

RELACIÓN ENTRE LA COMPOSICIÓN DE LAS HOJAS, DESFRONDE, HOJARASCA Y SUELO EN UN BOSQUE MIXTO DE *QUERCUS SUBER* L. Y *Q. CANARIENSIS* WILLD.

Luis-Ventura García Fernández^{1*}, Cristina Aponte Perales¹, Ana Pozuelos Rojas¹, Eduardo Gutiérrez González¹, María del Carmen Florido Fernández², Ignacio-Manuel Pérez-Ramos¹ y Teodoro Marañón Arana¹

¹ Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (CSIC). Apartado 1052. 41080-SEVILLA (España). *Correo electrónico: ventura@cica.es

² EUITA, Universidad de Sevilla. Ctra. Utrera km 1. 41013-SEVILLA (España)

Resumen

Se estudian, desde una perspectiva multivariante, las relaciones entre la composición química de hojas vivas, desfronde, hojarasca y suelo subyacente, en 20 individuos de *Quercus canariensis* y *Q. suber* del Parque Natural 'Los Alcornocales' (Cádiz-Málaga). En todos los materiales analizados se detecta una tendencia principal de variación de la composición estadísticamente significativa, que recoge hasta un 50% de la varianza total, la cual se identifica como un gradiente de enriquecimiento en macronutrientes (particularmente en N, P, Ca, Mg y S). El análisis conjunto de los gradientes principales extraídos en los distintos materiales lleva a la conclusión de que no existen diferencias significativas entre ellos, pudiendo resumirse en un único gradiente global de enriquecimiento, en el que cada árbol ocupa una posición característica, quedando perfectamente segregados los individuos de *Q. canariensis* y *Q. suber*, que ocupan las posiciones de mayor y menor enriquecimiento global, respectivamente. Estos resultados confirman la idea de que ambas especies se desarrollan en (y/o propician) entornos con enriquecimiento en macronutrientes muy diferente, los cuales pueden diferenciarse de forma clara incluso en poblaciones mixtas y a escala muy reducida (una ha). Lo mismo cabe decir de los árboles individuales, cada uno de los cuales presenta un nivel característico de enriquecimiento global en su entorno, dentro del rango de la especie, el cual se manifiesta en la composición de sus tejidos, en la de sus aportes y en la del suelo subyacente.

Palabras clave: *Análisis foliar, Fertilidad del suelo, Análisis multivariante, Andalucía*

INTRODUCCIÓN

El retorno anual de materia orgánica y elementos minerales al suelo a través de la hojarasca es uno de los principales factores de renovación de los ecosistemas forestales (PALMA et al., 1998). El aporte debido a la hojarasca ha mostrado ser el proceso más importante de trans-

ferencia de nutrientes al suelo (IMBERT et al., 2004) constituyendo un importante aspecto del ciclo de nutrientes en los ecosistemas forestales (VITOUSEK et al., 1995), hasta el punto de que, en muchos bosques, más del 90% del nitrógeno y fósforo absorbido por las plantas proviene del reciclado de los nutrientes aportados por el desfronde (CHAPIN et al., 2002). A través de este

último, los árboles contribuyen a generar heterogeneidad en variables significativas del sustrato del bosque, favoreciendo la coexistencia de especies en el sotobosque (ROSENZWEIG, 1995).

En los bosques de quercíneas del Parque Natural Los Alcornocales trabajos recientes han constatado la existencia de estrechas relaciones entre la densidad del dosel leñoso (árboles y arbustos), la acumulación de hojarasca y la concentración de determinados nutrientes en el horizonte superficial del suelo, particularmente Mg, N y P (POLO, 2006; GARCÍA et al., 2006a, b, c). Especial importancia se otorga al incremento en la disponibilidad de fósforo en el suelo asociado a la acumulación de hojarasca, por tratarse de suelos con carencia extrema de este elemento, que se manifiesta en valores muy elevados de la razón N:P en las hojas de los árboles (POZUELOS, 2007).

En el presente trabajo se estudian, desde una perspectiva multivariante, las tendencias de variación del contenido de nutrientes en hojas, desfronde, hojarasca y horizonte superficial del suelo. Se contrasta la hipótesis de que los gradientes principales de variación en el contenido de nutrientes no son significativamente diferentes en los distintos materiales estudiados o, lo que es lo mismo, de que existe una relación significativa entre la composición de los individuos (hojas), la de sus aportes al suelo (desfronde) y la de su entorno inmediato (hojarasca, suelo).

MÉTODOS

El área de estudio se sitúa al Norte del Parque Natural Los Alcornocales, en el sitio conocido como *La Saucedá*, en la provincia de Málaga (Figura 1). El clima es mediterráneo, aunque con elevada pluviometría (1480 mm.año^{-1}) y temperaturas estivales suaves (media de 21°C). El sustrato corresponde a las llamadas *areniscas del Aljibe* sobre las que se desarrollan suelos pardos forestales, de profundidad variable, ácidos o neutros, y generalmente pobres en nutrientes, particularmente en P (POLO, 2006; GARCÍA et al., 2006a; QUILCHANO et al., 2008). La zona de muestreo, de aproximadamente una hectárea de extensión, se encuentra vallada en su perímetro para evitar las incursiones de grandes herbívoros y, en general, el aporte de materiales exógenos al suelo. El dosel arbóreo está constituido fundamentalmente por alcornoques (*Quercus suber*) y quejigos morunos (*Q. canariensis*), de los que se han seleccionado una veintena de ejemplares (10 de cada especie).

Para cada individuo se obtuvieron 2-4 muestras de hojas vivas, desfronde, hojarasca y suelo subyacente (0-25 cm), determinándose en ellas los contenidos de macro- (Ca, K, Mg, N, P y S) y micronutrientes (Cu, Fe, Mn y Zn). Los materiales vegetales se secaron (70°C), molieron y sometieron a digestión con nitrógeno concentrado en

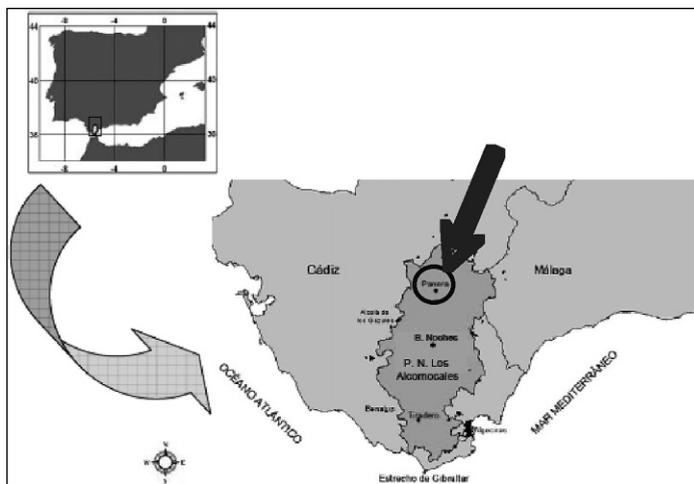


Figura 1. Situación de la zona de estudio en el Parque Natural Los Alcornocales

horno de microondas, tras lo que se llevó a cabo el análisis elemental empleando un ICP/OES. En el suelo subyacente, las concentraciones de nutrientes se determinaron mediante un ICP/OES, previa extracción con acetato amónico 1M neutro (Ca, K, Mg) o EDTA 0.05 M neutro (Cu, Fe, Mn, Zn). En el caso del P, la determinación se llevó a cabo según el método Olsen. Tanto en el suelo como en los materiales vegetales muestreados se determinó el N-Kjeldahl.

El estudio de la variación conjunta del contenido de nutrientes en los distintos materiales analizados se ha llevado a cabo mediante el análisis de componentes principales (ACP). La significación de los gradientes identificados se ha contrastado mediante el método de la 'vara quebrada' ('broken-stick', B-S). La comparación entre grupos se ha realizado empleando el test U de Mann-Whitney.

RESULTADOS

La aplicación del ACP a los conjuntos de variables resultantes del análisis químico de los distintos materiales (Tabla 1) muestra que, en general, las relaciones entre las variables son intensas, recogiendo los dos primeros factores entre el 50 y el 65% de la varianza total de las 10 variables determinadas en cada material analiza-

do. Por otro lado, se observa que la concentración de la mayoría de los macronutrientes tiende a evolucionar de forma conjunta y a presentar altas cargas (≥ 0.6) en el primer componente o factor (F1) del ACP en todos los materiales estudiados. Excepto en el caso del suelo, la mayoría de los micronutrientes no tienden a covariar con los macronutrientes, ni a presentar altas cargas en el primer factor (F1) del ACP (Tabla 1).

Del conjunto de las cargas factoriales que figuran en la tabla 1 se deduce que el primer eje o factor del ACP puede interpretarse como *un gradiente de enriquecimiento en macronutrientes* en todos los materiales analizados.

Por otro lado, si se analizan conjuntamente la puntuaciones de árboles en los gradientes principales extraídos a partir de los cuatro tipos de materiales analizados se llega a la conclusión de que: (1) los diferentes gradientes de enriquecimiento están fuertemente correlacionados entre sí (Figura 2), ocupando –sistemáticamente– los individuos de *Q. canariensis* las posiciones indicativas de un mayor enriquecimiento en nutrientes (Figura 3); (2) los cuatro gradientes principales extraídos pueden considerarse manifestaciones, en los distintos materiales, de un único gradiente subyacente, que da cuenta del 72% de la varianza global, sin que se detecten tendencias adicionales significativas (Figura 2); (3) dicho gradiente global de enriquecimiento presenta una correlación significativa (para

	HOJA		DESFRONDE		HOJARASCA		SUELO	
	F 1	F 2	F 1	F 2	F 1	F 2	F 1	F 2
N	-0,08	0,83	0,66	0,52	-0,64	0,22	-0,85	-0,18
Ca	-0,93	-0,10	0,75	0,54	-0,82	-0,28	-0,95	0,04
K	-0,63	0,09	-0,04	0,30	-0,54	-0,42	-0,82	0,20
Mg	-0,67	0,35	0,56	-0,26	-0,85	0,09	-0,73	-0,07
P	-0,87	0,13	0,82	-0,21	-0,85	0,31	-0,52	-0,30
S	-0,83	0,43	0,93	0,05	-0,92	0,31	0,08	-0,77
Cu	-0,48	-0,25	0,67	0,57	0,08	0,92	-0,80	0,12
Fe	-0,04	0,66	-0,17	0,91	0,55	0,71	-0,35	-0,78
Mn	-0,39	-0,58	-0,03	0,19	0,36	0,12	-0,72	0,01
Zn	-0,58	0,11	0,34	0,37	0,35	0,57	-0,67	-0,22
% Var	39*	19	34*	21*	42*	22*	50*	15

Tabla 1. Cargas de las variables determinadas en los distintos materiales en los dos primeros factores (F1 y F2) resultantes de los ACPs llevados a cabo en cada conjunto de datos. Se destaca en negrita las cargas superiores a 0,60. Se muestra el porcentaje de la varianza total explicado por cada eje en cada conjunto de datos y se señalan (*) los componentes no triviales, conforme al criterio B-S. Nótese que el sentido (signo) de los ejes es arbitrario

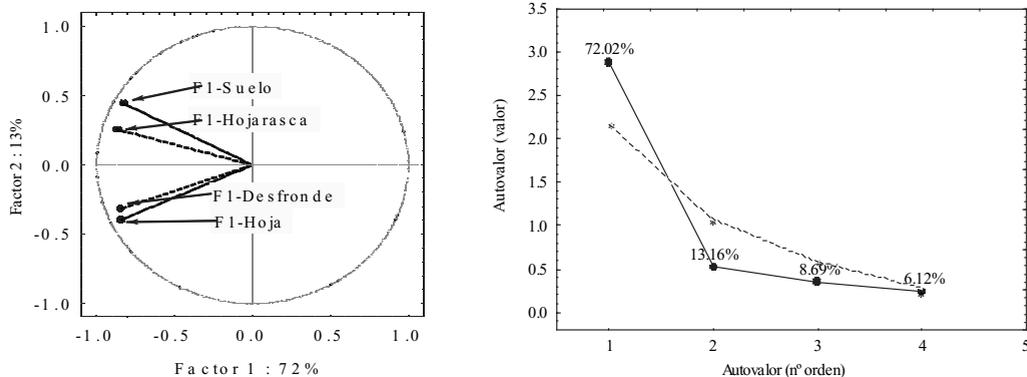


Figura 2. ACP de los gradientes de enriquecimiento extraídos de los diferentes materiales. A la derecha se muestra el diagrama de sedimentación y, con asteriscos, el umbral de significación 'Broken stick'

$\alpha=0.05$) con la mayoría de los macronutrientes analizados en los materiales estudiados (80% de las 24 correlaciones posibles) y permite ordenar los individuos de acuerdo con su nivel global de enriquecimiento. De ello resulta una clara segregación de los individuos por especies, así como una notable dispersión intraespecífica (Figura 4).

Las comparaciones interespecíficas de la tabla 2 indican que todos los materiales procedentes de *Q. canariensis* y su entorno fueron significativamente más ricos en macronutrientes que los procedentes de *Q. suber*. Ello se manifiesta en una segregación perfecta (o casi) de los individuos de las dos especies a lo largo del primer eje factorial en los cuatro materiales estudiados (Figuras 3 y 4).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos concuerdan con los de otros autores (GONZÁLEZ et al., 2002a, b) que

hallaron concentraciones superiores de todos los macronutrientes (excepto Ca) en las quercíneas caducifolias respecto a las perennifolias. KNOPS & KOENIG (1996) observaron diferencias similares entre *Quercus* perennifolios y caducifolios en California. RAPP et al. (1999) también encontraron diferencias entre *Q. ilex* y los caducifolios *Q. lagunosa* y *Q. pyrenaica*. Las diferencias en el tipo de estrategia responden a un compromiso entre crecimiento y defensa: las hojas de vida corta del quejigo tienen mayor contenido en proteínas y nutrientes minerales y son más eficientes proporcionando a la planta una mayor tasa de crecimiento. En contraste, las hojas de vida larga del alcornoque son menos ricas en nutrientes pero acumulan compuestos defensivos como fenoles solubles y lignina, resultando plantas con menor crecimiento pero mayor protección contra herbívoros (VILLAR et al., 2004). Esta diferencia en la composición química tiene importantes consecuencias sobre el reciclado de nutrientes minerales en el bosque: las hojas más

	<i>Q. canariensis</i>	<i>Q. suber</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
Hoja	152	58	3,0	0,00008
Desfronde	155	55	0,0	0,00001
Hojarasca	151	59	4,0	0,00013
Suelo	145	65	10,0	0,00150
Global	155	55	0,0	0,00001

Tabla 2. Comparación estadística de los valores de los gradientes de enriquecimiento extraídos de los datos de composición de hojas, desfronde, hojarasca y suelo en las dos especies de *Quercus* estudiadas. Para cada comparación, se muestran las sumas de los rangos, el valor del estadístico *U* de Mann-Whitney y el nivel de significación (*p*). Los valores de las puntuaciones fueron ordenados en el mismo sentido (multiplicando, en su caso, por -1) con anterioridad al análisis

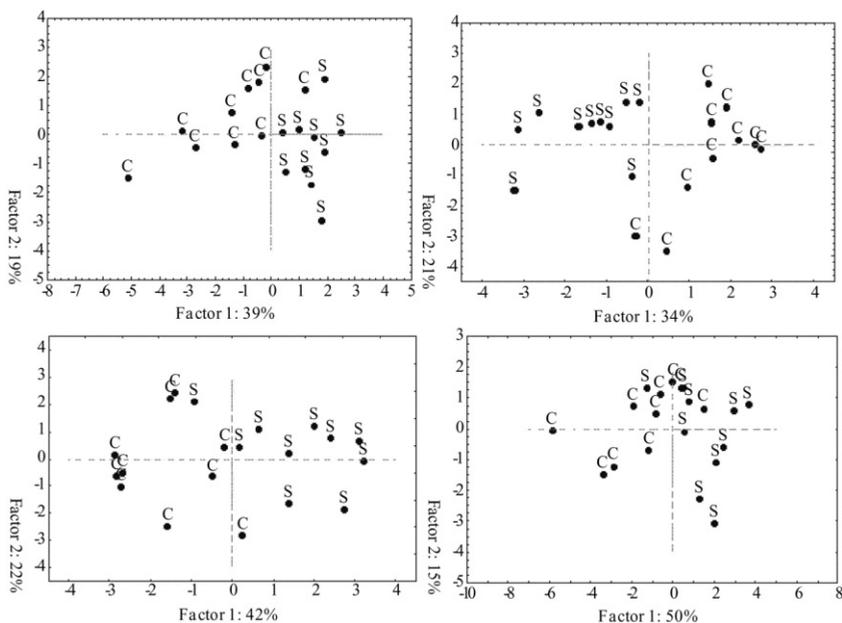


Figura 3. Diagrama de dispersión de los individuos estudiados de *Quercus canariensis* (indicados como C) y *Q. suber* (señalados como S) en los dos primeros ejes de ordenación resultantes del ACP de las variables medidas en los distintos materiales (véase Tabla 1). De izquierda a derecha y de arriba abajo se presentan las ordenaciones en función de la composición de hojas vivas, desfronde, hojarasca del suelo y suelo. Nótese que la orientación (signo) de los ejes es arbitraria

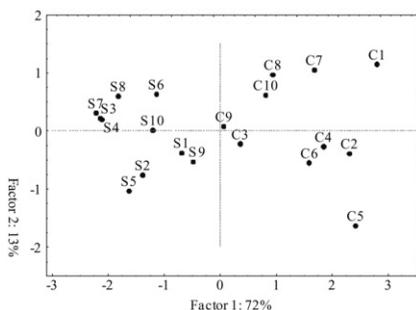


Figura 4. Diagrama de dispersión de los individuos estudiados de *Quercus canariensis* (indicados como Cn) y *Q. suber* (señalados como Sn) en los dos primeros ejes de ordenación resultantes del ACP. Únicamente el eje horizontal puede considerarse significativo

pobres y protegidas, como la del alcornoque, producirán una hojarasca con poca riqueza en nutrientes minerales y que será más lenta de descomponer por su contenido en compuestos secundarios, retrasando así la liberación al suelo de los nutrientes.

El contenido de macronutrientes del horizonte superficial del suelo varía en estrecha relación

con el medido en los materiales procedentes de los individuos responsables de los aportes, lo que sugiere la existencia de entornos particulares de enriquecimiento asociados a cada árbol. Es conocido que la presencia de un árbol afecta diferencialmente a la distribución de los macronutrientes en su entorno (ZINKE, 1962; GALLARDO, 2003). Existe una estrecha relación bi-direccional suelo-

árbol que genera una heterogeneidad del ambiente químico en el suelo del bosque (KNOPS & KOENIG, 1996). Por un lado, los diferentes individuos y especies de árboles varían en las tasas de absorción de los diferentes minerales y en su distribución y acumulación en hojas, frutos, ramas y raíces; por otro lado, la calidad de la hojarasca difiere entre árboles y afecta a las tasas de descomposición y liberación de nutrientes, por ejemplo a través de la concentración de ácidos orgánicos y sus efectos sobre los cationes intercambiables en el suelo (FINZI et al., 1998).

Agradecimientos

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

BIBLIOGRAFÍA

- CHAPIN, F.S. III; MATSON, P.A. & MOONEY, H.A.; 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer. Nueva York.
- FINZI, A.C.; CANHAM, C.D. & VAN BREMEN, N.; 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on Ph and cations. *Ecol. Appl.* 8: 447-454.
- GALLARDO, A.; 2003. Effect of tree canopy on the spatial distribution of soil nutrients in a Mediterranean Dehesa. *Pedobiologia* 47: 117-125.
- GARCÍA, L.V.; MALTEZ-MOURO, S.; FREITAS, H. & MARAÑÓN, T.; 2006a. Counteracting gradients of light and soil nutrients in the understorey of Mediterranean oak borests. *Web Ecol.* 6: 67-74.
- GARCÍA, L.V.; POLO, A.; MALTEZ-MOURO, S.; GUTIÉRREZ, E.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; JORDÁN, A. Y MARTÍNEZ-ZAVALA, L.; 2006b. Relación entre la composición y densidad de la cubierta vegetal leñosa y las características superficiales del suelo en Bosques Mixtos de *Quercus* del Sur de la Península Ibérica. *En: Actas II Congreso Ibérico de la Ciencia del Suelo*: 522-530. Huelva.
- GARCÍA, L.V.; POLO, A.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; MALTEZ-MOURO, S.; GUTIÉRREZ, E.; JORDÁN, A.; FREITAS, H. Y MARAÑÓN, T.; 2006c. Efectos directos e indirectos de la cubierta leñosa sobre la composición del sotobosque: importancia de la hojarasca y de los factores edáficos. *En: Actas II Congreso Ibérico de Ecología*: 71. Lisboa.
- GONZÁLEZ, I.; GONZÁLEZ, R. SERRANO, M.; DE LA CRUZ, A.C. Y LÓPEZ, M.; 2002a. Variación temporal de los contenidos foliares de nutrientes en especies de frondosas de la red española del nivel II. *En: Actas IX Simposio ibérico sobre nutrición mineral de las plantas*: 335-338. Zaragoza.
- GONZÁLEZ, I.; GONZÁLEZ, R.; SERRANO, M.; DE LA CRUZ, A.C. & LÓPEZ, M.; 2002b. Variación espacial y temporal de los contenidos de nitrógeno en ocho especies forestales frondosas. *En: Actas IX Simposio ibérico sobre nutrición mineral de las plantas*: 311-314. Zaragoza.
- IMBERT, J.B.; BLANCO, J.A. Y CASTILLO, F.J.; 2004. Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global. *En: F. Valladares (ed.), Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: 479-506. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- KNOPS, J.M.H. & KOENIG, W.D.; 1996. Site fertility and leaf nutrients of sympatric evergreen and deciduous species of *Quercus* in central coastal California. *Plant Ecology* 130: 121-131
- PALMA, R.M.; PRAUSE, J.; FONTANIVE, A.V. & JIMÉNEZ, M.P.; 1998. Litter fall and litter decomposition in a forest of Parque Chaqueño Argentino. *Forest Ecol. Manage.* 106: 205-210.
- POLO, A.; 2006. *Heterogeneidad edáfica en una parcela experimental de bosque mixto de Quercus suber L. y Quercus canariensis Willd. del P.N. Los Alcornocales, La Saucedá, Málaga*. Proyecto fin de carrera, EUITA. Universidad de Sevilla. Sevilla.
- POZUELOS, A.; 2007. *Caracterización química de las hojas, desfronde y suelo subyacente en una parcela experimental de alcornocalquejigar del P.N. de los Alcornocales (La Saucedá, Málaga)*. Proyecto fin de carrera, EUITA. Universidad de Sevilla. Sevilla.
- QUILCHANO, C.; MARAÑÓN, T.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; NOEJOVICH, L.; VALLADARES, F. &

- ZAVALA, M.A.; 2008. Patterns and ecological consequences of abiotic heterogeneity in managed cork oak forests of Southern Spain. *Ecol. Res.* 23: 127-139.
- RAPP, M.; SANTA-REGINA, I.; RICO, M. & GALLEGO, H.A.; 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forests. *Forest Ecol. Manage.* 119: 39-49
- ROSENZWEIG, M.L.; 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press. Cambridge.
- VILLAR, R.; RUIZ-ROBLETO, J; QUERO, J.L.; POORTER, H.; VALLADARES, F. Y MARAÑÓN, T.; 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: F. Valladares (ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: 191-227, Ministerio de Medio Ambiente Madrid.
- VITOUSEK, P.M.; GERRISH, G.; TURNER, D.R.; WALKER, L.R. & MUELLER-DUMBOIS, D.; 1995. Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiian montane rainforest. *J. Trop. Ecol.* 11: 189-203.
- ZINKE, P.J.; 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43(1): 130-133.