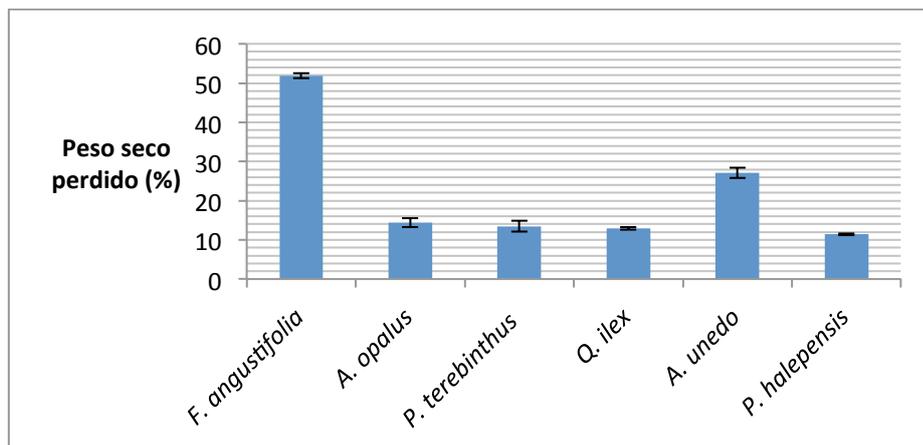


Figura 2.- Pérdida de peso por lixiviación de la hojarasca de las seis especies estudiadas, media y error estándar (n = 10).

Al aplicar el test de Shapiro-Wilk (**tabla 6**) se obtuvo normalidad para todas las especies ($p > 0,05$), pero al aplicar el test de Bartlett no se obtuvo homogeneidad de las varianzas ($p < 0,05$). Por tanto se recurrió al test de comparación no paramétrico de Kruskal-Wallis que detectó diferencias significativas ($p < 0,05$).

Test de Shapiro-Wilk	p-valor
<i>F. angustifolia</i>	0,6392
<i>A. opalus</i>	0,4200
<i>P. terebinthus</i>	0,9917
<i>Q. ilex</i>	0,9986
<i>A. unedo</i>	0,5093
<i>P. halepensis</i>	0,9799

Test de Bartlett	p-valor
	1,439e-07

Test de Kruskal-Wallis	p-valor
	1,274e-08

Tabla 6.- A la izquierda los p-valores obtenidos con el test de Shapiro-Wilk (normalidad). A la derecha los p-valores obtenidos con el test de Bartlett (igualdad de varianzas) y con el test de Kruskal-Wallis (compara las diferencias) para 5 grados de libertad. A partir de 60 datos de peso perdido por lixiviación de las hojas.

Para conocer que pares son diferentes se utilizó el test a posteriori de Dunn (**tabla 7**). En este caso no se han obtenido diferencias significativas entre algunas especies de ambos grupos *F. angustifolia* (C) y *A. unedo* (P); *A. opalus* (C) y *Q. ilex* (P); *P. terebinthus* (C) y *Q. ilex* (P); *P. terebinthus* (C) y *P. halepensis* (P). Por el contrario se han encontrado diferencias significativas entre las especies de un mismo grupo, salvo *A. opalus* y *P. terebinthus* (entre las caducifolias) y *Q. ilex* y *P. halepensis* (entre las perennifolias).

Por tanto, esa diferenciación entre especies caducifolias y perennifolias, que si se observa en el contenido inicial de cenizas, no queda reflejado en el caso de la pérdida de peso.

	<i>F. angustifolia</i>	<i>A. opalus</i>	<i>P. terebinthus</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>A. unedo</i>
<i>A. opalus</i>	0,0001				
<i>P. terebinthus</i>	<0,0001	0,3088			
<i>Q. ilex</i>	<0,0001	0,2446	0,4238		
<i>A. unedo</i>	0,1002	0,0080	0,0018	0,0010	
<i>P. halepensis</i>	<0,0001	0,0236	0,0687	0,0980	<0,0001

Tabla 7.- p-valores obtenidos con el test de Dunn para cada par de especies estudiadas. A partir de 60 datos de peso perdido por lixiviación de las hojas.

Discusión

Varios autores han encontrado en estudios de descomposición una pérdida inicial de peso rápida (durante los primeros días o semanas) y lenta a continuación, indicando que esta pérdida inicial varía dependiendo de las especies.

La pérdida exponencial inicial se debe fundamentalmente a la lixiviación por el agua de lluvia, que produce una rápida pérdida de sustancias solubles (minerales y pequeños compuestos orgánicos).

En el presente trabajo, *F. angustifolia* resalta como la especie que más peso pierde con un 52% en diez días; *Q. ilex* con un 13% y *P. halepensis* con un 11% son las que menos. Datos parecidos obtuvieron Gallardo y Merino (1993) con nueve especies caducifolias y perennifolias: en los dos primeros meses *F. angustifolia* fue la especie que más peso perdió en las dos localidades donde realizaron el estudio, Doñana (Huelva) con un 30% y La Saucedá (Málaga) con un 40%, correspondiendo la mayor pérdida de peso a la zona con mayor precipitación; en contraste, *Q. lusitanica* sólo perdió entre el 1,6 y 2%. En otro estudio, Castro *et al.* (2008), *F. angustifolia* pierde alrededor de un 60% de su peso inicial al cabo de siete meses.

La hojarasca de los bosques de ribera en el agua pierde de 20 a 40% de su peso seco entre las 24 y 48 horas, dependiendo de la especie (Cummins *et al.* 1989).

Es importante señalar que estas diferencias en el tiempo se deben fundamentalmente a la metodología utilizada, ya que los trabajos mencionados se han realizado en el campo y el nuestro se realizó en el laboratorio, por inmersión de las hojas en cubetas de lixiviación por lo que el efecto del lavado fue mucho mayor.

Ibrahima *et al.* (1995) estudiaron en el laboratorio, mediante la inmersión de las hojas en agua, las pérdidas de componentes solubles de siete especies caducifolias y perennifolias. Obtuvieron en diez días una pérdida de peso para *P. halepensis* y *Q. ilex* del 8,5 y 14,5% respectivamente, valores más próximos a los de este estudio.

Ya que el proceso de lixiviación ha sido el mismo para todas las especies, diferencias en la calidad de la hojarasca, como el contenido en componentes solubles en agua (azúcares, ácidos orgánicos, aminoácidos, alcaloides) respecto a los no solubles como fibras (celulosa, hemicelulosa y lignina) o lípidos (cutina, ceras, resinas), podría explicar que se pierda mayor o menor cantidad de material de las hojas. Algunos compuestos fenólicos son solubles en agua, otros no. Respecto a los elementos minerales destaca como fácilmente lixiviable el potasio.

Según Porta *et al.* (2003) la composición del material orgánico aportado al suelo hace que haya especies mejorantes (con hojas con relación C/N baja y altos contenidos en compuestos hidrosolubles) y especies acidificantes (con hojas de relación C/N alta y escasa concentración de compuestos hidrosolubles y frecuente predominio de resinas o fenoles) existiendo una gama de situaciones intermedias.

Los bosques de coníferas en general causan una mayor acidificación del suelo que los bosques de planifolias por el contenido resina. En general, las hojas de las coníferas contienen más ceras y resinas, así como menos nitrógeno que las hojas de las planifolias; por el contrario, éstas pueden liberar más taninos que las coníferas (González y Gallardo, 1982).

Como ya se ha dicho en el presente trabajo la mayor pérdida de peso ha sido para *Fraxinus angustifolia* y *Arbutus unedo* y la menor para *Quercus ilex* y *Pinus halepensis*.

Las hojas de fresno son blandas, tienen casi un 25 % de carbohidratos solubles y sólo un 10 % de lignina y cutina (Gallardo y Merino, 1993); presenta mucílago que son un tipo de fibra soluble de naturaleza viscosa, lo que hemos comprobado al manipular las cubetas de lixiviación.

Las especies perennifolias suelen invertir mucho en sus hojas, recubriéndolas con resinas o ceras protectoras que las hagan más resistentes en la estación desfavorable. Así *Quercus ilex* y *Pinus*

halepensis ofrecen una mayor resistencia a la lixiviación ya que estos compuestos son hidrofóbicos. Además las hojas son duras con un % de lignina y cutina más elevado (Gallardo y Merino, 1993).

Ha sido difícil buscar una explicación para *Arbutus unedo* que es una especie perennifolia. Su pérdida de peso puede ser debido a que las hojas contienen altas concentraciones de taninos (Font Quer, 1992) que en el caso de ser de bajo peso molecular si son solubles en agua. Como se verá en el apartado 3.4. en el agua de lixiviación se ha encontrado una concentración más elevada de fenoles respecto a *Quercus ilex* y *Pinus halepensis* dando una coloración marrón al agua.

En el estudio de Ibrahima *et al.* (1995), citado anteriormente, con una metodología parecida a la nuestra, no encontraron diferencias en la pérdida de peso entre especies caducifolias y perennifolias del sur de Francia. El valor más alto correspondió a una caducifolia *Castanea sativa* (14,7%) y el más bajo también a otra caducifolia *Fagus sylvatica* (6,9%); el resto de especies alternaba. En otro estudio similar, Ibrahima *et al.* (2007) tampoco encontraron diferencias entre especies caducifolias y perennifolias esta vez de la sabana del Camerún.

3.3. Evolución de la conductividad del agua de lixiviación

La conductividad del agua de lixiviación a los diez días de inmersión de las hojas (**figura 3**) fue mayor para *F. angustifolia* (395,60 $\mu\text{S}/\text{cm}$), seguida de *A. unedo* (173,25 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y *P. halepensis* (148,14 $\mu\text{S}/\text{cm}$); *Q. ilex* (90,69 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y *P. terebinthus* (60,73 $\mu\text{S}/\text{cm}$); el valor menor fue para *A. opalus* (31,65 $\mu\text{S}/\text{cm}$). Los valores extremos, más alto y más bajo, correspondieron a las especies del grupo de caducifolias. Es importante recordar que en este estudio se utilizó agua destilada con una conductividad inicial entre 0,8 y 1 $\mu\text{S}/\text{cm}$.

Al igual que con la pérdida de peso, los valores más altos de conductividad a los diez días fueron para *F. angustifolia* y *A. unedo*, pero con el resto de especies hay diferencias en el orden, como *P. halepensis* que presentó el tercer valor de conductividad más alto y fue la que menos peso perdió.

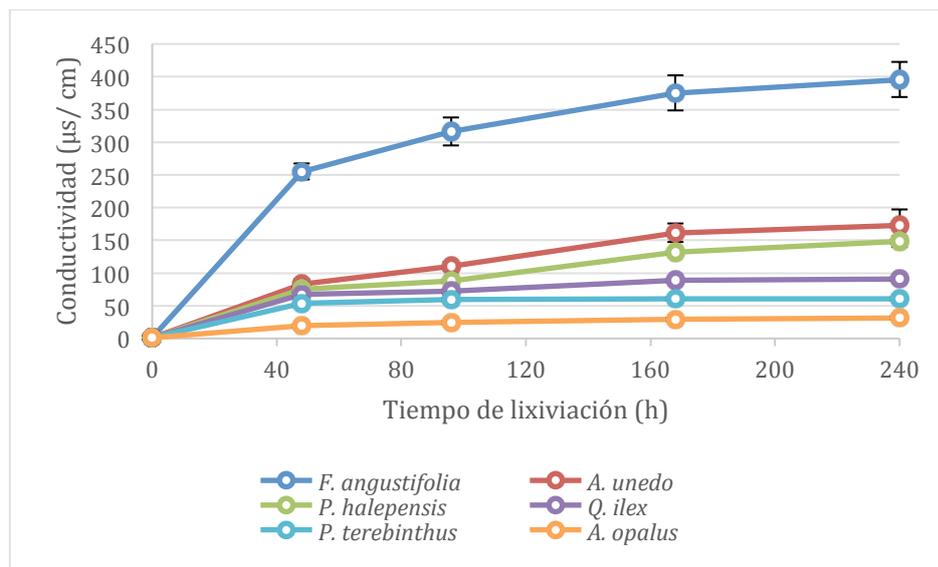


Figura 3.- Variación de la conductividad del agua de lixiviación (referida a 20°C) según el tiempo de inmersión (2, 4, 7 y 10 días) de las hojas para las seis especies estudiadas, media y error estándar (n = 10).

Al aplicar el test de Shapiro-Wilk (**tabla 8**) se obtuvo normalidad para todas las especies ($p > 0,05$), pero al aplicar el test de Bartlett no se obtuvo homogeneidad de las varianzas ($p < 0,05$). Por tanto se recurrió al test de comparación no paramétrico de Kruskal-Wallis que detectó diferencias significativas ($p < 0,05$).

Test de Shapiro-Wilk	p-valor
<i>F. angustifolia</i>	0,3581
<i>A. opalus</i>	0,934
<i>P. terebinthus</i>	0,1695
<i>Q. ilex</i>	0,8877
<i>A. unedo</i>	0,5193
<i>P. halepensis</i>	0,6845

	p-valor
Test de Bartlett	4,065e-10

	p-valor
Test de Kruskal-Wallis	6,755e-11

Tabla 8.- A la izquierda los p-valores obtenidos con el test de Shapiro-Wilk (normalidad). A la derecha los p-valores obtenidos con el test de Bartlett (igualdad de varianzas) y con el test de Kruskal-Wallis (compara las diferencias) para 5 grados de libertad. A partir de 60 datos de conductividad del agua de lixiviación a los diez días de inmersión de las hojas.

Para conocer que pares son diferentes se utilizó el test a posteriori de Dunn (**tabla 9**). En la tabla 9 se observa como no se han obtenido diferencias significativas entre algunas especies de ambos grupos *F. angustifolia* (caducifolia) y *A. unedo* (perennifolia); *P. terebinthus* (caducifolia) y *Q. ilex* (perennifolia). Por el contrario se han encontrado diferencias significativas entre las especies de un mismo grupo, salvo *A. opalus* y *P. terebinthus* (entre las caducifolias) y *Q. ilex* y *P. halepensis* o *A. unedo* y *P. halepensis* (entre las perennifolias).

Por tanto, no se han diferenciado claramente los dos grupos de especies caducifolias y perennifolias, al igual que con la pérdida de peso y al contrario que con el contenido inicial de cenizas.

	<i>F. angustifolia</i>	<i>A. opalus</i>	<i>P. terebinthus</i>	<i>Q. ilex</i>	<i>A. unedo</i>
<i>A. opalus</i>	<0,0001				
<i>P. terebinthus</i>	<0,0001	0,1002			
<i>Q. ilex</i>	0,0001	0,0052	0,1002		
<i>A. unedo</i>	0,0646	<0,0001	0,0002	0,0101	
<i>P. halepensis</i>	0,0101	<0,0001	0,0026	0,0646	0,2099

Tabla 9.- p-valores obtenidos con el test de Dunn para cada par de especies estudiadas. A partir de 60 datos de conductividad del agua de lixiviación a los diez días de inmersión de las hojas.

La dinámica de la conductividad del agua de lixiviación siguió el modelo que corresponde a la fase inicial de la descomposición caracterizada por fuertes pérdidas los primeros días (apartado anterior). El ritmo más rápido fue para *P. terebinthus* y el más lento para *A. unedo*. Una vez más, no hubo diferenciación entre caducifolias y perennifolias.

Para visualizar mejor este hecho se ha elaborado la **figura 4** donde se observa una fase inicial de mayor pendiente en la que la conductividad del agua aumenta rápidamente y como a medida que transcurre el tiempo la pendiente disminuye, siendo muy pequeñas las variaciones de conductividad de los últimos días. Al calcular el porcentaje de conductividad medida a los dos primeros días respecto de la conductividad a los diez días de lixiviación se han obtenido los siguientes datos: *P. terebinthus* (88,98%) < *Q. ilex* (74,82%) < *F. angustifolia* (64,53%) < *A. opalus* (62,31%) < *P. halepensis* (50,65%) < *A. unedo* (47,70%). Por lo que la conductividad debida a la lixiviación de los dos primeros días supone entre el 50% y el 90% de la conductividad final a los diez días en los que transcurrió el experimento.

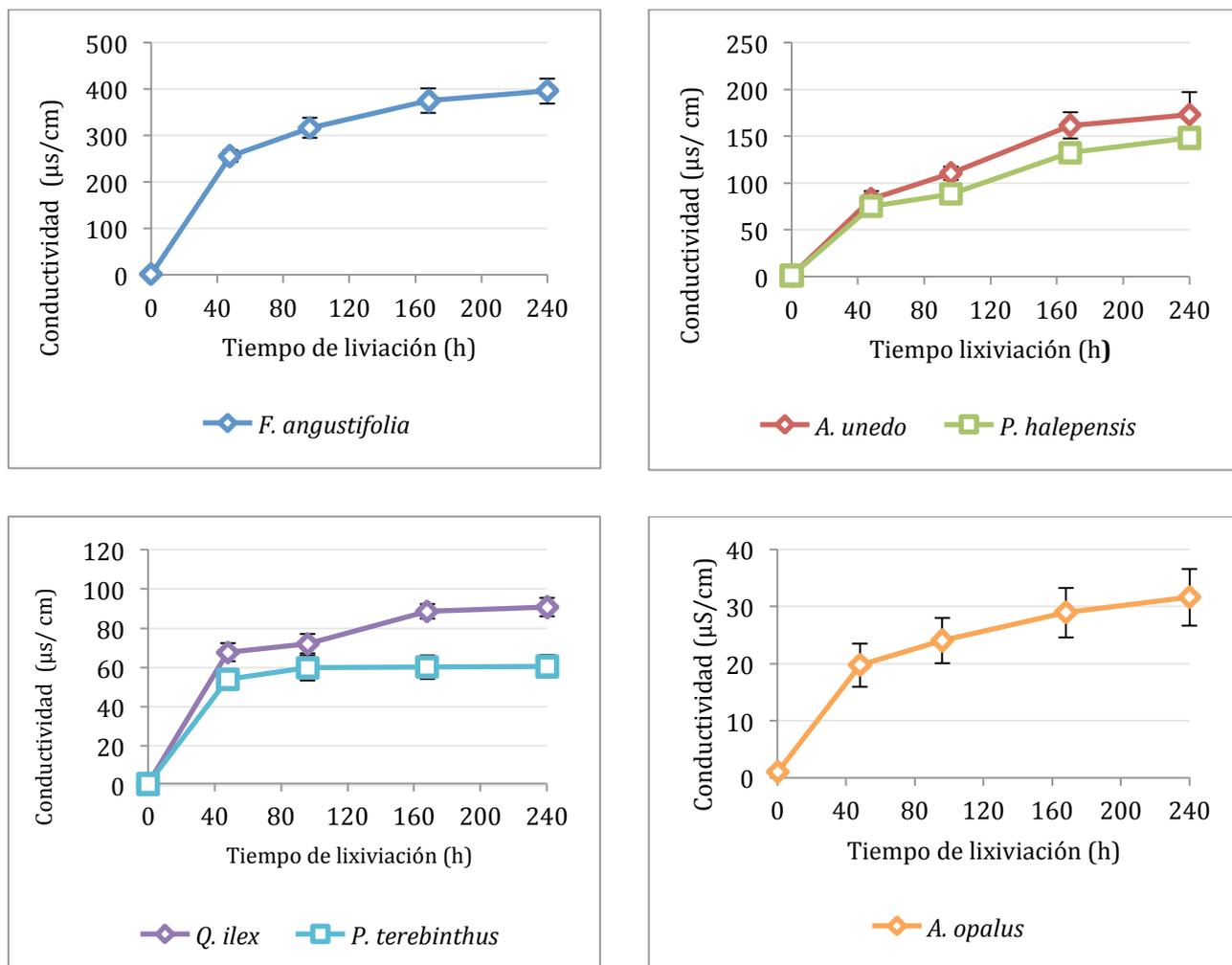


Figura 4.- Variación de la conductividad del agua de lixiviación (referida a 20°C) según el tiempo de inmersión (2, 4, 7 y 10 días) de las hojas para las seis especies estudiadas, media y error estándar (n = 10). Se trata de una figura análoga a la 4 pero donde la escala de conductividad es distinta para poder observar la tendencia de cada especie de una forma más clara.

Discusión

Como se ha mencionado en la introducción, existen pocos estudios que hayan cuantificado la pérdida de peso atribuible a la lixiviación que corresponde a la fase inicial de la descomposición de la hojarasca. Aún es más escasa la información sobre la conductividad del agua de lixiviación en estudios sobre descomposición. Esto hace difícil contrastar los resultados obtenidos en este trabajo con otros resultados por no haberse encontrado ninguna publicación que se ajuste exactamente al estudio realizado.

En ecosistemas terrestres se han realizado diversos estudios sobre la modificación de la composición química del agua de lluvia al atravesar el dosel arbóreo (pluvio lavado, trascolación) y la hojarasca sobre el suelo (escorrentía superficial). En este sentido, el agua destilada utilizada en este trabajo sería un control próximo al agua de lluvia.

Gallardo y Moreno (1999) en un bosque de *Quercus pyrenaica* (caducifolia) obtuvieron para el agua de trascolación una conductividad de 24,3 µS/cm y para el agua de escorrentía superficial el valor

más elevado 48,9 $\mu\text{S}/\text{cm}$, a partir de agua de lluvia con una conductividad de 15,2 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Los análisis mostraron una mayor concentración de iones (Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+) en el agua de escorrentía superficial, por lo que son los bioelementos disueltos provenientes de la lixiviación de la hojarasca los que hacen aumentar la conductividad del agua de lluvia.

Esta tendencia al enriquecimiento ya fue descrita en estudios anteriores como el de Riba (1982) para *Fagus sylvatica* (caducifolia), quien registró un aumento de la conductividad del agua de lluvia de 20 $\mu\text{S}/\text{cm}$ a 27 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (agua de trascolación) y 59 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (lavado hojarasca).

No obstante, en áreas con estación seca también tienen gran importancia las entradas de elementos que se depositan como polvo atmosférico y que se disuelven parcialmente al inicio de la estación húmeda (Gallardo y Moreno, 1999). Para evitar este hecho, se procedió a la limpieza escrupulosa de todas las hojas utilizadas en este estudio.

Trabajos en los que aparezca alguna especie de las que se han estudiado miden, entre otros, la conductividad del agua de trascolación. En el estudio de Bellot (1988), en el que solo aparecen especies perennifolias, el agua de trascolación de *A. unedo* presentó mayor conductividad (48,74 $\mu\text{S}/\text{cm}$) que *Q. ilex* (42,58 $\mu\text{S}/\text{cm}$), a partir de agua de lluvia con una conductividad de 22,16 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Esta pauta coincide con nuestro trabajo; aunque estamos comparando hojas verdes y hojas senescentes es conocido que la lixiviación es mucho mayor en estas últimas.

En el trabajo de Rodà (1983) es interesante observar que este aumento de la conductividad del agua de trascolación es ligeramente mayor para las especies perennifolias *Q. ilex* (41,3 vs. 21,1 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y *Abies alba* (61,1 vs. 20,6 $\mu\text{S}/\text{cm}$) que para la especie caducifolia *Fagus sylvatica* (38,3 vs. 21,6 $\mu\text{S}/\text{cm}$); además *A. alba*, una conífera, es la que presenta mayor conductividad. Estas pautas se asemejan, en parte, a las obtenidas en este estudio.

Finalmente, se han consultado los datos referentes a la conductividad del agua de trascolación de la Red Europea de Parcelas Permanentes para el Seguimiento Intensivo y Continuo de los Ecosistemas Forestales, Red CE de Nivel II, (Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, 2010). Si nos fijamos en las perennifolias *Q. ilex* y *P. halepensis* vs. las caducifolias *Fagus sylvatica* y *Quercus petraea*, vemos como la conductividad es mayor en perennifolias que en caducifolias y que *P. halepensis* registra el valor más alto, pauta que coincide, en parte, con el presente trabajo.

La conductividad del agua es un parámetro integrador de la variabilidad iónica (cationes y aniones, tanto inorgánicos como orgánicos). La medida de la conductividad del agua de lixiviación para cada especie puede ayudar a explicar la variabilidad de la tasa de descomposición de las hojas: más concretamente, puede explicar la variabilidad de la tasa de liberación de las sustancias solubles en agua que sean ionizables.

Las diferencias entre especies pueden deberse a la diferente pérdida de sustancias solubles ionizables, como sales minerales, ácidos orgánicos, aminoácidos, péptidos, proteínas, algunos alcaloides. Por tanto, los resultados obtenidos sugieren que la hojarasca de *F. angustifolia* posee algún tipo de compuesto fácilmente ionizable, seguida de *A. unedo* y *P. halepensis*.

3.4. Materia orgánica disuelta y color del agua de lixiviación

Como se ha indicado en el apartado de metodología este análisis sólo se ha realizado para las hojas senescentes de las tres especies perennifolias.

La materia orgánica disuelta en el agua de lixiviación a los diez días de inmersión de las hojas (**tabla 10**) fue mayor para *A. unedo*, seguida de *Q. ilex* y menor para *P. halepensis*; de modo paralelo se observó un gradiente en el contenido de polifenoles y en el color del agua, de marrón a amarillo claro, respectivamente.

Absorbancia (cm ⁻¹)	UV 254 nm	UV 280 nm	VIS 400 nm
<i>Q. ilex</i>	5,65 ± 0,69	4,69 ± 0,61	0,58 ± 0,12
<i>A. unedo</i>	11,18 ± 2,22	10,30 ± 2,08	1,08 ± 0,22
<i>P. halepensis</i>	1,40 ± 0,11	1,20 ± 0,09	0,13 ± 0,01

Tabla 10.- Absorbancia del agua de lixiviación de las tres especies perennifolias según la materia orgánica disuelta (UV 254nm), los compuestos fenólicos (UV 280 nm) y el color del agua (VIS 400 nm). Media y error estándar (n = 5). El factor de dilución de *A. unedo* fue de 6 y el de *Q. ilex* de 3; *P. halepensis* no se diluyó.

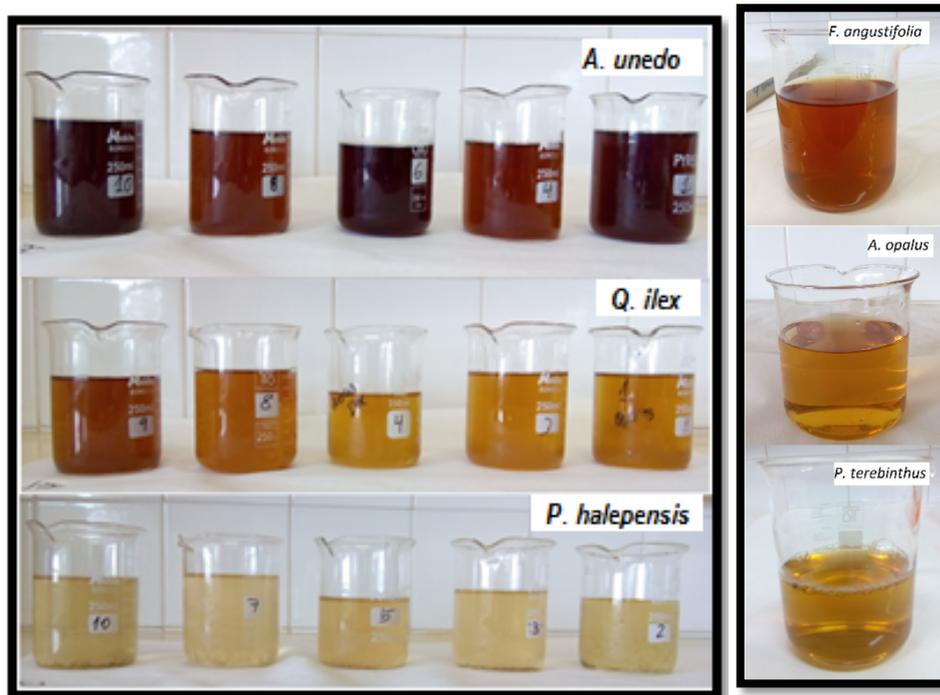


Imagen 20: Coloración que presentaba el agua de lixiviación a los diez días de inmersión de las hojas. A la izquierda cinco muestras (elegidas al azar del total de diez) de cada especie perennifolia. A la derecha muestras de las especies caducifolias.

Al aplicar el test de Shapiro-Wilk (**tabla 11**) se obtuvo normalidad para todas las especies ($p > 0,05$), pero al aplicar el test de Bartlett no se obtuvo homogeneidad de las varianzas ($p < 0,05$). Por tanto se recurrió al test de comparación no paramétrico de Kruskal-Wallis que detectó diferencias significativas ($p < 0,05$).

Test de Shapiro-Wilk	p-valor
<i>Q. ilex</i>	0,1046
<i>A. unedo</i>	0,8758
<i>P. halepensis</i>	0,5023

	p-valor
Test de Bartlett	6,685e-05
	p-valor
Test de Kruskal-Wallis	0,00193

Tabla 11.- A la izquierda los p-valores obtenidos con el test de Shapiro-Wilk (normalidad). A la derecha los p-valores obtenidos con el test de Bartlett (igualdad de varianzas) y con el test de Kruskal-Wallis (compara las diferencias) para 2 grados de libertad. A partir de 15 datos de absorbancia de la materia orgánica disuelta (UV 254nm).

Para conocer que pares son diferentes se utilizó el test a posteriori de Dunn (**tabla 12**). Se han obtenido diferencias significativas entre las tres especies perennifolias.

	<i>Q. ilex</i>	<i>A. unedo</i>
<i>A. unedo</i>	0,0385	
<i>P. halepensis</i>	0,0385	0,0002

Tabla 12.- p-valores obtenidos con el test de Dunn para cada par de especies estudiadas. A partir de 15 datos de absorbancia de la materia orgánica disuelta (UV_{254nm}).

Discusión

Al igual que con la conductividad ha sido difícil encontrar estudios sobre el contenido en materia orgánica disuelta (MOD) en el agua de lixiviación de la hojarasca; sí que abunda información sobre al contenido de las hojas en compuestos orgánicos solubles al inicio y final de cierto periodo de estudio de la descomposición.

En el estudio ya mencionado de Gallardo y Moreno (1999) sobre la modificación de la composición química del agua de lluvia en un bosque de *Quercus pyrenaica*, obtienen un valor de carbono orgánico disuelto (COD) para el agua de lluvia de 6,4 mg/l que después de su paso por la hojarasca aumenta hasta un valor de 48,9 mg/l.

Del mismo modo, Tesón *et al.* (2014) en plantaciones de *Eucalyptus grandis*, obtienen un aumento en la concentración de COD en el agua de lluvia de 2,02 mg/l a 36,24 mg/l al pasar por la hojarasca; además, también obtienen un aumento en la densidad óptica para el color. Estos resultados coinciden con los nuestros en el sentido de que al comparar las tres especies estudiadas se observa una relación entre la absorción (densidad óptica) de la materia orgánica disuelta, los compuestos fenólicos y el color del agua: a mayor absorción de la MOD mayor absorción presentan los fenoles y el color.

Otros estudios se han centrado en la evolución de los compuestos orgánicos solubles presentes en las hojas. Gallardo y Merino (1993) muestran como la concentración inicial de las hojas en carbohidratos solubles y polifenoles solubles disminuye después de la fase de lixiviación. Así, *F. angustifolia* pasa de un 24,9% inicial a un 8,8% en carbohidratos y de un 4,5% a un 1, 4% en polifenoles.

Ibrahima *et al.* (1995) durante diez días de inmersión de las hojas en agua de siete especies obtienen una lixiviación de los azúcares solubles entre el 40-80%; más concretamente, un 28,54% para *Q. ilex* y 24,30% para *P. halepensis*. En el presente estudio también hemos encontrado valores de densidad óptica del agua de lixiviación mayores para *Q. ilex* que para *P. halepensis*.

Los términos materia orgánica disuelta (MOD) y carbono orgánico disuelto (COD) se utilizan indistintamente pero hay que tener en cuenta que sólo el 45-50 % de la MOD es COD.

La lixiviación es importante para el COD. El carbono orgánico disuelto (COD) consiste en una mezcla de varias sustancias. Las biológicamente activas tienen bajo peso molecular y son más fáciles de caracterizar químicamente (carbohidratos, aminoácidos, ácidos grasos, compuestos fenólicos) que las menos abundantes con alto peso molecular (sustancias húmicas).

El interés en la determinación del carbono orgánico disuelto en el agua de lixiviación radica en que representan la descomposición de la materia orgánica y la descomposición como ya hemos comentado depende, entre otros factores, de las características intrínsecas de las hojas.

En este caso las diferencias entre especies pueden deberse a que las hojas presenten un mayor o menor contenido de compuestos solubles como carbohidratos (azúcares), fenoles solubles.

El material asociado con vegetación en proceso de descomposición se conoce como sustancia amarilla o materia orgánica disuelta coloreada (“yellow substance” o “gelbstoff”). Ésta influye sobre el color del agua a través de sus propiedades de absorción: máximo en el rango ultravioleta y azul, y disminución monótonica con la longitud de onda, con un mínimo en el amarillo (dando lugar al color amarillo del agua).

En nuestros resultados (**figura 5**) se observan los máximos de 254 nm (MOD) y 280 nm (fenoles) en el rango ultravioleta y la disminución a partir de 400 nm en el rango visible. Esta pauta se visualiza perfectamente en *A. unedo* que presenta un color marrón oscuro (las hojas contienen altas concentraciones de taninos) y mucho menos en *P. halepensis* con un color amarillo muy claro.

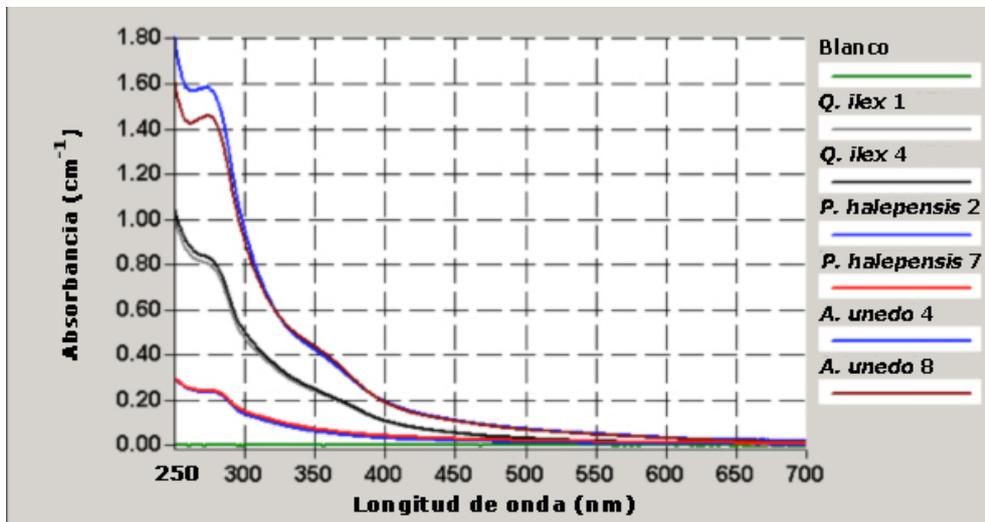


Figura 5.- Absorbancia del agua de lixiviación a los diez días de inmersión de las hojas de las tres especies perennifolias. Para poder comparar se ha realizado una dilución 1:6 en dos muestras aleatorias de cada especie.

El color del agua se debe principalmente a los compuestos fenólicos y un poco a la lignina. Entre los compuestos fenólicos se encuentran los pigmentos responsables del color otoñal de las hojas: los flavonoles son de color amarillo y absorben a 360 nm; los antocianos son de color rojo y absorben a 520 nm. También se encuentran los taninos que pueden ser de dos tipos hidrolizables con absorbancia a 368 nm y no hidrolizables (condensados) con absorbancia a 524 nm. Por tanto pueden haber interferencias entre pigmentos y taninos (Isaza *et al.* 2007). Su color va desde el amarillo hasta el castaño oscuro.

3.5. Relaciones entre las variables estudiadas

En los apartados anteriores se han discutido los resultados obtenidos para cada variable. Ahora se pretende relacionar dichas variables para lograr una visión global sobre la dinámica de la fase inicial de la descomposición de la hojarasca atribuible a la lixiviación. Se han estudiado las siguientes relaciones:

- 1-relación entre la pérdida de peso y el contenido inicial en cenizas
- 2-relación entre la pérdida de peso y la conductividad del agua de lixiviación
- 3-relación entre la pérdida de peso y la m. orgánica disuelta en el agua de lixiviación
- 4-relación entre la m. orgánica disuelta y la conductividad del agua de lixiviación
- 5-relación entre la pérdida de peso y la pérdida de cenizas
- 6-relación entre la pérdida de cenizas y la conductividad del agua de lixiviación

Como nueva variable aparece la pérdida de cenizas calculada a partir del contenido inicial y final en cenizas de las hojas (**tabla 13**). *A. opalus* no muestra pérdida de cenizas lo que puede ser atribuido a

varias causas. En estudios de descomposición son numerosos los autores que obtienen ganancias en los diferentes componentes de la hojarasca debidas a: la dinámica microbiana, los aportes externos, la formación de complejos o al aumento de la capacidad de intercambio del tejido; también estaría la metodología utilizada (estima del peso seco inicial a partir de submuestras).

Especie	Cenizas iniciales (%)	n	Especie	Cenizas finales (%)	n
<i>F. angustifolia</i>	12,40 ± 0,15	10	<i>F. angustifolia</i>	3,98 ± 0,86	4
<i>A. opalus</i>	10,83 ± 0,27	10	<i>A. opalus</i>	11,10 ± 0,69	4
<i>P. terebinthus</i>	8,29 ± 0,12	10	<i>P. terebinthus</i>	7,68 ± 0,41	10
<i>Q. ilex</i>	5,52 ± 0,33	10	<i>Q. ilex</i>	4,55 ± 0,43	10
<i>A. unedo</i>	5,25 ± 0,30	10	<i>A. unedo</i>	3,22 ± 0,46	10
<i>P. halepensis</i>	4,48 ± 0,16	10	<i>P. halepensis</i>	3,90 ± 0,50	9

Tabla 13.- Contenido inicial y final en cenizas después de los diez días de lixiviación de las hojas para las seis especies estudiadas. Media y error estándar.

Para averiguar el grado de asociación entre dos variables cuantitativas se utiliza el coeficiente de correlación. Al aplicar el test de Shapiro-Wilk (**tabla 14**) sólo se obtuvo normalidad ($p > 0,05$) para las variables materia orgánica disuelta y conductividad (con 6 y 15 datos). Por tanto se recurrió al coeficiente de correlación paramétrico de Pearson para la relación entre la m. orgánica disuelta y la conductividad (15 datos) y al coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman para el resto de relaciones.

Test de Shapiro-Wilk	p-valor	n	Test de Shapiro-Wilk	p-valor	n
Pérdida de peso	1,611e-08	60	Pérdida de peso	0,0008	15
Contenido inicial en cenizas	3,309e-05	60	MOD (UV ₂₅₄ nm)	0,1089	15
Conductividad	2,606e-07	60	Conductividad	0,0805	15

Test de Shapiro-Wilk	p-valor	n
Pérdida de peso	0,0118	6
Pérdida de cenizas	0,0041	6
Conductividad	0,1526	6

Tabla 14.- p-valores obtenidos con el test de Shapiro-Wilk (normalidad). La n varía según la relación estudiada, desde 60 (10 datos para cada una de las seis especies), 15 (5 datos para cada una de las tres especies perennifolias) y 6 (datos a partir de la media de cada una de las seis especies).

La pérdida de peso por lixiviación de las hojas presentó correlación positiva significativa con el contenido inicial en cenizas, la conductividad del agua de lixiviación y la materia orgánica disuelta; no presentó correlación con la pérdida de cenizas (**tabla 15**).

Se observó correlación positiva significativa entre la pérdida de cenizas y la conductividad del agua, pero no entre la materia orgánica disuelta y la conductividad (**tabla 15**).

Relaciones	r	Significación	n
Pérdida de peso-Contenido inicial en cenizas	0,4599	**	60
Pérdida de peso- Conductividad	0,5229	**	60
Pérdida de peso-MOD	0,8107	**	15
MOD-Conductividad	0,2903	NS	15
Pérdida de peso-Pérdida de cenizas	0,6	NS	6
Pérdida de cenizas-Conductividad	0,8286	**	6

Tabla 15.- Coeficientes de correlación obtenidos para cada caso. ** Correlación significativa para el 95%; NS = correlación no significativa.

Discusión

Para facilitar la interpretación de las correlaciones obtenidas y a modo de resumen se han agrupado las relaciones estudiadas según dos consideraciones generales:

-La hojarasca de especies que contiene más nitrógeno, fósforo, cenizas y componentes solubles en agua, se descompone más rápidamente que aquella que contiene más lignina, celulosa (Swift *et al.*, 1979; Ibrahima *et al.*, 1995; Gallardo, 2001, entre otros).

Relación 1. La pérdida de peso por lixiviación de las hojas depende del contenido inicial en cenizas de forma moderada. Salvo para *A. unedo*, a mayor contenido inicial en cenizas mayor ha sido la pérdida de peso por lixiviación (comparar figuras 1 y 2).

Relación 3. La pérdida de peso se refleja de forma muy clara en la cantidad de materia orgánica disuelta. Aunque sólo se ha estudiado esta relación en las especies perennifolias, los resultados obtenidos indican que a mayor cantidad de materia orgánica disuelta en el agua de lixiviación mayor ha sido la pérdida de peso.

Relación 5. No hay correlación significativa entre la pérdida de peso y la pérdida de cenizas. *F. angustifolia* y *A. unedo* son las especies que más peso y cenizas pierden pero el resto de especies no sigue esta pauta.

-Los compuestos solubles tienen un origen mineral o orgánico que pueden afectar a la conductividad del agua de lixiviación.

Relación 2. La pérdida de peso se relaciona con la conductividad del agua de lixiviación de forma moderada. En este caso es difícil indicar una pauta: sólo *F. angustifolia* y *A. unedo* son las especies que más peso pierden y mayor conductividad del agua presentan.

Relación 4. No hay correlación significativa entre la materia orgánica disuelta y la conductividad, salvo para *A. unedo*. Esto es fácil de justificar ya que como materia orgánica disuelta podemos encontrar moléculas no ionizables (azúcares) e ionizables (ácidos orgánicos, aminoácidos...) y estas últimas son las que realmente afectarían a la conductividad del agua.

Relación 6. La pérdida de cenizas se refleja en la conductividad del agua de lixiviación dada la alta correlación obtenida entre las dos variables. Los resultados obtenidos indican que a mayor conductividad del agua de lixiviación mayor ha sido la pérdida de cenizas salvo para *P. halepensis*. Durante la lixiviación las hojas eliminan parte de estos elementos inorgánicos, que son los que hacen aumentar la conductividad del agua.

Finalmente, es importante mencionar otro aspecto: entre las características de la hojarasca también se encuentran las morfoanatómicas que, junto a la composición química, marcan las diferencias en la tasa de descomposición entre las especies.

El peso específico foliar se define como el peso seco de hoja por cantidad de área foliar (mg/cm^2) y es un buen reflejo de un conjunto de caracteres. Un valor elevado implica mayor esclerofilia o dureza debido a hojas más gruesas y/o más densas. Está determinado por la estructura anatómica de la hoja y por la composición química de todos los tejidos como suma de los pesos de los diferentes constituyentes (Terradas, 2001). En general, las hojas con mayor peso específico foliar son las más longevas (perennifolias) y tienen tasas menores de descomposición (Villar *et al.* 2004). En el presente estudio esto no se cumpliría para *Arbutus unedo* que es la segunda especie que más peso pierde por lixiviación.

Además, dentro de cada grupo funcional de especies, las hojas muestran otras variaciones morfoanatómicas que pueden influir en la descomposición como la relación superficie/volumen. Si el resto de los factores son iguales, las hojas con una relación superficie/volumen pequeña se descomponen más lentamente que las hojas con una relación mayor. En este estudio las especies caducifolias presentan hojas pequeñas o medianas, estrechas (*Fraxinus angustifolia*) o palmeadas

(*Acer opalus* subsp. *granatense*). Las especies perennifolias presentan hojas pequeñas o medianas (*Quercus ilex*), hojas grandes (*Arbutus unedo*) y hojas aciculares (*Pinus halepensis*).

4. CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos, las conclusiones de este estudio en relación a los objetivos planteados son las siguientes:

1. El contenido inicial en cenizas de las hojas senescentes de las especies caducifolias (*Fraxinus angustifolia*, *Acer opalus* subsp. *granatense* y *Pistacia terebinthus*) ha sido mayor que el de las perennifolias (*Quercus ilex*, *Arbutus unedo* y *Pinus halepensis*).

Se han obtenido diferencias significativas entre las especies de ambos grupos. No se han encontrado diferencias significativas entre las especies de un mismo grupo (salvo alguna excepción).

2. A los diez días de inmersión de las hojas en agua las mayores pérdidas de peso por lixiviación correspondieron a una caducifolia (*F. angustifolia*) seguida de una perennifolia (*A. unedo*); el resto de especies siguieron el mismo orden del contenido inicial en cenizas *A. opalus*, *P. terebinthus*, *Q. ilex* y *P. halepensis*, aunque con valores muy parecidos.

En este caso, no se han obtenido diferencias significativas entre algunas especies de ambos grupos. Por el contrario se han encontrado diferencias significativas entre las especies de un mismo grupo (salvo alguna excepción).

3. La conductividad del agua de lixiviación a los diez días de inmersión de las hojas fue mayor para *F. angustifolia*, seguida de *A. unedo* y *P. halepensis*; *Q. ilex* y *P. terebinthus*; el valor menor fue para *A. opalus*. Los valores extremos, más alto y más bajo, correspondieron a las especies del grupo de caducifolias; por tanto, tampoco se han diferenciado claramente ambos grupos.

4. La dinámica de la conductividad del agua de lixiviación siguió el modelo que corresponde a la fase inicial de la descomposición caracterizada por fuertes pérdidas los dos primeros días. El ritmo más rápido fue para *P. terebinthus* y el más lento para *A. unedo*. Una vez más, no hubo diferenciación entre caducifolias y perennifolias.

5. La materia orgánica disuelta en el agua de lixiviación fue mayor para *A. unedo*, seguida de *Q. ilex* y menor para *P. halepensis*; de modo paralelo se observó un gradiente de color del agua, de marrón a amarillo claro, respectivamente.

Se han obtenido diferencias significativas entre las tres especies de perennifolias.

6. La pérdida de peso por lixiviación de las hojas presentó correlación positiva significativa con el contenido inicial de cenizas, la conductividad del agua y la materia orgánica disuelta. No presentó correlación con la pérdida de cenizas.

7. Se observó correlación positiva significativa entre la pérdida de cenizas y la conductividad del agua, pero no entre la conductividad y la materia orgánica disuelta.

La **pregunta de investigación** planteada al principio de este estudio fue:

Se sabe que las hojas de las especies leñosas caducifolias, en general, se descomponen más rápido que las hojas de las especies perennifolias. En la fase de lixiviación ¿realmente es así para *Fraxinus angustifolia*, *Acer opalus* subsp. *granatense* y *Pistacia terebinthus* comparadas con *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* y *Pinus halepensis*?

En base a los resultados obtenidos la respuesta ha sido: La descomposición de las hojas en la fase de lixiviación está controlada por la estructura y composición de cada especie, independientemente del grupo funcional (caducifolias, perennifolias) al que pertenece.

Sugerencias para futuros estudios

Resulta evidente la importancia de conocer las concentraciones de la hojarasca tanto en compuestos solubles (C soluble, N soluble, fenoles solubles), como en compuestos insolubles (celulosa, lignina...).

Siguiendo con la temática del proceso de lixiviación sería interesante realizar experimentos en el laboratorio con el fin de conocer como las condiciones abióticas y bióticas contribuyen al proceso de descomposición.

Sería necesario incorporar el punto de vista microbiano ya que las pérdidas de C soluble durante el proceso de descomposición pueden deberse a dos mecanismos principales: lixiviación y respiración microbiana. Se trataría, por tanto, de diseñar experimentos con los factores que afectan al crecimiento microbiano (temperatura, oxígeno...).

Otro enfoque podría ser el estudio de la fotodescomposición o disociación de moléculas orgánicas complejas por efecto de la luz.

5. BIBLIOGRAFÍA

Alexander, M. 1980.- *Introducción a la microbiología del suelo*. AGT, México.

Álvarez-Sánchez, J. 2001.- Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 1: 11-27. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).

Barrera, M.D., Frangi, J.L., Ferrando, J.J. & Goya, J.F. 2004.- Descomposición del mantillo y liberación foliar neta de nutrientes de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri en El Bolsón, Río Negro. *Ecología Austral*, 14: 99-112. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).

Bellot, J. 1988.- *Análisis de los flujos de deposición global, trascolación, escorrentía cortical y deposición seca en el encinar mediterráneo de l'Avic (sierra de Prades)*. Tesis doctoral. Universidad de Alicante.

Bosco, J., Blanco, J.A. & Castillo, F.J. 2004.- Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global. En: Valladares, F. (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 479-506. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).

Carballo, L. R., 1990.- *The influence of chemical composition and age of caribaea pine wood (Pinus caribaea) on the physical and mechanical properties as well as on the yield of sulfite pulp*. Tesis doctoral. University College of Forestry and wood Technology. Zvolen. Rep. Eslovaca.

Castro, P., Gonzalez, N. & Alonso, A. 2008.- Los árboles exóticos invasores alteran la tasa de descomposición de la hojarasca. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 25: 99-104. Recuperado 31 Agosto 2015 . [Enlace](#).

Cummins, K. W., Wilzbach, M. A., Gates, D. M., & Perry, J. B. & Taliaferro, W. B. 1989.- Shredders and Riparian Vegetation. *BioScience*, 39: 24-30. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).

Davis III, S.E., Childers, D.L. & Noe, G.B. 2006.- The contribution of leaching to the rapid release of nutrients and carbon in the early decay of wetland vegetation. *Hydrobiologia*, 569: 87-97.

Dimitrakopoulos, A.P. & Panov, P.I. 2001.- Pyric properties of some dominant Mediterranean vegetation species. *International Journal of Wildland Fire*, 10, 23-27.

Font Quer, P. 1992.- *Plantas medicinales: El Dioscorides renovado*. Labor. Barcelona.

Gallardo, A. 2001.- Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. En: R. Zamora, R. & Pugnaire, F.I. (eds.) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Páginas 95-122. Colección Textos Universitarios nº 32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L. Madrid.

Gallardo, A. & Merino, J. 1993.- Leaf Decomposition in Two Mediterranean Ecosystems of Southwest Spain: Influence of Substrate Quality. *Ecology*, vol. 74, nº 1: 152-161. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).

Gallardo, J.F. & Moreno, G. 1999.- Modificación de la composición química del agua de lluvia en un ecosistema mediterráneo (monte de "Quercus pyrenaica", Navasfrías, oeste español). *Ecología*, 13: 13-24.

Gonzalez, M.I.M. & Gallardo, J.F. 1982.- El efecto hojarasca: una revisión. *Anales de edafología y agrobiología*. Núms 5-6: 1129-1157. Madrid. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).

Guijarro, J.A. 1986.- *Contribución a la Bioclimatología de Baleares*. Tesis doctoral. Universitat de les Illes Balears.

- Heal, O.W., Anderson, J.M. & Swift, M.J. 1997.-** Plant litter quality and decomposition: an historical overview. En: Cadisch, G. & Giller, K.E. (eds.) *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. Páginas 3-30. CAB International. Wallingford.
- Ibrahima, A., Joffre, R. & Guillon, D. 1995.-** Changes in litter during the initial leaching phase: an experiment on the leaf litter of mediterranean species. *Soil Biol. Biochem*, vol. 27, nº 7: 931-939. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).
- Ibrahima, A., Biyanzi, P. & Halima, M. 2007.-** Changes in organic compounds during leaf litter leaching: laboratory experiment on eight plant species of the Sudano-guinea Savannas of Ngaoundere, Cameroon. *i Forest*, 1: 27-33. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).
- Isaza, J.H., Veloza, L.A., Ramirez, L.S. & Guevara, C.A. 2007.** Estimación espectrofotométrica de taninos hidrolizables y condensados en plantas melastomatáceas. *Scientia et Technica*, 33: 261-266.
- Llorens, L., Gil, L. & Tebar, F.J. 2007.-** *La vegetació de l'illa de Mallorca*. Govern de les Illes Balears. Conselleria de Medi Ambient. Palma.
- Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, 2010.-** *Red Europea de Parcelas Permanentes para el Seguimiento Intensivo y Continuo de los Ecosistemas Forestales. Red de Nivel II*. Madrid.
- Ostrofsky, M. L. 1997.-** Relationship between Chemical Characteristics of Autumn-Shed Leaves and Aquatic Processing Rates. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 16, nº 4: 750-759.
- Peñuelas, J. 2001.-** Cambios atmosféricos y climáticos y sus consecuencias sobre el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas terrestres mediterráneos. En: R. Zamora, R. & Pugnaire, F.I. (eds.) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Páginas 423-455. Colección Textos Universitarios nº 32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L. Madrid.
- Pérez, C., Armesto, J. J. & Ruthsatz, B. 1991.-** Descomposición de hojas, biomasa de raíces y características de los suelos en bosques mixtos de coníferas y especies laurifolias en el Parque Nacional Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 479-490. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).
- Porta, J., López-Acevedo, M. & Roquero, C. 2003.-** *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. Mundi-Prensa. Madrid.
- Poorter, H. & R. Villar, R. 1997.** The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. En: Bazzaz F.A. & Grace, J. (eds.) *Resource allocation in plants*. Páginas 39-72. Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Ricklefs, R.E. 1998.-** *Invitación a la ecología: la economía de la naturaleza*. Panamericana. Madrid.
- Riba, M. 1982.-** *Aspectes dels cicles biogeoquímics en les fagedes del Montseny: Contingut de matèria orgànica i dinàmica dels cations a la virosta*. Tesis de Licenciatura. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Rita, J. 2007.-** *Herbari Virtual del Mediterrani Occidental*. Universitat de les Illes Balears. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).
- Rivas Martínez, S. 1987.-** Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. En: Peinado, M. & Rivas Martínez, S. *La vegetación de España*. Páginas 17-45. Universidad de Alcalá de Henares.
- Rodà, F. 1983.-** *Biogeoquímica de les aigües de pluja i de drenatge d'alguns ecosistemes forestals del Montseny*. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Sánchez, S., Crespo, G. Hernández, M. & García, Y. 2008.-** Factores bióticos y abióticos que influyen en la descomposición de la hojarasca en pastizales. *Pastos y Forrajes*, vol. 31, nº 2: 99-118. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).
- Schlesinger, W.H. 2000.-** *Biogeoquímica*. Ariel. Barcelona.
- Swift, M.J., Heal, O. & Anderson, J. 1979.-** *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2006.-** *Fisiología vegetal*. Universitat Jaume I. Castelló de la Plana.
- Terradas, J. 2001.-** *Ecología de la vegetación*. Omega. Barcelona.
- Tesón, N., Conzonno, V.H., Arturi, M.F. & Frangi, J.L. 2014.-** Dissolved organic carbon in water fluxes of *Eucalyptus grandis* plantations in northeastern Entre Ríos Province, Argentina. *Bosque* vol. 35, nº 3: 279-288. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J.L., Poorter, H., Valladares, F. & Marañón, T. 2004.-** Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).
- World Reference Base for Soil Resources (WRB) 2014.** FAO. Roma. Recuperado 31 Agosto 2015. [Enlace](#).