

RESUMEN

Desde hace algún tiempo venimos trabajando en proyectos de investigación en los que se trata de evaluar y estudiar el papel de la vegetación y el suelo en el flujo del carbono y otros nutrientes en diferentes medios riparios del Henares. Actualmente, se están estudiando distintos procesos que se desarrollan en el estrato basal y primeros horizontes del suelo, como son la producción de vegetación herbácea y de hojarasca de las plantas leñosas. Este último parámetro es especialmente importante en enclaves ribereños con especies de hoja caduca, donde relativamente se produce (exporta) mayor cantidad de hojarasca que en otros medios de ámbito mediterráneo. Dicha hojarasca conviene cuantificarla en el tiempo, estimar su producción y analizar la dinámica de su descomposición. Por tanto, el presente trabajo evalúa la producción del desfronde en sistemas de ribera, dado la relevancia que tiene la producción de hojas en medios riparios. Se aborda igualmente el proceso de descomposición de la hoja y la incorporación de materia orgánica y carbono al suelo, aportando datos relativos a dichos procesos de cuatro especies leñosas del área de estudio.

INTRODUCCION

En los sistemas forestales es fundamental estimar la biomasa vegetal y su producción primaria para conocer la cantidad y capacidad de acumular carbono. En estos medios, la producción primaria de las plantas leñosas tiene una componente mas duradera (madera, ramas) y otra renovable, hojarasca (hojas, flores, frutos) que hay que considerar para establecer si existe un balance positivo entre las entradas y las salidas de carbono en el sistema. En los medios ribereños, tiene un interés especial ya que la mayoría de las especies leñosas que los componen son de hoja caduca. En ellos, relativamente, se produce (exporta) mayor cantidad de hojarasca que en otros medios de ámbito mediterráneo. Según Margalef (1991) la producción de hojarasca en sistemas de ribera puede llegar a representar hasta un tercio de la producción primaria total. Dicha hojarasca debe cuantificarse en el tiempo, evaluar su producción y analizar el proceso de su descomposición, el cual tiene una gran importancia para el balance de carbono en los ecosistemas forestales.

La descomposición es el conjunto de procesos físicos y químicos involucrados en transformar la hojarasca en sus constituyentes químicos elementales, o lo que es lo mismo, es el camino que conduce a la mineralización de los elementos nutritivos de la hojarasca, para dejarlos disponibles a los productores primarios (Gallardo, 2001). En este proceso intervienen multitud de factores, siendo tres los que fundamentalmente lo controlan: las condiciones macro y microclimáticas (Aerts, 1997), las características físicas y químicas del componente vegetal que se va a descomponer y las características químicas y biológicas del suelo, afectando en ese orden de importancia (Swift *et al.*, 1979 y Lavelle *et al.*, 1993). En los sistemas riparios, en los que la mayoría de las especies son caducifolias, la descomposición de la hojarasca supone un importante componente del balance global de carbono.

En este trabajo, el objetivo principal ha sido cuantificar la incorporación mensual de hojarasca al suelo, de 4 especies leñosas presentes en un bosque de ribera del río Henares, y evaluar la incorporación de carbono al suelo obtenido o procedente de la hoja de las especies estudiadas. Se presenta la aportación de cada una de las fracciones: hojas y componente reproductivo (semillas, flores y frutos) en que se ha compartimentado la hojarasca de cada especie. Se aborda igualmente el proceso de descomposición de la hoja de 4 especies leñosas importantes del área de estudio, aportando datos relativos a

dicho proceso (Martínez *et al.*, 2003), así como otros relativos a la incorporación de materia orgánica y carbono al suelo a partir del proceso de descomposición.

MATERIAL Y MÉTODOS

La recogida del desfronde vegetal leñoso se realizó mediante la instalación de 27 trampas de desfronde distribuidas al azar en áreas de bosque natural de las riberas del Henares (Alcalá de Henares). El área de estudio se encuentra ampliamente descrita en Martínez (2000) y Martínez y Elorrieta (1995). La dimensión de las trampas fue de 50x50x25 cm, considerada óptima para el estudio de sistemas forestales. La malla empleada para su fabricación es fibra de nylon para evitar la retención de agua, evitando con ello la aceleración del proceso de descomposición del material vegetal que contiene. La luz de malla de 1mm, para cumplir con el compromiso de retener material vegetal de pequeño tamaño y a su vez favorecer la ventilación y evitar la retención de agua. Las trampas se encuentran instaladas a 50cm de altura del suelo.

Las muestras fueron recogidas con periodicidad mensual. El contenido de materia vegetal de cada trampa fue introducido en bolsas de papel y trasladado al laboratorio, donde se realizó separación manual por especies en sus diferentes fracciones. Posteriormente, fueron secadas en estufa a 65 °C durante 24 horas y finalmente, obtenido su peso seco. Las fracciones que se separaron y evaluaron dentro del desfronde fueron hojas y componentes reproductivos. Las especies que se consideraron para evaluar la producción de hojarasca fueron *Populus alba* (álar), *Fraxinus angustifolia* (fresno), *Ulmus minor* (olmo), *Crataegus monogyna* (espino albar o majuelo), *Salix* sp. (sauce) y *Tamarix gallica* (taray).

La metodología empleada para evaluar el proceso de descomposición de las hojas de leñosas, se encuentra descrita ampliamente en Martínez *et al.*, 2003, haciendo aquí un breve resumen. Las muestras de hojas se recogieron en otoño de 2001, justo antes de ser incorporada al suelo, cuando los peciolos de las hojas son quebradizos ante el doblez. Se tomaron muestras de *Populus alba*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor* y *Crataegus monogyna* en las áreas de bosque natural y de forma aleatoria. Posteriormente, se mezclaron para conseguir un material vegetal homogéneo. El experimento se inició en diciembre del 2001 hasta septiembre del 2003. Las hojas recogidas se secaron al aire y una vez secas se introdujeron en bolsas de fibra de vidrio de 2mm de luz de malla. En cada bolsa se introdujeron 10 g de hojas secas de la especie correspondiente. Se partió de 30 muestras de cada especie, 27 se incubaron en el área de estudio bajo una fina capa de hojarasca y horizonte superficial del suelo (4 cm aproximadamente de profundidad) de forma aleatoria; las tres bolsas restantes se reservaron de testigo para una valoración de su composición química, analizándose en este estudio el contenido en materia orgánica y carbono.

En cada muestreo se extrajeron tres bolsas (réplicas) de cada una de las especies, se lavaron cuidadosamente con agua utilizando tamices de 0.1 mm para evitar la pérdida de material vegetal. La hojarasca remanente en las bolsas en cada uno de los muestreos se secó al aire hasta peso constante. Las pérdidas de peso a lo largo de todo el periodo experimental se ajustaron a un modelo de tipo exponencial simple (Olson, 1963), obteniendo igualmente el valor de la tasa de descomposición.

El contenido en carbono se estimó como el 50 % de la materia orgánica obtenida por calcinación a 540° C (4 horas) (Maithani *et al.*, 1998). Los datos se trataron mediante análisis de varianza (ANOVA), comparando las medias mediante el test LSD. Se utilizó el programa STATISTICA 6.0.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Biomasa del desfronde total

Se presentan los resultados de desfronde correspondientes a las fracciones de hojas y componente reproductivo (semillas, flores y frutos), evaluados a lo largo de nueve meses, desde mayo del 2002 a enero del 2003 (Tabla 1).

En el bosque natural, el aporte de hojarasca o desfronde al suelo por parte de la vegetación leñosa fue de 3015.14 Kgms/ha. El mayor aporte procede de *Populus alba* con el 76% (2304.30 Kgms/ha), seguido de lejos por *Ulmus minor* con el 10% (306.78 Kgms/ha), *Salix* sp con el 7% (204.68 Kgms/ha), *Tamarix gallica* con el 5% (141.67 Kgms/ha), *Crataegus monogyna* con el 2% (46.40 Kgms/ha) y finalmente *Fraxinus angustifolia* con el 0.4% (11.31 Kgms/ha). La distribución del aporte de desfronde al sistema por las diferentes especies, está directamente relacionado con la representación de cada una de ellas en la zona de estudio.

Tabla 1. Aportes mensuales medios totales en Kgms/ha de la hojarasca cuantificada durante los nueve meses de observación, de cada una de las especies presentes en el bosque natural. Igualmente se muestra el total de las dos fracciones, hojas y componentes reproductivos

Mes	Especies de plantas						Fracción	Total mes
	PA	UM	FA	S	TG	CM		
MY	196,19	3,02	0,00	71,54	2,57	4,11	52,14	225,29
JUN	82,98	7,47	0,00	19,70	5,30	3,58	86,80	32,24
JUL	66,62	5,03	3,17	12,62	2,26	3,44	88,75	4,38
AGO	74,22	5,89	2,85	6,54	0,50	6,75	95,68	1,08
SEP	158,96	15,68	2,99	10,18	13,70	10,02	188,63	22,90
OCT	173,00	54,40	0,84	12,99	6,38	9,41	248,46	8,56
NOV	1418,62	212,01	1,16	57,84	46,19	6,81	1738,77	3,87
DIC	121,56	3,08	0,00	13,08	52,43	2,25	190,55	1,85
ENE	12,15	0,21	0,30	0,21	12,33	0,01	21,51	3,69
TOTAL	2304,30	306,78	11,31	204,68	141,67	46,40	2711,29	303,85
								3015,14

El pico máximo de desfronde se produce en el mes de noviembre con el 58% del total (1742.64 Kgms/ha), con un ligero pico secundario en el mes de mayo que representa el 9% del total (277.43 Kgms/ha). Si se observa la figura 1, se ve que en la evolución del desfronde se produce un aumento en el mes de mayo para comenzar a descender hasta el mes de septiembre, a partir del cual comienza a aumentar hasta alcanzar el pico máximo en noviembre, momento en el que nuevamente empieza a descender hasta el final del periodo de estudio.

El 90% del desfronde corresponde a hojas con 2711.29 Kgms/ha, siendo el aporte de la componente reproductiva únicamente del 10% con 303.85 Kgms/ha. La fracción de hoja sigue una evolución ascendente desde el primer mes analizado (mayo), hasta alcanzar el pico máximo en noviembre con 1738.77 Kgms/ha, mientras que la componente reproductiva presenta un pico máximo en mayo de 225.29 Kgms/ha y uno secundario en el mes de septiembre de 22.90 Kgms/ha.

Biomasa de hojarasca de las distintas especies de plantas

Las figuras 1 y 2 muestran respectivamente las variaciones mensuales del total de hojarasca, así como la de las hojas y componentes reproductivos de las distintas especies estudiadas.

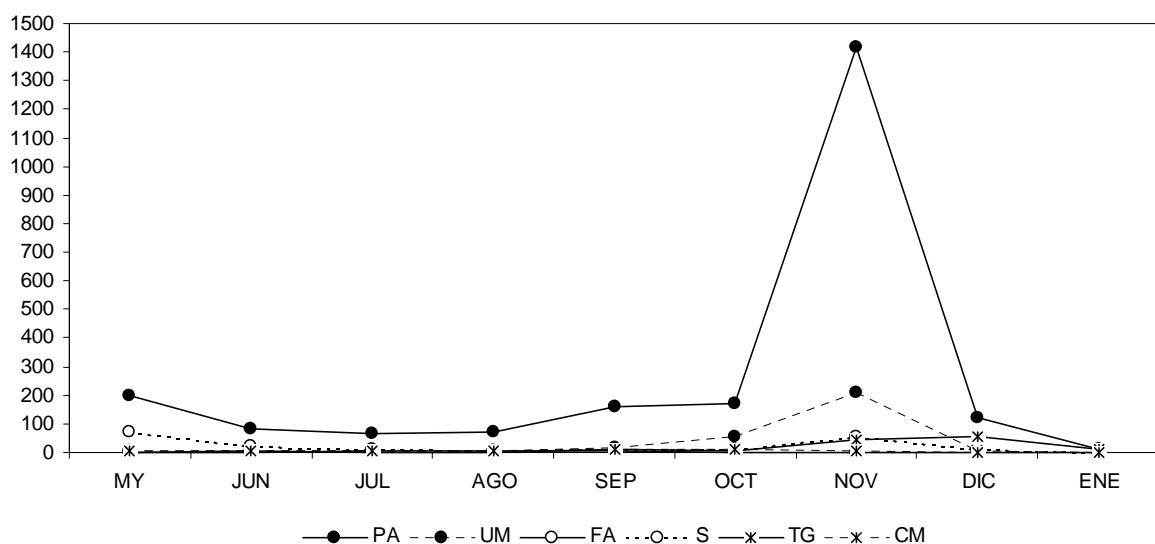


Figura 1. Variaciones mensuales de los aportes de hojarasca total cuantificada para cada una de las especies presentes en el bosque natural en Kgms/ha.

La variación mensual del aporte de hojarasca de *Populus alba*, siguió la tendencia general apuntada con anterioridad, con un pico máximo en el mes de noviembre y un ligero pico secundario durante el mes de mayo (Tabla 2). La fracción de hojas representó el 91% del total del desfronde evaluado de esta especie con 2106.59 Kgms/ha, mientras que la componente reproductiva supuso únicamente el 9% con 197.71 Kgms/ha. El pico máximo de caída de hojas se produjo durante el mes de noviembre con el 62% del detectado durante el periodo de estudio (1417.69 Kgms/ha). La tendencia fue un aumento progresivo desde el mes de mayo, incrementando de forma más pronunciada a partir del mes de septiembre hasta alcanzar el pico máximo en noviembre, momento en el que el aporte de hojas comienza a descender. El componente reproductivo presentó un pico máximo en el mes de mayo, periodo en el que se detectó la mayoría de esta fracción (160.24 Kgms/ha), suponiendo la práctica totalidad de lo cuantificado durante este periodo (7% del 9% cuantificado). Durante el mes de septiembre se observó un ligero pico secundario con 13.06 Kgms/ha, representando el 0.6% del total de desfronde evaluado para esta especie.

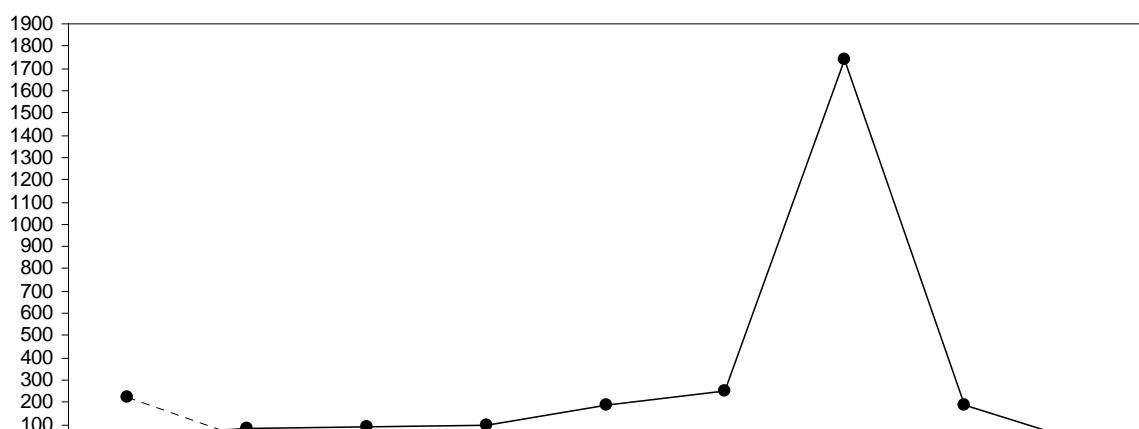


Figura 2. Variaciones mensuales de los aportes de las diferentes fracciones de hojarasca analizada en el bosque natural en Kgms/ha.

En *Ulmus minor* la variación mensual del aporte de hojarasca siguió una tendencia igual a la detectada en el álamo, presentando por tanto una sincronía en la evolución del desfronde. Durante el periodo analizado no se observaron componentes reproductivos de esta especie, siendo la totalidad del desfronde hojas.

En el caso de *Fraxinus angustifolia*, la evolución del aporte de hojarasca presentó un pico máximo durante el mes de julio (3.17 Kgms/ha), representando el 28% del desfronde total detectado para esta especie, siendo la tendencia a un descenso progresivo hasta el mes de noviembre. La fracción de hojas supuso el 74% del total de desfronde cuantificado para esta especie (8.34 Kgms/ha), siendo la componente reproductiva de 2.97 Kgms/ha, el 26% restante. La evolución de la caída de hojas presentó un máximo durante los meses estivales para comenzar a descender hasta el mes de noviembre, a partir del cual no se detectó caída de hoja. La componente reproductiva para esta especie únicamente se observó en los meses de septiembre y noviembre (Tabla 2).

El aporte de hojarasca de *Tamarix gallica*, presentó una evolución temporal muy fluctuante con un pico máximo en diciembre de 52.43 Kgms/ha. En los meses de noviembre y diciembre se cuantificó el 70% del total evaluado para esta especie durante el periodo de estudio. Se observaron ligeros picos secundarios en los meses de junio y septiembre (Tabla 2). No se detectó durante el periodo analizado componente reproductivo, correspondiendo prácticamente la totalidad del desfronde a la componente de hojas. En el caso de esta especie, va unido a porciones de tallos muy finos por la imposibilidad de diferenciar ambas fracciones.

La variación mensual del aporte de hojarasca de *Crataegus monogyna* presentó un pico máximo en el mes de septiembre con 10.02 Kgms/ha, representando el 22% del total del desfronde detectado para esta especie (Tabla 2). La evolución indica que se va produciendo un aumento progresivo desde el mes de mayo hasta alcanzar el momento de máxima caída de hoja en el mes de septiembre, para volver a descender progresivamente hacia los últimos meses analizados (Tabla 2).

La fracción de hojas fue de 20.53 Kgms/ha, representando el 44% del total del desfronde de esta especie, siendo el 56% restante componente reproductiva (25.88 Kg/ha). La evolución de la fracción de hojas presentó una tendencia a aumentar desde mayo hasta alcanzar el pico máximo en el mes de agosto con 6.29 Kgms/ha, el 14% del desfronde total detectado para esta especie. Se observó un pico secundario en el mes de noviembre con 4.65 Kgms/ha, el 10% del total. La evolución del componente reproductivo presentó un pico secundario en el mes de mayo con 4.10 Kgms/ha, el 9% del desfronde total, después comenzó a descender hasta el mes de agosto, y posteriormente se produjeron aumentos en septiembre y octubre, 7.34 y 8.06 Kgms/ha respectivamente, representando el 33% del desfronde total de la especie.

Tabla 2. Aportes mensuales medios en Kgms/ha, de hojas, componentes reproductivos y hojarasca total evaluada en los nueve meses de observación, de las distintas especies estudiadas en el bosque natural.

Mes	<i>Populus alba</i>			<i>Ulmus minor</i>			<i>Fraxinus angustifolia</i>		
	Hojas	C.Rep.	Total	Hojas	C.Rep.	Total	Hojas	C.Rep.	Total
MY	35,95	160,24	196,19	3,02	0,00	3,02	0,00	0,00	0,00
JUN	64,99	17,99	82,98	7,47	0,00	7,47	0,00	0,00	0,00
JUL	65,49	1,13	66,62	5,03	0,00	5,03	3,17	0,00	3,17
AGO	74,05	0,17	74,22	5,89	0,00	5,89	2,85	0,00	2,85
SEP	145,90	13,06	158,96	15,68	0,00	15,68	0,92	2,07	2,99
OCT	172,59	0,41	173,00	54,40	0,00	54,40	0,84	0,00	0,84
NOV	1417,69	0,93	1418,62	212,01	0,00	212,01	0,56	0,60	1,16
DIC	121,13	0,43	121,56	3,08	0,00	3,08	0,00	0,00	0,00
ENE	8,80	3,35	12,15	0,21	0,00	0,21	0,00	0,30	0,30
TOT	2106,59	197,71	2304,30	306,78	0,00	306,78	8,34	2,97	11,31
	<i>Salix sp.</i>			<i>Tamarix gallica</i>			<i>Crataegus monogyna</i>		
Mes	Hojas	C.Rep.	Total	Hojas	C.Rep.	Total	Hojas	C.Rep.	Total
MY	10,59	60,95	71,54	2,57	0,00	2,57	0,02	4,10	4,11
JUN	7,14	12,56	19,70	5,30	0,00	5,30	1,89	1,69	3,58
JUL	10,01	2,61	12,62	2,26	0,00	2,26	2,80	0,64	3,44
AGO	6,09	0,44	6,54	0,50	0,00	0,50	6,29	0,46	6,75
SEP	9,75	0,43	10,18	13,70	0,00	13,70	2,68	7,34	10,02
OCT	12,90	0,08	12,99	6,38	0,00	6,38	1,35	8,06	9,41
NOV	57,66	0,17	57,84	46,19	0,00	46,19	4,65	2,16	6,81
DIC	13,08	0,00	13,08	52,43	0,00	52,43	0,83	1,42	2,25
ENE	0,16	0,04	0,21	12,33	0,00	12,33	0,01	0,00	0,01
TOT	127,39	77,29	204,68	141,67	0,00	141,67	20,53	25,88	46,40

En el bosque natural ripario, los máximos principales de caída de hojarasca se concentraron en el mes de noviembre, siendo la fracción de las hojas la que generó mayores aportes al suelo. Los componentes reproductivos presentaron un máximo en mayo y un pico secundario en septiembre, correspondiendo generalmente a los períodos de floración y fructificación. El álamo es la especie que genera los mayores aportes de hojarasca al sistema, ya que es la especie más abundante, aportando además abundante biomasa de hojas. A pesar de la gran sincronía que presentan la mayoría de las especies registradas, la amplitud del periodo de caída hasta el mes de diciembre como en el caso del taray, la distribución bimodal con un segundo pico de entrada en el mes de agosto en el caso del espino albar o el máximo registrado de pérdida de hoja en el periodo estival (julio y agosto) en el caso del fresno, hace que se generen ligeros desfases en el desfronde. Todo ello podría favorecer (en el caso de que las diferentes especies leñosas del bosque natural fueran más abundantes), la disponibilidad de nutrientes en diferentes momentos del año, permitiendo un reciclaje más continuo de bioelementos.

La máxima pérdida de hojas en la época estival por parte de los fresnos y majuelos estaría relacionada con el desarrollo de estrategias para combatir el estrés hídrico que pueden padecer estas plantas en ambientes mediterráneos. De esta forma, reducen

superficie foliar y capacidad de evapotranspiración con la consiguiente economía hídrica durante el periodo de máximo estrés ambiental. Esta estrategia presenta un gran interés ecológico ya que se aporta materia orgánica al suelo, que a la vez contribuirá a reducir las perdidas de agua en un periodo generalmente muy seco, favoreciendo la conservación del agua edáfica y reciclado de nutrientes. Sin embargo, en términos generales, el máximo montante de aporte de hojarasca se concentra en un momento muy puntual del año, finales de otoño.

El pico de mayo de la componente reproductiva corresponde a la fase de floración, registrándose fundamentalmente el periodo de fructificación en septiembre.

Materia orgánica de la componente hojas e incorporación al suelo

La tabla 3 muestran datos ya publicados (Martínez *et al.*, 2003) correspondientes al contenido en materia orgánica de las hojas en el momento de desprenderse del árbol, y a la cantidad de material incorporado al suelo de estas hojas en el proceso de descomposición en un periodo de 389 días. También se apunta la tasa de descomposición de las diferentes especies estudiadas.

Tabla 3. Materia orgánica de las hojas al punto de caer al suelo, peso medio del material de la hoja incorporado al suelo y tasa de descomposición transcurridos 389 días en el proceso de descomposición de la hoja de las 4 especies estudiadas.

Especies	Materia Orgánica	Material incorporado al suelo	Tasa de descomposición
	%	%	K
<i>Populus alba</i>	91,38	82	1.63
<i>Fraxinus angustifolia</i>	88,28	84	1.74
<i>Ulmus minor</i>	87,24	71	1.18
<i>Crataegus monogyna</i>	89,84	56	0.76

Como se observa, la especie con mayor contenido de materia orgánica (MO) en la hoja, fue *Populus alba*, y la de menor contenido la de *Ulmus minor*, siendo el rango de variación entre las 4 especies muy pequeño (Tabla 3). En cuanto a la velocidad de incorporarse la materia vegetal de las hojas al suelo, la mayor fue la de la hoja de *Fraxinus angustifolia*, siguiéndole muy de cerca la del álamo (Tabla 3). Por el contrario, *Crataegus monogyna* fue la especie más lenta a la hora de descomponerse su hoja e incorporarse su material al suelo. Estos resultados han venido bien reflejados por su tasa de descomposición (Tabla 3), siendo el material de la hoja del fresno la que mejor se incorporaría al suelo y la que peor la del majuelo. Por otra parte, el álamo es la especie mayoritariamente más abundante en la zona y consiguientemente la de mayor producción de hojarasca, ocurriendo que también ha mostrado una tasa de descomposición alta, bastante cercana al fresno (Tabla 3). Así se favorece la entrada o aporte de materia orgánica al suelo, dado que más del 85 % de la hoja cuantificada en el bosque natural procede de *Populus alba*.

En el mismo orden de cosas, de acuerdo con los datos de la tabla 4, la producción de materia orgánica incorporada al suelo procedente de la hoja del desfronde de las cuatro

especies estudiadas fue de 2218,7 Kg de materia orgánica por hectárea, siendo el álamo la especie que realmente tiene incidencia en esta producción. El olmo también supuso algún interés, mientras que el fresno, dada la escasez de esta especie en el bosque ripario, fue pequeña la producción de hojarasca y consecuentemente el carbono que se incorpora al suelo; siendo por otra parte, la especie que antes se incorpora al suelo. El espino albar fue la especie más lenta en el proceso de descomposición, también es muy escasa en el bosque ripario pero una especie de gran interés por lo que significa tener especies arbustivas en este tipo de bosques. La incorporación de casi 900 Kg de carbono al suelo producido por la facción de hoja obtenida a lo largo del periodo de desfronde (9 meses, prácticamente, el periodo vegetativo de estas especies) de las 4 especies estudiadas, tiene una gran importancia dado el interés que supone el aporte de carbono al suelo y consecuentemente su potencialidad de sumidero de carbono.

Tabla 4. Materia orgánica (MO) y Carbono (C) evaluado e incorporado al suelo procedente de la hoja cuantificada en el desfronde de las 4 especies leñosas estudiadas en el bosque ripario. El desfronde se evaluó desde mayo del 2002 a enero del 2003. Proceso de descomposición o incorporación al suelo transcurridos 389 días.

Especies de plantas	Kg MO/Ha cuantificado	Kg MO/Ha incorporado al suelo	Kg C/Ha incorporado al suelo
<i>Populus alba</i>	1925,4	1578,9	789,5
<i>Fraxinus angustifolia</i>	7,3	6,2	3,1
<i>Ulmus minor</i>	267,5	189,9	95,0
<i>Crataegus monogyna</i>	18,4	10,3	5,1
Total	2218,6	1785,3	892,7

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79: 439-449.
- Gallardo, A. 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. En : Ecosistemas mediterráneos. Zamora, R., Pugnaire, F.J. (eds.) CSIC-AEET. 95-122 pp.
- Maithani, K., Arunachalam, A., Tripathi, R.S., Pandey, H.N. 1998. Influence of the litter quality on N mineralization in soils of subtropical humid forest regrowths. *Biology Fertil Soils* 27: 44-50.

- Martínez M.F., Martínez, T. Pérez-Corona, E. y Díaz, Y. 2003. Pérdida de peso en la descomposición de especies riparias. VII Congreso Nacional de la Asociación de Ecología Terrestre. CD-rom 234-247 pp.
- Martínez, T. 2000. La vegetación de ribera del Río Henares en la Comunidad de Madrid. Consejería de Medio Ambiente. Comunidad de Madrid.
- Martínez, T. y Elorrieta, I. 1995. El soto de El Encín. Dirección General de Agricultura. Comunidad de Madrid. 115 pp.
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Swift, M.J. y Anderson, J.M. 1989. Descomposición. *Ecosystems of the World*, 14B: 547-569; biogeographical and ecological studies. Elsevier, Amsterdam.

- Este trabajo ha sido realizado con fondos provenientes de los Proyectos de Investigación INIA RTA01-009 e IMIDRA FP03.