

Compartimentos y flujos biogeoquímicos en un encinar, distinto predominio de factores físicos y biológicos en su control

A. Escarré; M.J. Lledó; J.R. Sánchez; A. Clemente, Departamento de Biología, Universidad de Alicante; J. Bellot, Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza; A. Esclapés, Instituto Nacional de Bachillerato Virgen del Remedio; y A. Rovira, Becario de la Diputación de Tarragona

INTRODUCCIÓN

La descripción de los ciclos de nutrientes en ecosistemas terrestres ha conseguido un singular avance desde que se introdujo el procedimiento del ecosistema-cuenca (Bormann & Likens 1967) que permite controlar las entradas y salidas de agua y nutrientes cuando la delimitación topográfica es posible

y el substrato puede considerarse impermeable.

El presente trabajo se centra en la biogeoquímica del encinar, el bosque esclerófilo mediterráneo más representativo. Se estudia en una cuenca hidrológica de muy escasa extensión cubierta por esta vegetación de forma homogénea.

ÁREA DE ESTUDIO

La estrategia seguida en la búsqueda y selección de zona de estudio en la España mediterránea, está reseñada en Escarré *et al.* (1982). En el Monte Poblet (Tarragona) existe un complejo de cuencas que reúnen las condiciones óptimas, y los resultados que aquí aparecen se refieren al barranco de l'Avic, una cuenca de 55.5 ha de superficie, con un substrato verosímelmente impermeable formado por pizarras y areniscas pizarrosas del Carbonífero y con

suelo de tipo xerochrept. La vegetación la constituye un encinar explotado para carbóneo hasta hace poco más de 40 años y que está casi completamente formado por rebrotes de zoca. La especie dominante es la encina (*Quercus ilex*) seguida de lejos por el madroño (*Arbutus unedo*) y el labiérnago (*Phillyrea media*). La densidad de árboles con más de 2 cm de diámetro a 0,5 m del suelo es de 4576 pies ha⁻¹ y el área basal correspondiente de 34.57 m²ha⁻¹.

Para medir las entradas por precipitación se han instalado, en las partes alta y baja de la cuenca, sendas estaciones con 5 pluviómetros y 4 recolectores analíticos de precipitación. Existe además un pluviógrafo, y un limnógrafo con registro simultáneo, instalado en una pequeña presa provista de un aliviadero de tipo "HS flume". Los valores porcentuales de trascolación, escorrentía cortical e intercepción se obtienen a partir de estimas de volumen realizadas en una parcela con 50 pluviómetros y un total de 20 anillos que colectan el agua que fluye por los troncos. Algo antes de la presa existe una pequeña trampa de sedimentos con una red para recolectar el material flotante. El desfronde se recoge en trampas cuadradas o rectangulares con un compartimento superior y otro inferior

que tienen un lado abierto orientado de forma normal a la máxima pendiente y sirven tanto para la caída de desfronde como para medir el desplazamiento del mantillo.

Como métodos analíticos de agua y materia vegetal se han utilizado distintos procedimientos colorimétricos y volumétricos, la espectrofotometría de absorción atómica y la cromatografía iónica.

En cuanto a métodos estadísticos se han empleado únicamente la versión del análisis factorial de correspondencias existente en el Centro de Proceso de Datos del Ministerio de Educación y Ciencia, y un programa de análisis canónico elaborado por E. Ferrandis (Departamento Bioestadística, Universidad de Alicante).

RESULTADOS

El análisis biogeoquímico de un encinar lleva primeramente a la evaluación de una serie de compartimentos conectados por unos flujos de transferencia. La descripción cuantitativa de alguno de los compartimentos, y flujos que se consideran de mayor relevancia en la dinámica biogeoquímica de un encinar, constituyen la principal aportación de este trabajo.

Se consideran cuatro compartimentos: roca madre, suelo, mantillo y vegetación, y como flujos, la deposición global, trascolación, escorrentía cortical, desfronde, deslizamiento del mantillo, avenamiento y meteorización.

Roca madre

La roca es sin duda el compartimento más estable y la cuantificación total de sus contenidos en nutrientes tiene probablemente

poco sentido ya que el tiempo necesario de transferencia supera con mucho la escala de procesos biológicos de larga duración como la sucesión de comunidades.

Según el procedimiento propuesto por Barth (1961), Johnson *et al.* (1968) estiman para las rocas silicatadas de Hubbard Brook una tasa de meteorización de $800 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Con el mismo método pero con datos más provisionales de balances se ha calculado para l'Avic una tasa de $613 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ que equivale a la meteorización de 2.4 mm de roca en 100 años. Esta dimensión temporal es congruente con el proceso de maduración del encinar y parece apropiado definir la reserva de la roca madre de acuerdo con ella. La cantidad de nutrientes en el espesor meteorizable en un siglo viene en la tabla I.

	N	P	S	Cl	K	Na	Mg	Ca
Roca meteorizable (100 años)	0.4	24	1195	0.1	1973	582	410	208
Intercambiable en el suelo	-	-	-	-	1427	1228	703	8595
Mantillo	103	6	15	0.2	58	0.2	15	200
Vegetación	342	53	73	1	321	1	83	806

Tabla I. Contenido de elementos, expresados en kg ha^{-1} de los cuatro compartimentos considerados.

Suelo

Es bastante homogéneo en toda la cuenca sólo que a veces se desarrolla sobre la roca intacta y otras encima de una capa de materiales de coluvión. Es de tipo xerochrept, con texturas predominantemente franco-limosas y pH comprendido entre 5.2 y 6.3. La capacidad de intercambio catiónico oscila entre 12,1 y 35,4 meq $(100 \text{ g})^{-1}$, y la reserva de cationes estimada para una profundidad media de 50 cm aparece en la tabla I.

Mantillo

Deben considerarse datos provisionales que corresponden, por una parte a 16 cuadrados de 0.25 m^2 de lado, y por otra a 10 de 1 m^2 . El valor ponderal medio es de 1397 g m^{-2} , de los que 572.7 g m^{-2} son hojas, 779.5 ramas y sólo 44.7 frutos. Con las concentraciones medidas en hojarasca recién caída, ramas y frutos, y las de hojarasca más o menos descompuesta que figuran en Rapp (1970) se han calcu-

lado las cantidades que aparecen en la tabla I.

Vegetación

Para evaluar las mineralomasas acumuladas en la vegetación se calcularon previamente por el método del análisis dimensional (Whittaker & Woodwell 1968), las biomásas de las distintas fracciones de la parte aérea de las tres especies principales cuyos datos se resumen en la tabla II. La cifra de biomasa total es muy inferior a las citadas para el mismo tipo de bosque por Susmel *et al.* (1976) en Cerdeña (340 t ha^{-1}) y por Lossaint & Rapp (1971) en Montpellier (269 t ha^{-1}) y también algo menor que la calculada por Ferrés *et al.* (1980) para el Montseny (160.4 t ha^{-1}). Las mineralomasas correspondientes a las 115 t ha^{-1} de l'Avic se indican en la última línea de la tabla I y se han calculado con las concentraciones medias anuales que aparecen en Clemente (1983).

	Hojas	Ramillas < 1 cm	Madera 1-5 cm	Madera > 5 cm	Total
<i>Quercus ilex</i>	5.78	12.80	28.70	52.68	99.96
<i>Arbutus unedo</i>	0.58	0.66	3.79	5.12	10.15
<i>Phillyrea media</i>	0.25	0.57	2.07	2.03	4.92
Total	6.61	14.03	34.56	59.83	115.03

Tabla II. Biomasa, expresada en t ha^{-1} de las distintas fracciones en las tres especies arbóreas dominantes.

En la tabla I que resume los valores existentes en los cuatro compartimentos considerados hay que destacar, con referencia a los cationes, dos aspectos: que la relación de contenidos vegetación/suelo es del mismo orden de magnitud para K, Mg y Ca (0.26, 0.11 y 0.09) pero mucho menor para el Na (8.10^{-4}), mientras que la relación suelo/roca es de magnitud equiparable en K, Mg y Na (0.72, 1.71 y 2.10) y mucho mayor para el Ca (41.3). La escasa acumulación de Na en la vegetación se explicaría por el carácter probablemente no esencial de este elemento, mientras que la gran reserva de Ca cambiante en el suelo resulta, por el momento, difícil de explicar.

Balace hídrico

Las entradas de agua por precipitación y las salidas por avenamiento, correspondientes a 22 meses de control en la cuenca de l'Avic aparecen en la figura 1. Como es propio del clima mediterráneo la distribución de la lluvia a lo largo del año es claramente irregular y en el período considerado, el mismo patrón general de veranos secos y otoños y primaveras lluviosos aparece bastante desdibujado.

Durante el tiempo de observación el mejor año hidrológico que puede

definirse va desde el agotamiento del arroyo en julio de 1982 a idéntica circunstancia un año después. En este período la precipitación estimada es de 576.8 mm y el avenamiento correspondiente 81.6 mm, o sea un 14.2 %. El restante 85.8 % corresponde a evapotranspiración, valor que excede los citados para bosques de climas templados (Johnson & Swank 1973, Likens *et al.* 1977 y Swanson *et al.* 1982), y es del orden del máximo citado por Rowe & Colman (1951) y del estimado por Poole *et al.* (1981) para el chaparral.

Precipitación, trascolación, escorrentía cortical e intercepción

A partir de la precipitación incidente se originan tres flujos: trascolación, escorrentía cortical e intercepción. Para los dos primeros que son los medidos directamente se han encontrado relaciones lineales con la cantidad de agua recolectada fuera del bosque (Leonard 1961, Helvey & Patric, 1965, Rapp & Romane 1968, Schnock *et al.* 1980, Rodá, 1983). Si se representan los porcentajes de trascolación que corresponden a distintos valores de precipitación se obtiene una curva con una asíntota que a partir de lluvias de 30 mm da valores de alrededor del 75 %. La escorren-

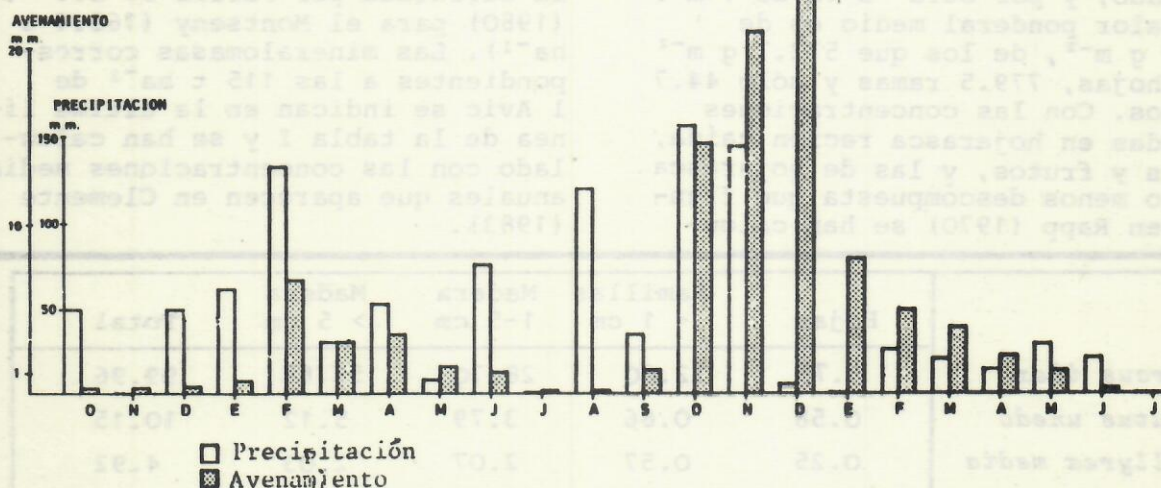


Figura 1. Distribución mensual de las entradas y salidas de agua por precipitación y avenamiento, expresadas en mm y con escalas

10/1.

tía cortical que se produce en lluvias de esa magnitud oscila alrededor del 15 % por lo que el flujo de intercepción se puede evaluar por diferencia como de un 10 % aproximadamente. Naturalmente las precipitaciones muy escasas se interceptan prácticamente en su totalidad, y se ha detectado cierta influencia del estado de sequedad de la vegetación en la distribución del agua entre las tres vías.

El volumen recolectado por escorrentía cortical depende linealmente del diámetro normal (Jordan 1978, Brinson 1980) en las tres especies consideradas, pero existe un componente específico en la capacidad de canalizar agua por ramas y troncos que es del mismo orden de magnitud en encina y labiérnago y bastante mayor en el madroño.

Los aportes de nutrientes por deposición global se controlan desde agosto de 1981. En la tabla III figuran los valores correspondientes al año hidrológico anteriormente definido. En todos los elementos, salvo en el P, se han considerado las concentraciones

correspondientes a cada precipitación concreta. Para este último elemento se ha tomado la concentración media de las cuatro únicas lluvias en que se analizó.

Al pasar el agua a través de las copas de los árboles, o al recorrer ramas y troncos, se enriquece de nutrientes. En la tabla III figuran los aportes netos debidos a trascolación y escorrentía cortical. Es interesante destacar que aparecen valores negativos para el H que resulta retenido y también para el nitrato, único valor que figura en la tabla al no haberse podido medir el N amoniacal.

Desfronde

En el primer año de recolección del total de 8351 g de desfronde recogido en las trampas, el 27% corresponde a la caída vertical y el 73 % al desplazamiento horizontal de redistribución. Estos porcentajes son válidos para las hojas de cualquier tipo, sin embargo en ramas hay una ligera menor proporción en el deslizamiento (82 %) mientras que en bellotas (63 %) y sobre todo en flores (26 %) los porcentajes son menores.

	N	P	S	Cl	K	Na	Mg	Ca	H
D.G.	3.40	0.11	5.36	4.70	0.54	3.61	0.91	6.65	0.072
T.	-0.61 ⁺	0.59 ^o	4.70	3.48	14.12	2.74	1.61	5.90	-0.087
E.C.	-0.38 ⁺	-	2.15	1.35	4.70	0.53	0.43	1.37	-0.016
D.	18.18	0.83	2.93	0.03	13.10	0.05	2.21	27.78	-
A.	0.16	0.003	7.87	7.50	1.25	9.19	5.86	29.26	0.021.10 ⁻³
M.	0.004*	0.24	11.95	10 ⁻³ *	19.73	5.82	4.10	2.08	-
E.	3.40	0.35	17.31	4.70	20.27	9.43	5.01	8.73	0.072
C.I.	17.91 ^Δ	1.42 ^Δ	9.78	4.86	31.92	3.32	4.25	35.05	-0.103
S.	0.16	0.003	7.87	7.50	1.25	9.19	5.86	29.26	0.021.10 ⁻³

Tabla III. Flujos de elementos expresados en kg ha⁻¹año⁻¹. Las abreviaturas tienen la siguiente correspondencia: D.G. deposición global; T. trascolación; E.C. escorrentía cortical; D. desfronde; A. avenamiento; M. meteorización; E. entradas; C.I. ciclo interno; S. salidas.

* Concentraciones medias para pizarras tomadas de Bowen (1979)

+ Únicamente N-NO₃⁻

o Tomado de Rodá (1983)

Δ Sin tener en cuenta el N amoniacal ni el aporte neto de P en E.C.

En el segundo año de observación la máxima tasa de caída vertical es de $3.92 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y corresponde al mes de junio, y para el transporte horizontal es de $2.94 \text{ g m}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en el mismo mes. Para el período coincidente con el año hidrológico, las distintas fracciones de desfronde recolectadas y expresadas en t ha^{-1} son: hojas 2.07, ramillas 0.36, frutos 0.06, flores 0.08 y resto 0.19. El flujo anual de nutrientes que se produce en el desfronde aparece también en la tabla III.

Exportación de la cuenca

En el agua de avenamiento se ha considerado la fracción de materia disuelta, que para el año hidrológico representa un total de 76.84 kg ha^{-1} , pero no se cuenta aún con análisis químicos de la materia particulada, cuyas fracciones se han definido con idénticos criterios que en Hubbard Brook (Bormann *et al.* 1969): 1) sedimentos; 2)

materiales flotantes recogidos por una red de 1 mm de malla; 3) residuo obtenido en filtros de 0.45μ . En el primer año de observación el total de materia particulada recogida fue de 0.865 kg ha^{-1} , y en los seis meses siguientes de 0.435 kg ha^{-1} (Escarré *et al.* 1983). Los elementos químicos más ligados a este flujo serían el Fe que no se considera en este trabajo, y el P (Likens *et al.* 1977).

La cantidad de sustancias exportadas en forma disuelta en la cuenca de l'Avic aparece en la tabla III. En la figura II, y en escalas distintas se representan el caudal de salida en l'Avic, los kg ha^{-1} de materiales disueltos y los g ha^{-1} de materia particulada. Es fácil deducir que mientras se pueden establecer relaciones lineales entre caudal y sustancias disueltas, la relación caudal-materia particulada es de tipo exponencial (Likens *et al.* 1977).

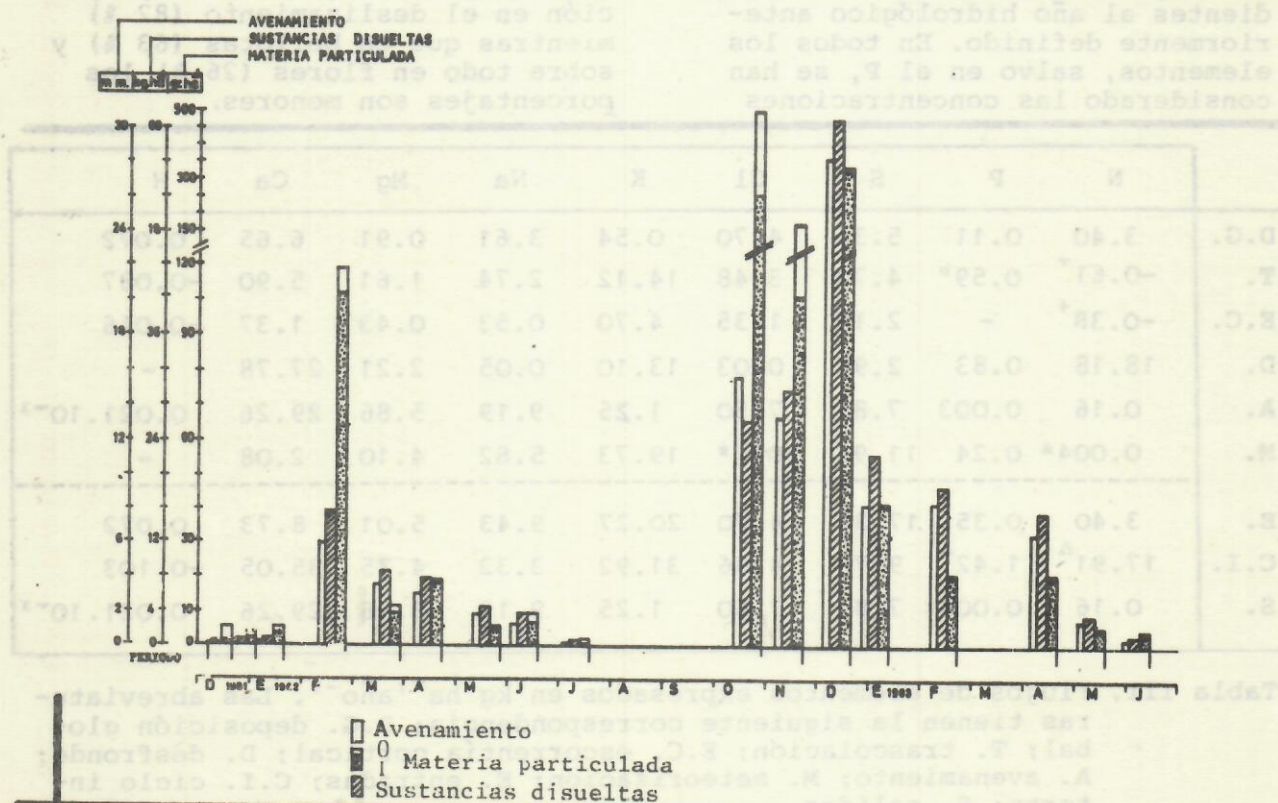


Figura 2. Distribución mensual del caudal, y los pesos de sustancias disueltas y materia particulada diferenciada en componente orgánico e inorgánico.

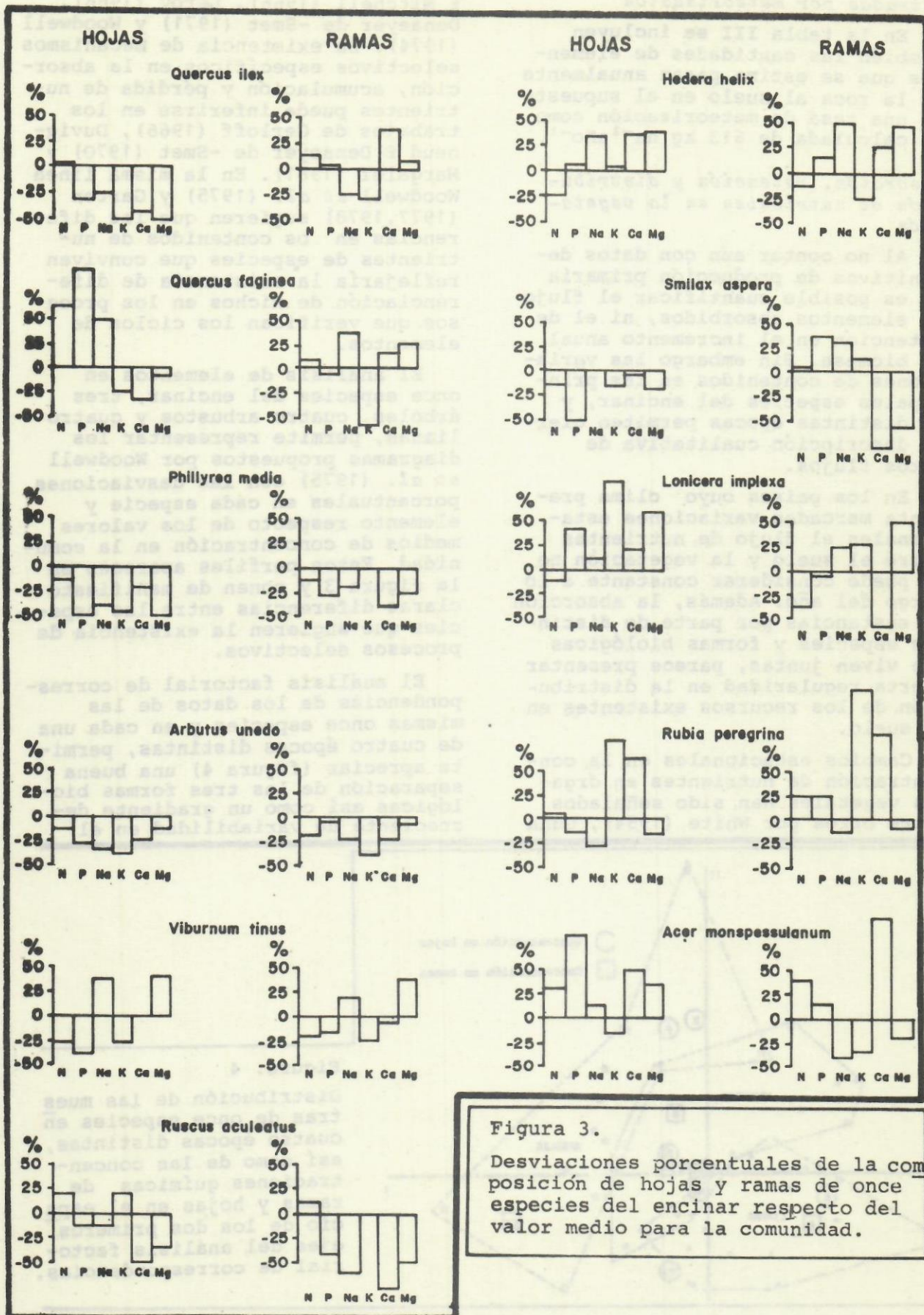


Figura 3.

Desviaciones porcentuales de la composición de hojas y ramas de once especies del encinar respecto del valor medio para la comunidad.

Entradas por meteorización

En la tabla III se incluyen también las cantidades de elementos que se estima pasan anualmente de la roca al suelo en el supuesto de una tasa de meteorización como la calculada de $613 \text{ kg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$.

Absorción, retención y distribución de nutrientes en la vegetación

Al no contar aún con datos definitivos de producción primaria no es posible cuantificar el flujo de elementos absorbidos, ni el de retención en el incremento anual de biomasa. Sin embargo las variaciones de contenidos en las principales especies del encinar, y en distintas épocas permiten cierta descripción cualitativa de estos flujos.

En los países cuyo clima presenta marcadas variaciones estacionales el flujo de nutrientes entre el suelo y la vegetación no se puede considerar constante a lo largo del año. Además, la absorción de sustancias por parte de distintas especies y formas biológicas que viven juntas, parece presentar cierta regularidad en la distribución de los recursos existentes en el suelo.

Cambios estacionales en la concentración de nutrientes en órganos vegetales han sido señalados entre otros por White (1954), Guha

É Mitchell (1966), Leroy (1968), Denaeyer de Smet (1971) y Woodwell (1974). La existencia de mecanismos selectivos específicos en la absorción, acumulación y pérdida de nutrientes puede inferirse en los trabajos de Gerloff (1966), Duvigneud É Denaeyer de Smet (1970) y Margalef (1981). En la misma línea Woodwell *et al.* (1975) y Garten (1977, 1978) sugieren que las diferencias en los contenidos de nutrientes de especies que conviven reflejaría la existencia de diferenciación de nichos en los procesos que verifican los ciclos de elementos.

El análisis de elementos en once especies del encinar, tres árboles, cuatro arbustos y cuatro lianas, permite representar los diagramas propuestos por Woodwell *et al.* (1975) con las desviaciones porcentuales en cada especie y elemento respecto de los valores medios de concentración en la comunidad. Estos perfiles aparecen en la figura 3 y ponen de manifiesto claras diferencias entre las especies que sugieren la existencia de procesos selectivos.

El análisis factorial de correspondencias de los datos de las mismas once especies y en cada una de cuatro épocas distintas, permite apreciar (figura 4) una buena separación de las tres formas biológicas así como un gradiente decreciente de variabilidad en el

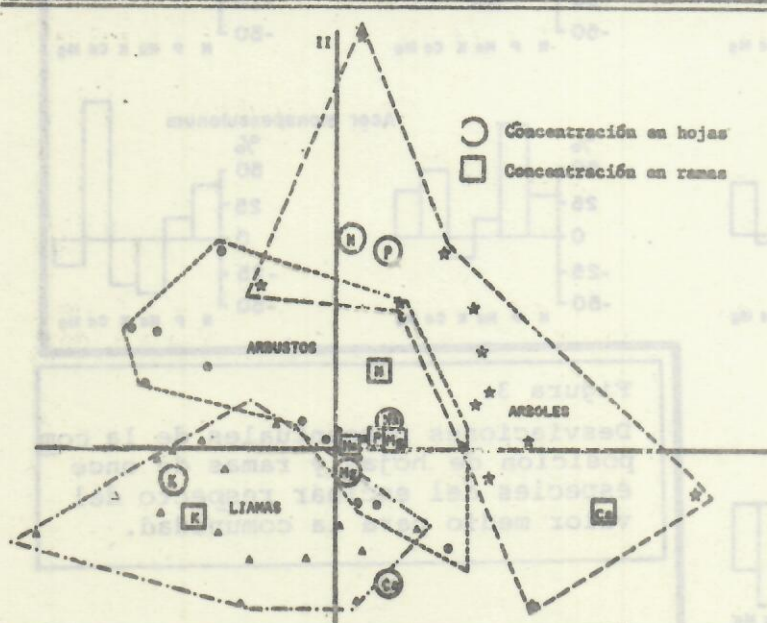


Figura. 4

Distribución de las muestras de once especies en cuatro épocas distintas, así como de las concentraciones químicas de ramas y hojas en el espacio de los dos primeros ejes del análisis factorial de correspondencias.

sentido de árboles-arbustos-lianas. En el primer eje las muestras se separan sobre todo por el contenido en Ca de las ramas, mayor en los árboles, y por la concentración de K en hojas y ramas, especialmente alta en lianas y arbustos de escaso porte.

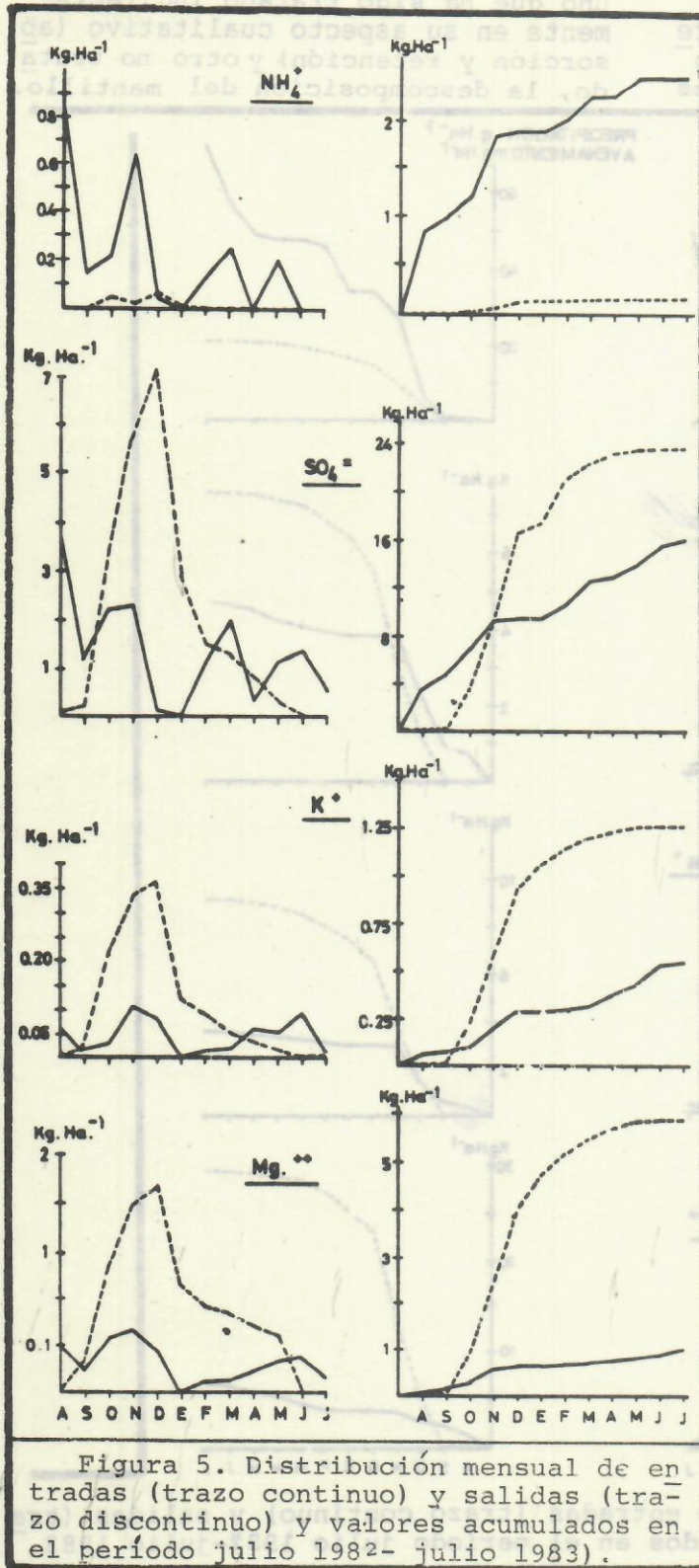


Figura 5. Distribución mensual de entradas (trazo continuo) y salidas (trazo discontinuo) y valores acumulados en el período julio 1982- julio 1983).

La mayor importancia del específico respecto al estacional se ha podido estimar por medio del análisis canónico (Clemente 1983, Martínez *et al.* 1982).

Balances de nutrientes

Las entradas en la deposición global y las salidas en el agua de avenamiento permiten el cálculo de balances anuales de los distintos nutrientes. En las figuras 5 y 6, y para cada ión se han representado las entradas y salidas por meses y también los valores acumulados, que corresponden al año hidrológico ya definido.

Hay que destacar que de los iones representados el hidrógeno y el amonio se acumulan en el ecosistema mientras que de todos los demás la exportación de la cuenca supera la entrada en la deposición global. En los primeros doce meses de observación se obtuvieron balances bastante distintos, con entradas de cloruros, sulfatos y potasio que superaban en más del triple los valores de salida. En las gráficas con los valores mensuales, se puede observar en todos los iones con balances negativos, picos en los meses de octubre a noviembre coincidentes con los mayores caudales de avenamiento en la figura 1.

Control físico y biológico en los flujos biogeoquímicos

En los últimos años se está llevando a cabo un esfuerzo para relacionar la sucesión, proceso de autoorganización del ecosistema que llevaría consigo un incremento de "información" (Margalef 1968) y por consiguiente de control biológico, con los ciclos biogeoquímicos de nutrientes. Algunas de las experiencias más drásticas realizadas en Hubbard Brook han aportado datos valiosos de las primeras fases de la sucesión secundaria (Bormann *et al.* 1979) y exis-

ten ya algunas generalizaciones sobre las relaciones entre ambos procesos (Vitousek Reiners 1975, Gorhman *et al.* 1979, Vitousek 1983).

Al ser estos los primeros resultados sobre balances de nutrientes en el encinar, y precisamente por ser el clima mediterráneo menos previsible que el de aquellos lugares donde se han investigado los ciclos

de nutrientes en flujos hidrológicos, se considera interesante una breve reflexión sobre el predominio de control físico o biológico sobre los flujos biogeoquímicos. La figura 7 resume los compartimentos y flujos tratados y en punteado figuran, uno que ha sido tratado indirectamente en su aspecto cualitativo (absorción y retención) y otro no tratado, la descomposición del mantillo.

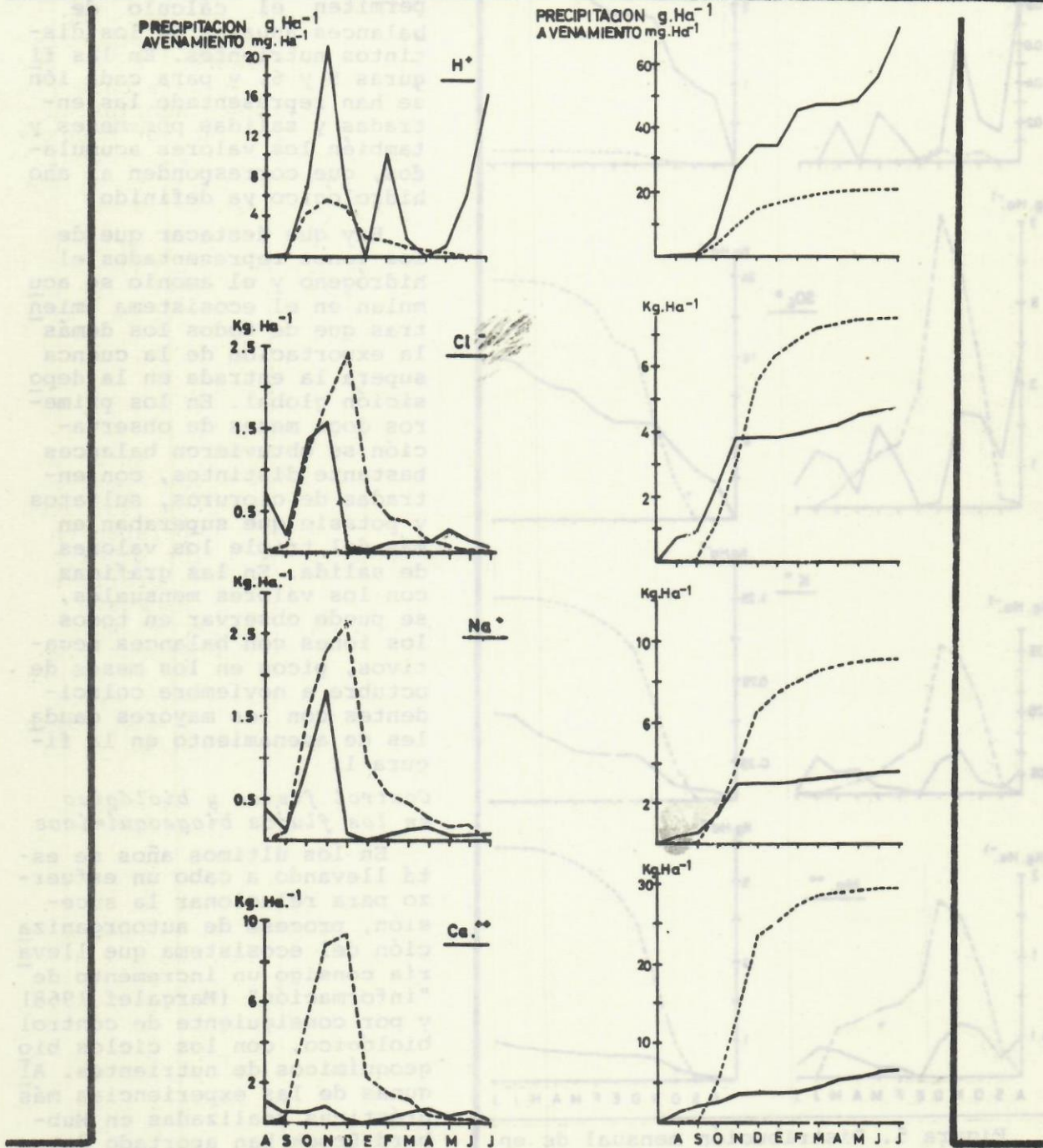


Figura 6. Distribución mensual de entradas (trazo continuo) y salidas (trazo discontinuo) y valores acumulados en el período julio 1982-julio 1983.

El flujo de evapotranspiración que representa un 85 % de la precipitación total se puede considerar en gran parte controlado biológicamente ya que aunque no se ha diferenciado entre transpiración y evaporación, la cifra que se da en Terradas & Escarré (1983) para la primera en Montseny es de 500 mm año⁻¹. El caudal de avenamiento está lógicamente muy controlado por la demanda transpiratoria del bosque pero también por la capacidad de infiltración del suelo, de control mixto, y un factor netamente físico, la pendiente.

En el control de la exportación de nutrientes se han propuesto modelos de mayor a menor influencia biológica según sean limitantes, esenciales o no esenciales (Vitousek & Reiners 1975). Lógicamente el mayor o menor control biológico de los elementos esenciales dependerá de su abundancia en cada ambiente concreto y su relación con la capacidad de almacenamiento por los compartimentos bióticos.

Ahora bien, se dan ciertas combinaciones de lluvia caída y esta-

do hídrico del suelo que son capaces de generar caudales importantes de avenamiento que exportarían cualquier nutriente irrespectivamente de su escasez e importancia fisiológica, y que por tanto rompen el control del flujo de absorción que abastece a la producción primaria. Por esta razón los balances de nutrientes no pueden tomarse como indicadores absolutos del estado del ecosistema cuando la irregularidad hidrológica escapa al control de retención de la cuenca. De todas formas los balances presentados, junto con los datos que resumen los flujos en la tabla III, si permiten cierta caracterización de elementos en la que N, P y K serían los más controlados biológicamente y en los que la salida representa una fracción pequeña de la entrada o del ciclo interno, Na y Cl con ciclos internos poco importantes pero sobre todo con mínima intervención en la materia viva serían el extremo opuesto de mínimo control biológico y Ca, S y Mg estarían en una situación intermedia. El H merece una consideración especial ya que las de este estudio, junto con las

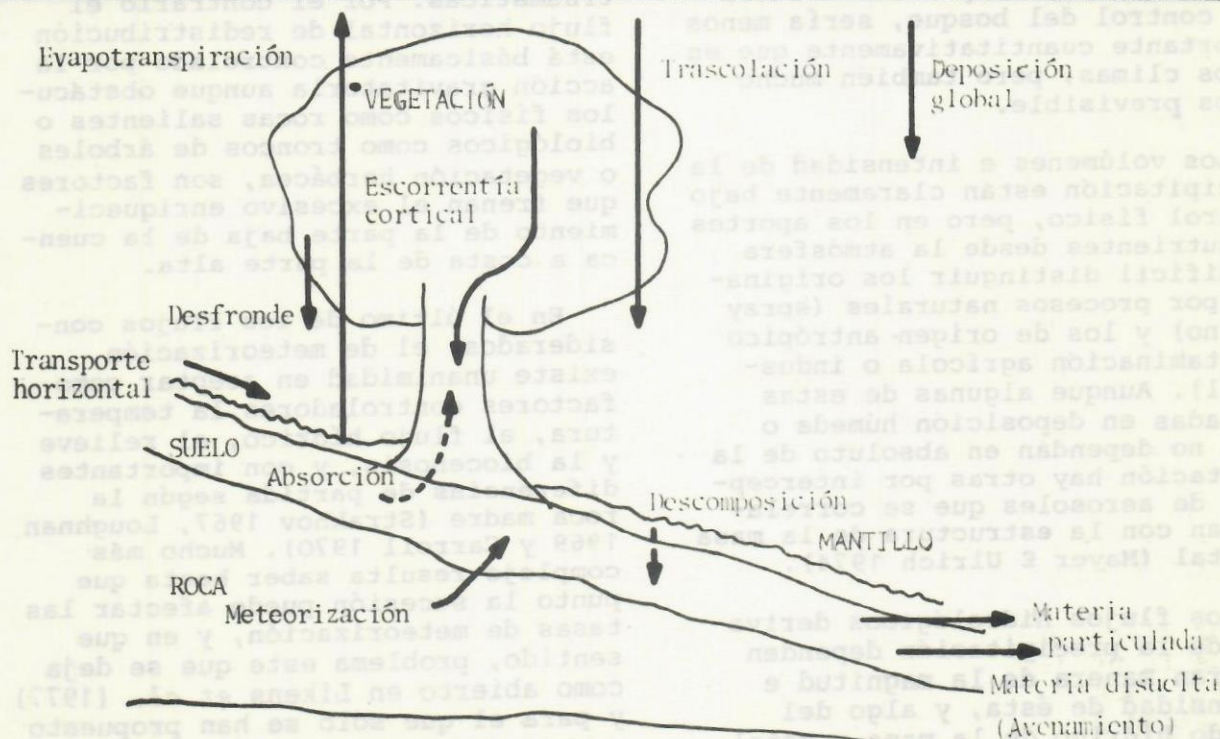


Figura 7. Esquema de los compartimentos biogeoquímicos del encinar. En punteado figuran dos flujos no cuantificados.

reportadas por Rodá (1983) constituyen las primeras citas de lluvias ácidas en España, y los resultados aquí obtenidos explican el peligro de acidificación que tienen los suelos pobres en bases por una serie de procesos bien resumidos en Ulrich (1983).

La absorción depende en gran medida de la composición de la solución del suelo y así los encinares sobre suelos calcáreos descritos por Rapp (1970) contienen mucho más Ca que el aquí estudiado, pero la composición resultante en las distintas especies de la comunidad avala la existencia de procesos biológicos selectivos de distribución.

La exportación concreta de materia particulada está muy controlada físicamente, tanto en la granulometría de los materiales del lecho que originan una trayectoria subálvea, como en la energía cinética del agua que se requiere para arrastrar los acumulos estabilizados.

En los ecosistemas mediterráneos parece que esa exportación fuera del control del bosque, sería menos importante cuantitativamente que en otros climas, pero también mucho menos previsible.

Los volúmenes e intensidad de la precipitación están claramente bajo control físico, pero en los aportes de nutrientes desde la atmósfera es difícil distinguir los originados por procesos naturales (spray marino) y los de origen antrópico (contaminación agrícola o industrial). Aunque algunas de estas entradas en deposición húmeda o seca no dependan en absoluto de la vegetación hay otras por intercepción de aerosoles que se correlacionan con la estructura de la masa vegetal (Mayer & Ulrich 1974).

Los flujos hidrológicos derivados de la precipitación dependen en gran manera de la magnitud e intensidad de ésta, y algo del estado hídrico de la masa vegetal. Ahora bien existen características

estructurales, individuales y específicas de los árboles, que originan distintas distribuciones de caudal entre las vías hidrológicas posibles. Como la diversidad de rasgos morfológicos en las especies las hace poseer diferente capacidad de intercepción de partículas y aerosoles, los aportes netos por trascolación (Rodá 1983), y probablemente también por escorrentía cortical, no son los mismos en distintos bosques. El grado de lixiviación posible de hojas y ramas varía también entre especies.

La trascolación, pero sobre todo la escorrentía cortical, que hace converger los flujos ricos en nutrientes en una pequeña superficie de la base del tronco, son responsables de originar pautas espaciales de origen biológico en la distribución de recursos en el suelo (González-Bernáldez *et al.* 1969).

En los flujos relacionados con el desfonde es fácilmente asignable un control biológico de la caída de órganos, salvo en el efecto de vientos intensos o fuertes lluvias que pueden acelerar el desprendimiento o producir roturas traumáticas. Por el contrario el flujo horizontal de redistribución está básicamente controlado por la acción gravitatoria aunque obstáculos físicos como rocas salientes o biológicos como troncos de árboles o vegetación herbácea, son factores que frenan el excesivo enriquecimiento de la parte baja de la cuenca a costa de la parte alta.

En el último de los flujos considerados, el de meteorización, existe unanimidad en aceptar como factores controladores la temperatura, el flujo hídrico, el relieve y la biocenosis, y con importantes diferencias de partida según la roca madre (Strakhov 1967, Loughnan 1969 y Carroll 1970). Mucho más complejo resulta saber hasta que punto la sucesión puede afectar las tasas de meteorización, y en que sentido, problema este que se deja como abierto en Likens *et al.* (1977) y para el que sólo se han propuesto respuestas puramente especulativas (Gorham *et al.* 1979).

BIBLIOGRAFÍA

- Barth, T.F.W. 1961
Abundance of the elements, areal averages and geochemical cycles. *Geochim. Cosmochim. Acta* 23:1-8.
- Bormann, F.H.; G.E. Likens & J.S. Eaton 1969
Biotic regulation of particulate and solution losses from a forested ecosystem. *BioScience* 19:600-610.
- Bormann, F.H. & G.E. Likens 1967
Nutrient cycling. *Science* 155:424-429
- Bormann, F.H. & G.E. Likens 1979
Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, 253 pp.
- Bowen, H.J.M. 1979
Environmental chemistry of the elements. Academic Press, 333 pp.
- Brinson, M.M.; H.D. Bradshaw; R.N. Holmes & J.B. Elkins 1980.
Litterfall, stemflow and throughfall nutrient fluxes in a alluvial swamp forest. *Ecology* 61:827-835.
- Carroll, D. 1970.
Rock weathering. Plenum Press, 203 pp.
- Clemente, A. 1983.
Componentes específico y estacional en la variación de contenidos en elementos químicos de las especies y formas biológicas del encinar mediterráneo. Tesis de Licenciatura, Universidad de Alicante.
- Denaeyer de-Smet, S. 1971
Teneurs en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe. En P. Duvigneaud (ed.) *Productivité des écosystèmes forestiers*. Actes. Coll. Bruxelles.
- Duvigneaud, P. & S. Denaeyer de-Smet 1970
Phytogeochemie des groupes écosociologiques forestiers de Haute Belgique. 1. Essai de classification phytochimique des espèces herbacées. *Oecol. Plant.* 5:1-32.
- Escarré, A.; J. Bellot; M.J. Lledo; J. Hervas; E. Pujalte & P. Garrido 1982. Balance de nutrientes en pequeñas cuencas de encinar. I. Selección de la zona de estudio e instalación de instrumentos para la recogida de datos. *Mediterránea Ser. Biol.* 6:141-165.
- Escarré, A.; J. Bellot; M.J. Lledo; A. Clemente; J.R. Sánchez, & A. Escapés. 1983.
Nutrient budgets in a forested mediterranean watershed. MAB-5 Workshop. Budapest.
- Ferres, Ll.; F. Roda; A.M.C. Verdú & J. Terradas 1980
Estructura y funcionalismo de un encinar montano en el Montseny: II, Biomasa aérea. *Mediterránea Ser. Biol.* 4:23-36.
- Garten, C.T. 1978
Multivariate perspectives on the ecology of plant mineral element composition. *Am. Nat.* 112:533-544.
- Garten, C.T., J.B. Gentry & R.R. Sharitz 1977
An analysis of elemental concentration in vegetation bordering a southern United States coastal plain stream. *Ecology* 58:979-992.
- Gerloff, G.C.; D.G. Moore & J.T. Curtis 1966
Selective absorption of mineral elements by native plants of

- Wisconsin. *Plant and soil* 25:393-405.
- González-Bernáldez, F.; M. Morey & F. Velazco 1969.
Influences of *Quercus rotundifolia* on the herb layer at El Pardo Forest (Madrid). *Bol. R. Soc. Española Historia Natural*. 67:265-284
- Gorham, E.; P. Vitousek & W.A. Reiners 1979.
The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:53-84.
- Guha, M.M. & R.L. Mitchell. 1966.
The trace and major element composition of the leaves of some deciduous trees. II. Seasonal changes. *Plant and soil* 24:90-112.
- Helvey, J.O. & J.H. Patric. 1965.
Canopy and litter interception of rainfall by hardwoods of eastern United States. *Water Resour. Res.* 1:193-206.
- Johnson, N.M.; G.E. Likens; F.H. Bormann & R.S. Pierce, 1968.
Rate of chemical weathering of silicated minerals in New Hampshire *Geochim. Cosmochim. Acta* 32:531-545.
- Johnson, P.L. & W.T. Swank. 1973.
Studies of cation budgets in the Southern Appalachians on four experimental watersheds. *Ecology* 54:70-80
- Jordan, C.F. 1978.
Stemflow and nutrient transfer in a tropical rain forest. *Oikos* 31:257-263.
- Leonard, R.E. 1961.
Interception of precipitation by northern hardwoods. U.S. Forest Service, NE Forest Experimental Station, Paper 159.
- Leroy, P. 1968.
Variation saisonnière de teneurs en eau et éléments minéraux des feuilles de chene (*Quercus pedunculata*). *Am. Sci. Forest.* 25:83-117.
- Likens, G.E.; F.H. Bormann; R.S. Pierce; J.S. Eaton & N.M. Johnson. 1977
Biogeochemistry of a forested ecosystem. Springer-Verlag, 146 pp.
- Lossaint, P. & M. Rapp. 1971
Répartition de la matière organique, productivité et cycles des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen. En P. Duvigneaud (ed.) *Productivité des écosystèmes forestiers*. Actes. Coll. Bruxelles.
- Loughnan, F.C. 1969.
Chemical weathering of the silicate minerals. Elsevier 154 pp.
- Margalef, R. 1968.
Perspective in ecological theory. Univ. Chicago Press.
- Margalef, R. 1981.
Distribución de los macrófitos de las aguas dulces y salobres del E y NE de España y dependencia de la composición química del medio. Fundación Juan March, Serie Universitaria 157:1-62.
- Martínez, M.J.; E. Ferrandis; J. Martín & A. Escarré. 1982.
Contenido de pigmentos y elementos minerales en *Withania frutescens* Pauquy, su relación con factores estacionales y de posición. *Mediterránea Ser. Biol.* 6:15-37.
- Mayer, R. & B. Ulrich. 1974.
Conclusions on the filtering action of forest from ecosystems analysis. *Oecol. Plant.* 9:157-168.
- Poole, D.K.; S.W. Roberts & P.C. Miller, 1981.
Water utilization en P.C. Miller (ed.) *Resource use by chaparral and matorral*. Springer-Verlag, pág. 123-149.

- Rapp, M. 1970.
Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. PBI Recherche Cooperative, CNRS n°40.
- Rapp, M. & F. Romane, 1968.
Contribution à l'étude du bilan de l'eau dans les écosystèmes méditerranéens. I. Egoutement des précipitations sous des peuplements de *Quercus ilex* L. et de *Pinus halepensis* Mill. *Oecol. Plant.* 3:271-284.
- Roda, F. 1983.
Biogeoquímica de les aigües de pluja i de drenatge en alguns ecosistemes forestals del Montseny. Tesi Doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.
- Rowe, P.B. & E.A. Colman. 1951. Disposition of rainfall in two mountain areas of California. U.S. Dept. Agric. Tech. Bull. 1018.
- Schnock, G.; R. Dalebroux & A. Galoux. 1980.
Bilan des eaux d'infiltration dans la chênaie à charme de Virelles Taille des Viviers de 1964 à 1968. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 52:1-20.
- Strakhov, N.M. 1967.
Principles of lithogenesis. vol. 1, Oliver & Boyd, 245 pp.
- Susmel, L.; F. Viola & G. Bassato. 1976.
Ecologia della lecceta del Supramonte di Orgosolo. III Contributo. Produzione primaria, produzione secondaria -erbivori-, condizioni attuali e possibilità di conservazione. CEDAM.
- Swanson, F.J.; R.L. Fredriksen & F.M. McCorison. 1982.
Material transfer in a western Oregon forested watershed, en R.L. Edmonds (ed.) *Analysis of coniferous forest ecosystems in the Western United States*, U.S./IBP Synthesis Series, 14. Hutchinson Ross, pag. 233-266.
- Terradas, J. & A. Escarré (dirs) 1983.
Ciclos de nutrientes en ecosistemas terrestres (bosques) estudiados en cuencas de pequeña extensión. Memoria final del proyecto de investigación cooperativa O370., 1979.1983, 4 vols. Bellaterra (Barcelona).
- Ulrich, B. 1983.
Ion cycle and forest ecosystem stability. ESF Workshop, Uppsala.
- Vitousek, P.M. 1983.
A general theory of forest nutrient dynamics. ESF Workshop, Uppsala.
- Vitousek, P.M. & W.A. Reiners. 1975.
Ecosystem succession and nutrient retention: A hypothesis. *BioScience* 25:376-381.
- White, D.P. 1954.
Variation in the nitrogen, phosphorus and potassium contents of pine needles with season composition and sample treatment. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 18:326-330,
- Whittaker, R.H. & G.M. Woodwell. 1968.
Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest. New York. *J. Ecol.* 56: 1-26.
- Woodwell, G.M. 1974.
Variation in the nutrient content of leaves of *Quercus alba*, *Quercus coccinea* and *Pinus rigida* in the Brookhaven forest from bud break to abscission. *Am. J. Bot.* 61:749-753.

Woodwell, G.M.; R.H. Whittaker & R.A. Houghton. 1975.
Nutrient concentrations in plants in the Brookhaven oak-pine forest
Ecology 56:318-332

Recibido: 6 de enero de 1934.

* Esta investigación ha sido financiada por la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica (proyecto de investigación No. 770) y por el Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (proyecto LUCDEME)