

# INFLUENCIA DE LA EDAD DEL BOSQUE EN LA EVOLUCION DE LA PERDIDA DE PESO SECO EN HOJARASCA DE *ALNUS ACUMINATA* EN ALISEDAS DE LA PROVINCIA DE TUCUMAN (ARGENTINA)

P. G. ACEÑOLAZA

Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo. U.N.T.  
San Miguel de Tucumán 4000. ARGENTINA

J. F. GALLARDO-LANCHO

C.S.I.C. Apdo. 257. Salamanca 37071. ESPAÑA

## RESUMEN

Se estudió la dinámica de descomposición de hojas de *Alnus acuminata* H.B.K. spp. *acuminata* en tres bosques de esta especie de distintas edades (5-10, 20-25 y 40-45 años) situados en el Cerro de San Javier (Tucumán. R. Argentina), durante el período abril/91 a abril/93, siguiendo la metodología de «litter bags». Se realizó una regresión entre los valores de porcentaje de materia seca remanente y el tiempo, ajustándose la curva de descomposición a un modelo exponencial. En este patrón de descomposición se observa una rápida pérdida de peso durante los 30 primeros días, decayendo posteriormente el índice de descomposición. Se obtuvieron diferencias altamente significativas en los índices de descomposición del bosque de 20-25 años de edad con respecto a los otros dos bosques. Se hipotetiza que la baja cobertura del sustrato sería la causa de los bajos índices de descomposición de la hojarasca en el bosque joven, mientras que los del bosque viejo se explicarían por la disminución del pH del epipedón edáfico durante la sucesión vegetal. Los índices de descomposición obtenidos son del mismo orden que los citados por otros autores para otras especies de este género botánico.

**PALABRAS CLAVE:** Ecosistemas forestales  
Descomposición foliar  
*Alnus acuminata*

## INTRODUCCION

Entre los numerosos aspectos que se han venido abordando durante los últimos años, cabe citar los referentes a la dinámica de descomposición de la hojarasca y consecuente liberación de bioelementos (Vilas Boas *et al.*, 1993). En cualquier tipo de bosque la caída masiva de hojarasca que se produce anualmente, provoca una acumulación, más o menos temporal, de restos orgánicos

---

Recibido: 15-7-94

Aceptado para su publicación: 18-6-95

sobre la superficie del suelo, que da lugar a la formación del mantillo (Mangenot, Toutain, 1980). Esta hojarasca sufre transformaciones catabólicas más o menos intensas que, por un lado, originan liberaciones de nutrientes y, por otro, forman sustancias estables y oscuras denominadas *húmicas*, que contribuyen a la capacidad de cambio del suelo y al mejoramiento de la estructura edáfica (Hernández *et al.*, 1992). En este proceso de descomposición actúan numerosos microorganismos heterótrofos (bacterias y hongos), por lo cual gran parte de los factores que regulan la actividad de éstos, inciden a su vez los procesos de humificación/descomposición (Jansson, Berg, 1985), tal como la temperatura y la humedad, aunque también tiene singular importancia la naturaleza del material orgánico en descomposición (Daubenmire, Prusso, 1963; Dyer *et al.*, 1990). Se han realizado numerosos estudios sobre la descomposición y subsecuente liberación de nutrientes (Bocock, 1963; Daubenmire, Prusso, 1963; Babb, Ebel, 1989; Berg, Ekbohm, 1991; Hernández *et al.*, 1992; Martín *et al.*, 1993), pero sólo algunos de ellos tratan de comparar la descomposición de la hojarasca con la edad del bosque (Edmonds, 1979; Berg, Staaf, 1980; Sharma, Ambast, 1987).

El aliso andino (*Alnus acuminata* H.B.K. *ssp. acuminata*) es la única especie de la familia *Betulaceae* que aparece en el Hemisferio Sur, distribuyéndose a lo largo de los contrafuertes húmedos de la cordillera de Los Andes, desde Venezuela hasta el Norte de la República Argentina, apareciendo en las zonas erosionadas como especie colonizadora. En la Provincia de Tucumán llega a formar bosques continuos en las laderas húmedas situadas entre los 1.500 y 2.500 m s.n.m. (Bell, 1991; Aceñolaza *et al.*, 1992).

En el presente trabajo el objetivo es conocer si los índices de descomposición de las hojas de alisos varían con la edad del bosque, o no; de otra manera, si las condiciones microambientales, y/o la diferente composición de la hojarasca (si la hubiere), producidas durante el desarrollo del bosque (aliseda), producen un cambio significativo en la velocidad de descomposición de la hojarasca.

## MATERIAL Y METODOS

El presente estudio se llevó a cabo en alisedas del Parque Biológico de la Sierra de San Javier (reserva natural de la Universidad Nacional de Tucumán). El clima del área considerada es húmedo templado (húmedo mesotérmico), con una pluviometría media anual de 1.552 mm (distribución estival), y una temperatura media anual de 14,2°C; que según el sistema climático de Koppen corresponde a la fórmula  $Cwb$  (Aceñolaza *et al.*, 1992). La altura media es de 1.600 m s.n.m., con exposición general SE y pendiente oscilando entre el 20 y el 25 p. 100.

Se desarrollan *Entisuelos* sobre sedimentos Terciarios y Cretácicos, dispuestos sobre un basamento metamórfico.

Se eligieron tres alisedas de diferentes edades: una «joven» (5 a 10 años), otra que se considera «madura» (20-25 años) y una última denominada «vieja» (40-50 años), procurando que aquellas se encuentren cercanas unas de otras, y en situaciones geomorfológicas similares.

Para seguir la evolución de la descomposición de las hojas se confeccionaron bolsas («*litter bags*») en las que se introdujeron un peso conocido de hojas de aliso; este método ha sido utilizado con éxito por diferentes investigadores (Bocock, Gillbert, 1957; Bocock *et al.*, 1960; Edmonds, 1979; Sharma, Ambasht, 1987; Santa Regina, 1987; Martín, 1995). Las bolsas, de 18 × 15 cm, se fabricaron con malla de nylon de 1 mm de luz; en cada una de ellas se introdujo exactamente 10 g de hojas (peso fresco, humedad conocida) de aliso cercanas a la abscisión. Se colocaron 50 bolsas bajo los árboles en cada uno de las alisedas citadas, procurando que todas las bolsas permanecieran en condiciones ecológicamente semejantes. Durante dos años se fueron retirando progresivamente cinco bolsas por bosque, desde abril de 1991 hasta abril de 1993 (a los 2, 6, 14, 30, 62, 126, 254 y 715 días desde el inicio; la gran diferencia entre las dos últimas fechas estriba en que, tras medio año de experiencia, la curva se hace asintótica (Vilas Boas *et al.*, 1993). Posteriormente los residuos de las hojas se limpiaron cuidadosamente con aire, se secaron a 70°C durante 48 h y se pesaron en balanza de precisión.

Para establecer la relación entre el residuo de hojas y el tiempo de la experiencia se realizó una regresión, considerando como variable independiente el tiempo (días), aplicando posteriormente un ANOVA a los resultados obtenidos en cada uno de los bosques (Wieder, Lang, 1982; Hernández *et al.*, 1992).

Para la realización de los análisis químicos se ha procedido de acuerdo con Martín (1992).

La cobertura vegetal se midió en cada bosque mediante el método de intercepción en lineantes (Matteucci, Colma, 1982), efectuando cinco transectos de 30 puntos por bosque y diferenciando cobertura total, herbácea, arbustiva y arbórea.

Con objeto de conocer la variación de algunas características edáficas se efectuó una calicata en cada bosque; en las mismas se tomaron muestras de los diferentes horizontes edáficos y, posteriormente se midió el pH en el laboratorio con un pHmetro electrónico.

## RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados se exponen en las Tablas y Figuras anejas. En la Tabla 1 se presentan los valores medios y sus desviaciones estándar (entre paréntesis) de peso seco de hojas en diferentes fechas y para cada uno de las alisedas citadas; en la Tabla 2, los datos relativos a la composición inicial de las hojas; en la Tabla 3, los resultados obtenidos en las mediciones de pH en los distintos horizontes edáficos de los bosques estudiados; y en la Tabla 4, los resultados del análisis de la varianza (ANOVA) efectuado a los datos de pérdida de peso seco en los diferentes bosques. La Figura 1 muestra la localización de la zona; en la Figura 2 se representa el remanente de materia seca de hojas expresado respecto a 1 g de hojas colocadas en las «*litter bags*» en abscisas y el tiempo en días en ordenadas; y, por último, en la Figura 3, los valores de la cobertura por estratos y total de cada bosque.

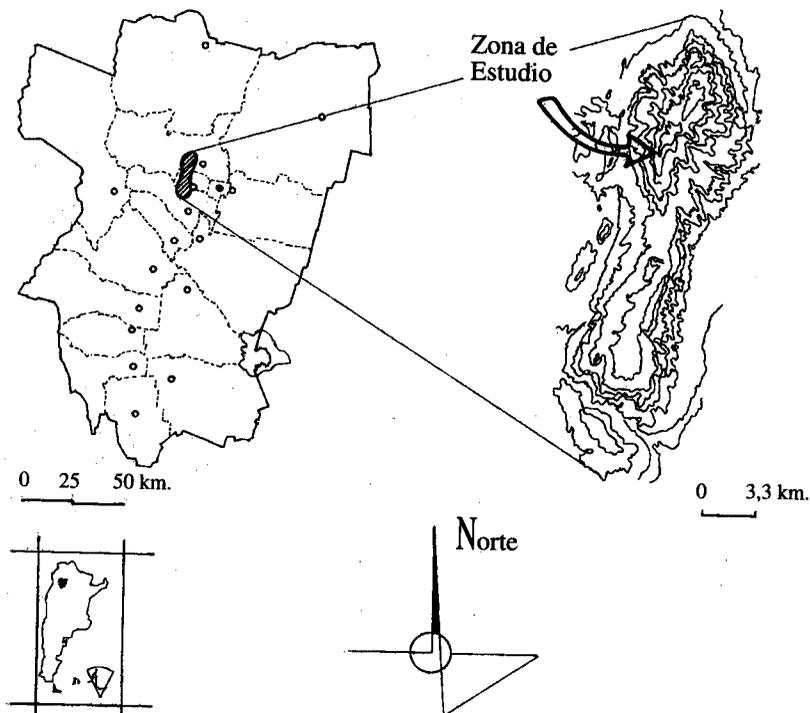


Fig. 1.—Mapa de ubicación del área de estudio  
Study area

TABLA 1

VALORES MEDIOS (N=5) DE PESO SECO REMANENTE DE  
HOJAS (G) A LO LARGO DEL TIEMPO (DÍAS), CON LAS  
DESVIACIONES ESTANDAR (S.D.) CORRESPONDIENTES

Mean values (n=5) of leaves remanent dry weight (g) along the time (days), with  
their standard desviations (S.D.)

0	1,00 (0,10)	1,00 (0,04)	1,00 (0,02)
2	0,92 (0,09)	0,96 (0,06)	0,97 (0,08)
6	0,90 (0,11)	0,84 (0,06)	0,93 (0,11)
14	0,80 (0,29)	0,82 (0,05)	0,80 (0,08)
30	0,72 (0,04)	0,80 (0,05)	0,82 (0,07)
62	0,73 (0,05)	0,81 (0,06)	0,87 (0,06)
126	0,70 (0,05)	0,50 (0,06)	0,66 (0,06)
254	0,69 (0,10)	0,52 (0,11)	0,70 (0,10)
715	0,54 (0,02)	0,44 (0,19)	0,70 (0,16)

**TABLA 2**  
**COMPOSICION INICIAL DE LAS HOJAS DE LOS TRES**  
**BOSQUES DE ALISOS**

*Chemical initial composition of leaves at the three studied forest*

Composición Hojas	Joven	Edad Madura	Señal
C, mg/g	436	436	435
N, mg/g	28,4	27,2	27,6
C/N	15,3	16,0	15,8
P, mg/g	1,43	1,17	1,63
Ca, mg/g	11,0	5,85	5,45
Mg, mg/g	1,53	1,60	1,44
K, mg/g	4,45	3,56	3,05
Na, g/Mg	198	175	337
Mn, mg/g	5,99	1,30	1,33
Fe, g/Mg	84,1	50,5	54,0
Cu, g/Mg	24,2	15,0	15,4
Zn, g/Mg	53,9	26,5	27,2

**TABLA 3**  
**VALORES DE pH OBTENIDOS PARA LOS DISTINTOS**  
**HORIZONTES EDAFICOS DE LOS BOSQUES ESTUDIADOS**

*pH values obtained from differents soil horizons at differents studied forest*

Aliseda	Horizonte	pH
Joven	Al	5,9
	AC	6,4
Madura	Al	4,9
	Bt	5,6
	BC	5,7
Vieja	Al	4,4
	Bt	5,1
	BC	5,7

**TABLA 4**  
**MATRIZ DE SIGNIFICACION OBTENIDA EN EL ANOVA ENTRE**  
**LAS TRES ALISEDAS EN RELACION A LA DESCOMPOSICION**  
**DE LAS HOJAS (N=45)**

*Results of the analysis of variance (ANOVA) of the litter decay, between the three studied forest*

Bosques	Aliseda joven	Aliseda madura	Aliseda vieja
A. joven	—	p<0,01	p<0,05
A. madura	p<0,01	—	p<0,01
A. vieja	p<0,05	p<0,01	—

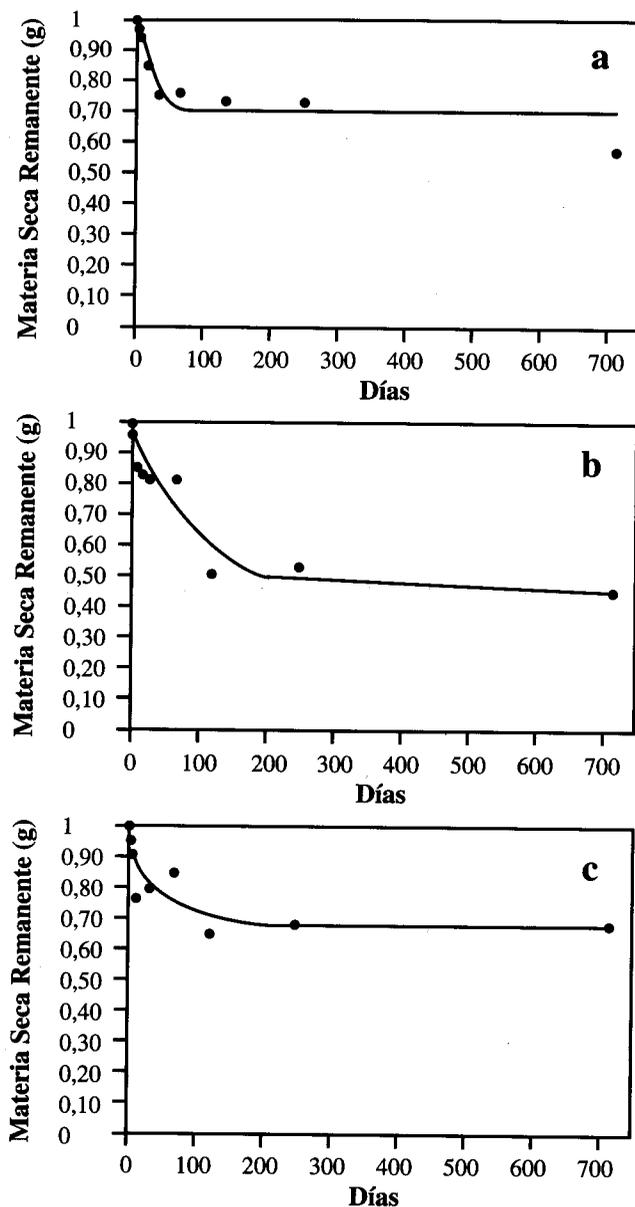


Fig. 2.—Evolución de la pérdida de peso seco durante la descomposición de la hojarasca del aliso (abscisas, tiempo en días; ordenadas, g de peso remanente). a) bosque joven, b) bosque maduro, c) bosque viejo

*Evolution of dry weight lost during the decomposition of alder leaves (time in days at the abscissas; g of remanent weight at the ordinates). a) young forest, b) mature forest and c) old forest*

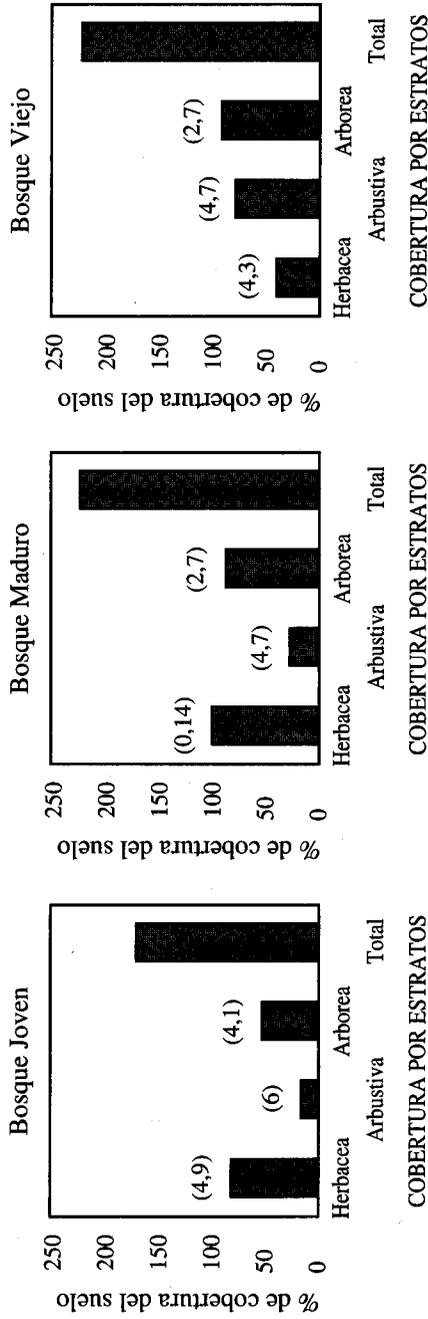


Fig. 3.—Porcentaje de cobertura vegetal en los tres bosques estudiados, considerando, cobertura herbácea, arbustiva, arbórea y total (sumatoria de las anteriores); entre paréntesis las desviaciones estándar con n=5

*Plant cover percentage at the three studied forest, considering herbs, shrubs, trees and total cover. Standar deviation (S.D.) with n=5*

### Dinámica de la pérdida de peso seco

Para estimar la dinámica de la pérdida de peso seco, se ajustaron los valores a un modelo exponencial negativo, que ha sido aplicado anteriormente por otros autores (Jenny *et al.*, 1949; Olson, 1963; Gosz *et al.*, 1973; Gourbière, Corman, 1987; Hernández *et al.*, 1992; Martín 1995). Jewel (1971) propone el siguiente modelo de ecuación:

$$R_t = A + B \cdot C^{-t}$$

donde  $R_t$  es el residuo orgánico en el momento  $t$ ,  $A$  la fracción orgánica más resistente a la biodegradación (asíntota diferente de cero),  $B$  la fracción orgánica lábil, y  $t$  el tiempo de descomposición en días. Las ecuaciones obtenidas son las siguientes:

Aliseda joven:	$R_t = 68,16 + 31,29 \cdot 0,04^t$	$r^2 = 0,87$
Aliseda madura:	$R_t = 45,04 + 49,07 \cdot 0,01^t$	$r^2 = 0,99$
Aliseda vieja:	$R_t = 67,03 + 27,40 \cdot 0,02^t$	$r^2 = 0,80$

Se observa (Fig. 2) una rápida pérdida de peso seco durante los primeros 30 días, siendo notablemente más lenta la descomposición a partir de los dos meses. También se observan diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) en la pérdida de peso entre las diferentes alisedas para los primeros 60 días (Tabla 4); obviamente, las significancias bajan a partir de los 60 días.

Otros autores (Ewel, 1976; Vilas Boas *et al.*, 1993), han encontrado comportamientos semejantes, con una pérdida rápida durante las tres o cinco semanas iniciales; esta pérdida se atribuye a una lixiviación de materias, más o menos solubles, por agua de lluvia, y que se ve favorecida durante el período lluvioso, como es el caso. Estas sustancias fácilmente biodegradables estimulan, a su vez, la actividad microbiana; así, Whitkamp (1966) opina que la presencia de sustancias energéticas en la primera fase de descomposición produce un crecimiento en las poblaciones microbianas, cuya biomasa puede significar una importante proporción de peso seco residual; también Wieder, Lang (1982) aseguran que la principal razón por la que la velocidad de descomposición decrece en el tiempo es que tales sustancias fáciles de catabolizar se agotan, restando un substrato lignico más biorresistente. Bobcock (1964) encontró una descomposición entre el 70 y 90 p. 100 de pérdida de peso seco en *A. glutinosa* en los primeros ocho meses en Reino Unido, mientras que Sharma y Ambast (1987) encontraron pérdidas de entre el 46 al 61 p. 100 para *A. nepalensis* después del primer año de descomposición; este último valor es comparable al 55 p. 100 obtenido tras el primer año en hojarasca de *A. rubra* (Edmonds, 1980; Vogt *et al.*, 1980) y *A. crispata* (Van Cleve, 1971).

Consecuentemente, se pierde cerca del 22 p. 100 de las hojas de *A. acuminata* en los bosques tucumanos durante los primeros 30 días, llegando a valores de entre el 35 y el 55 p. 100 tras el primer año de descomposición; estos valores pueden considerarse algo menores que las pérdidas encontradas para otras especies del mismo género en el Hemisferio Norte, quizás por las diferencias climáticas, fisiográficas y edáficas entre las diferentes experiencias.

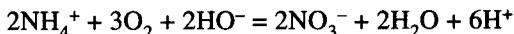
### Influencia de la edad del bosque

La comparación de los tratamientos por medio de un ANOVA se expresa en la Tabla 3. Existen diferencias altamente significativas ( $p > 0,01$ ) entre el bosque maduro y los otros dos estudiados, mientras que entre el bosque joven y viejo las diferencias sólo son al 5 p. 100. Esto podría significar que el índice de descomposición está regido por las condiciones microambientales existentes en aquellos, pues de la Tabla 2 puede deducirse que las diferencias entre hojas de alisos de edades diferentes no son significativas; si acaso se observa que algunos cationes (Ca, K) y los oligoelementos tienden a concentrarse en las hojas de los árboles jóvenes, para luego bajar y estabilizarse; por el contrario, existe una acumulación de Na en las hojas de los árboles más maduros. Interesa destacar que prácticamente para los elementos que suelen ser más limitantes (N y P) existe una constancia de valores en las hojas, sin depender de la edad del bosque de origen; a este respecto, obsérvese la constancia de la razón C/N (prácticamente 16), que se utiliza como índice de calidad de las hojas respecto a su descomposición (Duchaufour, 1984).

Si se observan los valores de cobertura sobre el suelo (Fig. 3), se evidencia que la misma aumenta con la edad del bosque, consecuencia lógica si se piensa que, con la edad, existe un aumento de la complejidad estructural (mayor número de estratos, mayor cobertura). Suponiendo la hipótesis de que una menor cobertura (considerada a nivel del suelo) aumenta la desecación de la hojarasca del mantillo y, por tanto, disminuye la actividad bacteriana y fúngica de descomposición, esto permitiría explicar un inferior índice de descomposición en el bosque joven. Edmonds (1979) y Sharma, Ambasht (1987) encontraron una mayor velocidad de descomposición al producirse el cerramiento del dosel arbóreo, atribuyendo a este cerramiento la creación de condiciones microambientales de temperatura y humedad más favorables para la descomposición de la hojarasca; esto podría explicar las diferencias que se establecen entre el bosque joven y el maduro. Pero, según la misma hipótesis, la mayor velocidad de descomposición se debería encontrar en el bosque viejo, pero ello no fue así. Entonces, la menor cobertura vegetal del suelo y la consiguiente desecación de hojarasca del mantillo explicaría el menor índice de descomposición sólo en el bosque joven, mientras que para el bosque viejo la explicación debe ser atribuida a otros factores.

Una hipótesis inicial podría ser que, por muerte de árboles y caída de grandes ramas, se abrieran claros que explicaran la diferencia encontrada entre el bosque maduro y el viejo; esa debe descartarse a que en el bosque viejo se observan los mayores valores de cobertura total del suelo (Fig. 3).

Otra hipótesis sería la acidificación que se produce en el epipedón edáfico durante el desarrollo de estos bosques (Tabla 3) a causa de la nitrificación del  $N_2$  fijado; así, Brozek *et al.*, (1993) indicaron que entre los efectos de esta acidificación se encuentra la disminución de la mineralización de la hojarasca debido a la limitación de la flora bacteriana, al ser reducida su actividad a pH tan bajos como los encontrados; esta hipótesis sí sería concordante con los hechos. Recuérdese que en el proceso de oxidación del amonio se liberan hidrogeniones:



## CONCLUSIONES

Del análisis de la dinámica de descomposición de hojarasca de *A. acuminata* se puede establecer un primer período de pérdida de peso relativamente rápido, que se extiende durante los primeros 30 ó 40 días y, posteriormente, un segundo durante el cual dicha pérdida de materia seca es progresivamente menor. La menor velocidad de descomposición de la hojarasca en el bosque joven se explica por una mayor desecación de la misma al tener el suelo una menor cobertura vegetal, mientras que la baja velocidad de descomposición encontrada en el bosque viejo se explica por la acidificación del epipedón edáfico, lo que produciría una disminución de la actividad bacteriana.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Gerardo Moreno por su colaboración en el tratamiento de datos, a la geóloga Patricia Cuenya por la determinación de los pH edáficos y al intercambio CSIC/CONICET los viajes de uno de los autores.

## SUMMARY

### Forest age influence on the evolution of *Alnus acuminata* litter dry weight lost in alder forest of Tucumán province (Argentine)

The decomposition rate of the leaves of *Alnus acuminata* H.B.K. spp. *acuminata*, was studied during a two year period using litter bag procedure. The experiment was performed in three different aged forest (5-10, 20-25 and 40-45 years) stands located in San Javier hills (province of Tucuman, Argentine). A regression between the remanent percentage of dry matter *versus* the time was made, adjusting the curve to a exponential model. The pattern of decomposition showed the more important losses of weight during the first 30 days, decreasing the rate of decomposition later on. Highly significant differences were observed between the 20-25 years old forest against the two others. The lowest rates of decomposition in the young forest could be attributed to the low substrate cover, whereas in the old forest could be by the low pH of the soil epipedon which decreases during the succession. Decomposition rates are similar or little slow to those obtained by other authors working on the same *genera*.

**KEY WORDS:** Forest ecosystems  
Leaf decomposition  
*Alnus acuminata*

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ACEÑOLAZA P. G., GRAU H. R., ARTURI M. F., BROWN A. D., 1992. Estructura y dinámica de bosques montanos del Noroeste argentino. *Actas II Congreso Latinoamericano de Ecología*. Caxambú, Brasil (en prensa).
- BABBAR L. I., EBEL J. J., 1989. Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica*, 21: 20-29.
- BELL D. A., 1991. Distribución del bosque aliso del Cerro en la provincia de Tucumán, Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 27: 21-30.
- BERG B., EKBOHM G., 1991. Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter type: Long-term decomposition in a Scots pine needle forests. *Can. J. Bot.*, 69: 1449-1456.

- BERG B., STAAF H., 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle: I. Influence of stand age. In: Structure and function of Northern coniferous forests: An ecosystem study. *Ecol. Bull.*, 32: 363-372.
- BOCOCK K. L., 1963. Changes in the amount of N in decomposition leaf litter of sessile oak (*Quercus petraea*). *J. Ecol.*, 55: 555-556.
- BOCOCK K. L., 1964. Changes in the amount of dry matter, N, C and energy in decomposition woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.*, 52: 273-284.
- BOCOCK K. L., GILBERT O. J., 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant & Soil*, 9: 170-185.
- BOCOCK K. L., GILBERT O. J., CAPSTICK C. K. TURNER D. C., WARD J. S., WOODMAN M. J., 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soil with contrasting humus type. *J. Soil Sci.*, 11: 1-9.
- BROZEK S., ZWYDAK M., T. WANIC., 1993. La transformación de los suelos por el aliso gris en el proceso de reconstrucción del ecosistema forestal. En: *Biogeoquímica de ecosistemas*, J. F. GALLARDO LANCHO (ed.). Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León, Valladolid. 73-82.
- DAUBENMIRE R., PRUSSO D. C., 1963. Studies of the decomposition rates of tree litters. *Ecology*, 44: 589-592.
- DUCHAUFOR P., 1984. *Edafología: Edafogénesis y clasificación*. Masson, Barcelona. 493 pp.
- DYER M. L., MEENTEMEYER V., BERG B., 1990. Apparent controls of mass loss of leaf litter on a regional scale: Litter quality vs. climate. *Scand. J. For. Res.*, 5: 311-323.
- EDMONDS R. L., 1979. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, and Pacific silver fir in Western Washington. *Can. J. For. Res.* 9: 132-140.
- EDMONDS R. L., 1980. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir needle litter in relation to stand development. *Can. J. For. Res.* 10: 327-337.
- EWEL J. J., 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Eastern Guatemala. *J. Ecol.*, 64: 293-308.
- GOSZ J. R., LIKENS G. E., BORMAN F. H., 1973. Nutrient release from decomposition leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, N. H. *Ecol. Monograph*, 43: 173-191.
- GOUBIERE F., CORMAN A., 1987. Decomposition des aiguilles d'*Abies alba*: Hétérogénéité du substrat et de la microflore: Role de *Marasmius androsaceus*. *Soil Biol. & Biochem.*, 19: 69-75.
- HERNANDEZ I. M., SANTA REGINA I., GALLARDO J. F., 1992. Dinámica de la descomposición de la hojarasca forestal en bosques de la Cuenca del Duero: Modelización de la pérdida de peso. *Arid Soil Res. & Rehabil.*, 6: 339-355.
- JANSON P. E., BERG B., 1985. Temporal variation of decomposition in relation to simulated soil climate: Long-term decomposition in a Scots pine forest. *Can. J. Bot.*, 63: 1008-1016.
- JENNY H., GESSEL S. P., BINGHAM F. T., 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, 68: 419-432.
- JEWEL W. J., 1971. Aquatic weed decay: dissolved oxygen utilization and N and P regeneration. *J. Water Pollution Control*, 43: 1457-1467.
- MANGENOT F., TOUTAIN R. F., 1980. Les litières. En: *Actualités d'Ecologie forestière*. P. PES-SON (ed.). Gauthiers-Villars. Paris. 3-69.
- MARTIN A., 1992. Aportaciones al conocimiento del proceso de descomposición *in situ* de hojas de *Q. pyrenaica* y *P. pinaster*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Salamanca. 145 pp.
- MARTIN A., 1995. *Reciclado de bioelementos a través de la hojarasca en ecosistemas forestales de la Sierra de Gata (Sistema Central español)*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. 356 pp.
- MARTIN A., GALLARDO J. F., SANTA REGINA I., 1993. Dinámica de la descomposición de hojas de rebollo en cuatro ecosistemas forestales de la Sierra de Gata: Índices de descomposición. *Invest. Agrar., Sist. Recur. For.*, 2: 5-17.
- MATTEUCCI S. D., COLMA A., 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Organización Estados Americanos. Washington D.C., 168 pp.
- OLSON J. S., 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 14: 322-331.
- SANTA REGINA I., 1987. *Contribución al estudio de la dinámica de la materia orgánica y bioelementos en bosques de la Sierra de Béjar*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. 464 pp.
- SHARMA E., AMBASHT R. S., 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the Eastern Himalaya. *J. Ecol.*, 75: 997-1010.
- VAN CLEVE K., 1971. Energy and weight loss functions of decomposing foliage in birch and aspen forests in Interior Alaska. *Ecology*, 52: 720-723.

- VILAS BOAS O., IMBACH A. C., MAZZARINO M. J., BONNEMANN A., BEER J., 1993. Descomposición de la hojarasca en sistemas agroforestales de Cordial y Erythrina en Turrialba, Costa Rica. *I Congreso Forestal Español*, Lourizán (España) 1: 343-350.
- VOGT K. A., EDMONDS R. L., ANTOS G. C., VOGT D. G., 1980. Relationship between CO<sub>2</sub> evolution, ATP concentration and decomposition in four ecosystems in Western Washington. *Oikos*, 35: 72-79.
- WIEDER R. K., LANG G. E., 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, 63: 1636-1642.
- WITKAMP M., 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment microflora respiration. *Ecology*, 47: 194-201.