

## CAPÍTULO 17

### Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global

J. Bosco Imbert, Juan A. Blanco y Federico J. Castillo

**Resumen.** *Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global.* En la situación actual de cambio global en que se encuentra nuestro planeta, cobra cada vez más importancia el conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas, es decir, de los flujos de energía, agua, carbono y nutrientes. Son estos flujos los que mantienen la estabilidad de la trama estructural y funcional de los ecosistemas. Por tanto, si queremos entender y predecir el cambio en un ecosistema forestal y su influencia sobre ecosistemas adyacentes es básico conocer su funcionamiento. La sostenibilidad a largo plazo de los ecosistemas forestales se sustenta en el mantenimiento natural de los ciclos de nutrientes. Sin embargo, la explotación forestal altera los flujos de nutrientes en los bosques, y en ocasiones, los efectos pueden resultar irreversibles, produciéndose alteraciones importantes de la productividad y de otras funciones. Por ello, el técnico o gestor forestal tendrá el mayor interés en conocer los flujos de nutrientes en cada sistema forestal, para anticipar cambios en el ecosistema, evaluar si determinadas prácticas forestales son sostenibles, y finalmente, adaptar las técnicas forestales para conseguir los objetivos deseados conservando lo mejor posible el ecosistema. En este capítulo se explican los procesos principales que constituyen los ciclos externo e interno de nutrientes, como cambian con el tiempo y como son influenciados por diferentes prácticas forestales. Se analiza el papel de los modelos matemáticos en la comprensión de los ciclos de nutrientes, y se discuten las implicaciones del conocimiento de los ciclos de nutrientes para la gestión forestal.

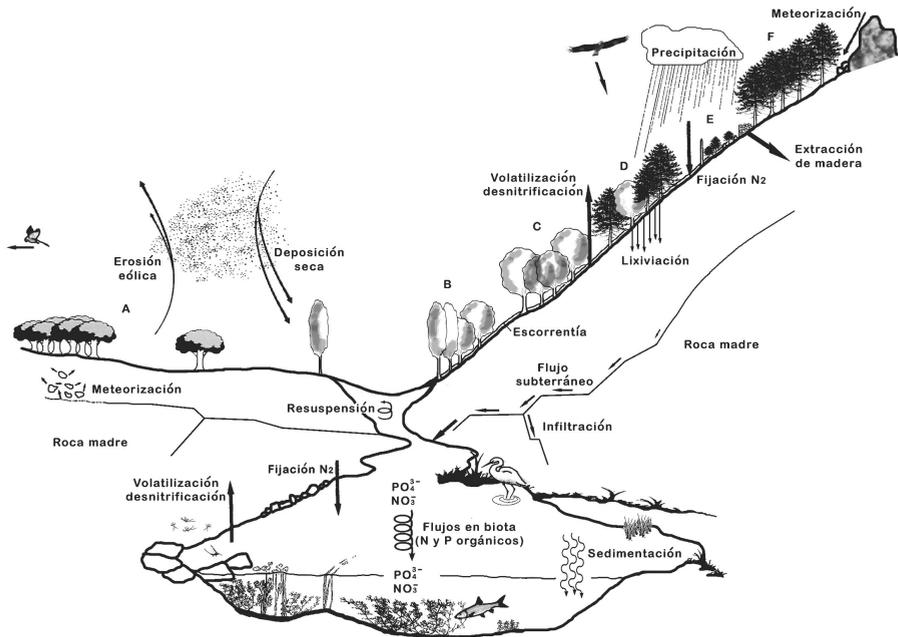
**Summary.** *Forest management and nutrient cycling in a global change framework.* The importance of the knowledge on ecosystem functioning, meaning fluxes of energy, water, carbon and nutrients, is increasing under the current global changing setting of our planet. These fluxes maintain the stability and the link among the structural components of ecosystems. It follows that if we want to understand and predict the change in a forest ecosystem and its influence on other ecosystems it is crucial to know how forests function. Long-term sustainability of forest ecosystems depends on maintaining natural nutrient cycling. However, resource exploitation disturbs nutrient fluxes in forests, and sometimes effects can be irreversible affecting productivity and other functions. Therefore, forest managers should be interested in understanding nutrient cycling in their forest sites to anticipate ecosystem changes, to assess if certain forest practices are sustainable, and finally to adapt forest techniques to achieve their goals, preserving the ecosystem in the best possible way. In this chapter we explain internal and external

nutrient cycles in forests, their temporal changes and how they are influenced by different forest practices. We also analyze the role of models to better understand nutrient cycling, and discuss management implications of the concepts presented hereinafter.

## 1. Introducción

Los nutrientes, gracias a la energía solar, se mueven en la biosfera de un compartimento a otro, con continuas transformaciones entre formas orgánicas e inorgánicas. En los ecosistemas forestales, este flujo global está ralentizado, ya que muchos nutrientes son secuestrados en distintos compartimentos y reciclados internamente. Estos flujos están relacionados con la producción de materia orgánica, al estar estrechamente ligados con las transferencias de carbono y agua (Begon *et al.* 1996). Las actividades forestales afectan a los flujos de nutrientes en los bosques, y en ocasiones, los efectos pueden resultar irreversibles, produciéndose alteraciones importantes de la productividad y de otras funciones.

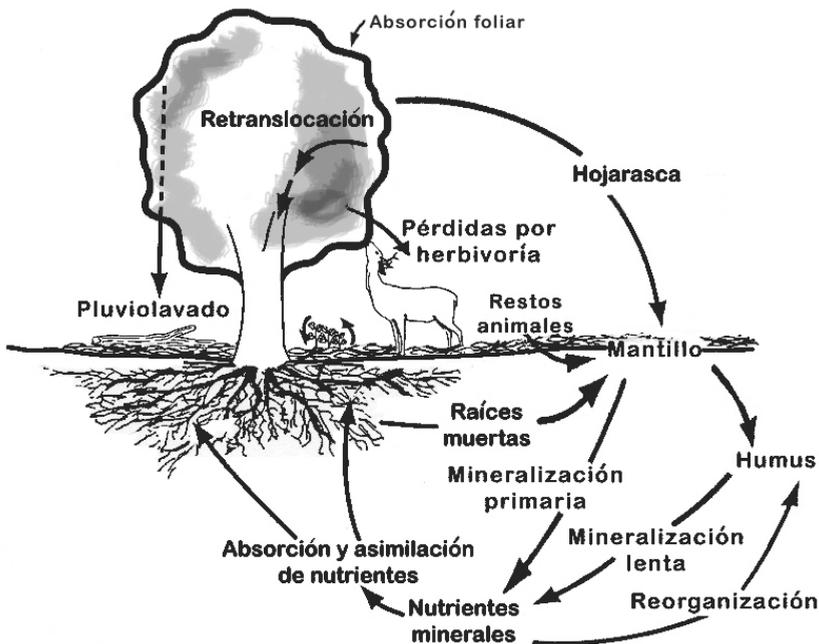
El ciclo de nutrientes en un ecosistema forestal consta de la entrada de nutrientes al ecosistema (meteorización de la roca madre, fijación biológica de nitrógeno, aportes atmosféricos y transferencias por biota), del flujo de nutrientes entre las plantas y el suelo (absorción radicular y foliar, retranslocación, pluviolavado, pérdidas por herbivoría, desfronde y descomposición) y de las salidas de nutrientes del ecosistema (lixiviación, escorrentía, emisión de gases y aerosoles, transferencias por biota y explotación de recursos). Cada proceso es un precursor del anterior y el flujo de nutrientes sigue una serie de pasos interconectados. Las entradas y salidas del ecosistema constituyen el ciclo externo de nutrientes (Fig. 17.1) y los



**Figura 17.1.** Ciclo externo de nutrientes en una cuenca forestada. Obsérvese que dada la estrecha conexión entre los ecosistemas forestales y fluviales, una gestión sostenible tiene que considerar los ciclos integrales en la cuenca. Cualitativamente los procesos y sumideros son similares en ecosistemas terrestres y fluviales, aunque varía su importancia relativa (flechas en figura no están a escala con intensidad de flujos). Es de destacar también los ciclos de nutrientes más abiertos en los ríos, que permiten un rápido transporte de nutrientes procedentes del medio terrestre río abajo. Más explicaciones en el texto.

flujos entre las plantas y el suelo el ciclo interno (Fig. 17.2). También se conoce al ciclo externo como ciclo geoquímico, a la retranslocación como ciclo bioquímico y al resto de los flujos internos como ciclo biogeoquímico. Además, para comprender el funcionamiento del ecosistema forestal hay que conocer los compartimentos conectados por estos flujos o procesos: biomasa aérea (fuste, corteza, ramas y hojas), suelo orgánico, raíces, suelo mineral y roca madre.

El técnico o gestor forestal puede encontrarse con una gran variedad de situaciones en las que necesite información sobre los ciclos de nutrientes, por ejemplo, para conservar mejor un ecosistema, evaluar si determinadas prácticas forestales son sostenibles o determinar la necesidad de utilizar un fertilizante. En la figura 17.1 se representan una serie de ecosistemas o distintos seres (estadios sucesionales) de un mismo ecosistema, que pueden ayudarnos a ilustrar mejor algunas situaciones posibles. La fertilidad de la parte alta de las dehesas (Fig. 17.1 A) depende en gran parte del flujo de nutriente contracorriente realizado por animales y aves (Puerto 1997). Si se detectaran síntomas de pérdidas de fertilidad en las partes altas podría ser útil evaluar este flujo de nutrientes. Los bosques de galería (Fig. 17.1B) se encuentran en la interfase entre el medio acuático y el terrestre, y sirven de filtro de los nutrientes lavados tras las talas de árboles. Estas pérdidas pueden reducirse considerablemente dependiendo entre otras cosas de las especies vegetales, densidad de árboles y anchura de la banda forestal. Para evaluar la eficiencia en el filtrado se pueden medir distintos componentes del ciclo interno, por ejemplo la absorción radicular y el desfronde, o la concentración de nutrientes en el río aguas arriba y aguas abajo de la tala. Ladera arriba del bosque de galería nos encontramos con un bosque de frondosas (Fig. 17.1C), un bosque mixto de coníferas y frondosas (Fig. 17.1D), una zona recién cortada donde empiezan a colonizar las especies pioneras (Fig. 17.1E) y un bosque de coníferas maduro (Fig. 17.1F), todos ellos con distintas intensidades de flujos y tamaños de compartimentos. En cada caso puede interesar un tipo de gestión diferente. Por



**Figura 17.2.** El ciclo interno de nutrientes en un bosque está formado principalmente por los flujos dentro de las plantas, y los flujos entre la comunidad biótica y el suelo. Más explicaciones en el texto.

ejemplo, en la zona recién cortada, se puede ayudar a la recuperación de una parte del nitrógeno del suelo, plantando especies que fijen el nitrógeno atmosférico. El conocimiento de los ciclos de nutrientes, constituye por tanto, una herramienta muy útil para la manipulación de flujos y tamaños de los compartimentos del ecosistema forestal, en función de las necesidades y los objetivos que se pretendan.

El estudio de los ciclos de nutrientes en bosques es una tarea compleja. Por un lado, muchos bosques son grandes y viven durante intervalos de tiempo demasiado largos para el periodo de vida de un grupo de investigación, y por otro, grandes cantidades de datos deben cogerse del suelo y de los distintos componentes de la vegetación (ramas, hojas, corteza, madera) para hacer balances de nutrientes (Attiwill y Leeper 1987). Aunque los procesos básicos del ciclo de nutrientes son comunes a todos los ecosistemas, las velocidades de los procesos varían de un ecosistema forestal a otro, y dentro del mismo ecosistema, varían espacial y temporalmente. A veces, esta variabilidad hace difícil encontrar patrones generales cuando se tienen en cuenta muchas áreas geográficas. Además, en la tarea intelectual de dilucidar los efectos de una determinada práctica forestal, pueden solaparse los efectos de perturbaciones muy extendidas a escala global, como la deposición de nitrógeno (Sverdrup y Stjernquist 2002), lluvia ácida (Palacios *et al.* 1995, González-Arias *et al.* 1998), aumento de CO<sub>2</sub> (Stock y Midgley 1995) y el calentamiento de la atmósfera.

En el contexto de los conceptos y las ideas desarrollados más arriba, los objetivos de este capítulo son los siguientes: 1) Explicar los procesos principales que constituyen el ciclo externo y el ciclo interno de nutrientes, y como son influenciados por diferentes prácticas forestales; 2) explicar los cambios temporales de los ciclos de nutrientes en el tiempo, y la influencia de las prácticas forestales sobre estos cambios; 3) Contrastar la información existente sobre las pérdidas de fertilidad en ecosistemas forestales debidas a la extracción de madera y nutrientes; 4) Explicar el papel de los modelos matemáticos en la comprensión de los ciclos de nutrientes, y en la proyección de los datos adquiridos a escenarios futuros; 5) Detectar áreas que necesitan más investigación, 6) Sintetizar la información presentada en el marco de las implicaciones para la gestión forestal.

## 2. Ciclo externo de nutrientes

### 2.1. Entradas

La meteorización (Fig. 17.1) es un proceso general que consiste en la desintegración de la roca madre. Esta desintegración puede ser mecánica (p. ej. fragmentación por variaciones en la temperatura), química (reacciones de minerales con agua) o biótica (p. ej. reacciones de minerales con ácidos orgánicos producidos por plantas) (Waring y Running 1998). La meteorización de minerales primarios es la principal fuente de nutrientes en muchos ecosistemas forestales. Esto contrasta con el nitrógeno, cuya mayor vía de entrada es la atmosférica (Schlesinger 1997). Las tasas de meteorización dependen principalmente de la estabilidad de los minerales, el clima, la precipitación, la temperatura, química y humedad del suelo, vegetación y tamaño del grano mineral (April y Newton 1992). En suelos forestales, la meteorización de pequeñas partículas de minerales primarios y secundarios se produce más rápidamente que la de las rocas (Fisher y Binkley 2000). Tasas de meteorización para distintos tipos de ecosistemas forestales pueden consultarse en (Ávila y Rodà 1988, Kimmins 1997, Fisher y Binkley 2000).

La fijación biológica de nitrógeno (Fig. 17.1), consiste en la reducción de nitrógeno atmosférico (N<sub>2</sub>) a ión amonio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>). Sólo algunas algas (cianofíceas) y bacterias, libres o en

simbiosis con plantas, pueden realizar esta transformación. El coste de fijar nitrógeno atmosférico puede ser de dos a cuatro veces más alto que el coste de adquirir nitrógeno del suelo (Lambers *et al.* 1998). Por ello, la fijación de nitrógeno está restringida en gran medida a ambientes con alta radiación. A medida que se cierra el dosel arbóreo durante la sucesión, la energía limita el establecimiento de plantas fijadoras de nitrógeno (Chapin *et al.* 2002). Las tasas anuales de fijación de nitrógeno son muy variables y oscilan entre cerca de 1 kg ha<sup>-1</sup> en bosques con fijadores libres, hasta más de 100 kg ha<sup>-1</sup> en bosques dominados por árboles en simbiosis con bacterias fijadoras (Fisher y Binkley 2000). Por tanto, las especies fijadoras de nitrógeno pueden tener importancia para la recuperación del nitrógeno perdido al extraer madera de una masa forestal (Attiwill y Weston 2001). Otros factores a considerar, a la hora de introducir o favorecer una especie fijadora en una masa forestal, son el valor comercial de su madera, y la posible competencia con otras especies por nutrientes distintos del nitrógeno.

Los aportes de nutrientes a los ecosistemas forestales vía atmósfera (Fig. 17.1) provienen de la deposición húmeda (lluvia, nieve y nieblas) y la deposición seca (partículas y aerosoles). La cantidad de aportes atmosféricos que llegan a los bosques depende principalmente del clima, microclima, y distancia con respecto al mar, áreas de erosión eólica y zonas industriales (Kimmins 1997). Por ejemplo, en áreas mediterráneas próximas al mar, como Prades (Cataluña), más del 95% del Cl y el Na son presumiblemente de origen marino (Bellot y Escarré 1988); a medida que nos alejamos del mar, las concentraciones de estos iones disminuyen. En general la deposición total de N en bosques de zonas rurales oscila entre 5 y 40 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, pudiendo aumentar por encima de estos valores junto a zonas industriales, granjas avícolas y de cerdos (Jarvis y Fowler 2001), y autopistas (Mesanza *et al.* 1993). En ecosistemas mediterráneos como Montseny (Cataluña) y Prades se han medido 7 y 4,6 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, respectivamente, que suponen 16,8 % y 15,3 % del nitrógeno acumulado anualmente en la biomasa aérea de sus encinares (Escarré *et al.* 1999a). A modo de comparación, la entradas de (NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) en cuatro masas forestales de *Quercus pyrenaica* en el Sistema Central (Salamanca) oscilaron entre 4,8 y 7,0 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, siendo su media un 58 % de la cantidad de N requerida anualmente por la parte aérea de sus árboles (Moreno *et al.* 2002). Es también de destacar, en nuestros ecosistemas mediterráneos, la ocurrencia de lluvias con polvo sahariano conteniendo cantidades importantes de Ca<sup>2+</sup> (Rodà *et al.* 1993, Terradas 2001). La estructura del bosque, que puede ser manipulada por el forestal, influencia la entrada de nutrientes al suelo. Así, el agua de lluvia, al entrar al bosque, puede fluir a través del dosel (trascolación) o de los troncos (escorrentía cortical). El agua que llega al suelo, tiene una composición química diferente, ya que ha arrasado deposición seca y lixiviados de las plantas, y perdido algunos nutrientes que han sido absorbidos por las hojas (Terradas 2001). Además, la estructura del bosque también influencia la importancia relativa de la deposición húmeda y la seca. Por ejemplo, los bosques de coníferas tienden a recoger más deposición seca y deposición de nieblas que los bosques de caducifolios, a causa de su mayor superficie foliar (Chapin *et al.* 2002).

Aunque raramente medidas, las transferencias de nutrientes por biota (Fig. 17.1) pueden tener también importancia en el balance de nutrientes de ecosistemas forestales. Citamos como ejemplos, heces y orinas de ganado, animales muertos y transporte de material vegetal por aves que viven entre el bosque y otros ecosistemas colindantes. Por supuesto, muchas de estas transferencias pueden ser también hacia fuera del bosque.

## 2.2. Salidas

Las precipitaciones, tanto en forma de lluvia como de nieve (tras el deshielo), provocan la salida de nutrientes de los bosques, especialmente si están intervenidos (Fig. 17.1). Estas

salidas pueden ser como lixiviados hacia las aguas subterráneas o con el agua de escorrentía hacia los ríos. Entre los lixiviados suelen predominar los nitratos y el nitrógeno orgánico disuelto. Estas pérdidas de nitrógeno pueden acentuarse cuando el nitrógeno en fertilizantes y/o deposición atmosférica excede las necesidades de plantas, bacterias y hongos. El agua de escorrentía puede llevarse una gran parte de los materiales resultantes de la erosión causada por las actividades forestales (construcción de pistas, preparación del suelo, talas, etc) o cenizas producidas durante una quema de restos de corta, particularmente en laderas de fuerte pendiente. Este proceso conlleva normalmente pérdidas importantes de nitratos y fósforo. La mayor parte del fósforo en los suelos está adherido a la materia orgánica y complejos minerales. Por ello, el 90% de las pérdidas de fósforo se producen durante lluvias o deshielos, predominando el fósforo particulado en las aguas de escorrentía y el fosfato soluble en los lixiviados hacia las aguas subterráneas (Chapin *et al.* 2002). En bosques donde hay un exceso de deposición de N y S atmosféricos, el suelo se acidifica y se pierden cationes, nitratos, sulfatos y aluminio por lixiviación, afectando a la fertilidad del suelo y a la calidad de las aguas (Freer-Smith 2001).

Otra causa importante de pérdidas de nutrientes a raíz de actividades forestales es la volatilización de nutrientes (Fig. 17.1). Esta volatilización puede producirse durante la quema de restos de corta (ver capítulo 4) o durante las prácticas de fertilización. Aunque las quemas de restos de corta pueden provocar grandes pérdidas de nutrientes, también suelen aumentar la disponibilidad de nutrientes para las plantas, y disminuyen la competencia de otras plantas con las especies de interés y el riesgo de incendios. Generalmente, la volatilización del nitrógeno predomina sobre la de otros nutrientes, observándose un rango de pérdidas, en tablas presentadas por Kozłowski *et al.* (1991) y Kimmins (1997), de entre 74 y 982 kg ha<sup>-1</sup>. En acuerdo con este rango de valores, Serrasolses y Vallejo (1999) produjeron experimentalmente un fuego intenso de superficie en un encinar en Prades registrando pérdidas de 800 kg N ha<sup>-1</sup> (64 % del N en restos de corta y suelo orgánico iniciales). En cuanto a la volatilización de nitrógeno contenido en fertilizantes, ocurre especialmente cuando se añade urea a un suelo húmedo con altas temperaturas, liberándose NH<sub>3</sub> a la atmósfera (Nason y Myrold 1992, en Waring y Running 1998).

### 3. Ciclo interno de nutrientes

#### 3.1. Absorción radicular

La absorción de los nutrientes del suelo por las raíces puede seguir tres vías: 1) difusión de iones (vía más importante para NO<sup>3-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> y K<sup>+</sup>) o moléculas siguiendo un gradiente de concentración, 2) movimiento pasivo de iones, principalmente cationes, con el flujo de agua de la transpiración, 3) intercepción de nutrientes por las raíces que crecen y colonizan el suelo. De estos tres procesos, la difusión es cuantitativamente el proceso de más importancia (Landsberg y Gower 1997, Schlesinger 1997). En los bosques, la mayoría de los árboles forman asociaciones micorrízicas con los hongos, aumentando considerablemente la eficiencia en la absorción de nutrientes. Las micorrizas pueden aumentar la disponibilidad de nutrientes liberando ácidos orgánicos que aceleran la meteorización, liberando enzimas que aceleran la descomposición de la materia orgánica, y liberando fosfatasas para mineralizar el fósforo orgánico (Landsberg y Gower 1997, Terradas 2001).

Normalmente, los microorganismos del suelo absorben más nitrógeno a lo largo del día que los árboles; pero afortunadamente para los árboles, la biomasa microbiana se renueva

rápida (de días a semanas), y los árboles pueden acceder a ese nitrógeno (Fisher y Binkley 2000). Las tasas de absorción anual de los árboles representan una pequeña fracción (1% o menos) de las cantidades totales de los nutrientes almacenadas en el suelo (Cole y Rapp 1981). A modo de ejemplo, las tasas medias de absorción de nitrógeno en clima templado son 47 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> para coníferas y 75 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> para caducifolias (Cole y Rap 1981). Para perennifolias angiospermas, como *Quercus ilex*, Escarré *et al.* (1999b), estimaron tasas de absorción de 30,1 y 41,6 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> en Prades y Montseny, respectivamente. En estos datos, destacan las diferencias entre las plantas caducifolias y las perennifolias (angiospermas y gimnospermas). En general, los árboles caducifolios tienen un sistema de raíces que ocupa grandes volúmenes de suelo, mientras que en muchas coníferas la mayoría de las raíces se encuentran en las capas superficiales del suelo (Kimmins 1997).

La absorción de nutrientes por las raíces de las plantas está inicialmente restringida por las tasas de descomposición y de mineralización, la solubilidad mineral, la capacidad de intercambio catiónico y la competencia con los microorganismos. Por lo tanto, las prácticas forestales que afecten estos procesos o características del suelo, influirán también en las tasas de absorción. Además, el exceso de deposición de N y S atmosféricos, acidifica el suelo y se libera aluminio, que es tóxico para las raíces y disminuye la eficiencia de la absorción (Freer-Smith 2001). Las plantas captan los nutrientes del suelo selectivamente, absorbiendo preferentemente los nutrientes que más limitan su crecimiento, en un continuo intercambio dinámico con las reservas de nutrientes del suelo. Generalmente, el nutriente que más limita el crecimiento determina las tasas de absorción del resto de los nutrientes, resultando en proporciones de nutrientes óptimos para el crecimiento de las plántulas (Ingestad 1979) y árboles. Sin embargo, si los nutrientes en el suelo no se encuentran en las proporciones adecuadas, las plantas no muestran síntomas de deficiencia, sino que simplemente crecen más lentamente (a no ser que el suministro de nutrientes sea muy bajo) (Clarkson y Hanson 1980, en Schlesinger 1997). Experimentos con plantas terrestres sugieren, que éstas ajustan su nutrición convergiendo hacia la relación de Redfield (N:P = 14:1), aunque puede haber cierta variabilidad en función de las cantidades de nutrientes que almacenen. Plantas con una relación mayor de 14:1 en sus tejidos generalmente responden a adiciones de nitrógeno, y plantas con relaciones mayores de 16:1 generalmente responden a la adición de fósforo, pero no de N (Chapin *et al.* 2002).

La aplicación de fertilizantes nitrogenados induce a veces deficiencias de otros nutrientes, lo cual limita el crecimiento de los árboles. Así, en sitios con baja disponibilidad de P, la adición de N puede agravar la deficiencia de P al acelerar la acidificación del suelo, inmovilizando el fósforo en el suelo y afectando a los hongos que forman las micorrizas. Hay sitios donde el nitrógeno ha sido reemplazado por el fósforo como elemento limitante del crecimiento (Nilson *et al.* 1995). Por lo tanto, antes de aplicar un tratamiento con fertilizante a una masa forestal es aconsejable evaluar los nutrientes del suelo y el estado nutricional de los árboles (Kimmins 1997).

### 3.2. Retranslocación

La retranslocación de nutrientes consiste en la reabsorción o transferencia de nutrientes solubles del tejido envejecido a través del floema (Chapin *et al.* 2002). Esta circulación de nutrientes puede tener lugar de las hojas a las ramas (del Arco *et al.* 1991), de las raíces finas a las gruesas (Millard y Proe 1993) o del duramen a la albura (Attiwill y Leeper 1987). De estos procesos, la reabsorción de nutrientes de las hojas antes de su abscisión es probablemente el que más ha sido estudiado (Escudero *et al.* 1992, Pugnaire y Chapin, 1993), aunque

los mecanismos implicados todavía no se comprenden bien (Chapin *et al.* 2002). El N, P y K son los nutrientes más móviles en los ecosistemas forestales y predominan entre los elementos retranslocados. El porcentaje de nutrientes reabsorbido de las hojas es bastante variable según especies, sitios y edad del árbol, pero en promedio representa un 50 % (Chapin *et al.* 2002). Gracias a la retranslocación, los árboles pueden satisfacer un porcentaje considerable de sus requerimientos anuales; por ejemplo, Switzer *et al.* (1968, en Kimmins 1997) determinaron que en *Pinus taeda*, el nitrógeno retranslocado constituía un 45% del nitrógeno utilizado anualmente. No hay una relación consistente entre el estado nutricional de la planta (Aerts 1996) o la fertilidad del suelo y la retranslocación, probablemente debido a que hay múltiples factores que pueden potencialmente afectar a este proceso (Nambiar y Fife 1991).

Tampoco parece haber una relación consistente entre prácticas forestales, como la fertilización, y la retranslocación de nutrientes. En estudios sobre fertilización con nitrógeno en masas forestales de *Claytonia virginica* (Anderson y Eickmeier 2000) y *Pinus taeda* (Birk y Vitousek 1986) en Estados Unidos, los árboles de zonas fertilizadas retranslocaron menos nitrógeno desde las acículas senescentes que los árboles no fertilizados, al parecer por tener mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo. En otro estudio (Piatek y Allen 2000), la fertilización no influyó en las tasas de retranslocación de *Pinus taeda*. Sin embargo, Näsholm (1994) observó un aumento de la retranslocación de nitrógeno en árboles de *Pinus sylvestris* fertilizados, con respecto a los no fertilizados. Parece ser que la retranslocación del nitrógeno va a depender más del grado de movilidad del compuesto de nitrógeno en los tejidos (Näsholm 1994) que del estado nutricional de la planta o del ecosistema. Así, en el ejemplo anterior, los árboles fertilizados tenían mayores concentraciones de arginina, un aminoácido soluble muy móvil. Las diferencias entre estudios pueden reflejar también cambios en la importancia relativa de factores que afectan al proceso, como por ejemplo la humedad del suelo (Crane y Banks 1992). Es importante señalar, que especies muy eficientes en los procesos de retranslocación como *Pseudotsuga menziesii*, pueden beneficiarse de una fertilización de nitrógeno muchos años después de la misma, mediante la movilización interna del nitrógeno absorbido (Turner 1977).

Los tratamientos de reducción de la densidad de árboles (p. ej. claras y clareos) podrían provocar un efecto semejante al de la fertilización, ya que aumentan la disponibilidad de nutrientes para los árboles que permanecen en la masa, al disminuir la competencia (Kimmins 1997, Landsberg y Gower 1997). Sin embargo existen muy pocos trabajos que estudien el efecto de las claras en la retranslocación y, al igual que para otras prácticas, no parece existir una pauta general en los resultados obtenidos (p. ej. Carlyle 1998, Piatek y Allen 2000). Otra forma de estudiar los efectos de la fertilización o el aumento de nutrientes en el suelo sobre el ciclo de nutrientes, sería mediante la eficiencia en el uso de nutrientes, que está directamente relacionada con la retranslocación de nutrientes de las hojas. Este índice puede calcularse como el cociente entre el peso seco de las hojas o acículas en el desfronde ( $\text{kg ha año}^{-1}$ ) y el contenido del nutriente en esas hojas o acículas ( $\text{kg ha año}^{-1}$ ). En este sentido, Zak *et al.* (1986) observaron, siguiendo un gradiente espacial de concentraciones de nitrógeno, un aumento en la eficiencia en el uso de nitrógeno de *Tilia americana*, *Acer saccharum* y *Fagus grandifolia* al disminuir la disponibilidad de nitrógeno en el suelo.

### 3.3. Desfronde

El desfronde consiste en el proceso de caída de hojas, ramas, corteza, frutos, etc. procedentes principalmente del dosel arbóreo. Generalmente, las hojas o acículas, constituyen entre el 60 y el 75 % del desfronde (Waring y Running 1998). Más del 90% del nitrógeno y el fós-

foro absorbido por las plantas de la mayoría de ecosistemas forestales, vienen de reciclar los nutrientes del desfronde de años anteriores (Chapin *et al.* 2002). Cuando consideramos grandes escalas espaciales la producción de hojarasca aérea disminuye al aumentar la latitud, en relación con cambios en la temperatura y la evapotranspiración (Bray y Gorham 1964). La variabilidad a escala regional resulta de la modificación del clima por la fisiografía (p. ej. pendiente y aspecto), diferencias en la humedad del suelo y la disponibilidad de nutrientes, o perturbaciones (Barnes *et al.* 1998). Las pérdidas por desfronde son generalmente mayores en sitios húmedos, cálidos, fértiles y con alta productividad, y menores en sitios secos, fríos, infértiles y de baja productividad (Kimmins 1997). Por ejemplo, en el Mediterráneo occidental, se han observado en bosques de pino carrasco próximos entre sí, valores de desfronde desde 900 kg ha<sup>-1</sup> de acículas en posición de cresta, hasta 3700 kg ha<sup>-1</sup> de acículas en fondo de valle, con mayor disponibilidad hídrica (Pausas 2000). También hay que considerar la variabilidad estacional, propia de cada especie, y la variaciones anuales, que suelen estar relacionadas con la meteorología. Generalmente, en los años secos las plantas no puede mantener toda su biomasa foliar y se incrementa el desfronde. Se ha observado que en un año seco, los bosques ibéricos situados en solana, con menor disponibilidad hídrica y menor productividad, presentan mayor desfronde que los bosques en umbría (Pausas 2000). En general los ecosistemas mediterráneos tienen relativamente bajos desfrondes (710-5980 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) (Stock y Midgley 1995).

En la Tabla 17.1 se muestran aportes de nutrientes al suelo para algunas especies de plantas características del sur de Europa. Se aprecian dos grupos en cuanto a las cantidades relativas aportadas al suelo de cada nutriente: 1) Caducifolias, generalmente (N > Ca > K > Mg > P), 2) Perennifolias, generalmente (Ca > N > K > Mg > P). Las cantidades medias de N, P, K y Mg son mayores en las caducifolias, mientras que las de Ca son mayores en las perennifolias. La cantidad de nutrientes transferidos desde los árboles al suelo por el desfronde es una función de la biomasa vegetal, especies de plantas, el tipo de hojarasca (hojas, ramas, corteza, etc.), la concentración de nutrientes, todos estos factores variando de sitio en sitio. La mayoría de los aportes al suelo de nitrógeno, calcio y magnesio se producen por desfronde, mientras que la mayoría de los aportes de potasio van incluidos en la trascolación. Los mayores aportes de fósforo corresponden a veces al desfronde y otras a la trascolación (Kimmins 1997).

Las prácticas forestales pueden alterar de forma importante el proceso de caída de hojarasca y retorno de nutrientes al suelo, al disminuir la biomasa viva del dosel arbóreo, que suele ser directamente proporcional a la biomasa del desfronde. La corta por claras de los bosques está considerada como una de las formas más racionales de explotar un bosque, pero todos los tipos de explotación acarrear un cambio potencial en el desarrollo natural del ecosistema. Así, la cantidad de nutrientes que llega al suelo disminuye con la intensidad de clara. Esto ha sido comprobado en diferentes bosques, como pinares de *Pinus palustris* (Harrington y Edwards 1999), *Pinus sylvestris* (Blanco *et al.* 2003a) y *Pinus pinaster* (Montero *et al.* 1999), así como en robledales de *Quercus pyrenaica* (Cañellas *et al.* 1996) y castañares de *Castanea sativa* (Tokar 1998). Esta disminución puede provocar a largo plazo una reducción en la cantidad de nutrientes disponibles para los árboles, alterando los ciclos de nutrientes del ecosistema y afectando a la capacidad del lugar para producir madera (Kimmins 1997). Por lo expuesto más arriba, se deduce que la sustitución de una especie forestal por otra puede provocar a largo plazo cambios en la fertilidad del suelo. No solamente puede cambiar la cantidad de nutrientes aportada al suelo por el desfronde, sino también la variación estacional de estos aportes. Por ejemplo, en el País Vasco, Pozo *et al.* (1997) mostraron cómo plantaciones riparias de *Eucalyptus globulus* (pico en verano) aportaban un 67% menos de nitrógeno al río, que bosques riparios de frondosas (pico en otoño). Por ello, estas plantaciones pueden afectar, tanto al ciclo de nutrientes en las aguas dulces, como al ciclo de nutrientes en el bosque.

TABLA 17.1

**APORTES ANUALES DE NUTRIENTES MINERALES AL SUELO (KG HA<sup>-1</sup> AÑO<sup>-1</sup>)  
POR EL DESFRONDE, EN PLANTAS CADUCIFOLIAS (ANGIOSPERMAS) Y  
PERENNIFOLIAS (ANGIOSPERMAS Y GIMNOSPERMAS) EN EL SUR DE EUROPA**

Localidad	Especie	N	P	K	Ca	Mg	Referencia
<b>Caducifolias (angiospermas)</b>							
Cuenca del Agüera (Bizkaia, Cantabria)	<i>Quercus robur</i>	88,0	2,9	–	–	–	Molinero 2000
Sierra de Gata (Salamanca)	<i>Quercus pyrenaica</i>	40,8	2,7	8,4	21,3	6,1	Gallardo <i>et al.</i> 1998
Sierra de Gata (Cáceres)	<i>Castanea sativa</i>	58,0	7,9	21,7	26,1	13,3	Gallardo <i>et al.</i> 1998
Etnia (Italia)	<i>Castanea sativa</i>	10,3	1,8	7,3	12,8	6,4	Santa Regina <i>et al.</i> 2001
Macizo Central (Francia)	<i>Castanea sativa</i>	43,7	–	17,3	10,4	5,0	Santa Regina <i>et al.</i> 2001
Sierra de la Demanda (Burgos, Logroño)	<i>Fagus sylvatica</i>	39,8	0,3	16,5	26,0	4,9	Santa Regina y Tarazona 2000
Valle de Santa Fe, Montseny (Barcelona)	<i>Fagus sylvatica</i>	25,3	1,8	22,6	38,0	4,5	Ferrés <i>et al.</i> 1984
<b>Perennifolias</b>							
<b>Angiospermas</b>							
La Castanya, Montseny (Barcelona)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	35,0	4,3	21,9	47,8	5,9	Ferrés <i>et al.</i> 1984
Torrent de la Mina, Montseny (Barcelona)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	37,0	2,5	11,7	33,0	3,5	Escarré <i>et al.</i> 1999b
L'Avic, Prades (Tarragona)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	25,5	2,1	20,9	31,8	3,1	Escarré <i>et al.</i> 1999b
Montpellier (Francia)	<i>Quercus ilex ssp. ilex</i>	27,4	1,6	12,4	47,5	3,8	Rapp <i>et al.</i> 1999
Muñovela (Salamanca)	<i>Quercus ilex ssp. ballota</i>	23,7	1,8	12,0	17,9	2,6	Martín <i>et al.</i> 1996
Montpellier (Francia)	<i>Quercus coccifera</i>	22,2	0,8	9,7	36,5	2,7	Lossaint y Rapp 1971*
Cuenca del Agüera (Bizkaia, Cantabria)	<i>Eucaliptus globulus</i>	40,0	1,4	–	–	–	Molinero 2000
Furadouro (Portugal)	<i>Eucaliptus globulus</i>	15,0	0,8	–	–	–	Madeira <i>et al.</i> 1995
<b>Gimnospermas</b>							
Sierra de la Demanda (Burgos, Logroño)	<i>Pinus sylvestris</i>	46,3	0,2	8,6	19,7	2,9	Santa Regina y Tarazona 2000
Pirineos (Aragón)	<i>Pinus sylvestris</i>	26,1	1,3	9,8	44,9	3,1	Alvera 1980
Montpellier (Francia)	<i>Pinus halepensis</i>	28,0	4,2	5,7	39,5	4,7	Rapp 1978
Cuenca de Duero (Zamora)	<i>Pinus pinaster</i>	8,4	0,8	0,8	11,0	3,3	Hernández 1989
El Puerto (Ciudad Real)	<i>Pinus pinaster</i>	14,0	1,3	7,1	20,6	5,0	Montero <i>et al.</i> al 1999
Cuenca del Duero (Zamora)	<i>Pinus pinea</i>	14,4	2,2	3,3	14,6	4,7	Hernández 1989
Posadero (Bizkaia)	<i>Pinus radiata</i>	45,7	1,7	12,0	15,5	3,7	González-Arias <i>et al.</i> 1998
Valle de Santa Fe, Montseny (Barcelona)	<i>Abies alba</i>	21,9	2,3	15,9	37,3	3,1	Ferrés <i>et al.</i> 1984

\* En Gray y Schlesinger 1981.

### 3.4. Otras pérdidas

El lavado de nutrientes de las hojas o pluviolavado constituye en promedio, el 15% del retorno anual de nutrientes de la biomasa vegetal aérea al suelo (Chapin *et al.* 2002). La lluvia disuelve los nutrientes de las hojas y el tronco, y los transporta hasta el suelo como trascolación o escorrentía cortical. La concentración de nutrientes en la escorrentía cortical suele ser alta, pero su importancia con respecto a la trascolación es baja, ya que normalmente sólo una pequeña parte del agua sigue esta vía. La cantidad de lluvia necesaria para que empiecen la trascolación o la escorrentía cortical, varía dependiendo de la estructura aérea de la vegetación (Terradas 2001). Las cantidades de agua y de nutrientes que siguen estas vías pueden ser, por tanto, modificadas en cierto grado por el gestor forestal.

Generalmente, los herbívoros consumen una pequeña proporción (1 a 10%) de la producción primaria (Chapin *et al.* 2002), aunque en ciertos hábitats mediterráneos, los ungulados pueden llegar a consumir más del 50 % de la misma (Zamora *et al.* 2001) (ver capítulo 13). Los herbívoros tienen un impacto en el ciclo de nutrientes mucho más grande de lo que sugieren las pérdidas en biomasa. Por un lado, la herbivoría precede a la retranslocación, y las pérdidas por unidad de biomasa vegetal de N y P debidas a los herbívoros son el doble que aquellas debidas al desfronde (Chapin *et al.* 2002). Por otro lado, la defoliación por herbívoros, puede obligar a los árboles a agotar sus reservas para producir hojas nuevas, siendo estas últimas de menor calidad. Así, por ejemplo, después de un ataque de procesionaria en pino durante dos años, se determinó que la cantidad de nitrógeno en las acículas se había reducido hasta la mitad (Battisti 1998 en Zamora *et al.* 2001). Siguiendo el ciclo de nutrientes, la mayoría de los nutrientes transferidos desde las plantas a los herbívoros ungulados son devueltos rápidamente al suelo en las heces y la orina, y están en breve tiempo en formas disponibles para la absorción por las plantas, aunque parte del N puede ser perdido por volatilización (Singer y Schoenecker 2003). Los herbívoros en general, pueden alterar de manera importante los sumideros y los flujos de N, a través de distintos mecanismos, con lo que su gestión puede ser crucial en muchos ambientes mediterráneos.

### 3.5. Descomposición

La descomposición es el proceso general de transformación de la materia orgánica muerta procedente del desfronde, raíces, animales y microorganismos, en nutrientes inorgánicos directamente disponibles para las plantas y en dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>). Es por tanto, el proceso clave que enlaza el ciclo interno de nutrientes con la productividad del bosque. Esta materia orgánica muerta se acumula inicialmente en la capa superficial del suelo, llamada mantillo. A medida que avanza la descomposición, se liberan nutrientes inorgánicos, que son asimilados por las plantas y los microorganismos. El material restante, el humus, libera nutrientes poco a poco durante décadas o siglos. La descomposición puede dividirse en tres procesos: lavado, fragmentación de materia orgánica y degradación química (Landsberg y Gower 1997, Waring y Running 1998). El lavado es un proceso físico por el que los iones minerales y pequeños compuestos orgánicos de la materia orgánica muerta, se disuelven en el agua y pasan al suelo. Los animales del suelo, fragmentan y mezclan la hojarasca con el suelo mineral, aumentando la superficie y las oportunidades de colonización para los microorganismos. Durante la degradación química, se producen CO<sub>2</sub>, agua, y energía para los microorganismos (bacterias, hongos y actinomicetes). Los microorganismos pueden actuar como sumideros (inmovilización) o fuentes (mineralización) de carbono y nutrientes, controlando la disponibilidad de nutrientes para la vegetación. En ecosistemas forestales, se suele considerar que valores de la relación C:N mayores de 25, indican que no hay liberación neta de nitrógeno en la materia orgánica en descomposición (Chapin *et al.* 2002).

La descomposición está controlada por tres tipos de factores: 1) el ambiente físico, principalmente la temperatura y la humedad del suelo; 2) la cantidad y la calidad de la hojarasca disponible para los descomponedores, y 3) las características de las comunidades de invertebrados y microorganismos (Swift *et al.* 1979). La actividad microbiana aumenta 2,4 veces con un aumento de temperatura de 10 °C ( $Q_{10} = 2,4$ ; Raich y Schlesinger 1992), siendo los rangos óptimos de funcionamiento para las enzimas que intervienen en los procesos de descomposición de entre 20 y 30 °C (Gallardo 2001). En ecosistemas mediterráneos, la temperatura y la humedad del suelo interactúan de tal forma, que el proceso de descomposición puede estar ralentizado en invierno por las bajas temperaturas, cuando hay disponibilidad de agua, y en

verano por la baja disponibilidad de agua cuando las temperaturas son favorables (Gray y Schlesinger 1981). En estos ecosistemas, las características intrínsecas de la hojarasca que generalmente más influyen la tasa de descomposición son la dureza, y la concentración de lignina, cutina, nutrientes y polifenoles (Gallardo 2001). Además, si el resto de los factores son iguales, los tejidos con una relación superficie:volumen pequeña (p. ej. troncos) se descompondrán más lentamente que tejidos con una relación mayor, lo que indica la importancia de los microartrópodos como agentes fragmentadores de la hojarasca (Landsberg y Gower 1997).

El tiempo medio de residencia del N y el P en la materia orgánica del suelo, aumenta en el orden siguiente: bosque mediterráneos (N = 3,6 años, P = 0,9 años), árboles caducifolios en bosques templados (N = 5,5, P = 5,8), coníferas en bosques templados (N = 17,9, P = 15,3) (Cole y Rapp 1981). Estas son estimas del tiempo medio total que tardan estos nutrientes en liberarse de la materia orgánica. Durante ese periodo, las cantidades que se van a ir liberando, variarán principalmente en función de los procesos de inmovilización y mineralización por los microorganismos. Así, en ecosistemas mediterráneos la mineralización del N suele tener un comportamiento estacional con valores máximos en primavera y otoño (Serrasolses *et al.* 1999). Este tipo de información es muy útil para el gestor forestal ya que da una idea de los nutrientes disponibles para las plantas, y por tanto de su producción potencial. A modo de ejemplo, en bosques de encinas de Montseny se ha estimado una liberación anual de 35 kg N ha<sup>-1</sup> desde la hojarasca en el mantillo, que constituye 5,6 % del N contenido en el suelo orgánico (i. e., niveles L, F, H), mientras que en los 20 primeros cm del suelo mineral se liberan 80 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, constituyendo el 0,87 % de las reservas de N del suelo mineral (1,5-2 m) (Serrasolses *et al.* 1999). Si tenemos en cuenta, que en condiciones normales estos bosques necesitan 44,5 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (Escarré *et al.* 1999b) para satisfacer su crecimiento anual, las cantidades anuales de N liberadas, son más que suficientes para mantener la producción primaria.

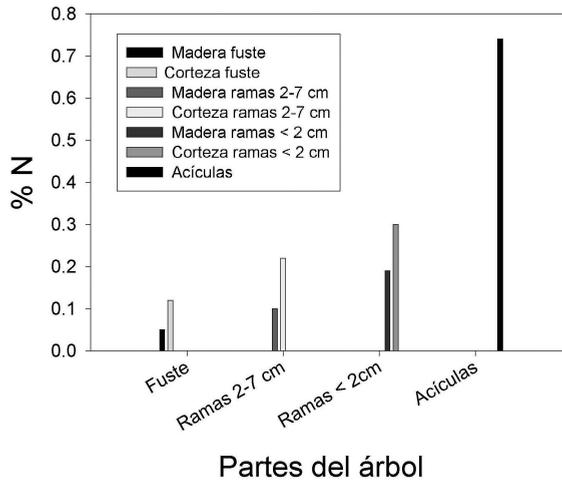
La cantidad y calidad de la materia orgánica, y sus tasas de descomposición, ejercen un fuerte control sobre la disponibilidad de algunos nutrientes para las plantas, y por tanto sobre el crecimiento de las mismas. Para conseguir una producción sostenible, el gestor forestal tiene que mantener la materia orgánica del suelo, y un balance equilibrado entre las tasas de descomposición, la reserva de nutrientes disponibles en el suelo, y el crecimiento del bosque. El estudio de la influencia de las prácticas forestales sobre los procesos que controlan el contenido de carbono del suelo, como el flujo de CO<sub>2</sub>, la formación de humus y la descomposición, es necesario para prever el efecto de ciertas prácticas sobre la productividad (Landsberg y Gower 1997). A veces, no es fácil decidir si los efectos de una práctica beneficiarán o no a este balance. Por ejemplo, un aumento en la descomposición tras una clara puede ser negativo a largo plazo al aumentar las salidas de nutrientes del ecosistema, pero también puede facilitar el desarrollo de nuevos árboles (Smidt y Puettmann 1998). También, si la descomposición es muy lenta se puede acumular mucha hojarasca en el mantillo, aumentando el riesgo de incendios. Si es muy rápida, o demasiado rápida para que los nutrientes liberados sean absorbidos por la vegetación, se puede llegar a pérdidas de fertilidad del suelo a largo plazo. Otras veces, las decisiones son más sencillas. Por ejemplo, plantar especies con hojarasca rica en nutrientes junto a plantas de crecimiento lento puede mejorar la productividad. En Suecia, el abeto noruego crece mejor en cultivos mixtos que en monocultivos debido en parte a que su hojarasca se descompone más rápidamente cuando está mezclada con hojarasca de especies caducifolias, más ricas en nutrientes (Sverdrup and Stjernquist 2002). Generalmente, las preparaciones del suelo que favorecen la reducción del tamaño de los residuos vegetales, facilitan la descomposición y liberación de nutrientes al aumentar la relación superficie:volumen (Johnson 1992). Si la retención de nutrientes en suelo es buena, esta práctica puede ser muy positiva para favorecer la producción.

La prácticas forestales pueden afectar en distinto grado, según el contexto (especie, situación geográfica, época del año, etc), a los tres factores que controlan las tasas de descomposición. De entre todas las prácticas forestales, quizás las que más se han estudiado en relación a la descomposición son las cortas a hecho y claras, y la fertilización. Varios estudios han constatado una disminución (p. e.j. Whitford *et al.* 1981) o un aumento (p. ej. Gholz *et al.* 1985) de las tasas de descomposición después de cortas a hecho. Similares resultados ocurren con las claras: aumento (p. ej. Smidt y Puettman 1998), sin cambios (p. ej. Kim *et al.* 1996), disminución (p. ej. Berg 1988). Esta falta de un patrón consistente puede tener relación con la variación en la importancia relativa de la temperatura, la humedad del suelo y los organismos descomponedores. Aunque muchas veces las fuertes interacciones entre estos factores hacen difícil dilucidar las relaciones causa-efecto. Edmonds (1991), en una revisión sobre la influencia de las cortas de árboles sobre la descomposición, comprobó que en latitudes altas (más de 55° N) el resultado más común era la aceleración del proceso de descomposición, mientras a latitudes bajas (menos de 46° N) la proporción se invertía, siendo más común que el proceso de descomposición resultase frenado tras las cortas. Este patrón parece indicar que la descomposición a altas latitudes está limitada por la temperatura (Landsberg y Gower 1997). El aumento de CO<sub>2</sub> en la atmósfera podría producir un aumento del desfronde (Stock y Midgley 1995) y de la relación C:N, disminuyendo las tasas de descomposición y mineralización (Strain y Thomas 1995). Por otro lado, este aumento de CO<sub>2</sub> puede favorecer un aumento en la producción de raíces finas, que tienen tasas de descomposición relativamente altas (Bonan 2002). En este posible escenario, en ecosistemas mediterráneos bajos en nutrientes, donde el fuego es el principal agente mineralizador, la hojarasca podría acumularse más rápidamente y conducir a fuegos más regulares e intensos. En ecosistemas mediterráneos ricos en nutrientes, donde los procesos de descomposición son responsables de la renovación de nutrientes, los cambios en la calidad de la hojarasca afectarían no sólo a la descomposición y frecuencia de fuegos sino también a la herbivoría (Stock y Midgley 1995). Sin embargo hay datos experimentales que indican que los resultados podrían ser más complejos de lo anticipado (Bottner *et al.* 1995).

La fertilización generalmente aumenta la cantidad de carbono del suelo aunque no se conocen bien los mecanismos implicados (Johnson 1992). Los efectos de la fertilización sobre la descomposición son variables. Por un lado, esta variabilidad puede ser debida, en parte, a los diferentes tipos de fertilizantes usados y a sus efectos sobre los microorganismos del suelo (Fog 1988). Por otro, y en cuanto a la fertilización con nitrógeno, las pérdidas de peso de la hojarasca parecen depender del momento de la adición en relación al proceso de descomposición. Así, se ha comprobado que la adición de N al sistema acelera la descomposición en las etapas iniciales al aumentar la actividad microbiana, pero la retarda en las finales al inhibir la producción de enzimas lignolíticas por parte de los microorganismos (Berg *et al.* 2002).

#### 4. Sumideros de nutrientes

Generalmente, las mayores concentraciones de N, P y K en los árboles ocurren en las hojas (Fig. 17.3), seguidas por las raíces finas. Estas altas concentraciones reflejan la importancia de estos elementos en el metabolismo. La madera, en contraste, tiene concentraciones bajas de todos los elementos, debido a la gran proporción de xilema, que está formado por células muertas. El Ca, que está asociado a las paredes celulares, tiene concentraciones más altas en la madera que en otros tejidos. Las raíces medias y gruesas tienen concentraciones intermedias de nutrientes en sus tejidos (Chapin *et al.* 2002). Las relaciones para distintos nutrientes entre distintas partes del árbol pueden servir para evaluar la extracción de nutrien-



**Figura 17.3.** El contenido de nitrógeno y otros nutrientes (% peso seco) varía según la parte del árbol. Datos originales para *Pinus pinaster* Ait. en Montero *et al.* 1999. Medidas en cm corresponden a diámetros.

tes del ecosistema (Cuadro 1). Cuando consideramos todo el ecosistema forestal, la mayoría de los nutrientes en bosques templados suelen encontrarse en el suelo mineral (N = 69-84%) y el suelo orgánico (N = 6-21%) (Barnes *et al.* 1998), al igual que en ecosistemas mediterráneos como Montseny con 90 % del N en el suelo mineral y 6 % en el suelo orgánico (Escarré *et al.* 1999b).

La concentración de nutrientes de las hojas puede aumentar con las claras (Carlyle 1998) y la fertilización (p. ej. Rodà *et al.* 1999). Sin embargo, también puede disminuir, tanto con las claras (p. ej. Santa Regina y Tarazona 1999), como con la fertilización (Aerts 1996). Las disminuciones en las concentraciones parecen ser debidas a un efecto de dilución al aumentar la fotosíntesis y la cantidad de carbohidratos en las hojas (Schlesinger 1997). Este efecto de dilución podría resultar amplificado si las concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico continúan aumentando (Stock y Midgley 1995).

CUADRO 17.1

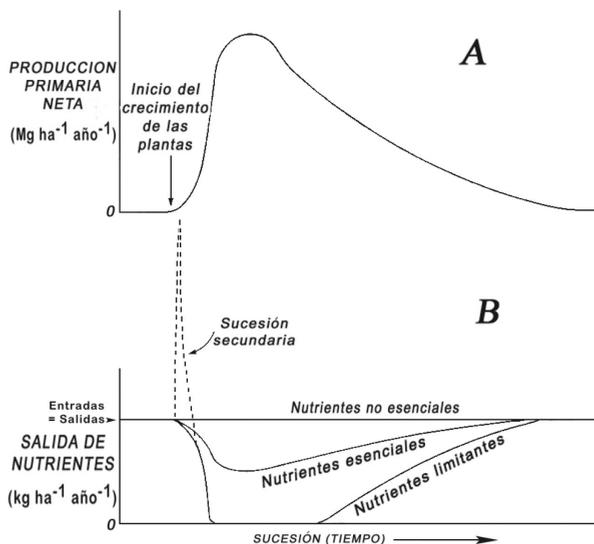
**INFLUENCIA DEL TURNO DE CORTA EN LAS PÉRDIDAS DE NUTRIENTES**

Las relaciones copa:fuste, corteza:madera, y albura:duramen tienen importancia para evaluar la extracción de nutrientes de un ecosistema forestal. Generalmente, la copa, la corteza y la albura tienen, respectivamente, concentraciones de nutrientes mayores que las del fuste, madera y duramen. Estas relaciones disminuyen con la edad del árbol, resultando en una disminución de la cantidad de nutrientes por unidad de biomasa (aunque la cantidad total de nutrientes en el árbol suele aumentar). En las rotaciones cortas se extraen pequeñas cantidades de biomasa con cantidades de nutrientes relativamente altas (especialmente si se retira el árbol entero). En las rotaciones largas se extrae más madera, pero con concentraciones de nutrientes más bajas. Por ejemplo, tres rotaciones de *Eucalyptus deglupta* de siete años extrajeron cerca del doble de K, Ca y Mg, y más biomasa, que una sola rotación de 21 años (Fölster y Khanna 1997). Tres rotaciones de 10 años de *Populus tremuloides*, extrayendo todo el árbol, aumentaron las pérdidas de N, P, K, y Ca por 345, 239, 234, y 173 % en relación a una sola rotación de 30 años (Boyle 1975, en Kimmins 1997).

## 5. Cambios temporales en el ciclo de nutrientes

El conocimiento de los cambios temporales de los ciclos de nutrientes es fundamental para conseguir una gestión forestal sostenible. El balance entre entradas y salidas de nutrientes del ecosistema parece variar de forma predecible durante una sucesión. Según Vitousek y Reiners (1975) (Fig. 17.4), la retención de nutrientes de importancia para la biota depende de la producción primaria neta. Cuanto más alto sea el incremento anual de biomasa menores serán las pérdidas de nutrientes de un ecosistema. La retención será mínima en los estadios iniciales y más maduros, y máxima en estadios intermedios. Basándose en este tipo de conocimientos, el gestor forestal puede utilizar técnicas selvícolas, según el estadio sucesional del ecosistema, para compensar desequilibrios en el balance de nutrientes o manipular la sucesión. Por ejemplo, después de una corta a hecho el objetivo principal podría ser disminuir las pérdidas de nutrientes del ecosistema y acelerar la recuperación de los nutrientes perdidos.

A escalas geológicas de tiempo (miles a millones de años), los minerales primarios desaparecen del suelo gradualmente debido a la meteorización de la roca madre y la erosión (Chapin *et al.* 2002). La mayoría de los elementos que se siguen liberando son perdidos o se unen a moléculas minerales u orgánicas de forma irreversible. De esta forma el elemento limitante es primero el nitrógeno y gradualmente pasa a ser el fósforo, particularmente en los suelos más viejos, como los de ecosistemas mediterráneos de Australia y Sudáfrica (Allen *et al.* 1995). Las talas forestales hacen retroceder a la sucesión e inician una sucesión secundaria, que generalmente comienza con una disponibilidad de nutrientes mayor que las sucesiones primarias. Después de la perturbación, la combinación de altas tasas de descomposición y de mineralización, la ausencia de absorción de nutrientes por las plantas y las lluvias, pueden causar grandes pér-



**Figura 17.4.** Relación entre la producción primaria neta (PPN) y la pérdida de nutrientes en ecosistemas terrestres durante las sucesiones primarias y secundarias. La figura A representa los cambios temporales de PPN durante una sucesión primaria (empieza sin materia orgánica en sustrato no alterado todavía por la biota), que aumenta rápidamente hasta llegar a un máximo y luego desciende gradualmente hasta cero. Una curva de forma similar se observaría durante una sucesión secundaria (p. ej. tras una tala). Las pérdidas de nutrientes son máximas al comienzo y al final de una sucesión, y mínimas en los estadios intermedios (Fig. B). Modificado a partir de Vitousek y Reiner (1975).

didas de nutrientes esenciales para las plantas (principalmente nitratos) hacia las aguas fluviales (Borman y Likens 1979) o subterráneas. Estos patrones normalmente son reversibles, y cuando la vegetación herbácea y arbustiva crece, el aumento de la absorción de nutrientes por las plantas hace disminuir las pérdidas de nutrientes. En esta fase, las entradas de la mayoría de los elementos en la precipitación y meteorización igualan a las salidas, ya que la producción primaria es todavía relativamente baja (Fig. 17.4 A y B). En los estadios intermedios de la sucesión la producción primaria neta y la eficiencia en la acumulación de nutrientes son máximas, siendo mínimas las pérdidas de nitrógeno y de otros elementos esenciales para el crecimiento de las plantas (Fig. 17.4 B). Se pasa de un ciclo abierto con posible importancia de la fijación de nitrógeno atmosférico, a un ciclo relativamente cerrado en el que el nitrógeno y otros elementos esenciales se reciclan dentro del ecosistema forestal. Si la biomasa y las reservas de los elementos se estabilizan en los últimos estadios de la sucesión, las pérdidas de elementos aumentan hasta que se igualan aproximadamente con las entradas de elementos (Fig. 17.4 B). Al igual que el balance de nutrientes, los procesos que forman los ciclos de nutrientes también parecen cambiar de manera predecible durante la sucesión (Cuadro 17.2).

El desarrollo sucesional de la estructura de la comunidad y el ciclo de nutrientes en ecosistemas mediterráneos está dominado por el papel del fuego. Después del fuego, la fijación de nitrógeno y la entrada de nutrientes atmosféricos pueden ser críticos para la recuperación del capital de nutrientes del ecosistema (Gray y Schlesinger 1981). Cuando los fuegos son frecuentes en una cuenca o región, las comunidades vegetales van a estar en distintos estadios sucesionales, con distintas acumulaciones de nutrientes, y por tanto con distintas eficiencias de retención de los mismos. Este tipo de información puede ser básico para determinar la capacidad de retención del ecosistema en relación a la deposición atmosférica (p. ej. aportes excesivos de N) o la fertilización con abonos, ocurriendo la retención mínima en los estadios iniciales y más maduros, y la retención máxima en estadios intermedios. Así una cuenca donde se exploten los bosques (p. ej. cortas a hecho o claras), y que además experimente incendios forestales, podría verse como un mosaico de manchas con distintas tasas de pérdidas de nutrientes según el estadio sucesional, perturbación (fuego o corta) y tamaño de la mancha. El conocimiento y modelado de los flujos de nutrientes dentro de cada mancha, las interacciones entre manchas y la salida de nutrientes hacia los ríos, puede permitir al gestor anticipar cambios en el ecosistema, y adaptar las técnicas forestales para conseguir los objetivos deseados (p. ej. calidad del agua y producción sostenible).

CUADRO 17.2

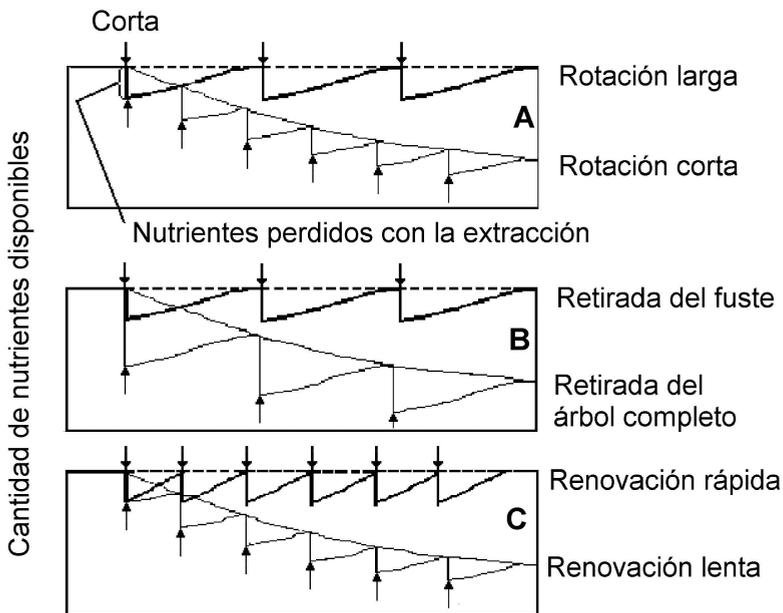
**FLUJOS DE NUTRIENTES EN BOSQUES BOREALES Y TEMPLADOS**

Landsberg y Gower (1997) han sintetizado la información existente sobre los cambios en la absorción, y las tasas de descomposición, mineralización y retranslocación durante sucesiones, en bosques templados y boreales. Las tasas de descomposición y de mineralización disminuyen según transcurre la sucesión. Esto es debido, a que a medida que el bosque envejece, aumentan los aportes de troncos grandes con alta relación C:N, que favorecen la inmovilización de los nutrientes por los microorganismos del suelo. Esta inmovilización reduce la disponibilidad de nutrientes para las plantas. Por otro lado, la absorción de nutrientes aumenta desde el comienzo de la sucesión, hasta que llega a un máximo en el momento en que se cierra el dosel arbóreo. Luego, según disminuye la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la absorción disminuye y la retranslocación aumenta. Este aumento de la retranslocación hace que la calidad de la hojarasca disminuya, contribuyendo a aumentar más la inmovilización de nutrientes en el suelo. Los bosques gestionados raras veces llegan al clímax, y los turnos de corta se planifican para cortar antes de que la producción neta y la absorción comiencen a disminuir, para maximizar los beneficios.

## 6. Efectos de la gestión en el ciclo de nutrientes y la fertilidad del suelo

La calidad del suelo es un factor clave en el manejo forestal sostenible porque define productividad actual y futura de la tierra. Entre los factores principales que mantienen la calidad del suelo se encuentra el mantenimiento de las reservas de nutrientes esenciales para las plantas, asegurando que estén disponibles en formas que las plantas puedan usar (Aber *et al.*, 2000). La magnitud de la pérdida de nutrientes debida a las talas, depende principalmente del tipo de nutriente, especie arbórea, edad de los árboles, densidad de la masa forestal, turno de corta, tipo de biomasa extraída (corteza, fuste, ramas, hojas, raíces), preparación del sitio (utilización de maquinaria pesada, quema de restos de corta, etc.), capacidad de retención del suelo, así como del clima (Kimmins 1997, Fisher y Binkley 2000, Attiwill y Weston 2001). Si la tala y la extracción de árboles ocurren más rápidamente que la recuperación de los nutrientes perdidos, el ecosistema sufrirá una pérdida neta de nutrientes, a no ser que se utilicen fertilizantes (Figura 17.5, Cuadro 17.3).

Hay numerosos estudios tanto empíricos (p. ej. Johnson *et al.* 1982) como de simulaciones con modelos (p. ej. Rolff y Agren 1999) que muestran cómo la extracción de todo el árbol (troncos, hojas, ramas, y a veces raíces) y/o el uso de rotaciones cortas, tienden a provocar importantes reducciones en las reservas de nutrientes del suelo. La estimas de estas reducciones podrían ser aún mayores si se consideraran también las pérdidas por lixiviados y volatilización (p. ej. si se queman los restos de corta). Sin embargo, hasta la fecha parece que hay pocas evidencias de que estas pérdida de nutrientes causen una disminución de la productividad (Grigal 2000). Esto es probablemente debido, a que es necesario la obtención de muchos datos a largo plazo para poder determinar la posible relación entre pérdidas de nutrientes y disminución de la productividad, y este tipo de estudios es raro (p. ej. Johnson y Todd 1998).



**Figura 17.5.** Representación gráfica del concepto de rotación ecológica. Relación entre la cantidad de nutrientes de un bosque y (A) la longitud de rotación, (B) la intensidad de la utilización y (C) las tasas de renovación de los nutrientes. Las líneas sin oscilaciones indican las tendencias esperadas a largo plazo (Kimmins 1997).

CUADRO 17.3  
TIPOS DE ROTACIÓN Y SOSTENIBILIDAD

Entre cortas debe transcurrir un tiempo mínimo para que el ecosistema se recupere y que es conocido como *rotación ecológica*. Frente a esta forma de determinar la rotación de un bosque, suelen imponerse otras como la *rotación técnica* (período necesario para producir un tamaño de tronco requerido), la *rotación económica* (período en el que el retorno anual de capital se maximiza) o la *rotación de volumen máximo* (período de tiempo en el cual se maximiza el incremento anual medio del volumen de fuste) (Kimmins 1997, Smith *et al.* 1997). Estos conceptos son válidos tanto para las talas finales cuyo objetivo es la producción comercial de madera, como para las actuaciones intermedias que buscan la mejora de la calidad de ésta, como es el caso de la práctica de las claras. Para llevar a cabo una explotación sostenible, debería considerarse la rotación ecológica como el mínimo periodo a considerar, ya que es el único que garantiza que la explotación del bosque pueda mantenerse a largo plazo.

Kozłowski *et al.* (1991), mencionan estudios donde se ha encontrado una disminución de la productividad en *Pinus radiata*, durante la segunda o tercera rotación, pero las causas no están claras. Tras revisar la bibliografía existente, Attiwill y Weston (2001) opinaron que en bosques naturales o seminaturales los largos turnos de corta (80-150 años), probablemente garantizan que se dé el tiempo suficiente para la recuperación de los nutrientes perdidos. En las plantaciones, los turnos son mucho más cortos, de alrededor de 10 años para fibra y de 15 a 50 años para madera, pero en este caso se utilizan fertilizantes regularmente, y este tipo de práctica tiende a aumentar. Estos autores concluyeron, que aunque existe un caso bien documentado (Keeves 1966) en el que se ha observado pérdida de nutrientes y disminución de la productividad, no se puede generalizar para todas las plantaciones. Es importante señalar, que a corto plazo, los cambios físicos del suelo causados por las actividades forestales (p. ej. compactación del suelo por maquinaria pesada), y la extracción de restos de corta y suelo mineral, representan la amenaza más grave para la productividad de una masa forestal, particularmente si la superficie afectada es relativamente extensa (Fox 2000, Grigal 2000).

La baja productividad de muchos ecosistemas forestales mediterráneos puede ser debida no sólo a la baja disponibilidad de agua en verano, sino también a la baja disponibilidad de nutrientes (Rodà *et al.* 1999, Escarré *et al.* 1999b). Según estos autores, siglos de explotación maderera y la ocurrencia frecuente de incendios (ver capítulo 4), podrían haber producido una disminución de la disponibilidad de nutrientes, aunque no conocemos estudios al respecto. Además, hay que tener en cuenta, que muchos bosques típicamente mediterráneos han sido relegados a terrenos marginales, dejando las mejores tierras para la agricultura y las plantaciones de árboles de crecimiento rápido (Terradas 1999). En algunos casos, las prácticas forestales han respetado sorprendentemente el balance sostenible de nutrientes. Por ejemplo, Rubio y Escudero (2003), han mostrado como los turnos de cortas a hecho de 50 años (prácticas forestales con al menos 200 años de antigüedad) en rodales de *Castanea sativa* en Cáceres, son suficientes para que se recupere el suelo de las grandes pérdidas de materia orgánica, N y K causadas por las cortas.

No nos podemos olvidar, que, aunque la sostenibilidad de la explotación debería tener como base la rotación ecológica, generalmente, es la rotación económica la que marca los pasos a seguir. Sin embargo, debido a la importancia económica de la producción forestal, los estudios de ciclos de nutrientes en bosques están aumentando (Krebs 2001). Es quizás por esta razón, que los ciclos de nutrientes suelen tener los precios más altos en valoraciones económicas de los servicios de los ecosistemas (Constanza *et al.* 1997). En este contexto, en muchos

bosques suecos, las cortas con extracción de todo el árbol no son sostenibles, a menos que se añadan al suelo potasio y fósforo en el sur del país, y magnesio y potasio en el norte (Sverdrup 2002). Este tipo de problemas ha llevado a que en Suecia se estén desarrollando métodos de bajo costo para evaluar la sostenibilidad de nutrientes (P, Ca, Mg y K) en bosques privados (Sverdrup y Stjernquist 2002). En este escenario futuro de los bosques suecos, las cantidades de nitrógeno, fósforo, calcio, potasio y magnesio de un suelo forestal tendrán un valor monetario en el mercado (Sverdrup *et al.* 2002). Es de esperar, que este cambio de filosofía, que internaliza los costes de los nutrientes en el sistema económico, sea pronto adoptado por más países.

## 7. Modelos de ciclos de nutrientes y su aplicación en la gestión forestal

En los últimos años se han desarrollado muchos modelos que simulan los procesos ecológicos de un bosque, y su uso se está revelando de gran importancia para desarrollar una gestión forestal que busque la sostenibilidad del sistema de explotación. Estas herramientas permiten que sistemas complejos y no lineales sean investigados y los datos conseguidos puedan ser interpretados (Wallman *et al.* 2002).

Pueden distinguirse varios grupos de modelos en función de las aproximaciones que se utilizan para simular cada uno de los procesos, especialmente los relacionados con el suelo del bosque, elemento clave en la fertilidad del ecosistema. En primer lugar, los más realistas proceden de formulaciones teóricas que tratan de describir el ecosistema con el máximo detalle posible. Sin embargo, estos modelos suelen omitir uno o más procesos claves para centrarse en otros, por lo que su utilidad está limitada en cuanto a las cuestiones de manejo forestal que pueden responder (Kimmins 1997). Dentro de este grupo se encuentra el modelo Q de Agren y Bosatta (1996), que partiendo de conceptos simples es capaz de explicar tanto la evolución de los nutrientes en el suelo como en los árboles o en el conjunto del ecosistema. Este modelo teórico se ha mostrado útil para simular diferentes cuestiones silvícolas en Suecia (p. ej. Agren e Hyvönen 2003). También Rolff y Agren (1999) llegan a mostrar cómo el acortamiento de las rotaciones y la retirada del árbol completo pueden suponer un descenso a largo plazo del valor de la madera obtenida. Sin embargo, la gran cantidad y complejidad de los parámetros a determinar reduce en gran parte las posibilidades de utilizar este modelo en zonas fuera de las estudiadas por los autores, siendo necesarios trabajos previos para calibrar el modelo. A pesar de ello, su desarrollo teórico del proceso de descomposición es el más evolucionado hasta ahora.

En un nivel más bajo de realismo se encuentran los llamados modelos híbridos, que utilizan datos empíricos o históricos y simulaciones de los procesos más importantes. Estos modelos proporcionan flexibilidad ante los cambios, y evitan la complejidad de los modelos basados únicamente en procesos fisiológicos (Kimmins 1997). Estos son los modelos más empleados en la actualidad, siendo el más conocido el modelo CENTURY, desarrollado por Parton *et al.* (1987). CENTURY es un modelo mecanicista basado en datos empíricos y procesos fisiológicos, siendo posiblemente el más complejo de los desarrollados hasta ahora, ya que pretende simular gran cantidad de procesos e interacciones. Para que funcione el modelo, es necesario determinar gran cantidad de parámetros iniciales, muchos de los cuales no están disponibles o no se miden de forma rutinaria en los trabajos de investigación forestal. Esto obliga a utilizar muchas asunciones, y datos bibliográficos o calculados mediante otros modelos (Landsberg 2003), lo cual añade incertidumbre al resultado final. Si se compara con otros modelos, el proceso de descomposición en CENTURY podría considerarse una sim-

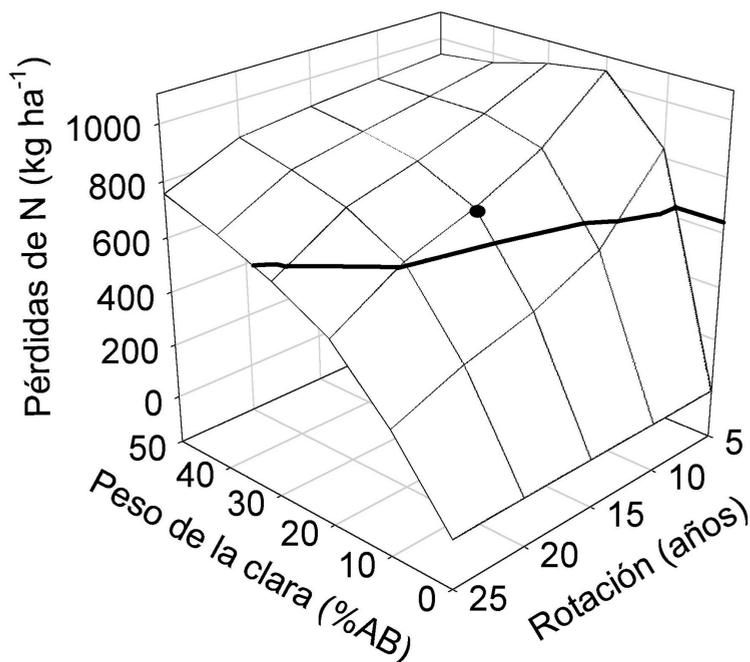
plificación de la teoría de Agren y Bosatta (1996), ya que en vez de considerar la hojarasca como un continuo de materia con diferentes grados de calidad, considera cuatro compartimentos, desde la hojarasca recién caída hasta la materia orgánica estable. Con un nivel de complejidad similar se encuentran los modelos SIMA (Mäkipää, *et al.*, 1998), FORSANA (Grote *et al.* 1998), CenW (Kirschbaum 1999) y EFIMOD 2 (Komarov *et al.* 2003), entre otros. Todos estos modelos han sido utilizados con éxito para simular la evolución del ciclo de nutrientes cuando el bosque se somete a diferentes acciones silvícolas, y parecen ajustarse a los datos observados en las condiciones para las que han sido desarrollados. De este tipo de modelos destaca el modelo FORECAST (Kimmins *et al.* 1999), que se enfoca específicamente en la disponibilidad de nutrientes. Este modelo ha sido utilizado con éxito para simular la acumulación de carbono en bosques boreales (Seely *et al.* 2002), para escoger entre diferentes tipos de rotaciones (Welham *et al.* 2002) o para establecer el uso de la materia orgánica del suelo como un criterio de la sostenibilidad relativa de las diferentes alternativas de manejo (Morris *et al.* 1997). Actualmente se está integrando el uso de este modelo en un proceso jerárquico de toma de decisiones para evaluar a nivel regional estrategias de manejo forestal que integren aspectos sociales, económicos y biológicos (J. P. Kimmins, comunicación personal).

Por último, los modelos más simples no pretenden explicar los procesos en profundidad, si no que establecen predicciones por medio de regresiones o de colecciones históricas de datos. En determinados casos, estos modelos pueden considerarse soluciones particulares de los anteriores. Por ejemplo, el modelo de Olson (1963) para el proceso de descomposición puede considerarse una solución particular de la teoría desarrollada por Agren y Bosatta (1996), como estos mismos autores señalan. Estos modelos pueden ser muy útiles, ya que son fáciles de comprender y utilizan pocos datos, permitiendo explorar las tendencias futuras que seguirá el bosque al estar sometido a diferentes tipos de manejo. Un modelo de este tipo utilizado actualmente es NuCSS (Verburg y Johnson 2001). En otra categoría, merece la pena también mencionar los modelos que operan a nivel de cuenca, como MAGIC, que es un modelo biogeoquímico para predecir los efectos de la deposición ácida, muy utilizado en el norte de América y Europa. Àvila (1999) utilizó este modelo, en cuencas de Montseny y Prades, para predecir el efecto de distintas combinaciones de deposición ácida, turnos de corta e intensidad de corta, en el porcentaje de saturación de bases (suelo y río) y alcalinidad (río). Esta simulación confirmó la sostenibilidad, en cuanto a los parámetros medidos, de la gestión forestal actual en Montseny, y detectó la necesidad de más información en Prades para aplicar el modelo correctamente.

El uso de un modelo en la gestión forestal depende de varios factores. En primer lugar, el modelo debe ser adecuado para los objetivos escogidos. Si se pretende explorar el comportamiento de un rodal a largo plazo, el uso de modelos basados en procesos fisiológicos diseñados que simulan variaciones en plantas individuales no parece muy adecuado. En segundo lugar, debe ser posible inspeccionar y entender las reglas y principios que el modelo está usando, a la vez que debe poder probarse el modelo para las condiciones de uso (Wallman *et al.* 2002). Esta condición implica que la mayoría de los modelos actuales, desarrollados para latitudes altas de América o de Europa, necesitan una comprobación rigurosa en condiciones mediterráneas, ya que no suelen contemplar las particularidades de los ecosistemas más meridionales, como una respuesta diferente de la descomposición a las claras (Blanco *et al.* 2003b), o la mayor importancia de la biomasa subterránea en bosques de quercíneas respecto a los de coníferas. En tercer lugar, debe tenerse en cuenta la escala, tanto espacial como temporal, ya que los modelos difícilmente se integran en escalas diferentes a las empleadas en su desarrollo (Agren *et al.* 1991). Por último no debe olvidarse que los mejores modelos no son

los más complejos, si no que los que con un adecuado nivel de acercamiento a la realidad necesitan un esfuerzo asumible para determinar sus parámetros.

Como ejemplo de la utilidad de los modelos, puede citarse el uso de un modelo de simulación para estudiar la sostenibilidad de la práctica de claras en los Pirineos llevado a cabo por el Grupo de Ecología de la Universidad Pública de Navarra. El modelo utilizado en este trabajo simuló los principales flujos de nutrientes del bosque: crecimiento, desfronde, retranslocación, descomposición, absorción radicular y manejo silvícola, obteniéndose las pérdidas potenciales de nutrientes que sufre un bosque durante su explotación (Fig. 17.6). Estas pérdidas son la suma de los nutrientes extraídos del bosque más los arrastrados por lixiviación cuando la mineralización desde los restos vegetales en descomposición supera a la absorción radicular de los árboles. Puede establecerse como criterio de sostenibilidad que las pérdidas por causas antrópicas no superen las entradas al ecosistema de forma natural, o de lo contrario sería necesaria la fertilización para evitar un descenso en las reservas de nutrientes. Asumiendo este criterio, por medio del modelo puede escogerse un plan de claras, es decir, una combinación de porcentaje de área basal a retirar y de los años entre claras sucesivas unido a la elección de la extracción del fuste o del árbol completo, que permanezca dentro de los límites de la sostenibilidad. También por medio de éste u otros modelos similares puede estudiarse el efecto del cambio global sobre los ciclos de nutrientes y la sostenibilidad de la gestión forestal. Así, es esperable que las emisiones antrópicas eleven la cantidad de nitrógeno y otros nutrientes que entran al ecosistema por medio de la deposición atmosférica. En el modelo esto



**Figura 17.6.** Salidas potenciales de nitrógeno acumuladas del ecosistema por influencia humana (extracción de árboles + aumento en lixiviado) para distintas intensidades de claras y tiempo entre claras, en un bosque de *Pinus sylvestris* L. del Pirineo navarro, tras 68 años de manejo continuado, extrayendo el árbol completo. La línea horizontal representa los aportes externos acumulados durante ese tiempo y son el límite de sostenibilidad ecológica (asumiendo una deposición atmosférica de  $10 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). El punto corresponde a la silvicultura recomendada para ese bosque (claras del 30% del área basal cada 10 años).

supondría una elevación del nivel límite de extracción de nutrientes (Fig. 17.6, línea horizontal). Sin embargo, un aumento de las temperaturas provocaría una descomposición más rápida de los restos vegetales, por lo que aumentaría la mineralización de los nutrientes de la hojarasca en descomposición y como consecuencia también aumentarían las pérdidas potenciales por lavado.

## 8. Carencias en la investigación

Dentro de las necesidades de investigación forestal existentes, nos referiremos a las principales que se derivan de aspectos comentados en este capítulo. Estas vías de investigación son las siguientes: 1) Hacen falta muchos más estudios integrales de ciclos de nutrientes durante más de un turno de corta, para evaluar la sostenibilidad de prácticas forestales. La mayoría de los estudios consultados no relacionan empíricamente los flujos de nutrientes con la gestión forestal, y cuando lo hacen, generalmente, abordan aspectos parciales del ciclo de nutrientes; 2) En general, y dado que las interacciones entre distintos procesos de los ciclos de nutrientes se manifiestan de distinta forma según el contexto espacial y temporal, es necesaria la realización de más estudios a nivel local, para determinar las características particulares de los ciclos en cada sitio. Estos estudios a nivel local, podrían ayudar a dilucidar los mecanismos que explican la variabilidad de los ciclos de nutrientes a distintas escalas espaciales y temporales; 3) Los efectos de una práctica forestal pueden estar influenciados por las prácticas forestales que han tenido lugar previamente. Hacen falta buenos diseños experimentales pensados para dilucidar este tipo de efectos; 4) La información sobre los cambios de los distintos procesos que integran el ciclo de nutrientes durante la sucesión está muy fragmentada. Existe aun menos información sobre cómo las prácticas forestales alteran estos procesos a lo largo del tiempo. Hay datos que apoyan la hipótesis de Vitousek y Reiner (1975) sobre el balance entre las pérdidas de nutrientes del ecosistema forestal y la producción primaria neta (Gorham *et al.* 1979). Sin embargo, la mayoría de la información existente proviene de estudios realizados en latitudes altas (Estados Unidos, Canadá y norte de Europa). Los patrones pueden ser distintos en ecosistemas mediterráneos, donde las características climáticas y los regímenes de perturbaciones naturales y antrópicas son muy diferentes de los de las latitudes altas; 5) La complejidad de los procesos que integran los ciclos de nutrientes, hacen necesaria la creación de más modelos matemáticos que integren los distintos procesos en ecosistemas mediterráneos, o en su defecto, la adaptación de modelos de otras latitudes a los ambientes mediterráneos; 6) La forma más común de calcular la absorción radicular es mediante balance de masas teniendo sólo en cuenta la biomasa aérea. Esto da lugar a valores de absorción más bajos de los reales. Hacen falta más estudios en los cuales la absorción se mida directamente, o indirectamente teniendo en cuenta las partes aéreas y subterráneas de los árboles; 7) Los bosques de galería tienen una función primordial para amortiguar los efectos de las prácticas forestales sobre la calidad de las aguas. Hace falta más información en distintas áreas geográficas sobre la influencia de la anchura mínima de la masa forestal, la densidad de árboles y los tipos de especies, en el ciclo de nutrientes, y especialmente sobre la absorción de nutrientes lavados de zonas pendiente arriba, donde han tenido lugar actividades forestales. Para ello es importante la colaboración entre ecólogos terrestres y limnólogos.

## 9. Implicaciones y perspectivas para la gestión

Vivimos en un mundo con cambios cada vez más rápidos, donde la gestión forestal se tiene que adaptar, principalmente, a las nuevas demandas de la sociedad sobre el bosque (i.e.,

multifuncionalidad), a cambios ambientales a nivel global (CO<sub>2</sub>, temperatura, deposición de N, lluvia ácida), mercados madereros cada vez más competitivos, gestión a escalas temporales y espaciales mayores (p. ej. decenios y cuencas) y ordenación de bosques con distintas finalidades (gradiente producción-conservación).

En este escenario cambiante y complejo, cobra cada vez más importancia el conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas, es decir, de los flujos de energía, agua, carbono y nutrientes. Son estos flujos, como hemos visto en este capítulo sobre los nutrientes, los que comunican por un lado, los compartimentos de un ecosistema dado, y por otro, los distintos ecosistemas. Es por ésto, y sin olvidar la relación entre la estructura y la función, que si queremos entender y predecir el cambio en un ecosistema forestal y su influencia sobre ecosistemas adyacentes, es básico conocer su funcionamiento. Por ejemplo, muchos estudios de talas de bosques han mostrado como al alterar la estructura de la vegetación (paso de especies arbóreas a herbáceas), generalmente, los ciclos de nutrientes se vuelven más abiertos, y se produce un flujo de nutrientes más directo desde la atmósfera a los ríos, a través de los bosques. En un posible escenario de aumento excesivo de la deposición de N atmosférico, podríamos prever en este ecosistema, un aumento de la acidez del suelo y de las entradas de N a los ríos, y tal vez problemas de eutrofización. Por tanto, las tasas de retirada de los árboles y el resto de actividades que potencialmente pueden afectar a los sumideros y flujos de nutrientes, deberían ser planeados de forma que respeten la circulación natural de los elementos, con el objetivo de reducir o detener la degradación a largo plazo de los sumideros de nutrientes del suelo, y mantener o restaurar la productividad y otras funciones de la masa forestal.

En los ecosistemas mediterráneos la importancia de la explotación maderera disminuye considerablemente con respecto a la de latitudes altas. Los gestores forestales que trabajan en estos ambientes deben pensar en términos de cómo utilizar la información sobre ciclos de nutrientes en cada caso, para mejorar también prácticas forestales relativamente más importantes, como por ejemplo, la regeneración, la reforestación y la restauración de suelos. La tarea no es fácil, pues se trabaja en ecosistemas muy antropizados (ver capítulo 1) donde muchas variables influyen en los ciclos (p. ej. fuego, herbívoros, deposiciones atmosféricas de distintos orígenes, y el creciente aumento de la urbanización y la desertificación). El reto aumenta al considerar los efectos posibles y patentes de los cambios globales (p. ej. aumento de frecuencia de fuegos e impredecibilidad e intensidad de las lluvias), y las demandas sociales por reducir las externalidades de las prácticas forestales (p. ej. efectos sobre la calidad del agua). Estos cambios de escala global son incontrolables por el gestor, y resaltan la importancia de la gestión del suelo, cuyos sumideros y flujos sí que pueden manipularse en muchos casos para llegar a objetivos realistas. Esto nos lleva a una gestión adaptable, donde la experimentación tiene un papel importante (Everet *et al.* 1994), y a la necesidad de abordar cada problema o situación utilizando las escalas espaciales y temporales adecuadas. En este sentido, los modelos matemáticos tienen una misión importante de integración y comprensión de la información (ver capítulo 9), dirigida hacia la predicción de escenarios futuros, lo cual posibilita al gestor anticiparse a los cambios.

## Agradecimientos

Las figuras 1,2, y 4 fueron hechas por Manaïk Riviere (merci aussi à Armando Productions). Miguel Angel Zavala supervisó la elaboración del modelo de simulación para estudiar la sostenibilidad de la práctica de claras en el Pirineo navarro, durante una estancia de Juan Blanco en la Universidad de Alcalá. Se agradece también al Gobierno de Navarra por la ayu-

da económica (Departamento de Educación y Cultura) y por la instalación de los ensayos de claras (Departamento del Medio Ambiente). Gracias especiales a Fernando Puertas, Carmen Traver y Ana Iriarte por su ayuda en distintos aspectos del proyecto.

## Bibliografía

- Aber, J., N. Christense, I. Fernández, J. Franklin, L. Hiding, M. Hunter, J. MacMahon, D. Mladeroff, J. Pastor, D. Perry, R. Slanger y H. Miagroet. 2000. Applying ecological principles to management of the U.S. National Forests. *Issues in Ecology* 6:3-20.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Agren, G. I. y E. Bosatta. 1996. *Theoretical Ecosystem Ecology. Understanding element cycles*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Agren, G. I. y R. Hyvönen. 2003. Changes in carbon stores in Swedish forest soils due to increased biomass harvest and increased temperatures analysed with a semi-empirical model. *Forest Ecology and Management* 174: 25-37.
- Agren, G. I., R. E. McMurtrie, W. J. Parton, J. Pastor y H. H. Shugart. 1991. State-of-the-Art of models of production-decomposition linkages in conifer and grassland ecosystems *Ecological Applications* 1:118-138.
- Allen, M. F., S. J. Morris, F. Edwards y E. B. Allen. 1995. Microbe-plant interactions in Mediterranean-type habitats: shifts in fungal symbiotic and saprophytic functioning in response to global change. Páginas: 287-305 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Alvera, B. 1980. Retorno al suelo de materia orgánica y bioelementos minerales en dos bosques alto aragoneses. *P. Centr. Pir. Biol. Exp.* 12: 55-62.
- Anderson, W. B. y W. G. Eickmeier. 2000. Nutrient resorption in *Claytonia virginica* L.: implications for deciduous forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany* 78: 832-835.
- April, R. y R. Newton. 1992. Mineralogy and mineral weathering. Páginas: 378-425 en D. W. Johnson y S. E. Lindberg (editores). *Atmospheric deposition and forest nutrient cycling*. Springer-Verlag, Berlín.
- Attwill, P. M. y G. W. Leeper. 1987. *Forest soils and nutrient cycles*. Melbourne University Press, Australia
- Attwill, P. M. y C. J. Weston. 2001. Forest soils. Páginas: 157-187 en J. Evans (editor). *The forest handbook. Volume 1. An overview of forest science*. Blackwell Science, Inc., Malden.
- Àvila, A. y F. Rodà. 1988. Export of dissolved elements in an evergreen-oak forested watershed in the Montseny mountains (NE Spain). *Catena Supplement* 12: 1-11.
- Àvila, A. 1999. Biogeochemical models. Páginas: 297-312 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín.
- Barnes, B. V., D. R. Zak, S. R. Denton y S. H. Spurr. 1998. *Forest ecology*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York.
- Battisti, A. 1988. Host-plant relationships and population dynamics of the Pine Processionary Moth *Thaumetopoea pityocampa* (Denis and Schiffermüller). *Journal of Applied Entomology* 105: 393-402.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, Populations and communities*. Blackwell Science, Inc., Malden, MA.
- Bellot, J. y A. Escarré. 1988. Balances de nutrientes en pequeñas cuencas de encinar. II. Quimismo de la precipitación y aportes de origen atmosférico. *Mediterránea Ser. Biol.* 10: 63-85.
- Berg, B. 1988. Dynamics of nitrogen (15N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. IV. *Canadian Journal of Botany* 66: 1539-1546.
- Berg, B., V. Meentemeyer, P. Hogberg, K. J. Nadelhoffer y S. E. Hobbie. 2002. Litter quality in a North European transect versus carbon storage potential. *Plant and Soil* 242: 83-92.
- Birk, E. M. y P. M. Vitousek. 1986. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology* 67: 69-79.
- Blanco, J. A., J. B. Imbert, F. J. Arricibita, y F. J. Castillo. 2003a. Producción de hojarasca en bosques de *Pinus sylvestris* L. sometidos a diferente intensidad de clara. Páginas 267-279. *Proceedings del VII Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre*, Barcelona.
- Blanco, J. A., J. B. Imbert, A. Ozcáriz, y F. J. Castillo. 2003b. Decomposition and nutrient release from *Pinus sylvestris* L. leaf litter in stands with different thinning intensity. *Proceedings of the I.U.F.R.O. meeting on Silviculture and sustainable management in mountain forests in the western Pyrenees*. Navarra.
- Borman, F. H. y G. E. Likens. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag, Berlín.
- Bonan, G. B. 2002. *Ecological climatology. Concepts and applications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bottner, P., M. M. Coûteaux y V. R. Vallejo. 1995. Soil organic matter in Mediterranean-type ecosystems and global climatic changes: a case study-the soils of the Mediterranean basin. Páginas: 306-325 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.

- Boyle, J. R. 1975. Nutrients in relation to intensive culture of forest crops. *Iowa State J. Res.* 49: 293-302.
- Bray, J. R. y E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological research* 2: 101-157.
- Cañellas, I., G. Montero y M.D. Jiménez. 1996. Litterfall in a rebollo oak (*Quercus pyrenaica Willd.*) coppice thinnend with various intensities. *Annali Istituto Sperimentales Selvicoltura* 27:25-29.
- Carlyle, J. C. 1998. Relationship between nitrogen uptake, leaf area, water status and growth in an 11-year-old *Pinus radiata* plantation in response to thinning, thinning residue, and nitrogen fertilizer. *Forest Ecology and Management* 108: 41-55.
- Chapin, F. S. III, P. A. Matson y H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Nueva York.
- Clarkson, D. T. y J. B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 239-298.
- Cole, D. W. y M. Rapp. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. Páginas: 341- 409, D. E. Reichle (editor). Cambridge University Press, Londres.
- Constanza, R., R. Darge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, P. y M. Van deen Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Crane, W. J. B. y J. C. G. Banks. 1992. Accumulation and retranslocation of foliar nitrogen in fertilized and irrigated *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management* 52: 201-223.
- Del Arco, J. M., A. Escudero y M. V. Garrido. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72: 701-708.
- Escarré, A., A. Carratalá, A. Àvila, J. Bellot, J. Piñol y M. Millán. 1999a. Precipitation chemistry and air pollution. Páginas: 195-208 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer, Berlín.
- Escarré, A., F. Rodà, J. Terradas y X. Mayor. 1999b. Nutrient distribution and cycling. Páginas: 253-269 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer, Berlín.
- Escudero, A., J. M. del Arco, I. C. Sanz, y J. Ayala. 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- Everett, R., C. Oliver, J. Saveland, P. Hessburg, N. Díaz y L. Irvin. 1994. Adaptive ecosystem management. Páginas: 340-354. *Ecosystem Management. Principles and Applications*. Volumen II. Seattle, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, PNW-GTR-318.
- Ferrés, Ll., F. Rodà, A. M. C. Verdú y J. Terradas. 1984. Circulación de nutrientes en algunos ecosistemas forestales del Montseny (Barcelona). *Mediterránea Ser. Biol.* 7: 139-166.
- Fisher, R. F. y D. Binkley 2000. Ecology and management of forest soils. John Wiley & Sons, INC., Nueva York.
- Fog, K. 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biol. Rev.* 63: 433-462.
- Fölster, H. y P. K. Khanna 1997. Dynamics of nutrient supply in plantation soils. Páginas: 339-378 en E. K. S. Nambiar y A. G. Brown (editores). *Management of soil, nutrients, and water in tropical plantation forests*. ACIAR monograph 43, Canberra.
- Fox, T. R. 2000. Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management* 138: 187-202.
- Freer-Smith, P. 2001. Environmental stresses to forests. Páginas: 282-300 en J. Evans (editor). *The forest handbook. Volume 1. An overview of forest science*. Blackwell Science Ltd., Malden.
- Gallardo, A. 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. Páginas 95-122 En R. Zamora, y F. I. Pugnaire (Editores) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Textos Universitarios nº32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L.
- Gallardo, J. F., A. Martín y I. S. Regina. 1998. Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains, aboveground litter production and potential nutrient return. *Annales des Sciences Forestieres* 55: 749-769.
- Gholz, H. L., C. S. Perry, W. P. Cropper Jr, y L. C. Hendry. 1985. Litterfall, decomposition and nitrogen and phosphorus dynamics in a chronosequence of slash pine (*Pinus elliotii*) plantations. *Forest Science* 31: 463-478.
- González-Arias, A., I. Amezcaga, A. Echeandía, M. Domingo y M. Onaindia. 1998. Effects of pollution on the nutrient return via litterfall for *Pinus radiata* plantations in the Basque Country. *Plant Ecology* 139: 247-258.
- Gorham, E., P. M. Vitousek y W. A. Reiners. 1979. The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 53-84.
- Gray, J. T. y W. H. Schlesinger. 1981. Nutrient cycling in Mediterranean type ecosystems. Páginas: 259-285 en : P. C. Miller (editor). *Resource use by chaparral and matorral*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Grigal, D. F. 2000. Effects of extensive forest management on soil productivity. *Forest Ecology and Management* 138: 167-185.
- Grote, R., F. Suckow y K. Bellmann. 1998. Modelling of carbon-, nitrogen- and water balances in Scots pine stands. Páginas 251-281 en Hüttl R.F. y K. Bellmann K. (editores). *Changes of atmospheric and effects on forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Londres.

- Harrington, T. B. y Edwards M. B. 1999. Understory vegetation, resource availability, and litterfall responses to pine thinning and woody vegetation control in longleaf pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1055-1064.
- Hernández, I. M. 1989. Contribución al estudio de la materia orgánica y bioelementos en bosques bajo clima semiárido de la Cuenca del Duero. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca.
- Ingestad, T. 1979. Mineral nutrient requirements of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Physiologica plantarum* 45: 373-380.
- Jarvis, P. G. y D. Fowler. 2001. Forests and the atmosphere. Páginas: 229-281 en J. Evans (editor). *The forest handbook*. Volume 1. An overview of forest science. Blackwell Science Ltd., Malden.
- Johnson, D. W. 1992. Effects of forest management on soil carbon storage. *Water Air Soil Poll.* 64: 83-120.
- Johnson, D. W., G. S. Henderson, D. D. Huff, S. E. Lindberg, D. D. Richter, D. S. Shriner, D. E. Todd y J. Turner. 1982. Cycling of organic and inorganic sulphur in a chestnut oak forest. *Oecologia* 54: 141-148.
- Johnson, D. W. y D. Todd. 1998. Harvesting effects on long-term changes in nutrient pools of mixed oak forest. *Soil Science Society of America Journal* 62: 1725-1735.
- Keeves, A. 1966. Some evidence of loss of productivity with successive rotations of *Pinus radiata* in the south-east of South Australia. *Australian Forestry* 30: 51-63.
- Kim, C., T. L. Sharik y M. F. Jurgensen. 1996. Canopy cover effects on mass loss, and nitrogen and phosphorus dynamics from decomposing litter in oak and pine stands in northern Lower Michigan. *Forest Ecology and Management* 80: 13-20.
- Kimmins, J. P. 1997. *Forest ecology. A foundation for sustainable management*. Prentice-Hall, Nueva Jersey.
- Kimmins, J. P., D. Maillly y B. Seely. 1999. Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in FORECAST. *Ecological Modelling* 122: 195-224.
- Kirschbaum, M.U.F. 1999. CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. *Ecological Modelling*. 118: 17-59.
- Komarov, A., O. Chertov, S. Zudin, M. Nadporozhskaya, A. Mikhailov, S. Bykhovets, E. Zudina y E. Zoubkova. 2003. EFIMOD 2-a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling en prensa*.
- Kozlowski, T. T., P. J. Kramer y S. G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, INC. San Diego.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology*. Addison Wesley Longman Inc, San Francisco.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer- Verlag, Berlín.
- Landsberg, J. J. y S. T. Gower. 1997. *Applications of physiological ecology to forest management*. Academic Press, San Diego.
- Landsberg, J. 2003. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 385-397.
- Madeira, M., M. C. Araújo y J. S. Pereira. 1995. Effects of water and nutrients supply on amount and on nutrient concentration of litterfall and forest floor litter in *Eucalyptus globulus* plantations. *Plant and Soil* 168-169: 287-295.
- Mäkipää, R., T. Karjalainen, A. Pussinen, M. Kukkola, S. Kellomäki y E. Mälkonen. 1998. Applicability of a forest simulation model for estimating effects of nitrogen deposition on a forest ecosystem: Test of the validity of a gap-type model. *Forest Ecology and Management* 108:239-250.
- Martín, A., J. F. Gallardo, I. Santa Regina. 1996. Aboveground litter production and bioelement potential return in an evergreen oak (*Quercus rotundifolia*) woodland near Salamanca (Spain). *Ann. Sci. For.* 53: 811-818.
- Mesanza J, H. Casado, F. J. Castillo. 1993. Nutrient concentrations in *Pinus radiata* D. Don needles in the Basque Country (Spain): a preliminary classification of parameters and sites. *Ann. Sci. For.* 50: 23-36.
- Millard, P. y M. F. Proc. 1993. Nitrogen uptake, partitioning and internal cycling in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. as influenced by nitrogen supply. *New Phytol.* 125: 113-119.
- Molinero, J. 2000. Nitrógeno y fósforo en la materia orgánica particulada bentónica: influencia de la vegetación riparia, de las características del cauce y de la química del agua. Tesis doctoral. Universidad del País Vasco.
- Montero, G., C. Ortega, I. Cañellas y A. Bachiller. 1999. Productividad aérea y dinámica de nutrientes en una repoblación de *Pinus pinaster* Ait. sometida a distintos regímenes de claras. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.:* Fuera de serie 1-diciembre.
- Moreno, Marcos, G. y J. F. Gallardo Lancho. 2002. Atmospheric deposition in oligotrophic *Quercus pyrenaica* forests: implications for forest nutrition. *Forest Ecology and Management*. 171: 17-29.
- Morris, D. M., J. P. Kimmins y J. P. Duckert. 1997. The use of soil organic matter as a criterion of the relative sustainability of forest management alternatives: a modelling approach using FORECAST. *Forest Ecology and Management* 94:61-78.
- Näsholm, T. 1994. Removal of nitrogen during needles senescence in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia* 99: 290-296.
- Nambiar, E. K. S. y D. N. Fife. 1991. Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree Physiology* 9: 185-207.

- Nason, G. E. y Myrold, D. D. 1992. Nitrogen fertilizers: Fates and environmental effects in forest. Páginas 67-81 en H. N. Chappell, G. F. Weetman, y R. E. Miller (editores). Forest fertilization: sustaining and improving nutrition and growth of western forests. Institute of forest resources, Contrib. No. 73. University of Washington, Seattle, Washington.
- Nilsson, L. O., R. F. Hüttl, U. T. Johansson y H. Jochheim. 1995. Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems-present status and future research directions. *Plant and soil* 168-169: 5-13.
- Olson, 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 14: 322-321.
- Palacios P. L., H. Casado, J. Mesanza y F. J. Castillo. 1995. *Pinus radiata* site quality study in the Basque Country (Spain) using nutritional and physiographical criteria. *Water, Air & Soil Pollut.* 85: 1275-1280.
- Parton, W. J., D. S. Schimel, C. Cole, y D. S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in great plains grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51:1173-1179.
- Pausas 2000. El desfronde en pinares. *Investigación y Ciencia.* 280: 37.
- Piatek, K. B. y H. L. Allen. 2000. Site preparation effects on foliar N and P use, retranslocation, and transfer to litter in 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 129: 143-152.
- Pozo, J., E. González, J. R. Díez, J. Molinero, y A. Elósegui. 1997. Inputs of particulate organic matter to streams with different riparian vegetation. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 602-611.
- Puerto, A. 1997. La dehesa. *Investigación y Ciencia* 253: 66-73
- Pugnaire, F. I. y F. S. Chapin III. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology* 74: 124-129.
- Raich, J. W y W. H. Schlesinger 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B: 81-99.
- Rapp, M. 1978. El ciclo biogeoquímico en un bosque de pino carrasco. Páginas: 97-118 en: P. Pesson (editor). *Ecología forestal*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Rapp, M., I. Santa Regina, M. Rico, H. Antonio Gallego. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient soil in Mediterranean oak forests. *Forest Ecology and Management.* 119: 39-49.
- Rodà, F., J. Bellot, A. Avila, A. Escarré, J. Piñol y J. Terradas. 1993. Saharan dust and the atmospheric inputs of elements and alkalinity to Mediterranean ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution* 66: 277-288.
- Rodà, F., X. Mayor, S. Sabaté y V. Diego. 1999. Water and nutrient limitations to primary production. Páginas: 183-194 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer, Berlín.
- Rolff, C. y G. I. Agren. 1999. Predicting effects of different harvesting intensities with a model of nitrogen limited forest growth. *Ecological Modelling.* 118: 193-211.
- Rubio, A. y A. Escudero. 2003. Clear-cut effects on chestnut forest soils under stressful conditions: lengthening of time-rotation. *Forest Ecology and Management* 183: 195-204.
- Santa Regina, I., S. Leonardi y M. Rapp. 2001. Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in *Castanea sativa* coppice stands in southern Europe. *Forestry* 74: 1-10.
- Santa Regina, I. y T. Tarazona. 1999. Organic matter dynamics in beech and pine stands of mountainous Mediterranean climate area. *Annals of Forest Science* 56: 667-667.
- Santa Regina, I. y T. Tarazona. 2000. Nutrient return to the soil through litterfall and throughfall under beech and pine stands of Sierra de la Demanda, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 239-252.
- Schlesinger, W. H. 1997. *Biogeochemistry-An analysis of global change*. Academic Press, San Diego.
- Seely, B., C. Welham y H. Kimmins. 2002. Carbon sequestration in a boreal forest ecosystem: results from the ecosystem simulation model, FORECAST. *Forest Ecology and Management* 169:123-135.
- Serrasolses, I., V. Diego y D. Bonilla. 1999. Soil nitrogen dynamics. Páginas: 223-235 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín.
- Serrasolses, I. y R. Vallejo. 1999. Soil fertility after fire and clear-cutting. Páginas: 315-328 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín.
- Singer, F. J. y K. A. Schoenecker. 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181: 189-204.
- Smidt, M. F. y K. J. Puettmann, K. J. 1988. Overstory and understory competition affect underplanted eastern white pine. *Forest Ecology and Management* 105: 137-150.
- Smith, D. M. , B. C. Larson, M. J. Kelty y P. M. S. Ashton 1997. *The practice of silviculture*. Applied forest ecology. John Wiley & Sons, INC, Nueva York.
- Stock, W. D. y G. F. Midgley. 1995. Ecosystem response to elevated CO<sub>2</sub>: nutrient availability and nutrient cycling. Páginas: 326-342 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Strain, B. R. y R. B. Thomas. 1995. Anticipated effects of elevated CO<sub>2</sub> and climate change on plants from Mediterranean-type ecosystems utilizing results of studies in other ecosystems. Páginas: 121-139 en J. M. Moreno y W. C. Oechel (editores). *Global change and Mediterranean type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.

- Sverdrup, H., A. 2002. Nutrient sustainability for Swedish forests. Páginas: 427-432 en H. Sverdrup y I. Stjernquist (editores). Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Sverdrup, H., A. Hagen-Thorn, J. Holmqvist, P. Wallman, P. Warfvinge, C. Walse y M. Alveteg. y I. 2002. Biogeochemical processes and mechanisms. Páginas: 91-196 en H. Sverdrup y I. Stjernquist (editores). Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Sverdrup, H. y I. Stjernquist. 2002. Introduction to the SUFOR programme. Páginas: 1-12 en H. Sverdrup y I. Stjernquist (editores). Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden. Kluwer Academic Publishers, Londres.
- Swift M. H. O. W. Heal y J. M. Anderson. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Universidad de California, Berkeley, California.
- Switzer, G. L., L. E. Nelson y W. H. Smith. 1968. The mineral cycle in forest stands. Páginas: 1-9 en Forest fertilization. Theory and practice. TVA, Muscle Shoals, Tennessee.
- Terradas J. 1999. Holm oak and holm oak forests: an introduction. Páginas: 3-14 en F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). Ecology of Mediterranean evergreen oak forests, Springer, Berlín.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Ediciones Omega, Barcelona.
- Tokár, F. 1998 Influence of crown thinning on biomass production in mixed stands of Spanish chestnut (*Castanea sativa* Mill.) in Slovakia. Acta horticulturae et regioculturae. 2:36-40.
- Turner, J. 1977. Effect of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-fir stand. Forest Science 23: 307-316.
- Verbug, P. S. J. y D.W. Johnson. 2001. A spreadsheet-based biogeochemical model to simulate nutrient cycling processes in forest ecosystems. Ecological Modelling 141:185-200.
- Vitousek, P. M. y W. A. Reiners. 1975. Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. BioScience 25: 376-381.
- Wallman, P., H. Sverdrup, M.G.E. Svensson y M. Alveteg. 2002. Integrated modelling. Páginas 57-83 en Sverdrup H. e I. Stjernquist. (Editores.) Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Waring, R. H. y S. W. Running. 1998. Forest ecosystems. Analysis at multiple scales. Academic Press, San Diego.
- Welham, C., B. Seely y H. Kimmins. 2002. The utility of the two-pass harvesting system: an analysis using the ecosystem simulation model FORECAST. Canadian Journal of Forest Research 32:1071-1079.
- Whitford, W. G., Meentemeyer, V., T. R. Seastedt, K. Cromack Jr., P. Santos, R. L. Todd y J. B. Waide. 1981. Exceptions to the AET model Deserts and clear-cut forests. Ecology 62: 275-277.
- Zak, D. R., K. S. Pregitzer y G. E. Host. 1986. Landscape variation in nitrogen mineralization and nitrification. Canadian Journal of Forest Research 16: 1258-1263.
- Zamora, R., J. M. Gómez y J. A. Hódar. 2001. Las interacciones entre plantas y animales en el Mediterráneo: importancia del contexto ecológico y el nivel de organización. Páginas 237-268 en R. Zamora y F. I. Pugnaire (editores). Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Castillo y Edisart, S. L.