

# Degradación de la hojarasca en un pastizal oligotrófico mediterráneo del centro de la Península Ibérica

Luis Oliver, María Esther Pérez-Corona & Francisco Bermúdez de Castro

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid.

## Resumen

Correspondencia

F. Bermúdez de Castro

Tel.: 91 3945084

Fax: 91 3945081

E-mail: fbdecn@bio.ucm.es

**Recibido:** 19 Febrero 2001

**Aceptado:** 24 Julio 2001

Se estudia la descomposición de la hojarasca de gramíneas (*Bromus madritensis* L. y *B. tectorum* L.), leguminosas herbáceas (*Trifolium angustifolium* L., *T. arvense* L., *T. cherleri* L. y *T. glomeratum* L.) y leguminosas arbustivas (*Lygos sphaerocarpa* (L.) Heyw.) en un pastizal oligotrófico mediterráneo del centro de la Península Ibérica. Como variables de estudio se consideran la evolución de la biomasa seca remanente y el contenido de nitrógeno total y de carbono orgánico en las hojarascas de gramíneas y leguminosas, a lo largo de un año de enterramiento. Los resultados indican que la velocidad de descomposición de la hojarasca de la leguminosa arbustiva ( $k = 0.55 \text{ año}^{-1}$ ) es mayor que la de las otras dos hojarascas y que la hojarasca de las gramíneas es la más resistente a la descomposición ( $k = 0.34 \text{ año}^{-1}$ ). La pérdida de carbono orgánico y nitrógeno total con el tiempo difiere también entre las hojarascas. Así, la hojarasca de las gramíneas sufre variaciones menores en el contenido en nitrógeno a lo largo del periodo de estudio que las otras hojarascas. No existen diferencias significativas en el contenido de carbono orgánico de la hojarasca al final del periodo de estudio. La entrada de nitrógeno en el sistema por medio de la descomposición de la hojarasca siempre es mayor para las gramíneas, pero difiere dependiendo de la zona del gradiente geomorfológico considerado. La contribución de las leguminosas a la liberación de nitrógeno al suelo es mayor en las zonas bajas de ese gradiente mientras para las gramíneas es mayor en la zona alta, donde su abundancia relativa es también mayor.

**Palabras clave:** Gradiente topográfico, Nitrógeno, Carbono orgánico, Biomasa remanente.

## Abstract

*Litter decomposition in oligotrophic Mediterranean grassland of the center of the Iberian Peninsula.*

The decomposition of plant litter from legume and grass species was studied in a Mediterranean grassland of the center of the Iberian Peninsula. As study variables, the yearly evolution of the remaining dry biomass in litter from buried litterbags and their chemical composition (total nitrogen and organic carbon) were considered. The results indicated that litter biomass was lost faster in the shrub legume ( $k = 0.55 \text{ year}^{-1}$ ) than in the other two plant litter types (clover and grass litter), being the grass litter more resistant to decomposition ( $k = 0.34 \text{ year}^{-1}$ ). The loss of organic carbon and nitrogen from the litter was also different among the litter types, the grass litter showing the smallest variations nitrogen content variations throughout the study period. However

there were not remarkable differences in litter organic carbon at the end of the experiment. The nitrogen input to the ecosystem through litter decomposition was higher for the grass litter than for legumes and it was different depending on the considered zone of the topographic gradient studied. The contribution of the clover species to that nitrogen input was higher in the lower zones of the gradient whereas the grass species showed higher values in the upper parts of the gradient, where their relative abundance was also higher.

**Key words:** Topographic gradient, Dinitrogen, Organic carbon, Remanent biomass.

## Introducción

La descomposición de la hojarasca constituye la vía de entrada principal de los nutrientes en el suelo y es uno de los puntos clave del reciclado de la materia orgánica y nutrientes (Vitousek et al. 1994, Aerts & De Caluwe 1997). Varios autores han estudiado con detalle la dinámica de la descomposición de la hojarasca de plantas leñosas, tanto en climas templados, como en el mediterráneo (Schlesinger & Hasey 1981; Aranda et al. 1990; Gallardo & Merino 1993, Moro et al. 1996, Berg 2000, Moro & Domingo 2000). Sin embargo, hay pocos estudios sobre la dinámica de la descomposición de la hojarasca en pastizales (Bardgett & Shine 1999), a pesar de su importancia en la producción primaria y secundaria, sobre todo en sistemas donde los nutrientes disponibles para la vegetación escasean, como ocurre en los pastizales oligotróficos.

La descomposición de la materia orgánica es el resultado de varios procesos que actúan simultáneamente, como la mineralización y humificación microbianas de lignina, celulosa y otros componentes y el lavado, hacia horizontes más profundos del suelo, de componentes solubles, cuyo carbono y nitrógeno son progresivamente mineralizados e inmovilizados (Coûteaux et al. 1995). Es difícil determinar la contribución relativa de cada uno de estos procesos a la descomposición, ya que están controlados por factores abióticos como el clima, características físicas y químicas del suelo y por factores bióticos tales como la composición química de la hojarasca y la actividad de los organismos del suelo y su composición específica (Swift et al. 1979, Hobbie 1992). El resultado de la descomposición es, por lo tanto, un flujo de moléculas orgánicas e inorgánicas desde la materia orgánica al suelo.

Las variables climáticas condicionan las características físicas y químicas del ambiente que rodea la hojarasca, como temperatura, concentración de oxígeno, humedad y pH (Schaefer 1973, Sain & Broadbent 1977), que afectan a la actividad de la comunidad que lleva a cabo la degradación de la materia orgánica, formada por microorganismos del suelo que degradan enzimáticamente la materia orgánica y

por la micro, meso y macrofauna edáficas, que contribuyen a la descomposición al fragmentar la hojarasca e ingerir materia orgánica (Swift et al. 1979, Verhoef & Brussaard 1990). Con respecto a la composición química y la calidad de la materia orgánica, se pueden distinguir tres fracciones principales: una de fácil descomposición, soluble, que se pierde rápidamente; otra insoluble, pero fácilmente degradable, que se compone principalmente de hemicelulosa y celulosa, y una tercera que persiste durante más tiempo y que está compuesta principalmente por ceras, lípidos, ligninas y carbohidratos lignificados (Heal et al. 1997). Por ello, la relación C/N es un buen indicador de la susceptibilidad de la hojarasca para ser degradada. En general, hojarascas con C/N altas se descomponen más rápidamente que otras con C/N bajas (Alexander 1980, Adams & Atwill 1982). Sin embargo, por encima de ciertos valores (75-100), otras relaciones como lignina/nitrógeno pueden ser predictores más adecuados de la degradación (Heal et al. 1997).

En este trabajo se estudia la descomposición de tres hojarascas comunes en los pastizales oligotróficos mediterráneos del centro de la Península Ibérica: leguminosas herbáceas (tréboles), leguminosas arbustivas (retama) y gramíneas. El objetivo principal es investigar la dinámica de la descomposición de la hojarasca en estos sistemas y evaluar la importancia de la descomposición de esas hojarascas como fuentes de nitrógeno para el ecosistema.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

La zona de estudio se encuentra al NE de Madrid (coordenadas UTM, 30TVK468793). Se trata de una zona de pastizales en Inceptisoles, con el *solum* de textura franco-arenosa con tendencia a arenoso-franca, desarrollados sobre arcosas, substrato de roca no consolidada procedente de la erosión de los granitos de la Cordillera Central. Estos suelos, bastante erosionados, solían utilizarse hasta hace pocos años para el cultivo de cereales. Posteriormente se dejaron en bar-

becho y, en los pastizales que se establecieron, pastaban rebaños de ovejas. Se pueden considerar los suelos actuales como Antrosoles, al haber soportado frecuentes y continuadas influencias antrópicas por los cultivos (Oliver 1990). El clima es mesomediterráneo de tipo seco con precipitaciones medias de 350 a 600 mm anuales (Izco 1984).

La zona muestreada es una ladera con pendiente del 6.7%, donde deberían desarrollarse comunidades subnitrófilas de *Tuberietalia guttatae*, pero que, por la presión del pastoreo, quedan reducidas a comunidades de pastizal. La ladera se dividió en tres zonas teniendo en cuenta la altitud y la distribución de las plantas: alta, media y baja. Una descripción más precisa aparece en Oliver & Bermúdez de Castro (1996) y Oliver et al. (2000).

### Biomasa de herbáceas

Para determinar la biomasa total de las leguminosas herbáceas (tréboles) y gramíneas en las tres zonas del pastizal por unidad de superficie, se utilizó un cuadrado metálico de 20 cm de lado que se colocó al azar 50 veces sobre cada una de las zonas del pasto (alta, media y baja). En cada cuadrado se recogió la biomasa aérea y subterránea de estas plantas. La biomasa se secó en estufa hasta peso constante.

### Recogida de hojarasca

La hojarasca utilizada para el experimento se recogió en el mes de septiembre, cuando todas las plantas anuales del pastizal estaban secas. Se seleccionaron tres tipos de hojarasca: mezcla de leguminosas herbáceas, tréboles, (*Trifolium angustifolium* L., *T. arvense* L., *T. cherleri* L. y *T. glomeratum* L.), mezcla de gramíneas (*Bromus madritensis* L. y *B. tectorum* L.) y leguminosa arbustiva, retama, (*Lygos sphaerocarpa* (L.) Heyw.). La recogida de la hojarasca de gramíneas se realizó al azar en toda la ladera con un cuadrado de muestreo de 20 cm de lado. La hojarasca de los tréboles, por su baja abundancia, se recogió en los lugares de abundancia mayor. En el caso de la retama, se tomaron muestras directamente de las plantas. Luego, las hojarascas se dejaron secar sobre papel de filtro durante 9 meses a temperatura ambiente.

Con cada uno de los tres tipos de hojarasca se prepararon 24 bolsas de nailon de 20 cm x 10 cm y de 1 cm<sup>2</sup> de luz de malla. Dentro de cada bolsa se pusieron 5 g de hojarasca (peso seco), en los casos de gramíneas y tréboles, y 10 g en el caso de retama. En septiembre, las bolsas se enterraron superficialmente en el suelo del pastizal, separadas entre sí 10 cm, de forma que estuvieran en contacto con el suelo por todas partes. Cada 2 meses se desenterraron 4 bolsas de cada tipo de hojarasca, elegidas al azar, que se llevaron al laboratorio. Allí, se lavaron los restos de las hojas con agua destilada hasta separar completamente la tierra adherida. Luego, se secaron

en estufa a 70° C hasta peso constante. Posteriormente, se calculó el peso seco de la hojarasca remanente, se molieron las muestras y se guardaron en bolsas de plástico a 4–5°C y en oscuridad hasta realizar los análisis químicos

### Análisis químicos

Las muestras de hojarasca se volvieron a secar y se homogeneizaron. Para la determinar el nitrógeno total se realizó una digestión Kjeldahl utilizando K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> y CuSO<sub>4</sub>·5H<sub>2</sub>O (15:0.5) como catalizadores. La valoración del amonio producido se realizó con un electrodo selectivo conectado a un analizador de iones ORION EA 940. Se determinó también el carbono orgánico por el método de Walkley & Black (1934) que se basa en la oxidación con K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> y H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>. La muestra de suelo se trata con exceso de oxidante y la porción gastada del mismo se determina por retroceso con una solución valorada de sal de Mohr. Para el cálculo de los resultados y, al ser un método efectivo al 75%, se utilizó un factor de corrección de 1,33 (García 1981).

Teniendo en cuenta la relación de los contenidos de nitrógeno en la hojarasca enterrada al principio y final del periodo de estudio y la biomasa de tréboles y gramíneas por superficie, se estimaron las cantidades de nitrógeno por unidad de superficie liberadas desde la hojarasca al suelo.

### Análisis de los datos

Se analizaron los datos utilizando el programa STATVIEW. Las constantes de descomposición (k) se calcularon a partir de un modelo exponencial negativo (Olson 1963, Wieder & Lang 1982):  $X_t = X_0 e^{-kt}$ , donde  $X_t$  es la biomasa de las bolsas en el tiempo t,  $X_0$  la biomasa inicial, k es la constante de descomposición y t el tiempo expresado en años. Asimismo, para cada tipo de hojarasca se ajustó la pérdida temporal de biomasa de las bolsas enterradas, el contenido de carbono orgánico, nitrógeno total y C/N a un modelo de regresión lineal  $y = e^{a+bx}$ , que resultó ser el que ofreció el mejor ajuste de los que fueron probados.

Para comparar las diferencias entre la descomposición de la hojarasca en los diferentes sistemas y tiempos, una vez comprobada su normalidad, los datos, se trataron con un análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías, considerando tiempo y tipo de hojarasca como factores de variación. Posteriormente, cuando fue necesario, se realizó un análisis LSD para comparaciones múltiples.

### Resultados

En la Figura 1 se presenta la disminución de biomasa en los tres tipos de hojarasca enterrada (gramíneas, tréboles y retama) a lo largo de un año de seguimiento. Al cabo de este

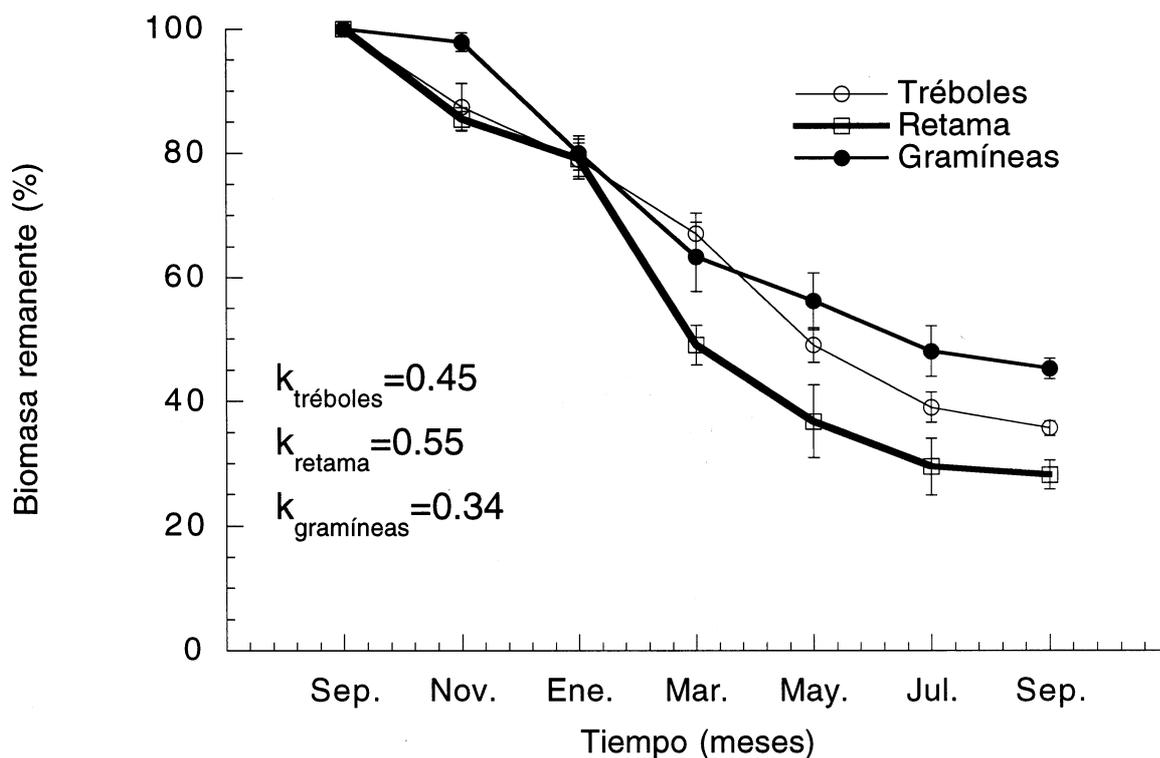


Figura 1. Evolución de la cantidad de biomasa remanente en las bolsas (media  $\pm$  error estándar) para las tres hojarasca consideradas.  
Figure 1. Evolution of the remaining biomass in the litterbags (mean  $\pm$  standard error) for the three considered litter types.

Fuente de variación	g.l.	Biomasa		Carbono		Nitrógeno		C/N	
		F	p	F	p	F	p	F	p
Tiempo	5	8028.0	**	223.3	**	15.9	**	1500.7	**
Hojarasca	2	1575.7	**	236.8	**	12.2	**	3820.9	**
Interacción	10	111.6	**	33.6	**	3.5	**	100.73	**

Tabla 1. Análisis de la varianza para la biomasa remanente en las bolsas. g.l. = grados de libertad. n = 54. F = estadístico de contraste. p = nivel de significación. \*\* = p < 0.01

Table 1. ANOVA results for the remaining litter in the litter bags, organic C, total N and C/N of the litter. g.l. = degrees of freedom. F = Fischer F. p = significance level. \*\* = p < 0.01

tiempo quedan residuos vegetales en todas bolsas, que oscilan entre 28.2 % para la retama y 45.2 % para las gramíneas, siendo las diferencias entre los tres tipos de hojarasca significativas (Tabla 1). Las diferencias temporales también son significativas (Tabla 1), aunque distintas según el tipo de hojarasca, como indican los estadísticos de la interacción. Así, aunque todas las hojarascas enterradas sufren pérdidas de biomasa, la hojarasca de gramíneas pierde menos en todos los meses. La hojarasca enterrada sigue una disminución similar para los tres tipos en los cuatro primeros meses pero, a partir de este momento, la retama sufre una degradación mayor. Las constantes de descomposición (k de Olson) para las tres hojarascas confirman que la velocidad de descomposición es mayor en retama (0.55 año<sup>-1</sup>) y menor en gramíneas (0.34 año<sup>-1</sup>),

siendo la de tréboles intermedia (0.45 año<sup>-1</sup>). La dinámica de la descomposición se ajustó con buenos resultados, en los tres casos, a un modelo exponencial (Tabla 2). El ajuste mejor aparece en los tréboles ( $r^2 = 0.97$ ).

El carbono orgánico de la hojarasca al final del experimento oscila entre 10.02 % de la biomasa remanente en las bolsas para los tréboles y 11.89 % para las gramíneas (Fig. 2). Esta disminución en el contenido de carbono se ajusta igualmente a una regresión exponencial (Tabla 1), aunque en este caso el ajuste de la hojarasca de gramíneas es algo menor ( $r^2 = 0.82$ ) que en las otras especies. Las diferencias de contenido en carbono orgánico entre las hojarascas son significativas (Tabla 1; p < 0.01), si bien las diferencias entre tréboles y gramíneas no lo son (datos no mostrados). Los porcentajes de

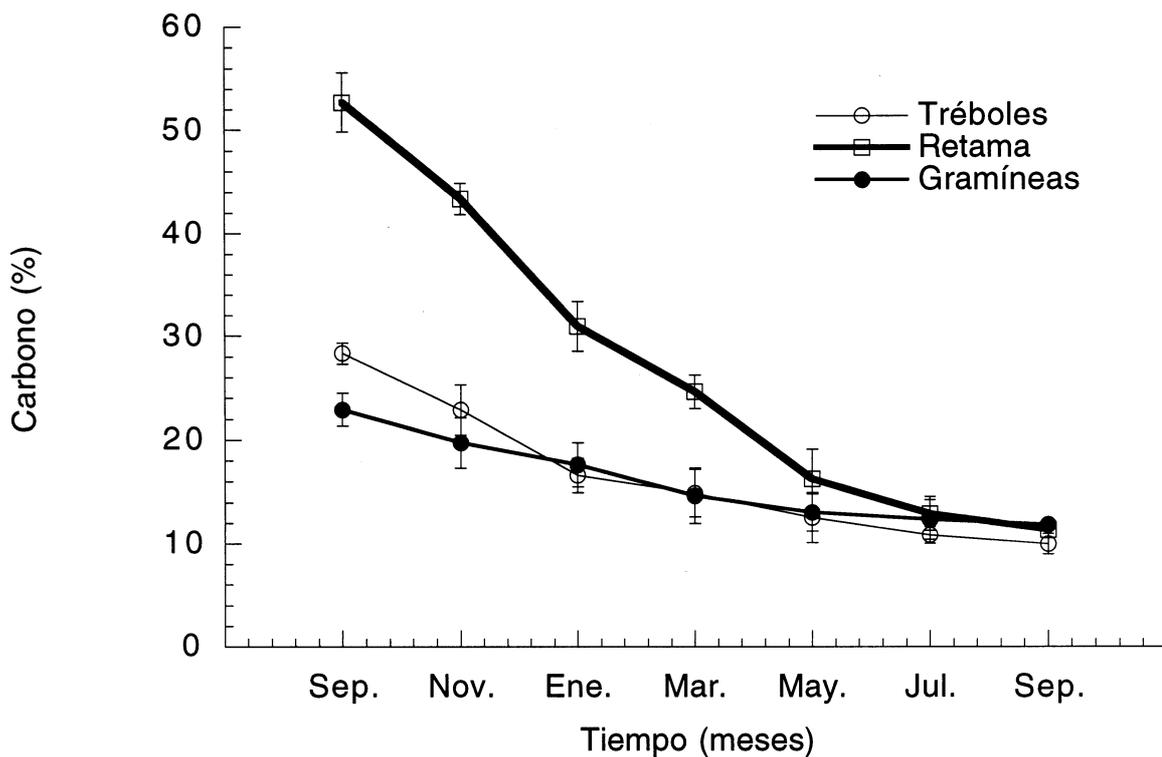


Figura 2. Evolución de la cantidad de carbono orgánico (media ± error estándar) en las bolsas para las tres hojarascas consideradas.  
 Figure 2. Evolution of the percentage of organic carbon in the litter (mean ± standard error) for the three considered litter types.

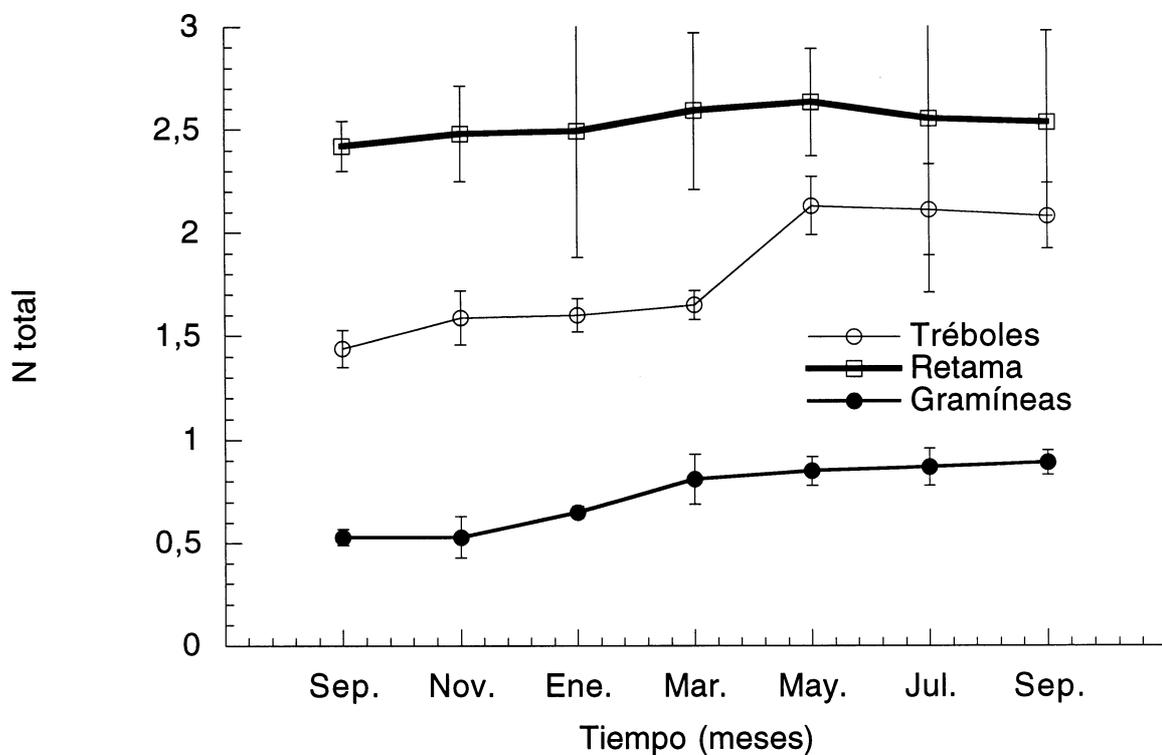


Figura 3. Evolución de la cantidad de nitrógeno total (media ± error estándar) en las bolsas para las tres hojarascas consideradas.  
 Figure 3. Evolution of the percentage total nitrogen in the litter (mean ± standard error) for the three considered litter types.

	Biomasa				Carbono orgánico				Nitrógeno total				C/N			
	r <sup>2</sup>	r	F	p	r <sup>2</sup>	r	F	p	r <sup>2</sup>	r	F	p	r <sup>2</sup>	r	F	p
Leguminosas	0.97	-0.98	956	0.00	0.90	-0.95	311	0.00	0.78	0.88	119	0.00	0.95	-0.97	627	0.00
Retama	0.94	-0.97	505	0.00	0.97	-0.99	1108	0.00	0.12	0.11	0.39	n.s.	0.96	-0.98	893	0.00
Gramíneas	0.94	-0.97	560	0.00	0.82	-0.91	154	0.00	0.79	0.89	123	0.00	0.91	-0.95	337	0.00

Tabla 2. Análisis de regresión según el modelo exponencial  $y = e^{-a+bx}$  para la pérdida de biomasa en las bolsas. r<sup>2</sup> = coeficiente de regresión. r = coeficiente de correlación. F = estadístico de contraste. p = nivel de significación. n.s. = no significativo. n = 54

Table 2. Regression analyses results according to the exponential model  $y = e^{-a+bx}$  for the remaining litter in the litter bags, organic C, total N and C/N of the litter. r<sup>2</sup> = regression coefficient. r = correlation coefficient. F = Fischer F. p = significance level. n.s. = no significant. n = 54

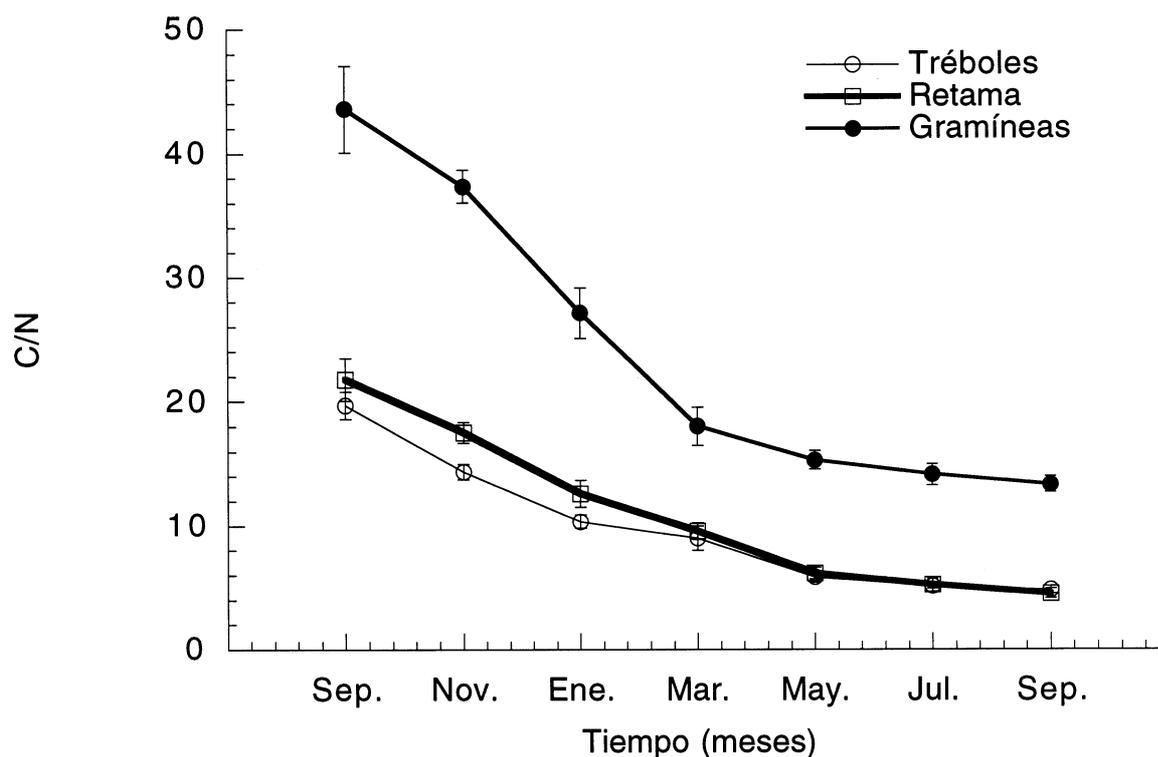


Figura 4. Evolución de la cantidad C/N (media  $\pm$  error estándar) en las bolsas para las tres hojarascas consideradas.  
Figure 4. Evolution of the proportion C/N in the litter (mean  $\pm$  standard error) for the three considered litter types.

carbono en la hojarasca son siempre más altos en el caso de la retama. Es, también, la hojarasca de retama la que más rápidamente pierde el carbono orgánico, alcanzando en un año un contenido incluso por debajo de las gramíneas. Hay que tener en cuenta, tanto para el contenido de carbono como para el de nitrógeno, que la hoja de retama se recogió directamente de las plantas, mientras que la de tréboles y gramíneas era hoja seca, por lo que los procesos de pérdida de nutrientes por redistribución en la planta, que han sufrido las hojas de gramíneas y tréboles, seguramente no se han dado en la retama. La hojarasca de gramíneas tiene el porcentaje de carbono orgánico inicial menor, pero, al perderlo muy lentamente, al final del año conserva el 11.06 %, lo que supone menos del

50 % de pérdida. Las variaciones temporales también son significativas (Tabla 1). La interacción entre los dos factores es igualmente significativa, lo que supone ritmos de pérdida de carbono orgánico diferentes en cada hojarasca, como se ha comentado anteriormente.

Las proporciones de nitrógeno total en las muestras de hojarasca, después de un año de enterramiento, son 0.89 % en gramíneas, 2.08 % en tréboles y 2.35 % en retama (Fig. 3). La pérdida de nitrógeno en la hojarasca se ajustó significativamente a un modelo exponencial en el caso de gramíneas y tréboles, pero no en retama (Tabla 2). Las diferencias en el contenido de nitrógeno son significativas entre los tres tipos de hojarasca y entre los meses de estudio (Tabla 1). La hoja-

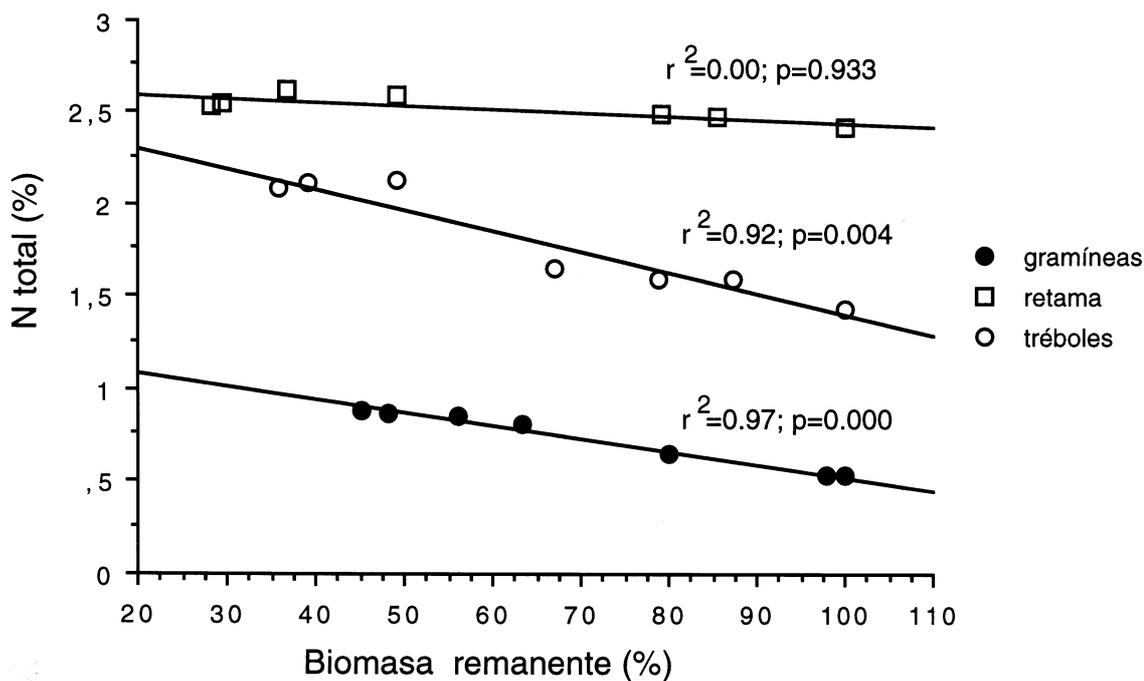


Figura 5. Regresión entre biomasa remanente en las bolsas (%) y nitrógeno total de la hojarasca.  $r^2$  = coeficiente de regresión.  
 Figure 5. Lineal regression between remaining biomass in the litter bags (%) and total nitrogen of the litter.  $r^2$  = regression coefficient.

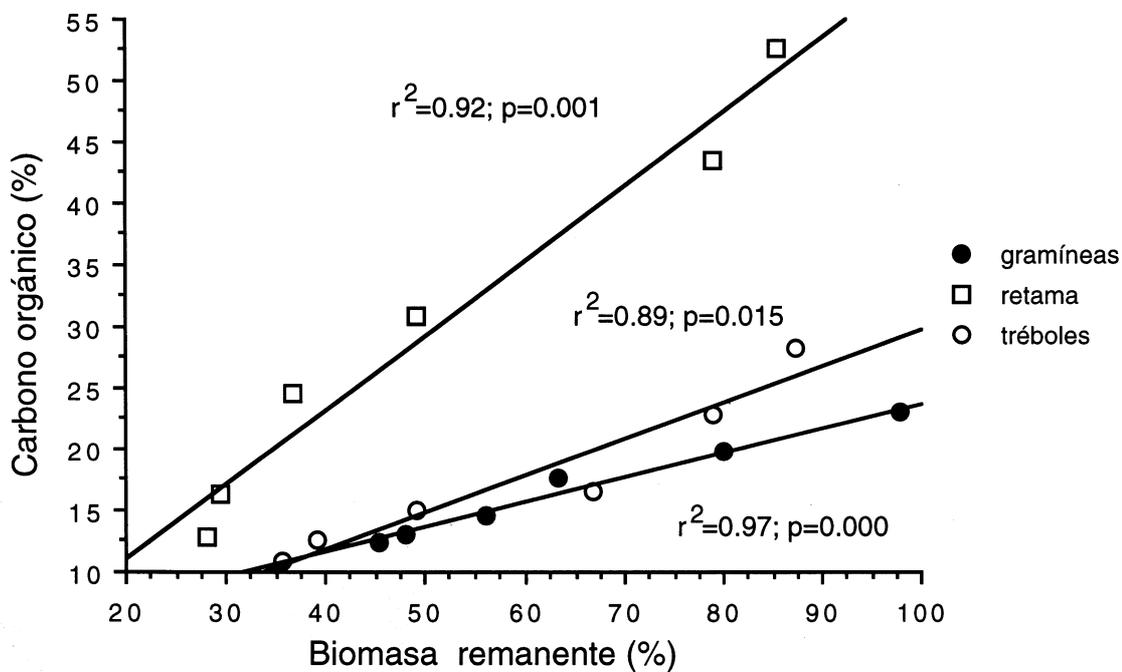


Figura 6. Regresión entre biomasa remanente en las bolsas (%) y carbono orgánico de la hojarasca.  $r^2$  = coeficiente de regresión.  
 Figure 6. Lineal regression between remaining biomass in the litter bags (%) and organic carbon of the litter.  $r^2$  = regression coefficient.

	Zona Alta	Zona Media	Zona Baja
Gramíneas	13.67	109.96	113.18
Tréboles	1.64	0.24	0.1

Tabla 3. Biomasa total de las gramíneas y de los tréboles en la zona de estudio ( $\text{gm}^{-2}$ )  
Table 3. Total biomass of grasses and clover in the study area ( $\text{gm}^{-2}$ )

rasca de gramíneas contiene menos proporción de nitrógeno inicial (0.53 %), pero pierde menos nitrógeno, porcentualmente, durante un año (67.61 % permanece en la hojarasca).

La Figura 4 muestra cómo evoluciona la relación C/N para las hojarasca estudiadas a lo largo del periodo de enterramiento. Las gramíneas mantienen relaciones C/N superiores durante todo el tiempo. Las otras hojarasca tienen C/N muy similares entre sí. Al final del año, la razón C/N de las gramíneas se conserva en 13.35, mientras que en retama y tréboles baja hasta 4.53. El análisis de la varianza pone de manifiesto que las diferencias entre los tipos de hojarasca son significativas (Tabla 1). Los coeficientes de regresión muestran, también en este caso, un buen ajuste al modelo exponencial, aunque esta evolución refleja mejor el contenido de carbono que el de nitrógeno, en el caso de la retama.

Al realizar un análisis de regresión entre los valores de biomasa remanente y el nitrógeno, se obtuvieron relaciones significativas para tréboles y gramíneas, pero no para la retama (Figura 5). El ajuste mejor se encuentra en las gramíneas ( $r^2 = 0.97$ ). Sin embargo, en el contenido de carbono existen relaciones significativas con la biomasa remanente para los tres casos (Figura 6).

Teniendo en cuenta la pérdida neta de nitrógeno en la hojarasca enterrada para gramíneas y leguminosas a lo largo del periodo de estudio y la cantidad de biomasa por  $\text{m}^2$  (Tabla 3) y, suponiendo que al tratarse de especies anuales, toda la biomasa aérea y subterránea pasa a la hojarasca, se pudieron estimar las entradas potenciales de nitrógeno al suelo, liberado por gramíneas y tréboles (Figura 7). Se calcularon  $0.305 \text{ g N}_2 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  para las gramíneas y  $0.0113 \text{ g N}_2 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  para los tréboles. En la zona baja del pastizal, los tréboles aportan más nitrógeno, mientras que las gramíneas lo hacen en las zonas media y alta. Con respecto al tiempo, la liberación mayor de nitrógeno por tréboles y gramíneas ocurre entre mayo y julio. Además, la hojarasca de los tréboles tiene otro momento de liberación de nitrógeno importante en marzo.

## Discusión

La dinámica de degradación de tréboles y gramíneas encontrada se ajusta muy bien al modelo exponencial elegido,  $y = e^{a+bx}$ , si bien otros modelos son también buenos predictores de la descomposición. Así ocurre con el modelo exponencial de Olson (1963) empleado habitualmente para hojarasca de árboles y utilizado aquí para el cálculo de la cons-

tante  $k$ , o el de Biederbeck et al. (1974) usado para paja de trigo, si bien este último modelo se ajustaría mejor a substratos compuestos por una sola molécula (celulosa, lignina, etc.) ya que la degradabilidad de los componentes químicos que forman la hojarasca no es la misma. Además en los modelos exponenciales para la descomposición de la hojarasca de pastos se observa normalmente un descenso bifásico, primero rápido y después lento (Biederbeck et al., 1974), que en nuestro estudio no aparece tan claramente, quizá porque el intervalo de medida fue muy amplio (2 meses) y el experimento duró un año, por lo que solamente se alcanzó una degradación de la hojarasca del 36.7 - 45.2 % en peso seco. No aparecen tampoco los dientes de sierra en las gráficas de descomposición (Figuras 1, 2, 3 y 4), habituales en los experimentos con el método de las bolsas enterradas, achacables a la variaciones del suelo, microclimas y a la heterogeneidad propia del medio que rodea las bolsas (Aranda et al. 1990). También puede deberse a que la recogida bimensual que se realizó amortigua este efecto.

Las constantes de Olson encontradas ( $0.34 \text{ año}^{-1}$  y  $0.42 \text{ año}^{-1}$ ) para gramíneas y leguminosas son comparables con las que indica Scheffer (1998) para herbáceas graminoides de zonas húmedas ( $0.40 \text{ año}^{-1}$ ). La constante para retama ( $0.55 \text{ año}^{-1}$ ) es similar a las de otras leguminosas arbustivas, como *Adenocarpus decorticans* Boiss. en la Sierra de Filabres, Almería, (Moro & Domingo 2000) y *Cytisus scoparius* (L.) Link, *C. purgans* (L.) Boiss. y *Genista cinerea* L. en la Sierra de Guadarrama, Madrid (García Ibáñez 2001), e inferior a las de otros arbustos leguminosos como *Adenocarpus hispanicus* L. y *Genista florida* L. que, en la Sierra de Guadarrama, tienen constantes de descomposición de  $0.75$  y  $0.71 \text{ año}^{-1}$ , respectivamente. También son menores que las señaladas para hojarasca de *Populus nigra* L. en zonas mediterráneas,  $0.65$ - $0.78 \text{ año}^{-1}$ , (Aranda et al. 1990). Sin embargo, las constantes encontradas son más altas que las indicadas para diferentes especies de pinos ( $0.12$  -  $0.14 \text{ año}^{-1}$ ) y para *Cistus laurifolius* L., arbusto no leguminoso (cuya constante es  $0.21 \text{ año}^{-1}$ ) en Almería (Moro & Domingo 2000). En estos casos las diferencias en las constantes no solo reflejan las diferencias en el tipo de hojarasca sino también la influencia de los factores ambientales que limitan la descomposición. En este sentido, la zona mediterránea se considera una zona geográficamente crítica para la descomposición de la materia, pues el factor limitante principal de la descomposición no es la temperatura, como ocurre en las zonas templadas, sino la humedad baja (Coûteaux et al. 1995), principalmente en verano.

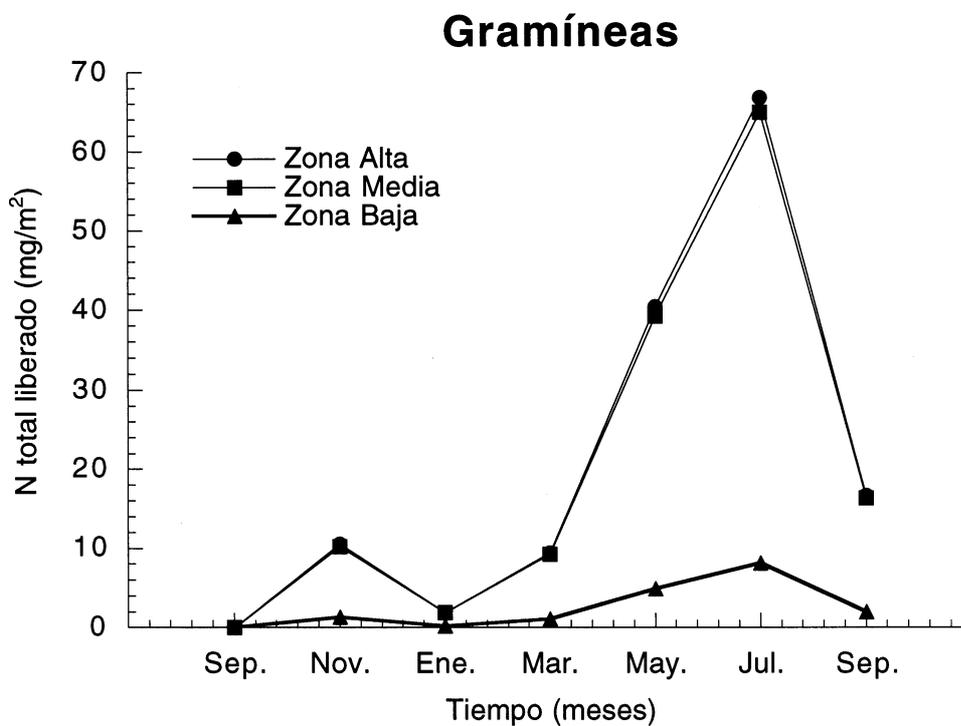
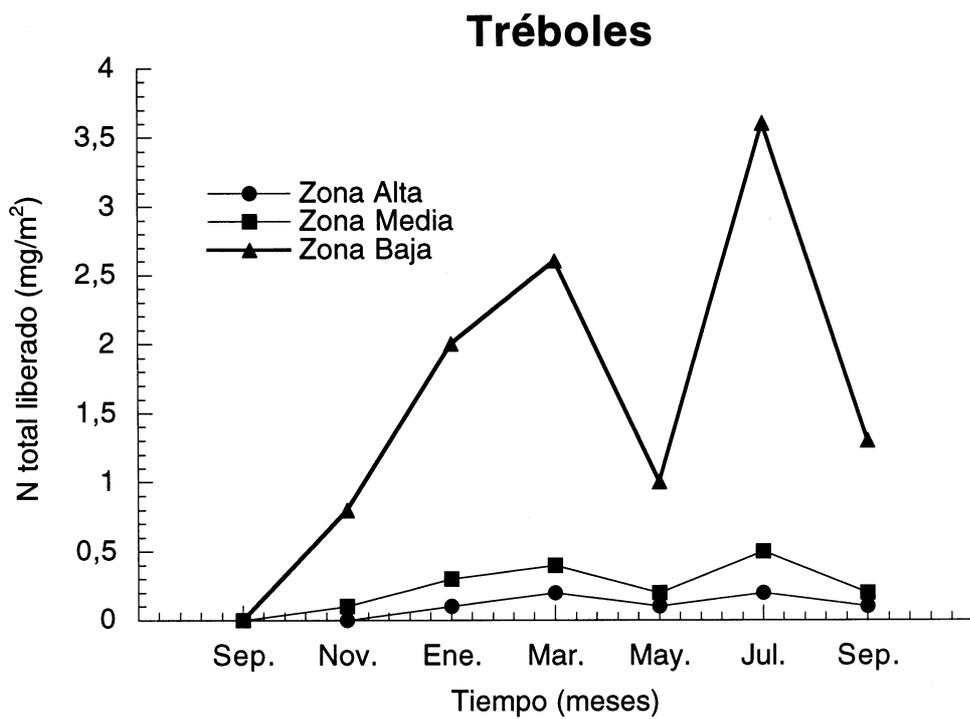


Figura 7. Variaciones del nitrógeno liberado por la hojarasca de tréboles y gramíneas por m<sup>2</sup> de superficie.  
 Figure 7. Evolution of the nitrogen input from the litter of clover and grass species to the ecosystem.

Las diferencias encontradas en la descomposición de las hojarascas de gramíneas y tréboles se relacionan con su composición química. En principio la relación más inmediata se establece con la razón C/N, pues algunos autores han señalado que la mineralización depende en gran medida de este cociente (Parnas 1976). Las gramíneas, con C/N más alta se descomponen más lentamente al principio (Heal & McLean 1975), como también ocurre en nuestro caso, y luego sufren una bajada grande de necromasa. Las leguminosas se degradan con mayor uniformidad y cambian la pendiente de la curva cuando su relación C/N desciende hasta 9, mientras que las gramíneas lo hacen alrededor de 20. Además, las diferencias en la descomposición también se relacionan con la composición orgánica diferente de leguminosas y gramíneas. Las gramíneas, en general, contienen más cantidad de fibra y celulosa que las leguminosas, pero, sin embargo, las leguminosas tienen más lignina (Pérez-Corona et al. 1995), muy resistente a la degradación (Van Soest 1982). Parece entonces que sean otros compuestos, como celulosas, hemicelulosas, ceras y proteínas, los que marquen la pauta en estos procesos de degradación.

La hojarasca perdió carbono orgánico de manera continua a lo largo del periodo de observación. No aparecieron las oscilaciones relacionadas con pérdidas de grupos hidroxilo y metoxilo e incrementos de grupos aromáticos durante la humificación, favorecida por periodos secos y calurosos (Flaig 1971), y con pérdidas en periodos húmedos que se corresponden con incrementos en la mineralización (Santa Regina et al. 1986). En este caso, la falta de oscilaciones puede deberse a que las variaciones térmicas e hídricas del substrato no han sido muy elevadas (Oliver 1990).

La composición química influye no solo en la mineralización total de la hojarasca, sino también en su velocidad de mineralización. Así, las fracciones de nitrógeno soluble de la hojarasca se liberan antes y las más resistentes se mineralizan muy despacio (Skuijins 1981). Si la hojarasca es rica en fracciones de este tipo, es decir más resistentes, se mineralizará muy despacio. En este sentido hay que recordar, como se ha comentado antes, el papel que desempeñan las celulosas y hemicelulosas en el proceso de degradación de la materia orgánica. La velocidad de mineralización de la hojarasca estaría más relacionada con el contenido de estas sustancias que con la lignina, si bien debemos recordar que los porcentajes de lignina, con respecto a materia seca, en estas plantas oscilan entre 6 y 8% al final de su ciclo anual (Pérez-Corona et al. 1994).

El incremento de nitrógeno en las hojarascas estudiadas es propio de los procesos de descomposición (Berg & Theander 1984) y se relaciona con el nitrógeno fijado biológicamente (Porter 1975), ya que las raíces de otras plantas se introducen entre la hojarasca en descomposición y encuentran un entorno óptimo para fijar nitrógeno atmosférico. Además, el nitrógeno lavado de la biomasa aérea, la inmovilización por parte de los microorganismos colonizadores de la hojarasca y de las

rizosferas cercanas, las excretas radicales y los aportes y excretas de origen animal (Melillo & Aber 1983; Coleman 1984, Tiessen et al. 1984) contribuyen al incremento del porcentaje de nitrógeno. Nosotros no hemos cuantificado la participación de estos procesos en el resultado que se expone, pero parece claro que estos procesos intervienen en la dinámica de la degradación del nitrógeno de la hojarasca.

Aunque los tréboles de los pastizales oligotróficos mediterráneos próximos a Madrid se encuentran nodulados y fijan dinitrógeno (Pérez-Corona & Bermúdez de Castro 1999) y, por ello, la concentración de nitrógeno en sus hojas es mayor que en las gramíneas, la abundancia de estas últimas en el pastizal hace que la cantidad potencial de nitrógeno que entra al suelo por degradación de la hojarasca por unidad de superficie sea mayor en las gramíneas que en los tréboles. Este nitrógeno liberado por la degradación de la hojarasca de gramíneas y tréboles, con sus fases temporales y espaciales, significa una entrada de nitrógeno superior a la que llega por fijación simbiótica y libre (Oliver & Bermúdez de Castro 1996, Oliver et al. 2000) y concuerda con la idea de Woodmanse et al. (1978) que opinan que la hojarasca es la fuente de nitrógeno mineral más importante en los pastizales.

## Referencias

- Adams MA & Atwill PM. 1982. Nitrogen mineralization and nitrate reduction in forests. *Soil Biology and Biochemistry* 14: 197-202.
- Aerts R & De Caluwe H. 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78: 244-260.
- Alexander M. 1980. Introducción a la Microbiología del Suelo. Mexico: AGT Ed. S.A.
- Aranda Y, Serrano JM & Bermúdez de Castro F. 1990. Degradación de la hojarasca de *Populus nigra* L. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 27: 395-406.
- Bardgett RD & Shine A. 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem functioning temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 317-321.
- Berg B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22.
- Berg B & Theander O. 1984. Dynamics of some nitrogen fractions in decomposing Scot pine needle litter. *Pedobiology* 27: 261-267.
- Biederbeck VO, Paul EA, Lowe WE, Shields JA & Willard JR. 1974. Soil microorganisms. II. Decomposition of cellulose and plant residues. Matador Project. Canadian Com. I.B.P. Report 39. University of Saskatchewan, Saskatoon.
- Coleman DC, Cole CV & Elliot ET. 1984. Decomposition, organic matter turnover and nutrient dynamics in agroecosystems. In *Agricultural Ecosystems Unifying*

- Concepts (Sorrente R, Stunner BR & House GJ, eds.). New York: Wiley and Sons, pp. 83-104.
- Coûteaux MM, Bottner P & Berg B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66.
- Flaig W. 1971. Organic compounds in soils. *Soil Science* 111: 19-33.
- Gallardo A. & Merino J. 1993. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of Southwest Spain: Influence of substrate quality. *Ecology* 74: 152-161.
- García A. 1981. Experimentos en Microbiología del Suelo. Mexico: Compañía Editorial Continental S.A.
- García Ibañez E. 2001. Efecto sobre el suelo de la hojarasca de arbustos de la Sierra de Guadarrama. Madrid: Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Heal OW, Anderson JM & Swift MJ. 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. In *Driven by nature: plant litter quality and decomposition* (Cadisch G & Giller KE, eds.). Wallingford, Oxon: CAB International, pp. 3-30.
- Heal OW & McLean SF 1975. Comparative productivity in ecosystems. Secondary productivity. In *Unifying concepts in Ecology* (Van Dobben WH & Lowe-McConnell RH, eds.). The Hague: W Junk Pub., pp. 89-108.
- Hobbie S. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- Izco J. 1984. Madrid Verde. Madrid: Comunidad Autónoma de Madrid.
- Melillo JM & Aber JD. 1983. Nutrient immobilization in decaying litter: an example of carbon-nutrient interactions. In *Trends Ecological Research for 1980-1083* (Lavenroth WK, Skogerboe GV & Flug M, eds.). Amsterdam: Elsevier, pp. 193-215.
- Moro MJ & Domingo F. 2000. Litter decomposition in four woody species in a Mediterranean climate: weight loss, N and P dynamics. *Annals of Botany* 86: 1065-1070.
- Moro MJ, Domingo F & Escarré A. 1996. Organic matter and nitrogen cycles in a pine afforested catchment with a shrub layer of *Adenocarpus decorticans* and *Cistus laurifolius* in south-eastern Spain". *Annals of Botany* 78: 675-685.
- Oliver LE 1990. Entradas de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo. Madrid: Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Oliver LE & Bermúdez de Castro F. 1996. Fijación libre de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo de España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 92: 5-14.
- Oliver LE, Pérez-Corona ME & Bermúdez de Castro F. 2000. Fijación simbiótica de nitrógeno (ARA) por leguminosas y gramíneas de un pastizal oligotrófico mediterráneo, España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 96: 205-214.
- Olson JS. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Parnas H. 1976. A theoretical explanation of the priming effect based on microbial growth with two limiting substrates. *Soil Biology and Biochemistry* 8: 139-144.
- Pérez-Corona ME & Bermúdez de Castro F. 1999. Fijación de nitrógeno (ARA) por leguminosas herbáceas en un pastizal oligotrófico mediterráneo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 95: 213-221.
- Pérez-Corona ME, García-Criado B, Vázquez de Aldana BR & García-Ciudad A. 1994. Effect of topographic and temporal (maturity) gradients on the nutritive quality of semiarid herbaceous communities. *Communications in Soil and Science Plant Analysis* 25: 2047-2061.
- Pérez-Corona ME, García-Ciudad A, García-Criado B & Vázquez de Aldana BR. 1995. Patterns of above-ground herbage production and nutritional quality structure on semiarid grasslands. *Communications in Soil and Science Plant Analysis* 26: 1323-1341.
- Porter LK 1975. Nitrogen transfer in ecosystems. *Soil Biochemistry* 4: 1-30.
- Sain P & Broadbent FE 1977. Decomposition of rice straw in soils as affected by some management factors. *Journal of Environmental Quality* 6: 96-100.
- Santa Regina I, San Miguel, C & Gallardo JF. 1986. Evolución y velocidad de descomposición de la hojarasca en tres bosques de la Sierra de Bejar (Salamanca). *Anuario CEBAS (CSIC) Salamanca* 11: 217-231.
- Schaefer R. 1973. Microbial activity under seasonal conditions of drought in mediterranean climates. In *Mediterranean Type Ecosystem* (Di Castri F & Mooney HA, eds.). New York: Springer-Verlag, pp. 191-198.
- Schefer R. 1998. Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens. Utrecht: Tesis Doctoral, Universidad de Utrecht.
- Schlesinger WH & Hasey MM. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* 62 : 762-774.
- Skujins J. 1981. Nitrogen cycling in arid ecosystems. *Ecological Bulletins Stockholm* 33: 23-73.
- Swift MJ, Heal OW & Anderson JM. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Oxford: Blackwell Sci. Pub.
- Tiessen H, Stewart JWB & Hunt HW. 1984. Concepts of soil organic matter transformations in relation to organo-mineral particle size reactions. *Plant and Soil* 76: 287-295.
- Van Soest PJ. 1982. *Nutritional ecology of ruminants*. Oregon: O. & B. Books Ins.

- Verhoef HA & Brussaard L. 1990. Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agroecosystems: The contribution of soil animals. *Biogeochemistry* 11: 175-211.
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ & Souford RL. 1994. Litter decomposition on the Manua Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms and models. *Ecology* 75: 418-429.
- Walkley A & Black IA. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37: 29-38.
- Wieder RK & Lang GE. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636-1642.
- Woodmanse RG, Dodd JL, Bowman RA, Clark FE & Dickinson CE. 1978. Nitrogen budget of a shortgrass prairie ecosystem. *Oecologia* 34: 363-376.