



**ABRIR 5 DEGRADACIÓN DE LA HOJARASCA**

# 6

## INFLUENCIA DEL ARBOLADO SOBRE VARIABLES FISICAS, QUIMICAS Y BIOLÓGICAS DEL SUELO

Las medias mensuales de 5 réplicas, con su error estándar, de las variables edáficas analizadas aparecen en la tabla 6.1. Los muestreos se realizaron durante un año en las cinco zonas definidas: árboles de aliso (AA), matorral de aliso (MA), bosque mixto (B), chopera (CH) y zona sin arbolado (SA).

TABLA 6.1

VALORES MEDIOS DE LAS VARIABLES EDAFICAS ANALIZADAS CON SU ERROR ESTANDAR

MICROORGANISMOS AEROBIOS (NMP/GRAMO TIERRA)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	8100± 2358	3760±1135	640± 189	534± 201	59± 7
JUL	1360± 586	364± 113	296± 62	230± 38	56± 10
AGO	720± 262	224± 73	170± 38	210± 25	36± 4
SEP	780± 146	286± 43	125± 36	256± 79	47± 9
OCT	11100± 3796	3160± 613	640± 189	780± 256	126± 37
NOV	1330± 371	232± 71	150± 53	262± 81	75± 16
DIC	714± 187	192± 79	73± 16	168± 57	49± 8
ENE	446± 117	129± 49	46± 8	118± 40	42± 10
FEB	426± 160	112± 38	55± 6	124± 34	50± 8
MAR	670± 180	211± 25	130± 31	138± 32	62± 7
ABR	1300± 565	370± 56	140± 29	138± 32	44± 4
MAY	8500± 1643	3560± 767	790± 191	940± 406	72± 16

MICROORGANISMOS ANAEROBIOS (NMP/GRAMO DE TIERRA)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	94000± 17493	7100±1166	1050± 158	1350±332	296± 70
JUL	2620± 441	1290± 576	206± 42	148± 29	144± 28
AGO	1640± 360	500± 82	358± 130	124± 34	95± 24
SEP	3460± 719	880± 415	396± 123	246± 78	296± 62
OCT	87000± 16093	24200±4923	3660±1272	1080±220	492±140
NOV	3100± 245	640± 189	234± 16	262± 76	118± 35
DIC	1720± 250	560± 102	376± 113	176± 33	75± 16
ENE	1170± 359	300± 22	226± 60	112± 36	41± 4
FEB	1520± 420	340± 43	480± 93	202± 44	69± 17
MAR	2440± 737	610± 197	530± 73	312± 64	180± 53
ABR	4500± 1508	620± 73	670± 180	374± 61	222± 42
MAY	253000±141964	10400±1990	1660± 392	1560±236	450± 96

ARA (nM C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>/GRAMO TIERRA.DIA)

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	0.1858±0.04	0.2786±0.09	0.0851±0.03	0.116±0.03	0.081±0.02
JUL	0.1393±0.04	0.1200±0.03	0.0619±0.02	0.070±0.02	0.031±0.01
AGO	0.0213±0.01	0.1509±0.02	0.5496±0.11	0.120±0.04	0.327±0.04
SEP	0.7819±0.58	0.9774±0.58	0.3630±0.33	0.156±0.11	0.123±0.07
OCT	1.1838±0.79	6.9684±5.44	0.2472±0.04	0.090±0.03	0.232±0.06
NOV	0.0749±0.03	0.1423±0.02	2.9597±0.67	0.150±0.04	0.285±0.14
DIC	0.2285±0.04	0.1999±0.02	0.2071±0.003	0.157±0.02	0.121±0.01
ENE	0.0992±0.01	3.0380±1.73	0.1191±0.04	0.093±0.03	3.508±1.34
FEB	0.1588±0.05	0.1191±0.008	4.6066±1.28	0.000	0.000
MAR	2.0363±1.86	0.2619±0.06	0.0929±0.03	0.2281±0.13	0.0422±0.03
ABR	0.4633±0.05	0.9486±0.35	0.5736±0.09	0.3530±0.04	0.3971±0.04
MAY	0.2294±0.16	0.0560±0.02	0.1652±0.05	0.0300±0.01	0.0451±0.005

pH

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	8.11±0.01	8.23±0.01	8.13±0.02	8.17±0.01	8.02±0.01
JUL	8.12±0.01	8.27±0.01	8.15±0.02	8.20±0.01	8.05±0.01
AGO	8.11±0.01	8.22±0.02	8.14±0.01	8.16±0.02	8.03±0.01
SEP	8.02±0.01	8.15±0.04	8.13±0.02	8.13±0.01	8.04±0.01
OCT	7.95±0.02	8.11±0.05	8.13±0.02	8.14±0.02	8.03±0.02
NOV	7.94±0.02	8.03±0.03	8.11±0.02	8.10±0.03	7.98±0.02
DIC	7.91±0.02	7.99±0.02	8.05±0.02	8.04±0.03	7.88±0.02
ENE	7.87±0.02	8.00±0.03	8.03±0.02	8.00±0.05	7.94±0.03
FEB	7.91±0.02	8.03±0.04	8.04±0.02	8.05±0.03	7.94±0.04
MAR	7.97±0.02	8.16±0.02	8.06±0.02	8.09±0.03	7.99±0.02
ABR	8.01±0.03	8.19±0.01	8.10±0.02	8.12±0.02	8.02±0.02
MAY	8.05±0.02	8.22±0.02	8.14±0.02	8.16±0.02	8.03±0.02

**HUMEDAD (%)**

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	26.80±0.45	28.43±0.35	11.36±0.22	4.11±0.21	4.32±0.14
JUL	24.30±0.27	25.39±0.16	8.19±0.24	3.71±0.14	5.69±0.14
AGO	17.65±0.42	20.51±0.41	3.92±0.27	3.02±0.18	4.35±0.18
SEP	23.81±1.31	31.99±0.69	8.47±0.28	3.73±0.12	3.80±0.19
OCT	32.28±0.79	35.39±0.49	11.92±0.27	4.72±0.15	4.56±0.19
NOV	42.28±0.89	40.56±0.68	13.22±0.22	5.61±0.22	5.94±0.23
DIC	40.08±0.40	46.38±0.38	16.78±0.44	6.35±0.16	7.03±0.13
ENE	41.87±0.46	43.25±0.44	22.48±0.40	7.65±0.26	7.32±0.14
FEB	37.11±0.61	37.71±0.40	20.28±0.21	7.31±0.13	7.34±0.32
MAR	32.37±0.45	34.56±0.51	15.52±0.80	5.80±0.28	6.26±0.41
ABR	33.73±0.46	36.22±0.51	16.83±0.92	4.96±0.10	6.21±0.32
MAY	29.67±0.62	31.30±0.33	12.88±0.69	4.14±0.20	4.62±0.17

**CARBONO (%)**

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	3.29±0.22	2.86±0.23	2.74±0.14	2.24±0.08	1.08±0.04
JUL	3.12±0.23	2.76±0.17	2.73±0.16	2.21±0.10	1.07±0.06
AGO	3.74±0.20	2.92±0.25	2.71±0.15	2.21±0.11	1.18±0.10
SEP	3.95±0.20	2.89±0.21	2.81±0.17	2.33±0.13	1.33±0.15
OCT	4.20±0.22	2.94±0.21	2.87±0.21	2.40±0.16	1.37±0.18
NOV	4.21±0.16	3.14±0.15	2.91±0.19	2.58±0.14	1.45±0.15
DIC	4.55±0.20	3.36±0.14	3.04±0.25	2.86±0.06	1.79±0.09
ENE	4.05±0.22	3.24±0.11	3.34±0.21	3.10±0.09	1.93±0.14
FEB	4.00±0.26	3.26±0.21	3.32±0.21	3.14±0.13	1.80±0.21
MAR	3.71±0.23	3.06±0.16	2.56±0.17	2.45±0.14	1.12±0.07
ABR	3.65±0.13	3.00±0.25	2.86±0.16	2.36±0.10	1.13±0.07
MAY	3.71±0.22	3.00±0.17	2.89±0.18	2.40±0.09	1.04±0.07

**NITROGENO-NITRATO (µg/g)**

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	16.82±0.13	15.61±0.18	19.56±0.30	19.23±0.19	1.18±0.03
JUL	16.94±0.10	15.78±0.15	19.90±0.24	19.38±0.21	1.20±0.03
AGO	16.40±0.15	15.47±0.13	18.78±0.50	19.15±0.16	1.14±0.04
SEP	15.59±0.12	15.25±0.16	18.61±0.21	18.61±0.20	1.13±0.03
OCT	15.40±0.22	15.22±0.20	18.48±0.23	17.99±0.26	1.11±0.02
NOV	14.50±0.32	14.07±0.38	18.23±0.25	17.30±0.39	1.12±0.03
DIC	13.21±0.61	12.68±0.20	17.82±0.14	16.00±0.39	0.92±0.02
ENE	13.33±0.56	12.57±0.26	17.19±0.24	15.43±0.31	0.78±0.05
FEB	14.00±0.30	13.86±0.32	17.79±0.23	16.53±0.51	0.96±0.04
MAR	14.66±0.31	14.52±0.25	18.63±0.23	18.25±0.27	0.97±0.02
ABR	15.51±0.26	14.97±0.27	19.08±0.36	17.78±0.49	1.03±0.04
MAY	16.42±0.23	15.49±0.15	19.65±0.31	18.57±0.16	1.13±0.03

**NITROGENO-AMONIO ( $\mu\text{g/g}$ )**

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	35.76 $\pm$ 1.73	33.70 $\pm$ 1.80	22.93 $\pm$ 0.78	21.72 $\pm$ 1.63	16.08 $\pm$ 0.45
JUL	35.13 $\pm$ 2.00	33.27 $\pm$ 1.98	21.96 $\pm$ 0.87	21.50 $\pm$ 1.89	15.57 $\pm$ 0.66
AGO	36.79 $\pm$ 1.50	36.03 $\pm$ 1.35	23.91 $\pm$ 0.73	23.00 $\pm$ 1.34	17.33 $\pm$ 0.36
SEP	37.32 $\pm$ 1.42	37.07 $\pm$ 1.26	24.93 $\pm$ 0.71	24.50 $\pm$ 1.09	18.33 $\pm$ 0.47
OCT	37.39 $\pm$ 1.33	37.78 $\pm$ 1.42	25.63 $\pm$ 0.74	25.00 $\pm$ 1.33	18.64 $\pm$ 0.48
NOV	35.55 $\pm$ 1.64	34.55 $\pm$ 1.54	22.39 $\pm$ 0.68	20.96 $\pm$ 1.03	16.10 $\pm$ 0.51
DIC	33.26 $\pm$ 1.49	31.03 $\pm$ 1.22	18.77 $\pm$ 0.90	17.57 $\pm$ 0.93	12.51 $\pm$ 0.30
ENE	31.50 $\pm$ 1.57	28.66 $\pm$ 1.92	17.66 $\pm$ 0.85	16.55 $\pm$ 0.92	11.86 $\pm$ 0.27
FEB	33.92 $\pm$ 2.85	30.76 $\pm$ 1.72	19.22 $\pm$ 1.15	18.16 $\pm$ 0.50	12.79 $\pm$ 0.49
MAR	38.37 $\pm$ 1.50	38.14 $\pm$ 2.36	27.35 $\pm$ 0.87	25.38 $\pm$ 1.66	17.69 $\pm$ 0.46
ABR	37.15 $\pm$ 1.59	36.18 $\pm$ 1.78	26.32 $\pm$ 1.10	24.38 $\pm$ 1.16	17.19 $\pm$ 0.49
MAY	36.06 $\pm$ 1.40	35.27 $\pm$ 1.91	23.82 $\pm$ 1.03	21.52 $\pm$ 1.53	16.09 $\pm$ 0.68

**NITROGENO TOTAL (mg/g)**

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	3.08 $\pm$ 0.18	2.84 $\pm$ 0.11	2.68 $\pm$ 0.07	2.09 $\pm$ 0.11	1.27 $\pm$ 0.10
JUL	2.85 $\pm$ 0.09	2.50 $\pm$ 0.18	2.64 $\pm$ 0.07	1.79 $\pm$ 0.11	1.22 $\pm$ 0.08
AGO	3.49 $\pm$ 0.19	3.32 $\pm$ 0.19	2.98 $\pm$ 0.07	2.55 $\pm$ 0.18	1.29 $\pm$ 0.11
SEP	4.08 $\pm$ 0.21	3.36 $\pm$ 0.16	2.98 $\pm$ 0.18	3.02 $\pm$ 0.10	1.43 $\pm$ 0.14
OCT	4.23 $\pm$ 0.24	3.61 $\pm$ 0.14	3.01 $\pm$ 0.13	3.07 $\pm$ 0.11	1.54 $\pm$ 0.15
NOV	4.18 $\pm$ 0.24	3.69 $\pm$ 0.10	2.70 $\pm$ 0.11	3.00 $\pm$ 0.09	1.35 $\pm$ 0.10
DIC	4.00 $\pm$ 0.07	3.70 $\pm$ 0.15	2.45 $\pm$ 0.18	2.76 $\pm$ 0.09	1.36 $\pm$ 0.18
ENE	3.21 $\pm$ 0.17	3.17 $\pm$ 0.17	2.32 $\pm$ 0.15	2.48 $\pm$ 0.12	1.16 $\pm$ 0.09
FEB	3.26 $\pm$ 0.21	3.24 $\pm$ 0.20	2.35 $\pm$ 0.12	2.15 $\pm$ 0.11	1.07 $\pm$ 0.14
MAR	3.15 $\pm$ 0.11	2.89 $\pm$ 0.18	2.30 $\pm$ 0.09	1.87 $\pm$ 0.15	0.90 $\pm$ 0.09
ABR	2.94 $\pm$ 0.09	2.82 $\pm$ 0.17	2.39 $\pm$ 0.10	1.88 $\pm$ 0.13	1.15 $\pm$ 0.06
MAY	2.88 $\pm$ 0.07	2.73 $\pm$ 0.19	2.47 $\pm$ 0.10	1.78 $\pm$ 0.09	1.08 $\pm$ 0.11

**RELACION C/N**

MESES	AA	MA	B	CH	SA
JUN	10.89 $\pm$ 0.98	10.10 $\pm$ 0.56	10.31 $\pm$ 0.44	10.84 $\pm$ 0.52	8.66 $\pm$ 0.33
JUL	11.07 $\pm$ 1.01	11.07 $\pm$ 0.43	10.30 $\pm$ 0.35	12.48 $\pm$ 0.23	8.77 $\pm$ 0.07
AGO	10.86 $\pm$ 0.78	8.74 $\pm$ 0.36	9.13 $\pm$ 0.67	8.91 $\pm$ 0.61	9.41 $\pm$ 1.04
SEP	9.76 $\pm$ 0.61	8.68 $\pm$ 0.84	9.58 $\pm$ 0.78	7.80 $\pm$ 0.42	9.40 $\pm$ 0.85
OCT	10.07 $\pm$ 0.70	8.12 $\pm$ 0.52	9.62 $\pm$ 0.75	7.83 $\pm$ 0.56	9.00 $\pm$ 0.86
NOV	10.09 $\pm$ 0.37	8.58 $\pm$ 0.62	10.78 $\pm$ 0.65	8.60 $\pm$ 0.48	10.82 $\pm$ 0.84
DIC	11.37 $\pm$ 0.49	9.11 $\pm$ 0.36	12.78 $\pm$ 1.35	10.47 $\pm$ 0.40	14.40 $\pm$ 2.32
ENE	12.72 $\pm$ 0.59	10.25 $\pm$ 0.29	14.57 $\pm$ 1.07	12.83 $\pm$ 1.10	17.60 $\pm$ 2.38
FEB	12.35 $\pm$ 0.66	10.12 $\pm$ 0.68	14.24 $\pm$ 1.22	14.98 $\pm$ 1.37	18.40 $\pm$ 3.62
MAR	11.85 $\pm$ 0.73	10.82 $\pm$ 0.95	11.04 $\pm$ 0.63	13.36 $\pm$ 1.23	13.04 $\pm$ 1.51
ABR	12.59 $\pm$ 0.79	10.99 $\pm$ 1.42	12.11 $\pm$ 0.96	12.88 $\pm$ 0.85	10.22 $\pm$ 1.17
MAY	12.89 $\pm$ 0.68	11.12 $\pm$ 1.02	11.84 $\pm$ 0.98	13.70 $\pm$ 1.09	10.22 $\pm$ 1.48

## 6.1 TENDENCIAS DE VARIACION DEL CONJUNTO DE OBSERVACIONES

Con las medias recogidas en la tabla 6.1 se obtuvo una matriz de 60 (12 meses x 5 zonas) x 11 variables con la que se realizó un análisis de componentes principales (ACP). La figura 6.1 representa la proyección de las observaciones en el plano obtenido a partir de los ejes 1 y 2 del ACP realizado con los datos de abundancia (NMP) de microorganismos diazotróficos totales, aerobios y anaerobios, ARA de los microorganismos diazotróficos y diversas variables (pH, humedad,  $\text{N-NH}_4^+$ ,  $\text{N-NO}_3^-$ , nitrógeno total, carbono orgánico, relación C/N) de los suelos de las zonas estudiadas.

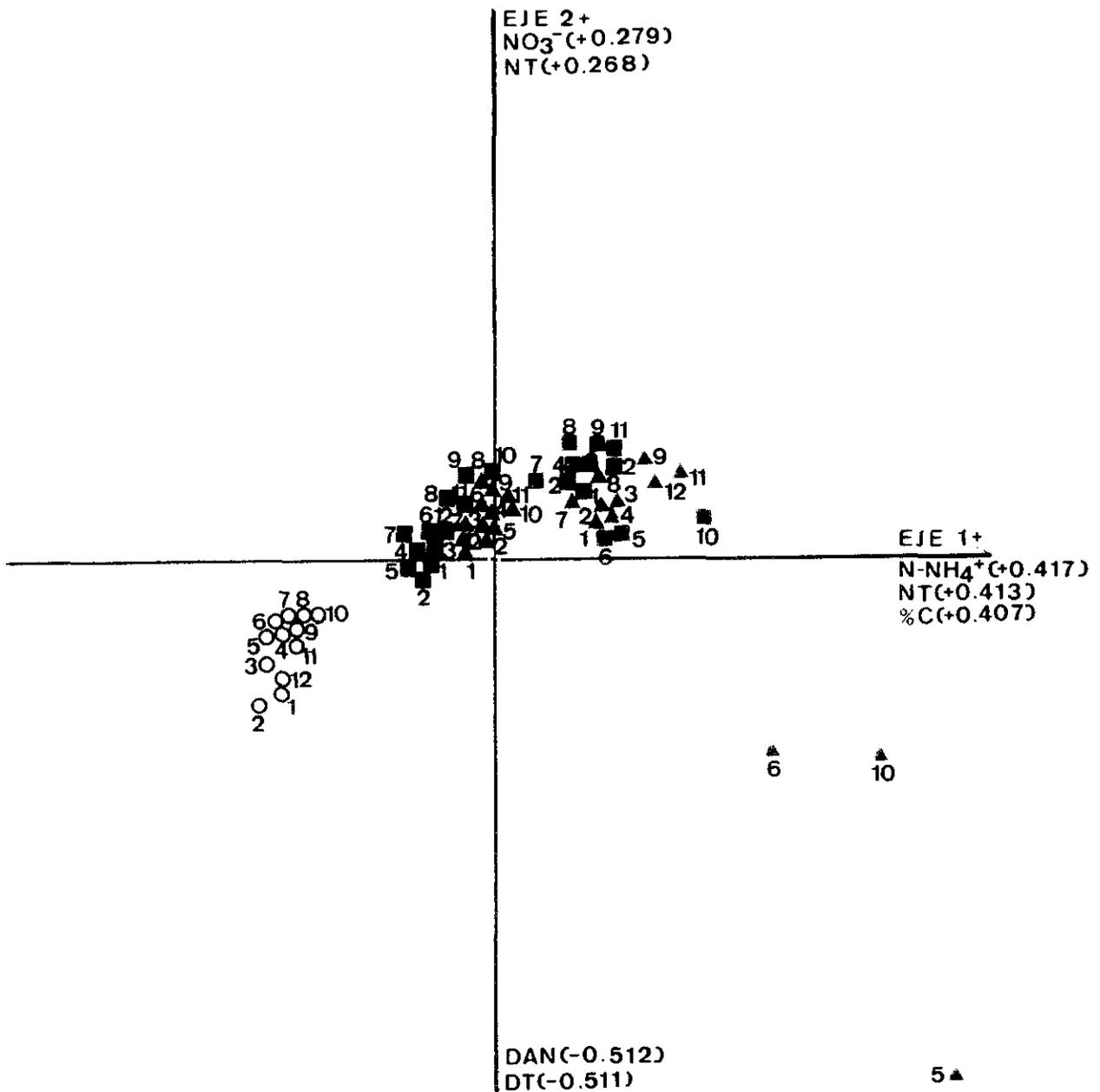
El eje 1 absorbe el 39.81 % de la varianza y se caracteriza por ser apolar, con variables de factores de carga más importantes:  $\text{NH}_4^+$  (+0.417), N total (+0.413) y C orgánico (+0.407) en el extremo positivo. El eje 2 (absorción de varianza: 20.64 %) presenta como variables principales  $\text{NO}_3^-$  (+0.279) y N total (+0.268) en el extremo positivo y NMP de microorganismos diazotróficos anaerobios (-0.512) y totales (-0.511) en el extremo negativo.

Si observamos la distribución de todos los puntos de muestreo, destaca una clara diferenciación espacial. Aparecen tres grupos bien definidos: árboles y matorral de aliso, bosque mixto y chopera, y zona sin arbolado. Sin embargo, no se observa una segregación temporal, ya que en cada grupo considerado se detecta una gran heterogeneidad de las muestras. Desde un punto de vista estacional, las observaciones recogidas a lo largo del año aparecen entremezcladas. Así, en el plano 1-2 podemos apreciar que existe una relación clara entre las especies vegetales y la composición del suelo, tanto microbiana (abundancia y actividad de fijadores libres) como de variables físicas y químicas, ya que la vegetación actúa como un regulador importante de la microflora edáfica (Remacle y De Leval, 1975). Todos los puntos de muestreo que corresponden a los árboles y matorral de aliso se encuentran en la parte positiva del eje 1, mientras que las demás zonas consideradas ocupan la parte negativa siguiendo un gradiente bosque mixto, chopera y zona sin arbolado. Si consideramos el eje 2, todos los puntos del matorral de aliso, 9 de los árboles de aliso, todos los del bosque mixto y ocho de la chopera están en la parte positiva.

Los suelos de las alisedas tienen, en general, unos niveles de amonio, nitrógeno total y carbono orgánico más elevados que las demás zonas. El N total caracteriza los dos ejes, como también encuentran Whittaker (1972), Ramírez *et al.* (1976) y Schmitz *et al.* (1989), lo que indica el protagonismo de esta variable en relación a la variación espacial, de manera que la presencia del N total en el polo positivo del eje 1 nos lleva a su identificación como una variable característica de las dos zonas de alisos, junto con el  $\text{N-NH}_4^+$  y el C, y su presencia en el polo positivo del eje 2 nos indica que caracteriza las 4 zonas arboladas con el  $\text{N-NO}_3^-$ .

Las variables físicas y químicas de los suelos analizados, así como las abundancias relativas de microorganismos fijadores de nitrógeno aerobios y anaerobios y su actividad, considerados al mismo tiempo en un análisis multivariante, nos informan sobre qué procesos tienen lugar en cada zona y mes del año. Además, si el NMP puede ser indicador de la intensidad de los procesos bioquímicos (Schmitz *et al.*, 1989), la mayor o menor magnitud de determinados parámetros nos informará sobre qué microorganismos son más o menos abundantes y por lo tanto qué procesos predominan.

Las concentraciones más altas de  $\text{N-NH}_4^+$ , N total y C se dan en las dos zonas en que hay alisos y, para cada mes, siempre son mayores las de la zona con árboles. El  $\text{N-NH}_4^+$ , que aparece en cantidades muy altas en ambas alisedas (ver tabla 6.1), proviene de la mineralización (amonificación) y fijación de nitrógeno. Las plantas actinorrizas influyen



- ▲ ARBOLES DE ALISO
- MATORRAL DE ALISO
- ▲ BOSQUETE MIXTO
- CHOPERA
- ZONA SIN ARBOLADO

1, 2, 3, ..... = enero, febrero, ... diciembre

Figura 6.1. Análisis de componentes principales efectuado con los datos de abundancia de microorganismos diazotróficos aerobios y anaerobios, ARA y diversos parámetros (pH, humedad, nitrógeno-amonio, nitrógeno-nitrato, nitrógeno total, carbono orgánico, relación C/N) de los suelos de las zonas estudiadas

positivamente en la densidad de los microorganismos amonificantes (Gutiérrez Mañero y Bermúdez de Castro, 1983; Pérez Hernández *et al.*, 1989; Llinares, 1993; Acero *et al.*, 1993; Pozuelo *et al.*, 1995) produciendo abundante materia orgánica biodegradable y aumentando la actividad biológica del suelo (Rosswall y Paustian, 1984) al excretar compuestos carbonados por las raíces, pues la actividad fisiológica viene determinada por la disponibilidad de sustratos carbonados imprescindibles para el metabolismo de los microorganismos (Krotzky *et al.*, 1985). Las condiciones ambientales creadas por los árboles, como se ha visto en el capítulo 5, promueven una mayor tasa de descomposición de los restos vegetales (Escudero *et al.*, 1987). De este modo, las diferencias en las dinámicas de descomposición observadas en áreas con y sin árboles pueden ser debidas a diferencias en la mineralización entre estos dos ambientes. La fijación implica la entrada de nitrógeno atmosférico vía  $\text{NH}_4^+$  siendo una forma alternativa a la mineralización.

Los suelos del bosque mixto y de la chopera tienen niveles de  $\text{N-NH}_4^+$ , N total y C más altos que los de la zona sin arbolado, lo que concuerda con las experiencias de otros autores quienes observan que en bosques templados maduros la forma predominante de nitrógeno mineral en el suelo es  $\text{N-NH}_4^+$  (Keeney, 1980; Vlassak, 1970; Rapp *et al.*, 1979). Parece probable que los árboles obtengan su nitrógeno como  $\text{N-NH}_4^+$  a través de asociaciones con hongos heterótrofos en competencia con amonificantes heterótrofos. Lewis (1975) sugirió que el  $\text{N-NH}_4^+$  puede ser asimilado por micorrizas como glutamina que se transfiere a los árboles.

En sitios con arbolado la nitrificación está más favorecida y por tanto los niveles de  $\text{N-NO}_3^-$  en el suelo son mayores pues la disponibilidad de nitrógeno hace que la competencia por el amonio a través de raíces, micorrizas, heterótrofos y nitrificantes esté reducida y así las bacterias nitrificantes mantienen poblaciones densas (Vitousek *et al.*, 1982). Sin embargo, como en la zona sin arbolado la concentración de nitrógeno en el suelo es baja, la competencia sería mayor, saliendo desfavorecidas las bacterias nitrificantes. De ahí que los niveles de  $\text{N-NO}_3^-$  sean bajísimos. Según algunos estudios (Rice y Pancholy, 1972; Haines, 1977; Bormann y Likens, 1979), la nitrificación y absorción de nitrato por las plantas caracteriza estados sucesionales tempranos mientras que la nitrificación está inhibida y las plantas utilizan principalmente amonio en sistemas sucesionales más maduros. Sin embargo otros autores (Monte y Christensen, 1979; Lamb, 1980; Robertson y Vitousek, 1981) no han verificado estas tendencias.

Los contenidos de materia orgánica y nitrógeno en los suelos son factores importantes que determinan su grado de fertilidad (Nye y Stephens, 1962). Así, los suelos de las zonas arboladas son más ricos que los de las zonas sin árboles en los que la intensidad del lixiviado es mayor (Kellmann, 1979; Escudero *et al.*, 1988). En estos suelos sin estrato arbóreo y de baja calidad existe una tasa de mineralización neta de nitrógeno baja y un retraso en la nitrificación (Vitousek *et al.*, 1982), mecanismos importantes que impiden o demoran la producción de nitrato. También el nitrato formado tiende a perderse por lixiviado y desnitrificación (Sahrawat, 1979), pues en suelos orgánicos y minerales con pH alcalino la nitrificación bajo condiciones aerobias es rápida y el nitrato formado es probable que se pierda por desnitrificación durante posteriores inundaciones o bajo regímenes de humedad fluctuantes (Sahrawat, 1982).

## 6.2 ANALISIS DE LAS VARIABLES EDAFICAS

### 6.2.1 VARIACIONES DEL pH

Las variaciones del pH entre los distintos suelos (tabla 6.2) son significativas con una  $F = 85.81$ . Lo mismo ocurre con las variaciones mensuales  $F = 34.02$ ,  $p < 0.01$  en ambos casos.

TABLA 6.2  
ANALISIS DE LA VARIANZA DEL pH

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	0.1029	34.0176	0.01
Zonas	4	0.2597	85.8064	0.01
Interacción	44	0.0057	1.8914	0.01

En el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.3) hay diferencias no significativas entre chopera-matorral de alisos, chopera-bosquete y árboles de alisos-zona sin arbolado; todas las demás son significativas con una  $p < 0.01$ , excepto entre el matorral de alisos-bosquete que la  $p < 0.05$ . En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.4) apreciamos como casi todas las diferencias son significativas ( $p < 0.01$  y  $p < 0.05$ ) excepto mayo-abril, mayo-junio, mayo-agosto, mayo-septiembre, abril-septiembre, abril-octubre, marzo-octubre, marzo-noviembre, febrero-diciembre, febrero-enero, enero-diciembre, octubre-septiembre, agosto-junio, agosto-julio, junio-julio.

TABLA 6.3  
SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL pH DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	n.s	***	***	***
B	***	**	n.s	
CH	***	n.s		
MA	***			

\*\*\*  $p < 0.01$

\*\*  $p < 0.05$

n.s no significativa

El análisis empleado en toda las tablas de significación de las diferencias es el LSD

TABLA 6.4

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL pH

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	**	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	n.s
ABR	**	***	**	n.s	n.s	***	***	***	***	**	
MAR	***	***	***	**	n.s	n.s	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s			
ENE	***	***	***	***	***	***	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	***	***	***	***	**						
OCT	***	***	***	n.s							
SEP	**	***	**								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

\*\*\* p<0.01

\*\* p<0.05

n.s no significativa

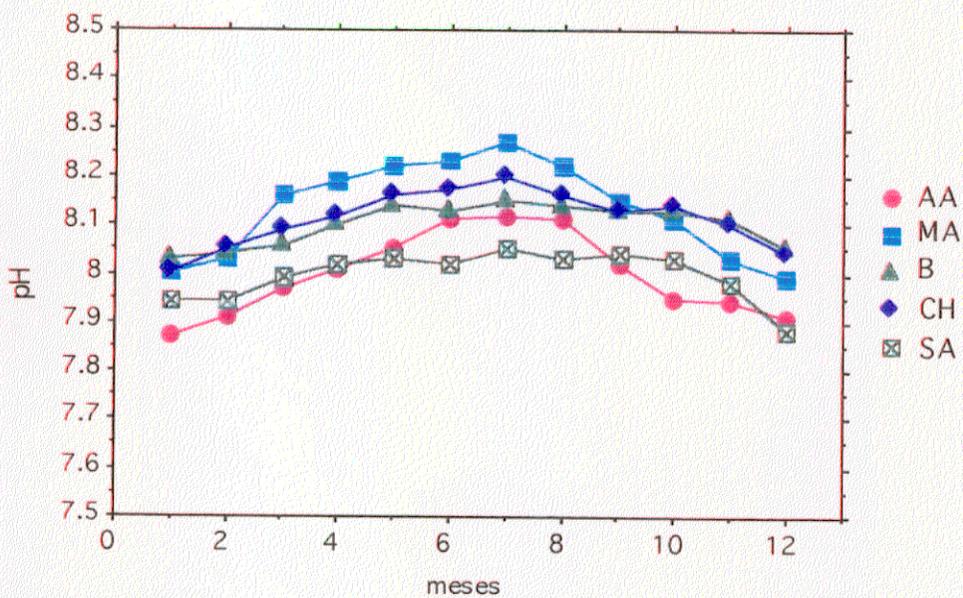


Figura 6.2. Variaciones del pH de los suelos

Como podemos observar en la figura 6.2 el pH del matorral es siempre mayor que el de los árboles y la zona sin arbolado. Y durante los meses de septiembre, octubre, noviembre, enero, febrero, marzo y abril, el pH de los árboles de aliso es menor que el de la zona sin arbolado, la cual, el resto del año tiene los valores más bajos con mínimo en diciembre. El bosque y la chopera tienen unos valores muy semejantes con mínimos en enero. Los valores más bajos se obtienen en los meses fríos del invierno en todas las zonas.

El pH más bajo corresponde a las muestras recogidas bajo el dosel de los árboles de aliso y la zona sin arbolado, entre las cuales, como se ha dicho, no existen diferencias significativas, mientras que los valores de pH más altos corresponden en la mayor parte de los muestreos al matorral de alisos, si bien no existen diferencias significativas entre éste y la chopera. Esto último extraña, pues contrasta con las observaciones realizadas por otros autores, los cuales muestran una disminución del pH del suelo bajo alisos (Miller, 19482), no sólo en suelos desnudos que han sido colonizados, sino también comparándolos con lugares de árboles vecinos (Bormann y DeBell, 1981) y que se justifica por degradación de la hojarasca de los alisos (Franklin *et al.*, 1968) y por el incremento de la velocidad de nitrificación y producción de ácidos orgánicos (Bormann y DeBell, 1981). De todas maneras, los suelos de las alisedas y de las demás zonas del bosque ripario son básicos como los suelos de otras alisedas de la Península Ibérica (Bermúdez de Castro *et al.*, 1976).

En el análisis de la varianza (tabla 6.2) las diferencias entre los valores de pH de la interacción meses-zonas aparecen significativas ( $p < 0.01$ ),  $F = 1.89$ , lo que indica que la variación temporal influye de forma diferente en cada zona.

## 6.2.2 VARIACIONES DE LA HUMEDAD EDAFICA

Los suelos de las alisedas son los más húmedos (tabla 6.1 y figura 6.3), presentan niveles de humedad importantes todo el año incluso en los meses más calurosos y de menor precipitación debido a que están en la ribera del río y el nivel freático es alto. Así, el mínimo de humedad aparece en agosto y el máximo en diciembre en el matorral y en noviembre y enero en los árboles. Se observa también como el bosque sufre oscilaciones a lo largo del año con un porcentaje mínimo en agosto y máximo en enero. Por otro lado, conviene destacar que los niveles de humedad de la chopera y la zona sin arbolado son semejantes y muy bajos en relación con las otras zonas y las fluctuaciones son menos patentes, oscilando entre el 3 y 8 %.

Las diferencias entre los porcentajes de humedad (tabla 6.5) tanto de las zonas como de los meses son significativas ( $p < 0.01$ ) con  $F_{\text{zonas}} = 12409.62$  y  $F_{\text{meses}} = 502.06$ .

TABLA 6.5

ANALISIS DE LA VARIANZA DE LA HUMEDAD

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	483.8828	502.0562	0.01
Zonas	4	11960.4200	12409.6200	0.01
Interacción	44	61.8418	64.1644	0.01

En el cuadro de comparación de las medias de las zonas (tabla 6.6), todas las diferencias son significativas ( $p < 0.01$ ) aunque la menor aparece entre chopera y zona sin arbolado. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.7) observamos como todas las diferencias son significativas ( $p < 0.01$  y  $p < 0.05$ ) excepto entre noviembre y febrero.

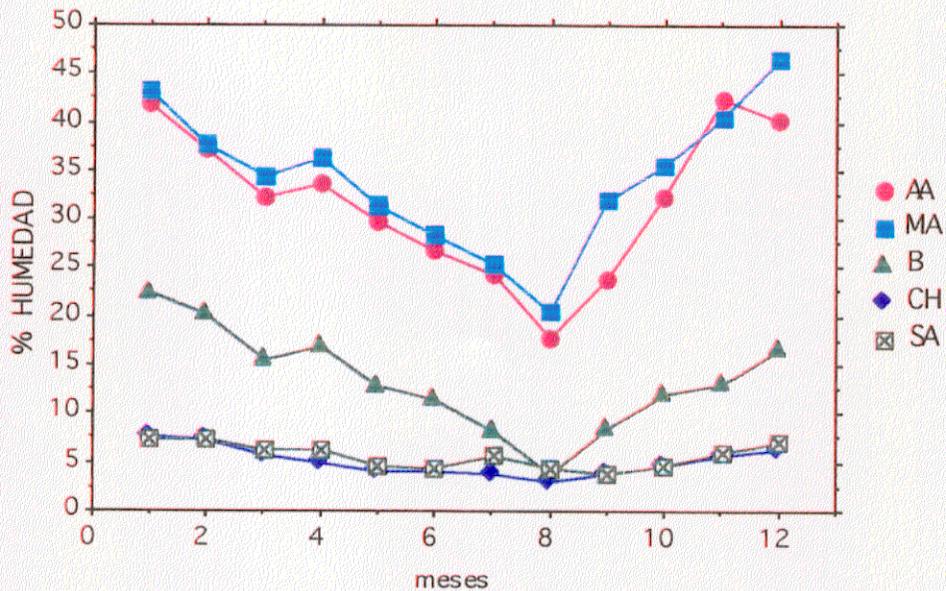


Figura 6.3. Variaciones de la humedad edáfica

TABLA 6.6

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DE HUMEDAD DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	***	
CH	***	***		
MA	***			

\*\*\* P<0.01

En el análisis de la varianza (tabla 6.5) las diferencias entre los valores de humedad de la interacción meses-zonas son significativas ( $p<0.01$ ),  $F = 64.16$  lo que indica que la variación temporal influye de forma distinta en cada zona.

TABLA 6.7

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DE HUMEDAD

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
ABR	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	
MAR	***	***	***	***	***	***	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	n.s	***	***			
ENE	***	***	***	***	***	***	***				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	***	***	***	***	***						
OCT	***	***	***	***							
SEP	***	***	***								
AGO	***	***									
JUL	***										

\*\*\* p<0.01

n.s no significativa

### 6.2.3 VARIACIONES DEL NITROGENO-AMONIO

Las variaciones en el contenido de  $N-NH_4^+$  de los suelos de las cinco zonas estudiadas son significativas (tabla 6.8) con una  $F = 513.51$ , lo mismo ocurre con las variaciones mensuales,  $F = 20.13$  ( $p<0.01$  en ambos casos).

TABLA 6.8

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO-AMONIO

Fuente variación	g.l	M.S.	F	p<
Meses	11	173.4602	20.1303	0.01
Zonas	4	4424.8480	513.5103	0.01
Interacción	44	2.2571	0.2619	n.s

En la tabla de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.9) se puede apreciar como todas las diferencias son significativas con  $p < 0.01$  excepto entre el matorral de alisos y árboles de alisos y entre el bosque y la chopera donde el grado de significación disminuye a  $p < 0.05$ . En el cuadro de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.10) apreciamos como la mayoría son diferencias no debidas al azar ( $p < 0.01$  y  $p < 0.05$ ) aunque algunas no son significativas.

TABLA 6.9

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-AMONIO DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	**	
CH	***	***		
MA	**			

\*\*\*  $p < 0.01$       \*\*  $p < 0.05$

TABLA 6.10

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-AMONIO

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	n.s	n.s	**	***	n.s	***	***	***	***	n.s
ABR	**	***	n.s	n.s	n.s	***	***	***	***	n.s	
MAR	***	***	**	n.s	n.s	***	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	***	n.s	**			
ENE	***	***	***	***	***	***	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	n.s	n.s	n.s	***	***						
OCT	***	***	n.s	n.s							
SEP	***	***	n.s								
AGO	n.s	**									
JUL	n.s										

\*\*\*  $p < 0.01$       \*\*  $p < 0.05$       n.s no significativa

En la tabla 6.1 y figura 6.4 se observa como los valores medios de  $N-NH_4^+$  entre árboles y matorral de alisos son más parecidos, lo mismo ocurre entre los del bosque y la chopera, mientras que los valores más bajos los tiene la zona sin arbolado. Así podemos establecer que la secuencia de los niveles de  $N-NH_4^+$  es:

árboles de aliso > matorral de aliso > bosque > chopera > zona sin arbolado

La diferencias entre esta última y las zonas arboladas no es tan considerable como en el caso del  $N-NO_3^-$ . Hay dos máximos, uno en octubre (otoño) y otro en marzo (primavera), mientras que los valores más bajos se obtienen en enero (invierno), lo que concuerda, en parte, con las observaciones de Pastor *et al.* (1984) que obtienen las tasas medias diarias de mineralización y nitrificación más altas en primavera y verano y muy bajas en otoño e invierno.

*A. glutinosa* regula eficazmente la densidad de los microorganismos del ciclo del nitrógeno, destacando la regularidad en el incremento de amonificantes (Delphin, 1986), lo que se puede traducir en una concentración de  $N-NH_4^+$  mayor en los suelos que están bajo la influencia de alisos (Pozuelo, 1991; Llinares, 1993). En estos suelos, en los que no se usan fertilizantes nitrogenados, el nitrógeno disponible está en gran parte determinado por la mineralización del nitrógeno, es decir, la conversión microbiana del nitrógeno orgánico del suelo en amonio (Pastor *et al.*, 1984)

En el análisis de la varianza (tabla 6.8) las diferencias entre los valores de  $N-NH_4^+$  de la interacción meses-zonas no son significativas, lo que indica que la variación temporal influye de la misma forma en cada zona.

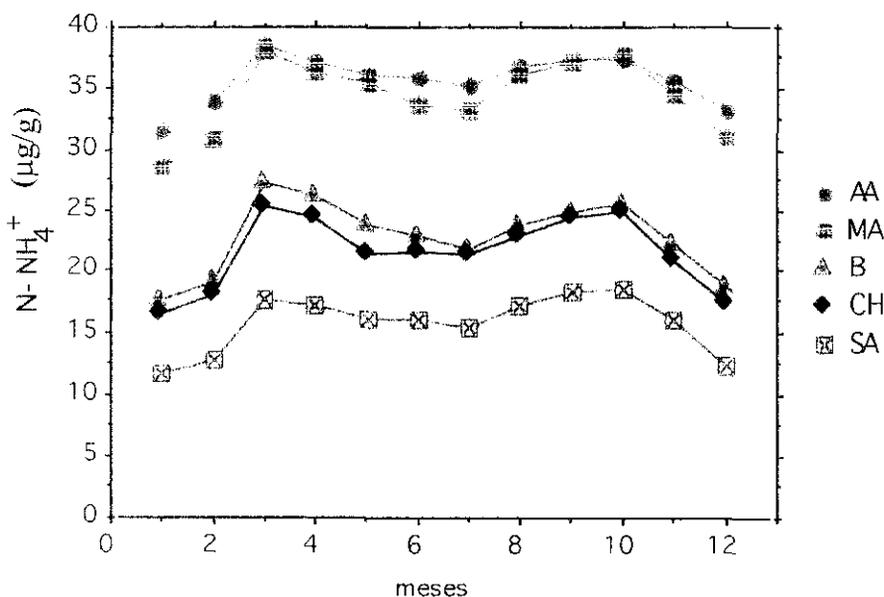


Figura 6.4. Variaciones del nitrógeno-amonio de los suelos

## 6.2.4 VARIACIONES DEL NITROGENO-NITRATO

El análisis de la varianza (tabla 6.11) pone de manifiesto que existen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre los meses,  $F = 60.51$ , y entre las zonas,  $F = 9045.47$ , y, si observamos el cuadro de comparación entre sus medias (tabla 6.12) vemos como todas las diferencias son significativas ( $p < 0.01$ ). No ocurre lo mismo con el cuadro de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.13) en el que, si bien la mayoría son diferencias significativas ( $p < 0.01$ ,  $p < 0.05$ ), algunas no lo son.

TABLA 6.11

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO-NITRATO

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	20.5237	60.5077	0.01
Zonas	4	3068.1570	9045.4690	0.01
Interacción	44	1.4869	4.3837	0.01

TABLA 6.12

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-NITRATO DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	***	
CH	***	***		
MA	***			

\*\*\*  $p < 0.01$

En la tabla 6.1 y figura 6.5 vemos como la zona sin arbolado tiene muchísimo menos  $N-NO_3^-$  en el suelo, posiblemente por el lixiviado, y como la chopera y el bosqueque superan a las zonas de alisos, lo que podría deberse a que *A. glutinosa* inhibe el desarrollo de los microorganismos nitrificantes (Pozuelo, 1991; Llinares, 1993). Así, podemos hacer una gradación del contenido de esta variable de manera que:

bosqueque > chopera > árboles de aliso > matorral de aliso > zona sin arbolado

Los valores más bajos, igual que ocurría con el pH, se dan en invierno durante los meses de diciembre en los árboles de aliso y enero en las demás zonas, y los valores más altos, en el periodo de primavera-verano, lo que está de acuerdo con los resultados obtenidos por Pastor *et al.* (1984).

TABLA 6.13

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO-NITRATO

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	***	***	***	***
ABR	***	***	***	n.s	n.s	***	***	***	***	n.s	
MAR	***	***	***	**	n.s	n.s	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	**	***	***			
ENE	***	***	***	***	***	***	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	***					
NOV	***	***	***	***	***						
OCT	***	***	***	n.s							
SEP	***	***	n.s								
AGO	n.s	**									
JUL	n.s										

\*\*\* p<0.01

\*\* p<0.05

n.s no significativa

La zona sin arbolado es la menos fértil, con unos niveles de nitrato bajísimos, pues los suelos altamente productivos, con frecuencia, tienen altos potenciales de nitrificación (Vitousek *et al.*, 1982).

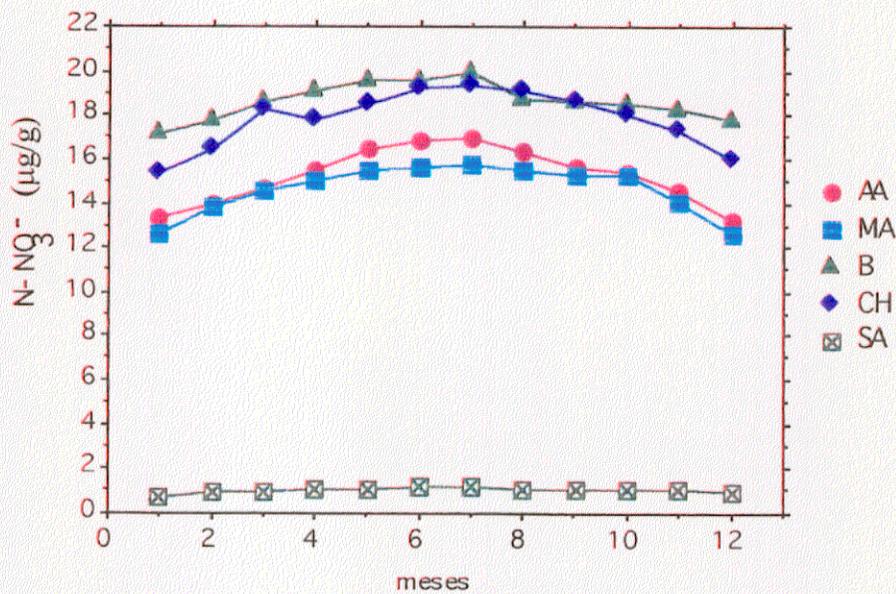


Figura 6.5. Variaciones del nitrógeno-nitrato de los suelos

En las zonas de alisos, hay épocas del año en que parte de los nitratos podrían perderse por desnitrificación, la cual ocurre cuando éstos se encuentran en suelos saturados de agua con una fuente disponible de energía, como puede ser el alto contenido de materia orgánica. Cuando el suministro de oxígeno no es adecuado para los requerimientos de los microorganismos aerobios, los microorganismos desnitrificantes utilizan el nitrato en vez del oxígeno como aceptores de hidrógeno y el gas dinitrógeno que es volátil se pierde en el proceso (Bremner y Shaw, 1958). Incluso cuando el suelo no está saturado de agua la desnitrificación puede ocurrir en microhabitats anaerobios como resultado de bajos potenciales de oxidación originados por la respiración de las raíces y la actividad microbiana (Wollum y Davey, 1975).

Los factores más importantes que controlan la nitrificación en suelos son el pH, el régimen de humedad, el suministro de oxígeno y la temperatura (Focht y Verstraete, 1977). Los suelos estudiados tienen el pH más alto que los niveles óptimos para que ocurra la nitrificación (6.1-7.5), pues a pH mayor de 7.5 se inhibe ligeramente (Sahrawat, 1982). La temperatura óptima es de 20°C (Malhi y McGill, 1982) que en nuestra zona se da principalmente en primavera.

El lixiviado o lavado del suelo es más importante en la zona sin arbolado y en las zonas de alisos por lo que el  $\text{NO}_3^-$  pasará a horizontes más profundos del suelo.

La nitrificación es un proceso acidificante (Reuss, 1976). El primer paso de la descomposición del nitrógeno orgánico produce ión amonio y, si el nitrato producido después es asimilado por las plantas, no resulta una acidificación neta. De esta manera, la acidificación (iones  $\text{H}^+$ ) producida durante el proceso de nitrificación es equilibrada en parte por los  $\text{H}^+$  consumidos en la amonificación y la parte restante por los  $\text{OH}^-$  excretados por las raíces para equilibrar la captación del  $\text{NO}_3^-$ . Por consiguiente deberíamos fijarnos en el balance  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  que, como puede observarse, es mayor en las alisedas que en las otras zonas arboladas, pues la absorción del nitrógeno mineral es diferente en las plantas fijadoras y no fijadoras.

En el análisis de la varianza (tabla 6.11) la interacción meses-zonas indica que existen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ,  $F = 4.38$ ) por lo que la variación temporal influye de forma distinta en cada zona

### 6.2.5 VARIACIONES DEL NITROGENO TOTAL

El análisis de la varianza (tabla 6.14) refleja las diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre el contenido de N total de las zonas,  $F = 445.42$ , y de los meses,  $F = 29.81$ . En el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.15) observamos como todas las diferencias son significativas ( $p < 0.01$ ). Mientras que en la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.16) vemos como existen diferencias significativas ( $p < 0.01$  y  $p < 0.05$ ) y no significativas. Si nos fijamos en los meses consecutivos, no hay diferencias significativas entre septiembre-octubre, octubre-noviembre, noviembre-diciembre, enero-febrero, marzo-abril y abril-mayo. Los meses de agosto, septiembre, octubre, noviembre y diciembre tienen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) con enero, febrero, marzo, abril, mayo, junio y julio.

TABLA 6.14

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NITROGENO TOTAL

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	2.9420	29.8115	0.01
Zonas	4	43.9586	445.4228	0.01
Interacción	44	0.2661	2.6967	0.01

Los suelos de las alisedas son los que tienen valores medios mensuales más altos, característica que es común a suelos bajo la influencia de plantas fijadoras de nitrógeno. En concreto, los niveles de nitrógeno de los suelos de la aliseda arbórea superan los del matorral, lo que podría explicarse, en parte, por un mayor aporte de hojarasca y una mayor superficie de lavado de doseles y troncos por el agua de lluvia. Esta última entrada aporta cantidades significativas de nutrientes minerales a los suelos de los bosques en todo el mundo y un flujo de nutrientes concentrado y localizado que, aunque solo contribuye entre el 5 y el 20 % a la deposición de nutrientes por el agua de lluvia, es el mayor flujo mineral para el sustrato edáfico que se encuentra alrededor de los troncos (Parker, 1983).

TABLA 6.15

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	***	***	
CH	***	***		
MA	***			

\*\*\* p<0.01

TABLA 6.16

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NITROGENO TOTAL

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	**	n.s	***	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s
ABR	n.s	n.s	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s	
MAR	n.s	n.s	***	***	***	***	***	***	**		
FEB	n.s	**	***	***	***	***	***	n.s			
ENE	n.s	***	***	***	***	***	***				
DIC	***	***	n.s	n.s	**	n.s					
NOV	***	***	***	n.s	n.s						
OCT	***	***	***	n.s							
SEP	***	***	**								
AGO	***	***									
JUL	**										

\*\*\* p<0.01

\*\* p<0.05

n.s no significativa

El bosque supera a la chopera en junio, julio, agosto, febrero, marzo, abril y mayo mientras que la chopera supera al bosque en los demás meses. Los niveles más bajos los tiene la zona sin arbolado. Podemos apreciar pues, un enriquecimiento del suelo en nitrógeno bajo los doseles de los árboles, enriquecimiento ya observado por otros autores. Así Kellman (1979) encuentra niveles de nitrógeno de dos a tres veces mayores en el suelo bajo árboles.

Como las demás variables edáficas, el N total sufre oscilaciones mensuales (figura 6.6) de manera que los valores más altos se dan en el otoño mientras que los más bajos aparecen en primavera y verano.

En el análisis de la varianza (tabla 6.14) las diferencias entre los valores de la interacción meses-zonas son significativas ( $p < 0.01$ ),  $F = 2.70$ , lo que indica que la variación temporal influye de forma distinta en cada zona.

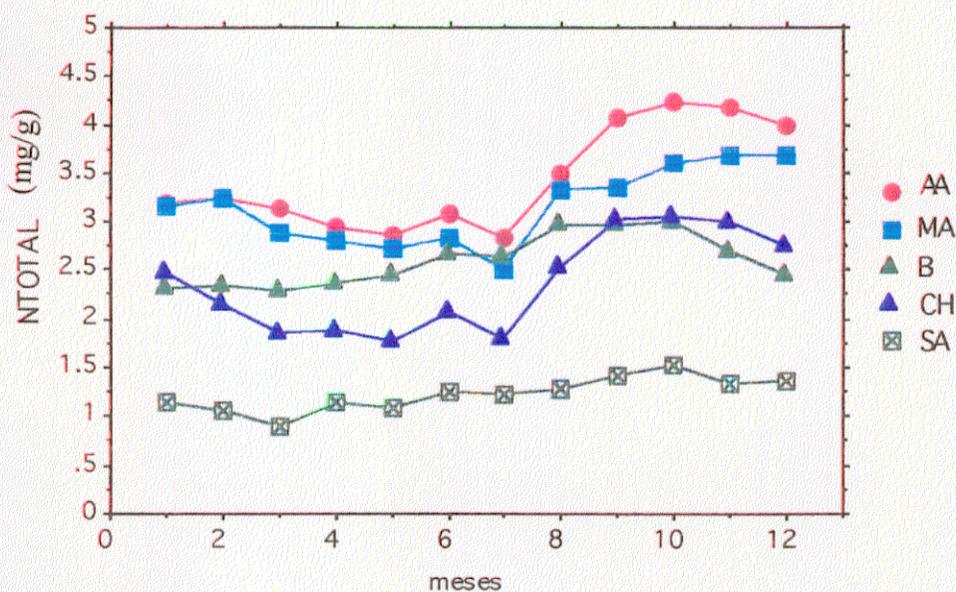


Figura 6.6. Variaciones del nitrógeno total de los suelos

## 6.2.6 VARIACIONES DEL CARBONO ORGANICO

Al igual que ocurre con otras variables edáficas, los porcentajes medios de carbono orgánico más elevados están en los suelos de las alisedas (tabla 6.1). La secuencia de concentración de carbono es la siguiente:

Arboles de aliso > matorral de aliso > bosque > chopera > zona sin arbolado

En la figura 6.7 se observa que en los árboles de alisos hay un mínimo en julio, luego aparece una subida más pronunciada que en las otras muestras hasta diciembre, cuando se alcanza el máximo, para luego volver a disminuir. En el matorral, las oscilaciones son más suaves, estando los porcentajes medios siempre en torno al 3 % con mínimo en julio. Luego va subiendo sucesivamente en los meses siguientes hasta el mes de diciembre en que se alcanza el máximo y después disminuye. La pauta que siguen la chopera y el bosque es análoga, si bien los niveles de carbono son mayores en el bosque en el que hay una subida suave y progresiva hasta alcanzar el valor máximo en enero. Luego disminuye más bruscamente alcanzando el mínimo en marzo. En la chopera ocurre algo semejante aunque el máximo es en febrero y el mínimo en julio y agosto. En la zona sin arbolado los niveles están comprendidos entre el 1 y 2% con mínimo en mayo y máximo en enero.

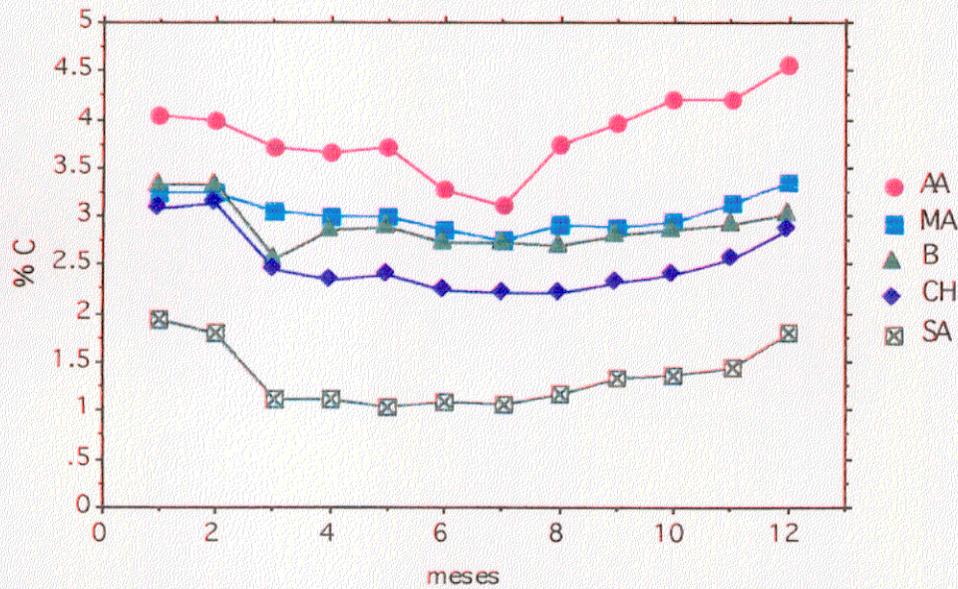


Figura 6.7. Variaciones del carbono orgánico de los suelos

El análisis de la varianza (tabla 6.17) indica que existen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre las zonas,  $F = 334.47$ , y entre los meses,  $F = 12.13$ .

TABLA 6.17

ANÁLISIS DE LA VARIANZA DEL CARBONO ORGÁNICO

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	1.7837	12.1332	0.01
Zonas	4	49.1717	334.4690	0.01
Interacción	44	0.1473	1.0025	n.s

Si analizamos el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.18) vemos como todas las diferencias son significativas ( $p < 0.01$ ) excepto entre el matorral de alisos y el bosque. Por otro lado, en la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.19) apreciamos diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre los meses del invierno con los de las demás estaciones, primavera, verano y otoño.

De nuestras observaciones se deduce que los alisos hacen incrementar la materia orgánica del suelo (Tarrant y Trappe, 1971) más que otros árboles del mismo entorno con respecto a la zona sin árboles y que puede estar relacionado con un mayor aporte de hojarasca y aumento de la microflora edáfica.

TABLA 6.18

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL CARBONO ORGANICO DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	***	***
B	***	n.s	***	
CH	***	***		
MA	***			

\*\*\*  $p < 0.01$

n.s no significativa

TABLA 6.19

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL CARBONO ORGANICO

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	**	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	n.s	n.s
ABR	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***	n.s	
MAR	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	**	***	***	***		
FEB	***	***	***	***	***	**	n.s	n.s			
ENE	***	***	***	***	***	**	n.s				
DIC	***	***	***	***	***	**					
NOV	***	***	***	n.s	n.s						
OCT	***	***	n.s	n.s							
SEP	n.s	**	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

\*\*\*  $p < 0.01$

\*\*  $p < 0.05$

n.s no significativa

En el análisis de la varianza (tabla 6.17) las diferencias entre los valores de la interacción meses-zonas no son significativas,  $F = 1.00$ , lo que indica que la variación temporal influye de la misma manera en cada zona.

## 6.2.7 VARIACIONES DE LA RELACION C/N

Las variaciones de la relación C/N (tabla 6.20) tanto entre los distintos suelos,  $F = 6.06$ , como entre los distintos meses del año,  $F = 13.57$ , son significativas ( $p < 0.01$ ).

TABLA 6.20

### ANALISIS DE LA VARIANZA DE LA RELACION C/N

Fuente variación	g.l	M.S.	F	p<
Meses	11	71.7581	13.5696	0.01
Zonas	4	32.0341	6.0577	0.01
Interacción	44	11.5191	2.1783	0.01

Si observamos ahora el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.21), vemos como las diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) se observan solamente entre el matorral de aliso y las demás zonas. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.22) apreciamos como existen diferencias significativas ( $p < 0.01$  y  $p < 0.05$ ) y no significativas. La mayoría de las diferencias se establecen entre los meses de agosto (verano), septiembre, octubre y noviembre (otoño) con los meses de diciembre, enero, febrero (invierno), marzo, abril y mayo (primavera).

TABLA 6.21

### SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DE C/N DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	n.s	***	n.s	n.s
B	n.s	***	n.s	
CH	n.s	***		
MA	***			

\*\*\*  $p < 0.01$

n.s no significativa

Como podemos apreciar en la tabla 6.1 y figura 6.8 la relación C/N en el suelo del matorral oscila entre 8.0 y 11.0 mientras que en los árboles de aliso, entre 9.8 y 13.0, siendo en estas zonas donde la oscilación es menor. El bosque y la chopera tienen un mínimo en agosto y septiembre y un máximo en enero y febrero, respectivamente. En la zona sin arbolado, el mínimo es en junio y el máximo en febrero.

Hay una estrecha relación entre el N total y el carbono orgánico (Unamba-Oparah, 1982). Por otro lado, relaciones C/N bajas indican, generalmente, poblaciones microbianas con mayor número de individuos y mineralización más rápida, mientras que relaciones C/N altas sugieren una tasa de mineralización más baja y un contenido mayor de restos orgánicos poco alterados (Ahn, 1970).

En el análisis de la varianza (tabla 6.20) las diferencias entre los valores de C/N de la interacción meses-zonas son significativas ( $p < 0.01$ ),  $F = 2.18$ , lo que indica una variación temporal diferente sobre cada una de las zonas.

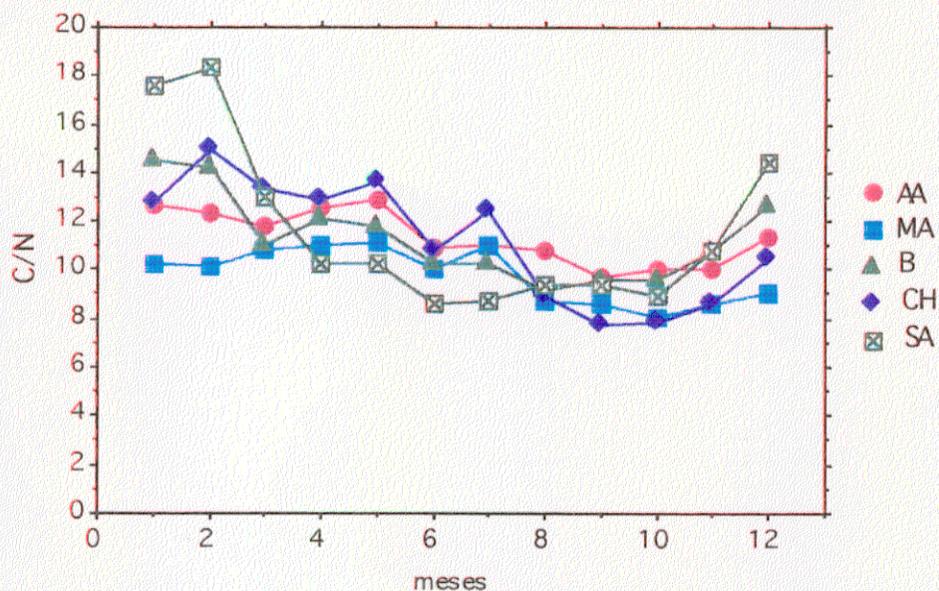


Figura 6.8. Variaciones de la relación C/N de los suelos

TABLA 6.22

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DE C/N

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	**	n.s	***	***	***	***	n.s	**	***	n.s	n.s
ABR	**	n.s	***	***	***	***	n.s	***	***	n.s	
MAR	***	n.s	***	***	***	***	n.s	**	***		
FEB	***	***	***	***	***	***	***	n.s			
ENE	***	***	***	***	***	***	***				
DIC	**	n.s	***	***	***	***					
NOV	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s						
OCT	n.s	***	n.s	n.s							
SEP	n.s	**	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

\*\*\* p<0.01

\*\* p<0.05

n.s no significativa

### 6.2.8 VARIACIONES DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS

En todos los casos existen dos máximos anuales, uno en primavera, coincidiendo con el mes de mayo en el suelo de los árboles de aliso, bosquete, chopera y zona sin arbolado y el mes de junio en el matorral de aliso, y otro en otoño coincidiendo en todos los casos con las muestras recogidas en el mes de octubre (tabla 6.1 y figura 6.9)

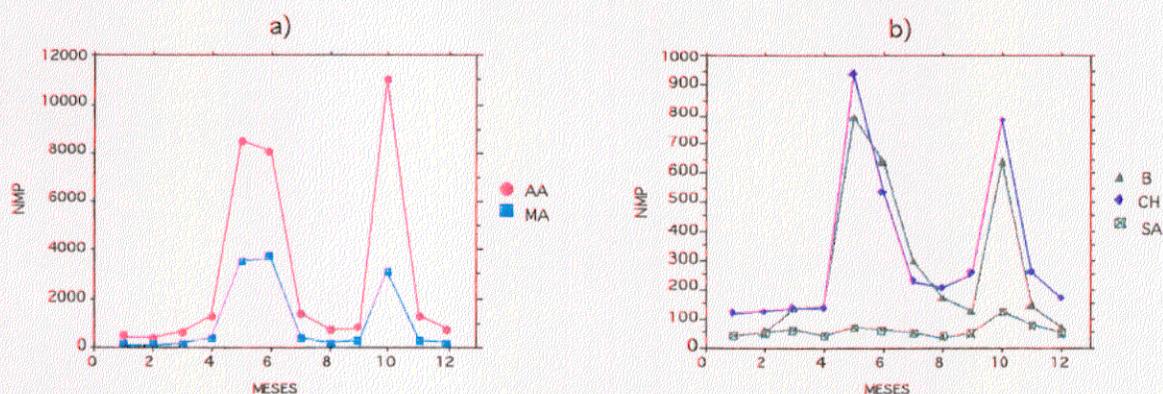


Figura 6.9. Variaciones del NMP de microorganismos diazotróficos aerobios edáficos. a) alisedas b) bosquete, chopera y zona sin arbolado.

El análisis de la varianza (tabla 6.23) indica que existen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre las zonas,  $F = 38.68$ , y entre los meses del año  $F = 15.49$ . El NMP de microorganismos de las alisedas es mayor que el de las otras zonas y en los suelos con alisos arbóreos abundan más que en los de matorral.

TABLA 6.23

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	3.4046E+07	15.4910	0.01
Zonas	4	8.5014E+07	38.6813	0.01
Interacción	44	1.3065E+07	5.9448	0.01

En el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.24) se observan diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre el NMP de microorganismos de cada una de las alisedas y el de los demás suelos, mientras que no existen tales diferencias entre las otras zonas. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.25) vemos como existen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre los meses de mayo, junio y octubre y todos los demás, pero no entre los tres meses citados anteriormente.

TABLA 6.24

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	***	n.s	n.s
B	***	***	n.s	
CH	***	***		
MA	***			

\*\*\*  $p < 0.01$

n.s no significativa

TABLA 6.25

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS AEROBIOS

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	***	***	***	n.s	***	***	***	***	***	***
ABR	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	
MAR	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s	n.s		
FEB	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s	n.s			
ENE	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s	n.s				
DIC	***	n.s	n.s	n.s	***	n.s					
NOV	***	n.s	n.s	n.s	***						
OCT	n.s	***	***	***							
SEP	***	n.s	n.s								
AGO	***	n.s									
JUL	***										

\*\*\* p<0.01

n.s no significativa

En el análisis de la varianza (tabla 6.23) la interacción entre los dos factores de variación indica diferencias no debidas al azar ( $p<0.01$ ),  $F = 5.94$ . Por lo tanto hay una influencia temporal diferente sobre cada zona.

### 6.2.9 VARIACIONES DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANAEROBIOS

En general, estos microorganismos son más abundantes que los diazotróficos aerobios. Únicamente en el suelo de la chopera hay meses que éstos los superan (tabla 6.1). También se observan dos máximos anuales (figura 6.10), uno en primavera, coincidiendo con el mes de mayo en todos los suelos, y otro en otoño en el mes de octubre. La densidad de microorganismos diazotróficos anaerobios es mayor en las alisedas que en las demás zonas, y en concreto en los suelos con alisos arbóreos abundan más que en los de matorral. Por otro lado, el número de microorganismos en el suelo del bosque supera, en la mayoría de los muestreos, al de la chopera, lo contrario que ocurría con los microorganismos diazotróficos aerobios.

Las variaciones entre las distintas zonas (tabla 6.26) son significativas con una  $F = 9.40$ , lo mismo ocurre con las variaciones mensuales que tienen una  $F = 3.84$  y una  $p < 0.01$  en ambos casos.

TABLA 6.26

ANALISIS DE LA VARIANZA DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANAEROBIOS

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	6.6463E+09	3.8426	0.01
Zonas	4	1.6250E+10	9.3956	0.01
Interacción	44	5.5784E+09	3.2252	0.01

El cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.27) indica que solo existen diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre los árboles de aliso y las demás zonas. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.28) apreciamos como solo hay diferencias significativas al 99 % entre el mes de mayo y todos los demás, excepto con el mes de octubre en el que el grado de significación es menor ( $p < 0.05$ ).

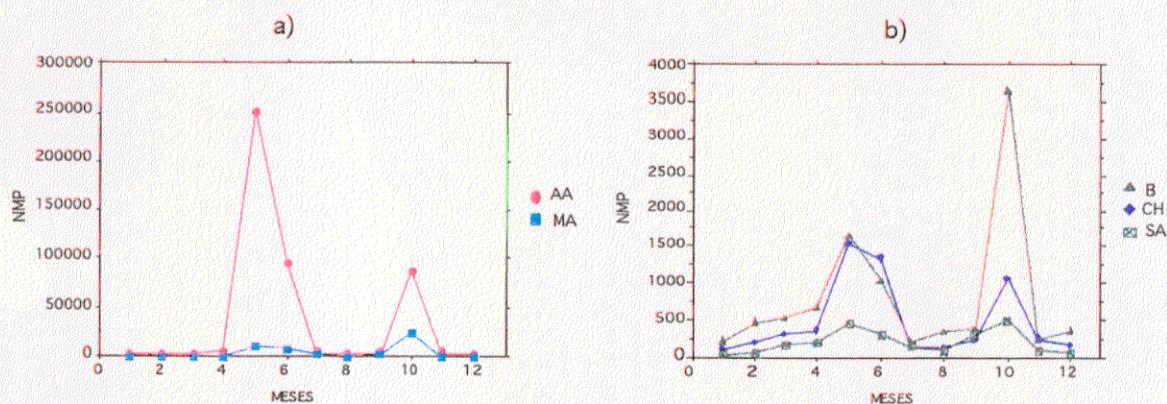


Figura 6.10. Variaciones del NMP de microorganismos diazotróficos anaerobios edáficos. a) alisedas b) bosquete, chopera y zona sin arbolado

TABLA 6.27

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANEROBIOS DE LAS ZONAS

	AA	MA	CH	B
SA	***	n.s	n.s	n.s
B	***	n.s	n.s	
CH	***	n.s		
MA	***			

\*\*\* p< 0.01                      n.s no significativa

La interacción meses-zonas aparece significativa, p<0.01, F = 3.22, (tabla 6.26), lo que indica que la variación temporal influye de forma diferente sobre cada zona.

TABLA 6.28

SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL NMP DE MICROORGANISMOS DIAZOTROFICOS ANAEROBIOS

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	***
ABR	n.s										
MAR	n.s										
FEB	n.s										
ENE	n.s										
DIC	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s					
NOV	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s						
OCT	n.s	n.s	n.s	n.s							
SEP	n.s	n.s	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

\*\*\* p<0.01                      n.s no significativa

6.2.10 VARIACIONES DEL ARA

El análisis de la varianza (tabla 6.29) nos indica que existen diferencias significativas (p<0.05) entre las zonas, F = 2.50, y entre los meses, F = 2.04, pero si observamos el cuadro de comparación entre las medias de las zonas (tabla 6.30) apreciamos como solo existen diferencias significativas (p<0.05) entre el ARA del suelo de la chopera con el del matorral de aliso y con el del bosque mixto. En la tabla de comparación entre las medias mensuales (tabla 6.31) observamos como las diferencias significativas (p<0.05) se establecen entre el mes de octubre y todos los demás excepto con enero, febrero y noviembre, y entre el mes de enero y los meses de mayo, junio, julio, agosto y diciembre.

**TABLA 6.29**  
**ANALISIS DE LA VARIANZA DEL ARA**

Fuente variación	g.l.	M.S.	F	p<
Meses	11	7.0562	2.0362	0.05
Zonas	4	8.6552	2.4976	0.05
Interacción	44	7.5910	2.1905	0.01

**TABLA 6.30**  
**SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS ENTRE LAS MEDIAS DEL ARA DE LAS ZONAS**

	AA	MA	CH	B
SA	n.s	n.s	n.s	n.s
B	n.s	n.s	**	
CH	n.s	**		
MA	n.s			

\*\* p<0.05                      n.s no significativa

**TABLA 6.31**  
**SIGNIFICACION DE LAS DIFERENCIAS MENSUALES ENTRE LAS MEDIAS DEL ARA**

	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR
MAY	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s
ABR	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	
MAR	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s	n.s	n.s	n.s		
FEB	n.s										
ENE	**	**	**	n.s	n.s	n.s	**				
DIC	n.s	n.s	n.s	n.s	**	n.s					
NOV	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s						
OCT	**	**	**	**							
SEP	n.s	n.s	n.s								
AGO	n.s	n.s									
JUL	n.s										

\*\* p<0.05                      n.s no significativa

La fijación libre en las dos alisedas tiene grandes oscilaciones anuales (tabla 6.1 y figura 6.11). Así en los árboles hay dos máximos, uno en octubre y otro en marzo, y en el matorral hay tres, en octubre, enero y abril. En el bosqueque aparecen dos máximos claros, uno en noviembre y otro en febrero, lo que no ocurre en la chopera que tiene niveles bastante homogéneos a lo largo del año con fijación libre nula en febrero y la media anual mínima de todas las zonas.

La baja actividad nitrogenásica en el suelo y la gran proporción de muestras con actividad insignificante, está de acuerdo con las observaciones de otros autores (Vance *et al.*, 1983; Maggs y Hewett, 1986; Oliver y Bermúdez de Castro, 1996).

La humedad parece que controla la actividad nitrogenásica. Así Grove *et al.* (1980) observaron que en la descomposición de restos de eucalipto, el ARA aumentó más rápidamente en muestras con contenidos de humedad entre el 50 - 100 %, Maggs y Hewett (1986), en una plantación de *Pinus elliottii*, encontraron lo mismo para contenidos de humedad entre el 80 y 170 %, y Baker y Attiwill (1984) en el Sur de Australia, encuentran que la fijación de nitrógeno puede estar limitada, durante el verano, por contenidos bajos de humedad y durante el invierno por bajas temperaturas aunque el contenido de humedad del suelo del bosque sea alto. En nuestro estudio los contenidos de humedad no son tan altos como en los estudios anteriormente citados y a pesar de las bajas temperaturas del invierno hay valores de ARA significativos en el matorral de aliso, bosqueque mixto y zona sin arbolado, si bien en esta última el contenido de humedad durante todo el año es muy bajo.

Nioh (1980) y Silvester (1978) observaron que la fijación máxima ocurría en capas de suelo con tasas bajas de mineralización y concentración de iones amonio. En nuestro caso el suelo sin arbolado es el que tiene menor concentración de amonio, siendo en el mes de enero cuando ésta es mínima y se da la mayor actividad reductora de acetileno.

En el análisis de la varianza (tabla 6.29) las diferencias entre los valores de ARA de la interacción meses-zonas aparecen significativas ( $p < 0.01$ ),  $F = 2.19$ , lo que indica que la variación temporal influye de forma diferente sobre cada zona.

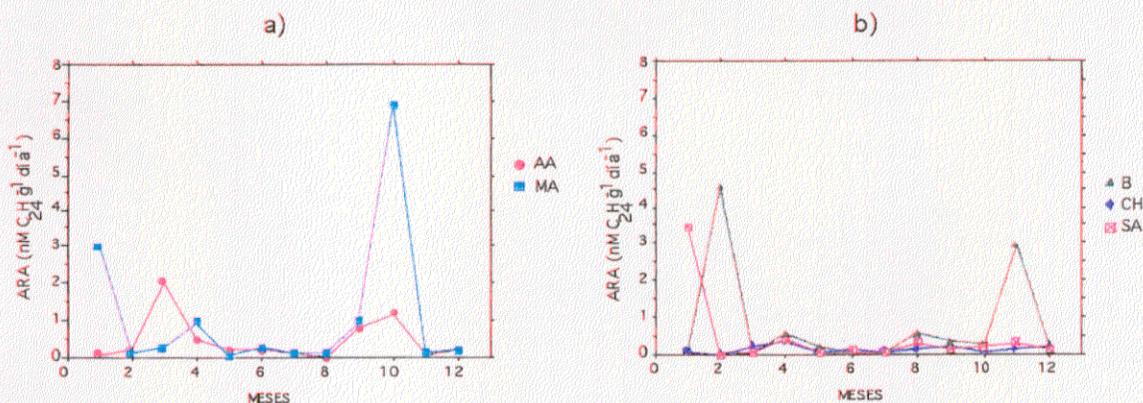
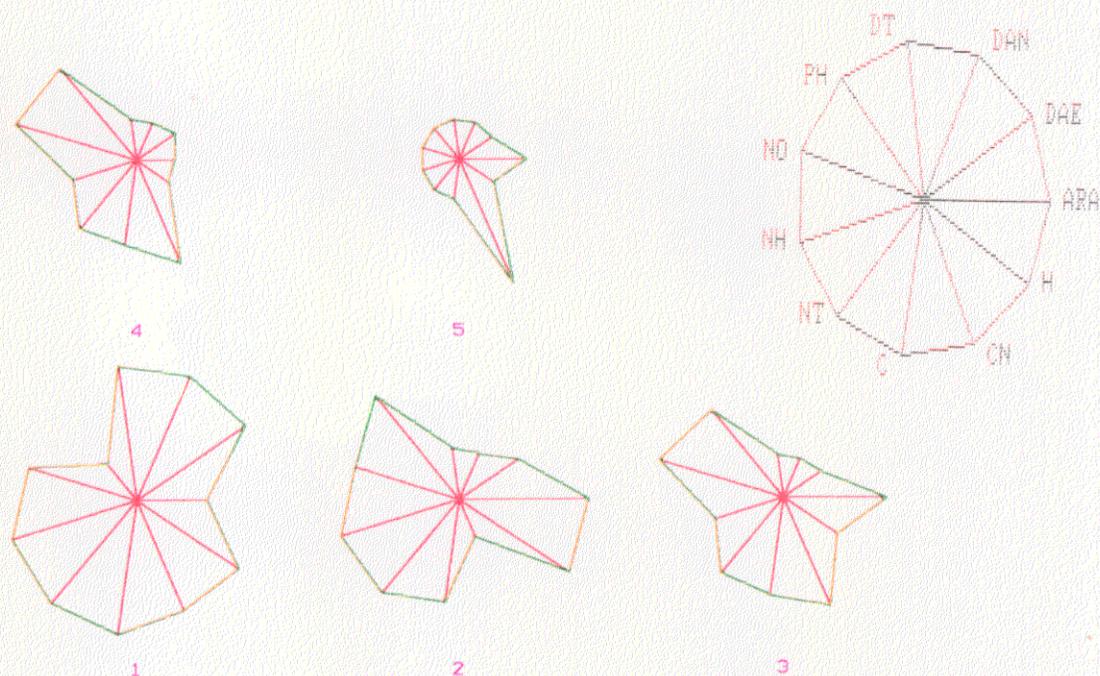


Figura 6.11. Variaciones del ARA en los suelos. a) alisedas b) bosqueque, chopera y zona sin arbolado

## 6.4 FLUCTUACIONES DE LAS VARIABLES EDAFICAS

Para ver globalmente las modificaciones inducidas por la vegetación en las variables edáficas analizadas, se realizaron unas gráficas en las que cada eje represente una variable. En la figura 6.12 se observa claramente la fluctuación espacial de las variables edáficas y cómo los valores medios anuales de estas variables son mayores en las zonas arboladas, salvo en el caso del ARA, relación C/N y humedad.



(DAE=NMP diazotróficos aerobios; DAN=NMP diazotróficos anaerobios; DT=NMP diazotróficos aerobios + anaerobios; PH=pH; NO=nitrógeno nitrato; NH=nitrógeno amonio; NT=nitrógeno total; C=carbono orgánico; CN=relación C/N; H=humedad; ARA=actividad reductora de acetileno).

**Figura 6.12. Fluctuación anual de las variables edáficas en las cinco zonas estudiadas. 1 ARBOLES DE ALISO, 2 MATORRAL DE ALISO, 3 BOSQUETE MIXTO, 4 CHOPERA y 5 ZONA SIN ARBOLADO**

# 7

## DISCUSION

La aliseda de Humanes, donde se ha realizado el estudio que se presenta aquí, por su situación, composición florística, condiciones climáticas y características edáficas, se debe encuadrar en las alamedas-alisedas mediterráneas que indica Aramburu (1989). Por ello, los resultados obtenidos en este bosque ripario solo se pueden extrapolar a formaciones arbóreas de características similares de entorno. El clima, acidez y concentración de nutrientes en el suelo y cantidad y composición química de los desfrondes que presentan las alisedas eutróficas, oligotróficas y acidófilas de la Hispania húmeda son muy diferentes, lo que induce a pensar que las velocidades de fijación de nitrógeno y reciclado de nutrientes y la intensidad con que modifican las propiedades edáficas, también lo sean, aunque la pauta general del ciclo del nitrógeno y la influencia sobre el suelo sean parecidas.

Hay que considerar, también, que no estamos ante masas forestales puras de alisos, sino ante pequeñas manchas que alternan con bosques mixtos o están incluidas en ellos y que la dinámica del nitrógeno varía en función de los árboles diferentes que forman el monte. Así, se observa como en ciertas plantaciones mixtas, los árboles crecen más y aumenta la producción con respecto a masas puras, porque algunas especies nodriza crean microclimas más adecuados para el crecimiento que modifican el flujo de nutrientes (Chapman *et al.*, 1988). Este efecto no ocurre solamente por aumento de la producción causado por la disponibilidad del nitrógeno excedente de las plantas que lo fijan desde la atmósfera, hecho observado en numerosas ocasiones (véase, entre otros, Söderlung y Svensson, 1976; Bermúdez de Castro, 1981; Montoya, 1982), sino también en ausencia de fijación de nitrógeno, como se ha demostrado en mezclas de abeto y alerce (Carlyle y Malcolm, 1986, a, b).

Si tenemos en cuenta que el efecto del agua y de los nutrientes sobre el crecimiento de la planta está modulado a través del transporte que se establece en el continuo suelo-planta-atmósfera, cualquier alteración de uno de estos niveles va a modificar el proceso conjunto. Aunque la influencia de los nutrientes se da en primer lugar a nivel edáfico, las plantas, al extraer agua y nutrientes, alteran el entorno de las raíces y de la flora y fauna que constituyen la comunidad biológica del suelo. Por ello, influyen más en la función del ecosistema que las características físicas y químicas edáficas (Grove *et al.*, 1988).

Las experiencias efectuadas por Chapman *et al.* (1988) comparando la producción de madera de plantaciones puras y mezclas de dos especies con *Alnus glutinosa*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* y *Quercus petrae* han proporcionado resultados dispares. Así, la disponibilidad de nutrientes y el crecimiento de los árboles son mayores en las mezclas de abeto-pino que en los cultivos monoespecíficos y menores en abeto-aliso y abeto-roble; se incrementa la velocidad de movilización de nutrientes en abeto-pino y decrece en abeto-aliso y abeto-roble. Estos resultados se intentan explicar por los cambios introducidos en las tasas de descomposición y liberación de nutrientes cuando se mezclan hojarascas de calidad diferente y la modificación de

las relaciones establecidas entre los invertebrados y microorganismos de las hojarasca, que hace cambiar la dinámica de los nutrientes.

Si consideramos, además, el papel que desempeñan *Adenocarpus decorticans*, leguminosa arbustiva activa fijadora de nitrógeno, y *Cistus laurifolius* en la colonización y flujo de nitrógeno en la Sierra de los Filabres (Almería), diferentes a las que habitualmente se atribuyen a leguminosas y jaras (Moro *et al.*, 1994), debemos ser muy prudentes al interpretar datos de campo sobre interacciones plantas-microorganismos-suelo y sobre la función de las plantas fijadoras de nitrógeno en los lugares donde crecen.

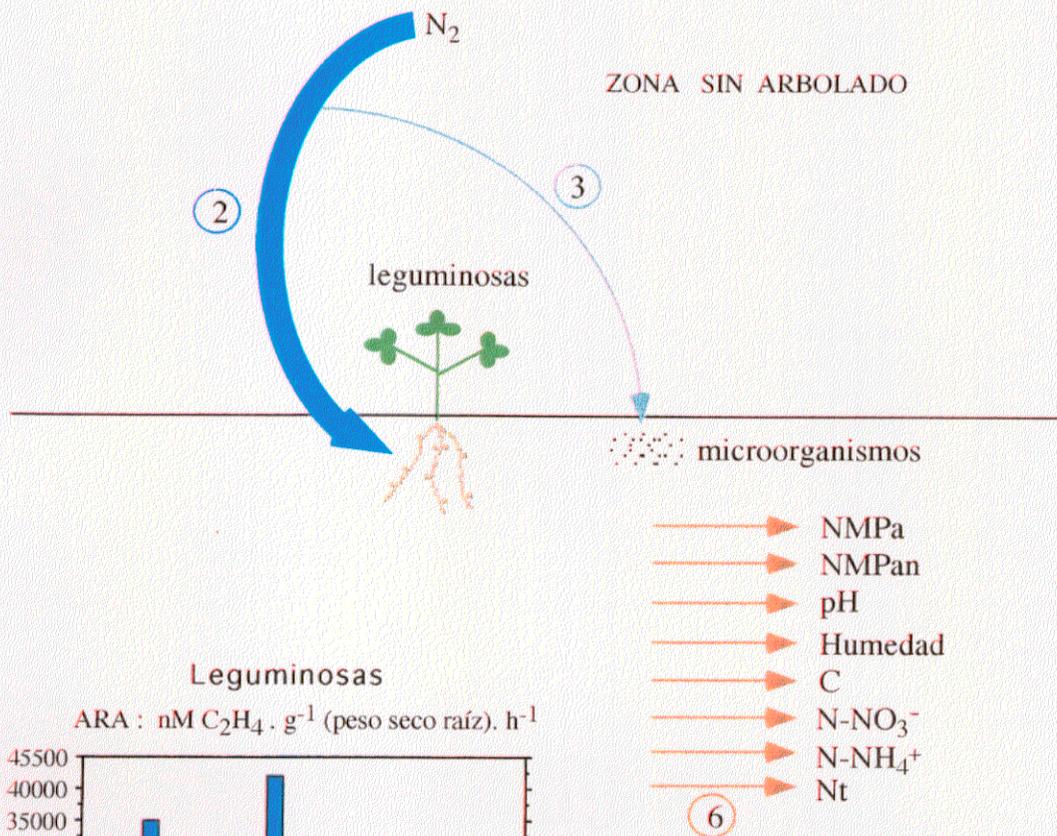
Como en los capítulos 4, 5 y 6 ya se han discutido los resultados obtenidos para ARA, degradación de la hojarasca e incidencia del arbolado sobre el suelo, vamos ahora a intentar la comparación de las zonas en las que se ha dividido el área estudiada: aliseda arbórea, aliseda arbustiva, chopera, bosque mixto y zona desarbolada y que el análisis de componentes principales reúne en tres: aliseda, chopera-bosque mixto y zona sin arbolado, en función de las modificaciones que la vegetación produce en el suelo (capítulo 6). Esta agrupación es compatible con las diferencias que detectan los análisis de varianza y comparación de medias en algunas de las variables estudiadas.

La figura 7.1 resume los resultados más relevantes de esta Tesis y evidencia como las alteraciones edáficas son mayores en las zonas arboladas y más importantes en la aliseda que en el bosque mixto y chopera, a causa de los aportes de necromasa mayores a través del desfronde de las leñosas y, en el caso de la aliseda, por la concentración elevada de nutrientes, especialmente compuestos nitrogenados, en la hoja del aliso, como consecuencia de la fijación de nitrógeno (Silvester, 1977), de la fluctuación estacional de nutrientes en las hojas (Rodríguez-Barrueco *et al.*, 1984) y de la traslocación de nutrientes hacia el tallo antes de la caída de las hojas (Escarré *et al.*, 1984). La degradación de las respectivas hojarasca va a permitir incrementar más los niveles de carbono y nitrógeno en el suelo de la aliseda. A este efecto enriquecedor de nutrientes edáficos hay que añadir el que proviene del lavado de las partes aéreas por la lluvia, también acrecentado en las alisedas y el que deriva de la necrosis nodular y de las excretas radicales (Bollen y Lu, 1968).

Destaca la degradación rápida de las hojarasca de los árboles. A los 14 meses de enterramiento la masa remanente oscila entre 0.71% y 11.43%. Esta velocidad de descomposición tiene un aspecto positivo como es el incremento notable de los nutrientes del suelo en un tiempo relativamente corto, que conlleva modificaciones rápidas en las características físicas, químicas y biológicas del suelo. También implica aspectos negativos. Si a este reciclado rápido no le sigue actividad de la microflora edáfica y absorción radical adecuadas, mejora del efecto rizosfera, e incremento de la capacidad de cambio del suelo, pueden aparecer concentraciones excesivas de iones que van a sufrir un lavado vertical por lluvias ocasionales y se pierdan para el ecosistema. Esta situación se agrava cerca del río, en los suelos con nivel freático alto en los que predomina el lavado horizontal hacia el cauce.

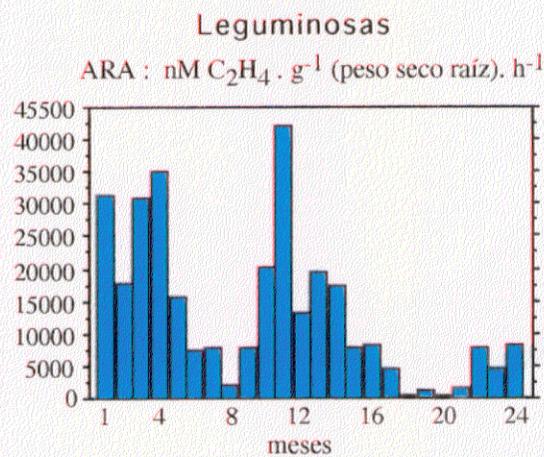
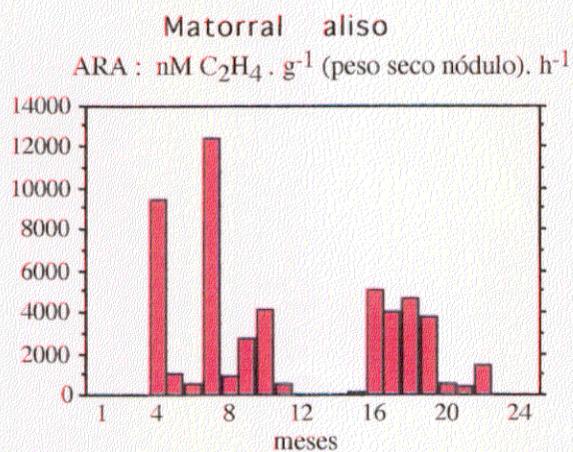
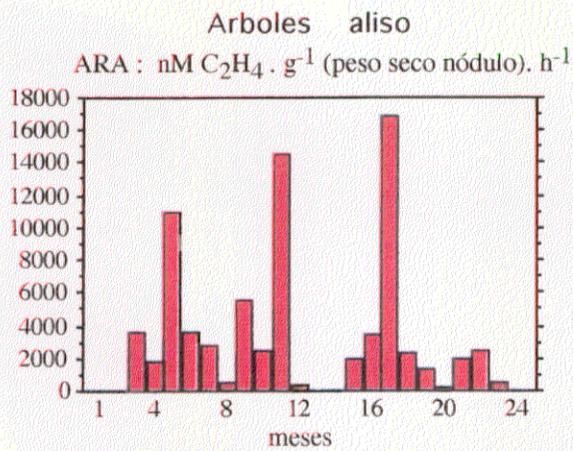
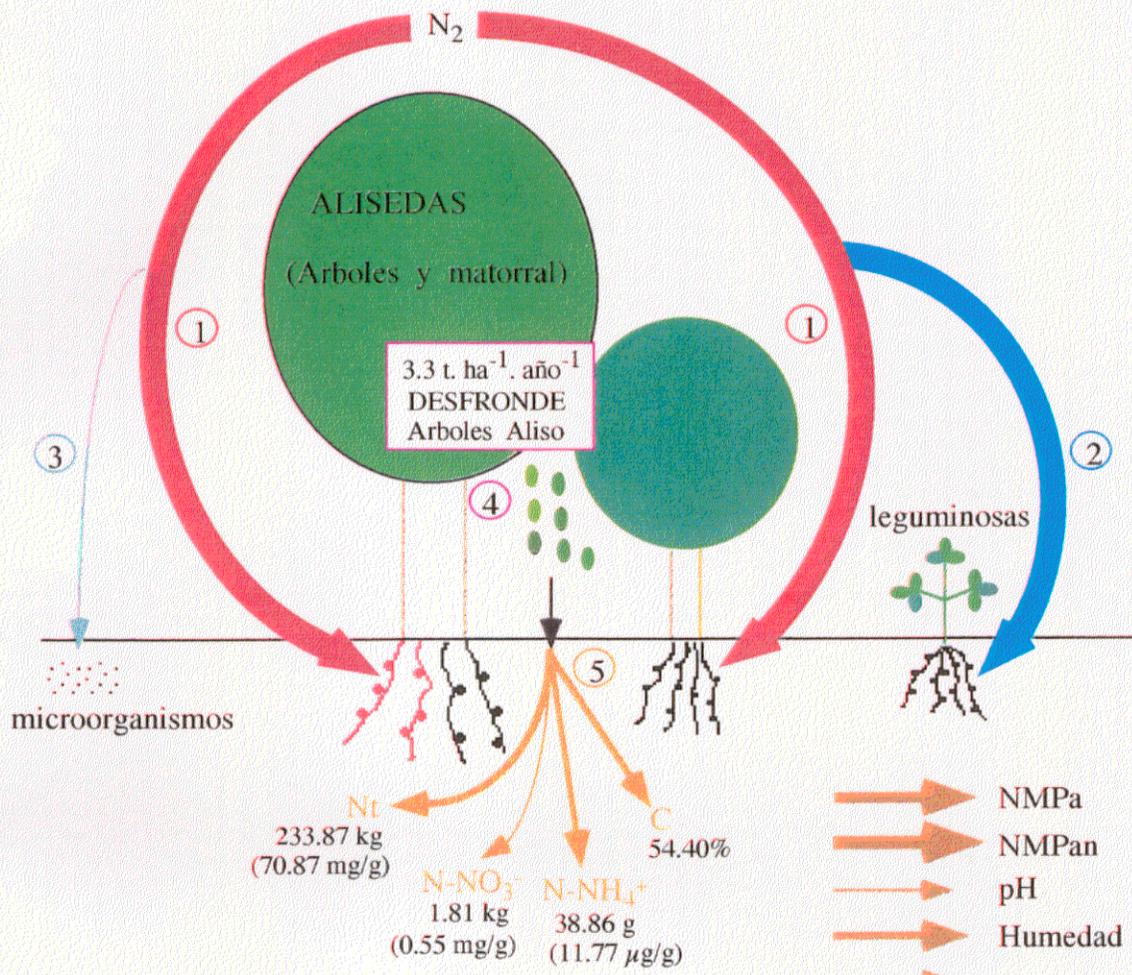
Nuestros resultados confirman también, de manera indirecta, la incidencia de la fenología del aliso sobre las entradas de nutrientes al suelo que apuntaban Schmitz *et al.* (1983) en los estudios que realizaron en esta misma zona y la variabilidad de los modelos de fluctuación circadiana del ARA, distintos según las especies que se estudien y las condiciones del entorno en el que se desarrollan, como se confirma al comparar las gráficas obtenidas por Bermúdez de Castro y Schmitz (1981) en la aliseda donde se realizó esta Tesis, Moro *et al.* (1992) en *A. decorticans* y Bermúdez de Castro *et al.* (1990) en arbustos de *Elaeagnus angustifolia* en Valdemoro (Madrid), en los que habían encontrado una nodulación buena (Schmitz *et al.*, 1990).

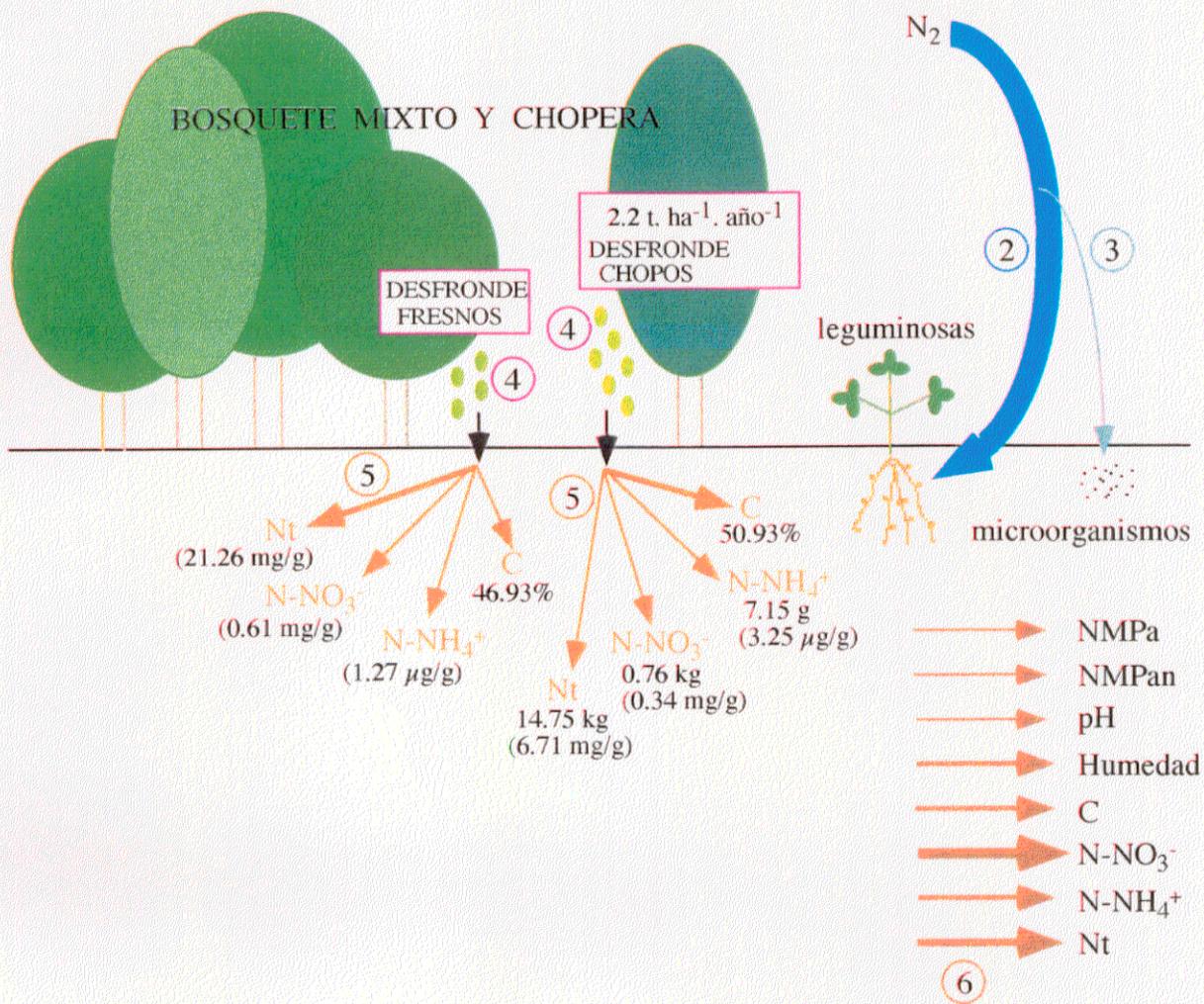
Conviene recalcar la influencia de las leguminosas herbáceas como agentes activos de las entradas de nitrógeno. Los valores globales de ARA obtenidos a lo largo del año son



- 1 Fijación de nitrógeno alisos (ARA)
- 2 Fijación de nitrógeno leguminosas (ARA)
- 3 Fijación libre de nitrógeno (ARA)
- 4 Desfronde
- 5 Entradas por la hojarasca de: N total,  $\text{N-NO}_3^-$ ,  $\text{N-NH}_4^+$ , C. Los valores indicados se refieren a la hojarasca inicial, es decir, antes de enterrarse y empezar el estudio de la degradación.
- 6 Influencia en el suelo: NMPa, NMPan, pH, humedad, C,  $\text{N-NO}_3^-$ ,  $\text{N-NH}_4^+$  y N total. (a = microorganismos fijadores de nitrógeno aerobios, an = microorganismos fijadores de nitrógeno anaerobios).

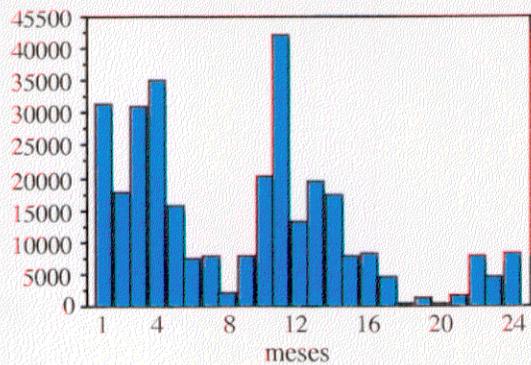
**Figura 7.1. Reciclado del nitrógeno y ARA en la aliseda, bosque mixto y zona desarbolada de Humanes (Guadalajara).**





### Leguminosas

ARA : nM C<sub>2</sub>H<sub>4</sub> · g<sup>-1</sup> (peso seco raíz). h<sup>-1</sup>



importantes e incluso muy elevados en algunos meses de otoño e invierno, por la rotación anual de especies. Valores medios altos de actividad reductora de acetileno en leguminosas espontáneas de pastos cercanos a Madrid encuentran también Monsalve *et al.* (1988), Oliver (1990) y Schmitz (1990). En todos los casos habría que relacionarlos con factores bióticos como biomasa, densidad, vigor, fotosíntesis y herbivorismo, a los que responden de manera diferente cada leguminosa (Bermúdez de Castro *et al.*, 1988; Almazán *et al.*, 1993).

Aunque el ARA sea un método indirecto de evaluar la fijación de nitrógeno muy discutido actualmente, con detractores como Minchin *et al.* (1983, 1986 y 1994) y defensores como Vessey (1994), en algunos casos, cuando se trata de detectar actividad nitrogenásica en cepas microbianas (Igual, 1996) o en el suelo (Minchin, comunicación personal a miembros de nuestro equipo de investigación) es válido. Con todas sus limitaciones, es el único método factible de realizar habitualmente en el campo, ya que el empleo de isótopos de nitrógeno, por su coste y las condiciones exigidas para la obtención de N<sup>15</sup> queda restringido a casos muy concretos.

El muestreo realizado, al reunir en una sola muestra el conjunto de leguminosas de todas las zonas, no permite compararlas entre sí. Sin embargo, nos pareció oportuno incluir el histograma de fluctuación del ARA en los tres diagramas de la figura 7.1 para resaltar la función de estas plantas en las entradas de nitrógeno.

El comportamiento diferente reflejado por el ARA entre alisos y leguminosas podría tener una explicación en que la población microbiana es mayor en la aliseda. Tanto los microorganismos como las plantas compiten por el mismo sustrato, el nitrógeno, saliendo favorecidos los primeros por lo que los alisos tiene que fijar nitrógeno atmosférico para cubrir sus necesidades. Mientras que en el caso de las leguminosas, al ser pequeña la población microbiana, la competencia es menor, sale favorecida la planta y en el segundo año es más rentable captar el nitrógeno del suelo. En cuanto a las diferencias en las fluctuaciones mensuales entre los dos años en las leguminosas puede ser debido a la variación de la composición cuantitativa de especies y a su fenología.

La fijación libre de las tres zonas es poco importante en valor absoluto, como encuentran también otros investigadores (Stein y Delwiche, 1970; Reuss, 1971; Vlasak *et al.*, 1973; Clark *et al.*, 1980; Bermúdez de Castro, 1981). Sin embargo, en lugares donde las otras fuentes de nitrógeno escasean adquieren gran realce (Oliver y Bermúdez de Castro, 1996). Creemos que debe ser tenida en cuenta al hacer balances de nitrógeno en el campo, también en lugares con vegetación abundante, ya que el carbono que suministran las plantas por efecto rizosfera y por la descomposición de la hojarasca favorece la actividad de los microorganismos heterótrofos fijadores libres de nitrógeno. Este efecto estimulador habrá que matizarlo con la incidencia negativa de relaciones C/N altas (Brill, 1978).

Las fluctuaciones observadas entre zonas y según la variación de las condiciones ambientales (Jenkinson, 1971; Frogatt, 1973) se puede explicar parcialmente por los cambios de pH que afectan a *Azotobacter* (Granhall, 1981) y, en general, a los fijadores libres (Evans *et al.* 1980; Francis, 1982) y a la posible presencia de cepas de *Bacillus* fijadoras facultativas (Line y Loutit, 1971) y de *Pseudomonas*, *Lignobacter* y *Azotobacter* que fijan nitrógeno en ambientes microaerófilos descomponiendo compuestos fenólicos sencillos que proceden de la descomposición de la hojarasca (Hardisson *et al.*, 1969; Chan, 1986)

Las tres zonas exhiben pautas parecidas de posibles entradas de nitrógeno por esta vía, aunque la magnitud de la entrada se decanta favorablemente hacia la aliseda.

Además de las conclusiones de este trabajo que se exponen a continuación, parece conveniente resaltar la importancia de los organismos edáficos, de tamaño reducido, para poder explicar de modo satisfactorio el funcionamiento de los ecosistemas. Como afirma Price (1988)

algunas personas, entre las que se incluyen biólogos, están convencidas que las plantas y los animales grandes, especialmente arbustos, árboles, aves y mamíferos, son los organismos más importantes de la tierra. Este punto de vista, fundamento de lo que denomina "Ecología del Arca de Noé", ha influido en el desarrollo de muchos conceptos en Ecología General y en Biología Evolutiva. Sin embargo, nos recuerda Price, todo el trofismo de los sistemas terrestres depende del suelo y de la materia en descomposición y, por tanto, las interacciones que se dan en el entramado trófico del suelo -que muy pocos estudian- van a afectar al flujo de materia y energía a través de las cadenas y redes tróficas de los hábitat aéreos, ecosistemas convencionalmente admitidos, en nuestro caso bosquetes riparios, -que mayoritariamente se estudian-. Tendremos que preguntarnos ahora cual será la importancia de las interacciones entre los organismos del suelo, bacterias, algas, micorrizas, levaduras, protozoos, nemátodos, colémbolos, ácaros, isópodos,... en el funcionamiento del bosque ribereño de Humanes y, sobre esta base, continuar el estudio que en esta Tesis se inició.

# 8

## CONCLUSIONES

El objetivo de este trabajo, estudiar como las entradas de nitrógeno que provienen de la fijación biológica inciden en las poblaciones de microorganismos diazotróficos y en la fertilidad del suelo, se desarrolla especialmente en el capítulo 6, "Influencia del arbolado sobre variables físicas, químicas y biológicas del suelo". Destacan las conclusiones siguientes:

1. Se aprecia una diferenciación espacial clara en la respuesta de los suelos ante la vegetación. Aparecen tres grupos bien definidos: uno formado por los árboles y el matorral de aliso, otro por el bosque mixto y la chopera y el tercero por la zona sin arbolado. Los suelos de cada uno de estos grupos presentan características físicas y químicas, y densidades y actividades de microorganismos diazotróficos semejantes. Nitrógeno total, amonio y carbono orgánico son las variables que caracterizan los suelos de las alisedas.
2. La densidad de microorganismos fijadores de nitrógeno libres es mayor en la aliseda, más en la arbórea que en el matorral. Los anaerobios abundan más que los aerobios, excepto en la chopera durante el verano. El NMP de microorganismos diazotróficos aerobios es significativamente mayor en las alisedas, mientras que los anaerobios solo son significativamente más abundantes en la aliseda arbórea. La densidad microbiana fluctúa a lo largo del año en todas las zonas, con dos máximos, en mayo o junio y en octubre, y dos mínimos, en enero o febrero y en agosto, salvo en el bosque mixto en que es en septiembre para los aerobios y en julio para los anaerobios.
3. El potencial fijador de nitrógeno medido como ARA, es muy pequeño en todos los suelos.
4. La vegetación modifica también las variables abióticas del suelo: Los suelos de la aliseda tienen las concentraciones mayores de nitrógeno total, nitrógeno amonio y carbono orgánico, mientras que la concentración mayor de nitrato aparece en el bosque mixto y en la chopera. El suelo de la zona desarbolada tiene los niveles más

bajos de nitrógeno total, amonio, nitrato y carbono orgánico. El pH más ácido se registra en los meses de invierno. El amonio tiene dos máximos, en marzo y octubre y un mínimo en enero. Los niveles de nitrato son más altos en julio y más bajos en invierno (diciembre o enero). La concentración de nitrógeno total es más elevada en otoño y más baja en verano (alisedas) y primavera (resto de las zonas).

Con respecto a las dos vías del flujo de nitrógeno estudiadas aquí y que son responsables en parte de las modificaciones ocasionadas en el suelo: degradación de la hojarasca y fijación biológica de nitrógeno (capítulos 4 y 5), debemos concluir que:

1. El desfronde de los árboles es muy importante. Los alisos aportan más hojarasca que los chopos y la dinámica de la descomposición de la hojarasca del aliso es distinta a la de los otros árboles estudiados.
2. Las concentraciones de nitrógeno total y amonio son máximas en la hojarasca de aliso y sus patrones de liberación son diferentes a los de las otras hojarascas estudiadas lo que repercute en que las alisedas tengan mayores niveles de nitrógeno total en el suelo. No hay diferencias significativas entre las concentraciones de nitrato de aliso y las otras dos, chopo y fresno, mientras que en el suelo la concentración mayor de nitrato aparece en el bosque mixto y la choperera pues el alto porcentaje de humedad en las alisedas implica un mayor lixiviado del nitrato.
3. Por la relación C/N de las hojarascas, el aliso y el fresno se comportan como especies mejorantes del suelo, mientras que el chopo, durante el proceso descomponedor, primero es acidificante, luego indiferente y al final mejorante.
4. La edad de los alisos no influye en la actividad reductora de acetileno, ya que no existen diferencias significativas entre el ARA de los árboles y la del matorral. Sin embargo los modelos de variación anual son distintos en árboles y arbustos. Hay dos máximos, en primavera (mayo) y otoño (octubre o noviembre), en los árboles y tres en los arbustos, primavera (abril), verano (junio o julio) y otoño (octubre). El bloqueo de la actividad nitrogenásica dura más en el matorral (diciembre, enero, febrero) que en los árboles (enero). El inicio del período vegetativo coincide con el comienzo de la actividad reductora de acetileno que es baja durante las primeras semanas y que se va incrementando con altibajos hasta alcanzar el máximo cuando se logra el área foliar mayor. El ARA se relaciona significativamente de forma positiva con la temperatura de las raíces, la concentración de clorofila a, b y total y la superficie foliar y de forma negativa con la intensidad luminosa bajo el dosel.
5. La fluctuación diaria del ARA, estudiada en los arbustos, presenta en verano y primavera 2 máximos, a las 7 de la mañana y a las 7 de la tarde y dos mínimos a primeras horas de la madrugada y a la 1 de la tarde; en otoño se acorta el intervalo entre los máximos, aparece uno a las 5 de la madrugada, antes de amanecer y otro a las 11 de la mañana y no aparece un mínimo bien definido.

6. En la actividad reductora de acetileno del conjunto de las leguminosas aparecen diferencias significativas entre los meses y los dos años de medida. La actividad fue mayor durante el primer año. El modelo de fluctuación anual fue distinto en ambos años ya que varía la composición cuantitativa de especies y su fenología.

# 9

## BIBLIOGRAFIA

- ABER, J. D., BOTKIN, D. B. y MELILLO, J. M. 1978. Predicting the effects of different harvesting regimes on forest floor dynamics in northern hardwoods. Can. J. Forest Research **8**, 308-316.
- ABER, J. D., McCLAUGHERTY, C. A y MELILLO, J. M. 1984. Litter Decomposition in Wisconsin Forest. The Agricultural Bulletin Building. 1535 Observatory Drive. Madison.
- ABER, J. D. y MELILLO, J. M. 1980. Litter decomposition: Measuring relative contribution of organic matter and nitrogen to forest soils. Canadian Journal of Botany **58**, 416-421.
- ACERO, N., PROBANZA, A., BLANCO, B. y GUTIERREZ MAÑERO, F. J. 1993. Seasonal changes in physiological groups of bacteria that participate in the nitrogen cycle in the rhizosphere of de alder. Geomicrobiology Journal **11**, 133-140.
- ADAMS, M. A. y ATTIWILL, P. M. 1982. Nitrogen mineralization and nitrate reduction in forests. Soil Biol. Biochem. **14**, 197-202.
- AHN, P. M. 1970. West Agrican soils. Oxford.
- AKKERMANS, A. D. L. 1971. Nitrogen Fixation and Nodulation of *Alnus* and *Hippophae* under Natural Conditions. Ph. Thesis. Univ. of Leiden. 85 pp.
- ALEXANDER, M. 1980. Introducción a la Microbiología del Suelo. A.G.T. Ed. S.A. México. 491 pp.
- ALMAZAN, A., SCHMITZ, M. F., POZUELO, J. M., OLIVER, L. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1993. Dinitrogen Fixation in a Mediterranean Pasture. En: New Horizons in Nitrogen Fixation. R. Palacios, J. Mora y W. E. Newton (eds.). Kluwer Acad. Pub. London. 704.
- ARAMBURU, A. 1989. Vegetación de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Servicio Central Pub. Gobierno Vasco. Vitoria. 361pp.
- ARANDA, Y. 1989. Entradas de carbono y nitrógeno por degradación de la hojarasca en zonas arboladas de Guadalajara. Memoria de Licenciatura. Univ. Complutense. Madrid. 118 pp.
- ARANDA, Y., SERRANO, J. M. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1990. Degradación de la hojarasca de *Populus nigra* L. Rev. Ecol. Biol. Sol. **27**, 395-406.
- ARNON, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant. Physiol. **24**, 1-15

- ARRESE-IGOR, C., GARCIA-PLAZAOLLA, J. I., PEÑA, J. I. y APARICIO-TEJO, P. M. 1989. Inhibición de la fijación simbiótica de nitrógeno por bajos niveles de nitrato. Efecto de la inoculación con *Rhizobium* de distinta actividad nitrato-reductasa. IV Reunión Nacional de Fijación de Nitrógeno. Sevilla. Mayo. 118-119.
- BAKER, T. G. y ATTWILL, P. M. 1984. Acetylene reduction in soil and litter from pine and eucalypt forests in south-eastern Australia. Soil Biol. Biochem. 16, 241-245.
- BECKING, J. H. 1961. Studies on nitrogen-fixing bacteria of genus *Beijerinckia*. Plant and Soil 14, 4981.
- BECKING, J. H. 1974. The family Frankiaceae. En: Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. R. E. Buchanan y N. E. Gibbons (eds.). The Williams and Wilkins Co. Baltimore. 701-706.
- BERG, B. y STAAF, H. 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition. En: Structure and Function of Northern Coniferous Forests. An Ecosystem Study. Ecol. Bull. (Stockholm) 31, 373-390.
- BERINGER, J. E. 1984. The significance of symbiotic nitrogen fixation in plant production. En: C.R.C. Reviews in Plant Sciences.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1981. Diazotrofia como técnica en agronomía y silvicultura. En: Productividad Vegetal. C. Vicente (ed.). Ed. Univ. Complutense. Madrid. 191-225.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1988. Las plantas actinorrizas y la sucesión. En: Homenaje a Pedro Montserrat. Monografías Inst. Pirenaico Ecol. 4, 435-439.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., ARANDA, Y. y SCHMITZ, M. F. 1990. Acetylene-reducing activity and nitrogen inputs in a bluff of *Elaeagnus angustifolia* L. Orsis 5, 85-89.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., BARBERO, P. y MARTIN, M. G. 1983. Doseles de aliso y crecimiento de plantas acuáticas. En: Actas del Primer Congreso Español de Limnología. N. Prat (ed.). Ed. Univ. Barcelona. 167-171.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., MIGUEL, C. y RODRIGUEZ-BARRUECO, C. 1976. A study of the capacity of soils to induce nodules in *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and *Myrica gale* L. with special reference to the specificity of the endophytes. Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur) 127A, 307-315.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., MÜLLER, A., PEREZ CORONA, E. y SCHMITZ, M. F. 1988. Plantas leñosas fijadoras de nitrógeno atmosférico y recuperación de suelos degradados por explotaciones mineras. Mem. I. Cong. Nac. Cuenca Minera de Riotinto. Riotinto. 347-362.
- BERMUDEZ DE CASTRO, F., MÜLLER, M. A. y SCHMITZ, M. F. 1988. Nitrogen fixation (A.R.A.) in leguminous plants of a mediterranean pasture. En: Nitrogen Fixation: Hundred Years After. H. Bothe, F. J. de Bruijn y W. E. Newton (eds.). G. Fisher. Stuttgart. 809
- BERMUDEZ DE CASTRO, F. y SCHMITZ, M. F. 1981. Variaciones diaria y estacional de la actividad nitrogenásica en *Alnus glutinosa*. Acta Salmaticensia. Ciencias. 44, 147-148.
- BERNHARD-REVERSAT, F. 1981. Participation of light and organo-mineral fractions of soil organic matter in nitrogen mineralization in a sahelian savanna soil. Zbl. Bakt. II. Abt. 136, 281-290.
- BLOM, J., ROELOFSEN, W. y AKKERMANS, A. D. L. 1981. Assimilation of nitrogen in root nodules of alder (*Alnus glutinosa*). New. Phytol. 89, 321-326.
- BOCOCK, K. L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. Journal of Ecology 52, 273-284.
- BOLLEN, W. B. y LU, K. C. 1968. Nitrogen transformations in soils beneath red alder and conifers. En: Biology of Alder. J. M. Trappe, J. F. Franklin, R. F. Tarrant y G. M. Hansen (eds.). U. S. Dep. Agric. For. Serv. Portland. Oregon. 141-148.

- BOND, G. 1976. The results of the IBP survey of root-nodule formation in non-leguminous angiosperms. En: *Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants*. P. S. Nutman (ed.). Cambridge Univ. Press. Cambridge. 443-474.
- BOND, G. 1983. Taxonomy and distribution of non-legume nitrogen-fixing systems. En: *Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications*. J. C. Gordon and C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 55-87.
- BORMANN, B. T. y DeBELL, D. S. 1981. Nitrogen content and other soil properties related to age of red alder stands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **45**, 428-432.
- BORMANN, F. H. y LIKENS, G. E. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag. New York, U.S.A.
- BREMNER, J. M. y BLACKMER, A. M. 1978. Nitrous oxide: emission from soils during nitrification of fertilizer nitrogen. *Science* **199**, 295-296.
- BREMNER, J. M. y SHAW, K. 1958. Denitrification in soil I. Methods of investigation. *Journal of Agricultural Science* **51**, 22-39.
- BRILL, W. J. 1978. Genetics and regulation on nitrogen fixation. En: *Limitations and Potentials for Biological Fixation in the Tropics*. J. Döbereiner, R.H. Burris y A. Hollaender (eds.). Plenum Press. New York. 237-245.
- BUENDIA-CLAVERIA, A.M., TEMPRANO-VERA, F., ORIVE ECHEVARRIETA, R. y RUIZ SAINZ, J. E. 1989. *Rhizobium fredii*: Las bacterias de crecimiento rápido que forman nódulos fijadores de nitrógeno en la soja. Junta de Andalucía. Consejería de Agricultura y Pesca. Dirección General de Investigación y Extensión Agrarias. Comunicaciones agrarias. Serie: Producción vegetal **6**, 48.
- BUNNELL, F. L., TAIT, D. E. N., FLANAGAN, P. W. y VAN CLEVE, K. 1977. Microbial respiration and substrate weight loss. I. A general model of the influences of abiotic variables. *Soil Biology and Biochemistry* **9**, 33-40.
- CARLYLE, J. C. y MALCOLM, D. C. 1986 a. Nitrogen availability beneath pure spruce and mixed larch + spruce stands growing on a deep peat I. Net mineralization measures by field and laboratory incubations. *Plant and Soil* **93**, 95-113.
- CARLYLE, J. C. y MALCOLM, D. C. 1986 b. Nitrogen availability beneath pure spruce and mixed larch + spruce stands growing on a deep peat II. A comparison of N availability as measured by plant uptake and long-term laboratory incubations. *Plant and Soil* **93**, 115-122.
- CASTILLO, F. y CARDENAS, J. 1987. Fijación biológica del nitrógeno. En: *Investigación y Ciencia* , 88-96.
- CATALAN, J. C. 1965. Estudio químico-sedimentológico de algunos afluentes del Tajo. C.S.I.C. Madrid. 137 pp.
- CATALAN, J. y ALONSO PASCUAL, J. J. 1963. Estudio químico y geoquímico del río Sorbe, afluente del Henares. Centro de Estudios, Investigación y Aplicaciones del Agua.
- CEBALLOS, L. y RUIZ DE LA TORRE, J. 1979. *Arboles y Arbustos de la España Peninsular*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Sección Publicaciones. Ciudad Universitaria. Madrid. 512 pp.
- CHAN, Y. K. 1986. Utilization of simple phenolics for dinitrogen fixation by soil diazotrophic bacteria. *Plant and Soil* **90**, 141-150.
- CHAPMAN, K., WHITTAKER, J. B. y HEAL, O. W. 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stand. *Agriculture Ecosystems and Environment* **24**, 33-40.
- CLARK, F.E., COLE, C. V. y BOWMAN, R. A. 1980. Nutrient cycling II. Systems synthesis. En: *Grassland, Systems, Analysis and Man*. A. Brey Meyer y G. M. van Dyne (eds.) Cambridge Univ. Press. Cambridge. 659-712.

- DELPHIN, J. E. 1986. Evaluation du pouvoir minéralisateur des sols agricoles en fonction de leurs caractéristiques physico-chimiques. Agronomie 6, 453-458.
- DILLY, O., WACHENDORF, C., IRMLER, U. y MUNCH, J. C. 1993. Biological parameters of alder litter decomposition in the bornhöved lakes region-northern Germany. Abstracts XI International Symposium on environmental Biogeochemistry. Salamanca.
- DIXON, R. O. D. y WHEELER, C. T. 1983. Biochemical, physiological and environmental aspects of symbiotic nitrogen fixation. En: Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems : Foundations and Applications. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 107-171
- DÖBEREINER, J. 1974. Nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere. En: The Biology of Nitrogen Fixation. A. Quispel (ed.). North-Holland Publ. Co. and Oxford: Plenum Press. Amsterdam. 86-120.
- DÖBEREINER, J. 1977. Physiological aspects of N<sub>2</sub> fixation in grass-bacteria associations. En: Recent Developments in Nitrogen Fixation. W. Newton, J. R. Postgate, C. Rodriguez-Barrueco (eds.). Academic Press. London. 513-522.
- DÖBEREINER, J. 1978. Influence of environmental factors on the occurrence of *Spirillum lipoferrum* in soils and roots. En: Environmental Role of Nitrogen-Fixing Blue-Green Algae and Asymbiotic Bacteria. U. Granhall (ed.). Swedish Nat. Sci. Res. Co. Stockholm. Ecol. Bull. 26, 343-352.
- DÖBEREINER, J. y CAMPELO, A. B. 1971. Non-Symbiotic nitrogen-fixing bacteria in tropical soils. Plant and Soil. Special Vol., 457-470.
- DÖBEREINER, J. y DAY, J. M. 1975. Nitrogen fixation in the rhizosphere of tropical grasses. En: Nitrogen Fixation by Free-Living Micro-Organisms. W. D. P. Stewart (ed.). International Biological Programme 6. Cambridge University Press. Cambridge. 85-100.
- DÖBEREINER, J., REIS, V. M., PAULA, M. A. y OLIVARES, F. 1993. Endophyte diazotrophs in sugar cane, cereals and tuber plants. En: New Horizons in Nitrogen Fixation. R. Palacios, J. Mora y N. E. Newton (eds.). Kluwer Acad. Pub. Dordrecht. 671-676.
- DUCHAUFOR, Ph. 1975. Manual de Edafología. Toray-Masson. Barcelona.
- DUVIGNEAUD, P. y DENAEYER-DE SMET, S. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forest. En: Analysis of Temperate Forest Ecosystems. D. E. Reichle (ed.). Berlin. Springer-Verlag. 199-225.
- EDMONDS, R. L. 1980. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, western hemlock and Pacific silver fir ecosystems in western Washington. Can. J. For. Res. 10, 327-337.
- EREGOVA, S. V. y KALININSKAYA, T.A. 1981. Nitrogen fixation in a native Norway spruce forest and derivative forest types of Moscow district. Lesovedenie 5, 31-37.
- ESCARRE, A., GARCIA, C., RODA, F. y TERRADAS, J. 1984. Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo. Investigación y Ciencia 95, 68-78.
- ESCUDERO, A., GARRIDO, M. V. y MATIAS, M. D. 1987. Decay curves of leaf litter from evergreen and deciduous tree species. Acta Oecologica. Oecol. Plant. 8 (22), 81-90.
- ESCUDERO, A., GARRIDO, M. V., MATIAS, M. D. y DEL ARCO, J. M. 1988. Litter decomposition and nutrient dynamics in different environments in an open woodland. En: Vegetation Structure in Relation to Carbon and Nutrient Economy. J. T. A. Berhoeven, G. W. Heil and M. J. A. Werger (eds.). SPPB Academic Publishing, The Hague. The Netherlands. 61-67.
- ESTEBAN, M. L. 1983. Descripción y estudio diazotrófico del bosque de *Elaeagnus angustifolia* L. de Valdemoro (Madrid). Memoria de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid. 146 pp.

- EVANS, L. S., LEWIN, K. F. y VELLA, F. A. 1980. Effect of nutrient medium pH on symbiotic nitrogen fixation by *Rhizobium leguminosarum* and *Pisum sativum*. Plant and Soil **56**, 71-80.
- FENN, L. B. y KISSEL, D. E. 1976. The influence of cation exchange capacity and depth of incorporation on ammonia volatilization from ammonium compounds applied to calcareous soils. Soil Science Soc. Amer. J. **40**, 394-398.
- FLAIG, W. 1971. Organic compounds in soil. Soil Sci. **111**, 19-33.
- FLOATE, M. J. 1970. Decomposition of organic materials from hill soils and pastures. Soil Biol. Biochem. **2**, 173-185, 187-196 y 275-283.
- FOCHT, D. D. y VERSTRAETE, W. 1977. Biochemical ecology of nitrification and denitrification. En: *Advances in Microbial Ecology*. Vol. 1. M. Alexander (ed.). Plenum Press. New York. 135-214.
- FOGEL, R. y CROMACK, K. Jr. 1977. The effect of habitat and substrate quality on Douglas-fir litter decomposition in Western Oregon. Canadian Journal of Botany **55**, 1632-1640.
- FONT QUER, P. 1973. Plantas medicinales. El Dioscórides renovado. Ed. Labor, S.A. Barcelona. 1033 pp.
- FORTEZA DEL REY, M. 1981. Caracterización Agroclimática de la Provincia de Guadalajara. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid. 145 pp.
- FRANCIS, A. J. 1982. Effects of acidic precipitation and acidity on soil microbial processes. Water Air Pollut. **18**, 375-394.
- FRANKLIN, J. F., DRYNESS, C. T., MOORE, D. G. y TARRANT, R. F. 1968. Chemical soil properties under coastal Oregon stands of alder and conifers. En: *Biology of Alder*. J. M. Trappe, J. F. Franklin, R. F. Tarrant y G. M. Hausen (eds.). U. S. D. A. Portland. 157-178.
- FRAZER, D. W., McCOLL, J. G. y POWERS, R. F. 1990. Soil nitrogen mineralization in a clearcutting chronosequence in a Northern California conifer forest. Soil Sci. Soc. Am. J. **54**, 1145-1152.
- FRENEY, J. R., SIMPSON, J. R. y DENMEAD, O. T. 1981. Ammonia volatilization. En: *Terrestrial Nitrogen Cycles*. F. E. Clark y T. Roosswall (eds.). Ecol. Bull. (Stockholm) **33**, 291-302.
- FROGATT, P. J., KEAY, P. J., WITTY, J. F., DART, P. J. y DAY, J. M. 1973. Algal nitrogen fixation in Rothamsted field. Rep. Roth. Exp. Stat. 1972, 87.
- FUENTE, V. 1985. Vegetación orófila del occidente de la provincia de Guadalajara (España). Lazaroa **8**, 123-219
- GALLARDO, J. F., SANTA REGINA, I. y SAN MIGUEL, C. 1989. Evolución estacional de la composición mineral en tres ecosistemas forestales de la Sierra de Béjar (Provincia de Salamanca). Options Medit. A **3**, 157-161.
- GARCIA, A. 1981. Experimentos en Microbiología del Suelo. Compañía Editorial Continental S.A. México. 75 pp.
- GARCIA ROLLAN, M. 1981. Claves de la Flora de España (Península y Baleares). Volumen I. Pteridofitas, Gimnospermas, Dicotiledóneas (A-J). Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 675 pp.
- GARCIA ROLLAN, M. 1983. Claves de la Flora de España (Península y Baleares). Volumen II. Dicotiledóneas (L-Z) y Monocotiledóneas. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 764 pp.
- GIBSON, A. H. y JORDAN, D. C. 1983. Ecophysiology of nitrogen-fixing systems. En: *Encyclopedia of Plant Physiology*. O. Lange, P. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). Berlin. 302-390.
- GONZALEZ, M. I. M. y GALLARDO, J. F. 1982. El efecto hojarasca: una revisión. Anales de Edafología y Agrobiología. Tomo XLI, 5-6, 1129-1157.

- GORDON, J. C. 1983. Silvicultural systems and biological nitrogen fixation. En: Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications. J. C. Gordon y C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff / Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 1-6.
- GRANHALL, U. 1981. Biological nitrogen fixation in relation to environmental factors and functioning of natural ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm). 33, 131-145.
- GRANHALL, U. y LINDBERG, T. 1980. Nitrogen input through biological nitrogen fixation. En: Structure and Function of Northern Coniferous Forest. An Ecosystem Study. T. Persson (ed.). Ecol. Bull. (Stockholm) 32, 333-340.
- GRANHALL U. y SELANDER, H. 1973. Nitrogen fixation in a subarctic mire. Oikos 24, 8-15.
- GROVE, T. L., RIHA, S. J. y BOULDIN, D.R. 1988. Relating nutrient and water uptake models to biotic interactions, nutrient cycling and plant growth. Agriculture Ecosystems Environment 24, 361-368
- GROVE, T. S., O'CONNELL, A. M. y MALAJCZUK, N. 1980. Effects of environmental factors and assay procedures on rates of acetylene reduction in eucalypt litter. En: Managing Nitrogen Economics of Natural and Man Made Forest Ecosystems. R. A. Rummery and F. J. Hingston (eds.). CSIRO. Division of Land Resources Management, Floreat Park, W. A. 179-188.
- GUTIERREZ MAÑERO, F. J. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1983. Modificaciones de la microflora edáfica del ciclo del nitrógeno bajo *Myrica gale* L. Anales de Edafología y Agrobiología. Tomo XLII, 7-8, 1233-1244.
- HAINES, B. L. 1977. Nitrogen uptake. Apparent pattern during old field succession in southeastern U. S. Oecologia (Berlin) 26, 295-303.
- HARDISSON, C., SALA-TREPAT, J. M. y STAINER, R. Y. 1969. Pathways for the oxidation of aromatic compounds by *Azotobacter*. J. Gen. Microbiol. 59, 1-11.
- HARDY, R. W. F., BURNS, C. R. y HOLSTEN, R. D. 1971. Applications of the acetylene-ethilene assay for measurement of nitrogen fixation. Soil Biol. Biochem. 5, 47-81.
- HARMAN, H. H. 1967. Modern factor analysis. Univ. Chicago Press. Chicago. 133 pp.
- HAYES, A. J. 1965. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. J. Soil Sci. 16, 121-140 y 242-257.
- HEAL, O. W., LATTER, P. J. y HOWSON, G. 1978. A study of the rates of decomposition of organic matter. En: Production Ecology of British Moor and Montane Grasslands. O. W. Heal y D. F. Perkins (eds.). Springer-Verlag. Berlin. Germany. 136-159.
- HENDERSON, G. S. y HARRIS, W. F. 1975. An ecosystem approach to characterization of the nitrogen cycle in a deciduous forest watershed. En: Forest Soils and Land Management. B. Bernier y C. F. Winget (eds.). Quebec: Les Presses de L'Universite Laval. 179-193.
- HENRIKSSON, E. 1980. Kvävefixering hos Lavar. En: Processer i Kvävets Kretslopp. T. Rosswallt (ed.). Stat Naturv Rap 1213. Solna Sweden 74-77.
- HENSLEY, D. L. y CARPENTER, P. L. 1979. The effect of temperature on N<sub>2</sub> fixation (C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> reduction) by nodules of legumes and actinomycete-nodulated woody species. Bot. Gaz. 140: 558-564.
- IGUAL, J. M. 1996. Efectos del aluminio y del estés salino sobre el crecimiento, nutrición y fijación simbiótica del nitrógeno en especies de la Fam. *Casuarinaceae*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca. 197 pp.
- JANSSON, P. E. y BERG, B. 1985. Temporal variation of litter decomposition in relation to simulated soil climate long-term decomposition in a Scots pine forest. V. Can. J. Bot. 63, 1008-1016.

- JENKINSON, D. S. 1971. The accumulation of organic matter in soil left incubated. Rep. Roth. Exp. Stat. 1970, 113-137.
- JOHNSON, D. W. y EDWARDS, N. T. 1978. The effects of stem girdling on biogeochemical cycles within a mixed deciduous forest in eastern Tennessee. II. Soil nitrogen mineralization and nitrification rates. Bull. Ecol. Soc. Amer. 59, 63 (Abstract).
- KAUSHIK, N. K. y HYNES, H. B. N. 1971. The fate of dead leaves that fall into streams. Archiv. für Hydrobiologie 60, 465-515.
- KEENEY, D.R. 1980. Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: A literature review. Forest Science 26, 159-171.
- KELLMAN, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. Journal of Ecology 67, 565-577.
- KIMOW, A. y DEBRON, J. J. 1989. Hydrogen metabolism and nitrogen fixation of soybean (*Glycine max* L.) inoculated with different strains of *Rhizobium* spp. Biol. Fertil. Soils. 7, 259-262.
- KJELDAHL, J. 1883. A new method for the determination of nitrogen organic matter. Z. Anal. Chem. 22, 366.
- KJOLLER, A. y STRUWE, S. 1980. Microfungi of decomposing red alder leaves and their substrate utilization. Soil Biol. Biochem. 12, 425-431.
- KNOWLES, R. 1982. Free living dinitrogen-fixing bacteria. En: Methods of Soil Analysis Part 2, 2nd edition, number 9. Agronomy. A.L. Page (ed.). American Society of Agronomy, Inc. Soil Science Society of America Inc. Publisher Madison, Wisconsin USA, 1071-1092.
- KROTZKY, A., BERGGOLD, K. y WERNER, D. 1986. Soil Biol. Biochem. 18, 201-207.
- LAMB, D. 1980. Soil nitrogen mineralization in a secondary rainforest succession. Oecologia (Berlin) 47, 257-263.
- LEWIS, D.H. 1975. Comparative aspects of the carbon nutrition of mycorrhizas. En: Endomycorrhizas. F.E. Sanders, B. Mosse y P. B. Tinker (eds.). Academic Press. London. 119-148.
- LINE, M. A. y LOUTIT, M. W. 1971. Non-symbiotic fixing organisms from some New Zealand tussock-grassland soils. J. Gen. Microbiol. 66, 309-318.
- LLINARES, F. 1993. Regulación del ciclo del nitrógeno a nivel edáfico por *Elaeagnus angustifolia* L. y *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Tesis Doctoral. Univ. Compl. Madrid. 251 pp.
- LUTZ, H. J. y CHANDLER, R. F. Jr. 1946. Forest soils. John Wiley and Sons Inc. New York.
- MAGGS, J. y HEWETT, R. K. 1986. Nitrogenase activity (C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> reduction) in the forest floor of a *Pinus elliottii* plantation following superphosphate addition and prescribed burning. Forest Ecology and Management 14, 91-101.
- MALHI, S. S. y MCGILL, W. B. 1982. Nitrification in three Alberta soils: effect of temperature, moisture and substrate concentration. Soil Biol. Biochem. 14, 393-399.
- MAPA DE SUELOS DE LA PROVINCIA DE GUADALAJARA. 1970. Escala 1:250.000. C.S.I.C.
- McCLAUGHERTY, C. A., ABER, J. D. y MELILLO, J. M. 1984. Decomposition dynamics of fine roots in forested ecosystems. Oikos 42, 378-386.
- McCLAUGHERTY, C. A., PASTOR, J., ABER, J. D. y MELILLO, J. M. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. Ecology 66 (1), 266-275.

- McCRADY, M. H. 1918. Tables for rapid interpretation of fermentation tube results. Con. J. Pub. Health 9, 20.
- MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology 59, 465-472
- MELILLO, J. M. 1977. Mineralization of Nitrogen in Northern Forest Ecosystems. Ph. D. Thesis. Yale University. 136 pp.
- MELILLO, J. M. 1981. Nitrogen cycling in deciduous forest. En: Terrestrial Nitrogen Cycles. F. E. Clark y T. Rosswall (eds.). Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 427-442.
- MELILLO, J. M. y ABER, J.D. 1983. Nutrient immobilization in decaying litter: an example of carbon-nutrient interactions. En: *Trends in Ecological Research for the 1980 o' 1983*. W. K. Lavenroth, G.V. Skogerboe y M. Flug (eds.). Elsevier, Amsterdam. 193-215.
- MELILLO, J. M., ABER, J. D. y MURATORE, J. F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology 63, 621-626.
- MERINO, E. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1982. Estudios en ecosistemas diazotróficos (I). Alisedas en la Cuenca del río Albarche. Boletín de la Estación Central de Ecología. Vol. 11. 21, 19-29.
- MIGUEL, C. 1978. Estudio de diversos factores reguladores de la nodulación y diazotrofia de plantas no-leguminosas. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca. 383 pp.
- MIKOLA, P., UOMALA, P. y MÄLKÖNEN, E. 1983. Application of biological nitrogen fixation in european silviculture. En: *Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications*. J. C. Gordon y C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 279-294.
- MILHAM, P. J., AWAD, A. S., PAULL, R. E. y BULL, J. E. 1970. Analysis of plants, soils, and waters for nitrate by using an ion-selective electrode. Analyst. 95, 751-757.
- MILLER, H. G. 1982. Nutrient Cycling in Alder. Silvicultural implications in intensively managed plantations. Inst. Energy Agency. JAB-21. Aberdeen.
- MINCHIN, F. R. 1989. Oxygen diffusion in nodules and nodule functioning. IV Reunión Nacional de Fijación de Nitrógeno. Sevilla. 29-32.
- MINCHIN, F. R., SHEEHY, J. E. y WITTY, J. H. 1986. Further errors in acetylene reduction assay. Effects on plant disturbance. J. Exp. Bot. 37, 1581-1591.
- MINCHIN, F. R., WITTY, J. F. y MYTTON, L. R. 1994. Reply to "measurement of nitrogenase activity in legume root nodules: In defense of the acetylene reduction assay" by J. K. Vessey. Plant and Soil 158, 163-167.
- MINCHIN, F. R., WITTY, J. F., SHEEHY, J. E. y MÜLLER, M. 1983. A major error in the acetylene reduction assay: Decreases in nodular nitrogenase activity under assay conditions. J. Exp. Bot. 34, 641-649.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1977. Mapa de Cultivos y Aprovechamientos. Jadraque (Guadalajara). Escala 1:50.000. 34 pp.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA, PESCA Y ALIMENTACION. 1986. Mapa de Cultivos y Aprovechamientos de la Provincia de Guadalajara. Escala 1:200.000. 164 pp.
- MITCHELL, A. 1979. Guía de campo de los árboles de Europa. Omega. 558 pp.
- MONSALVE, M. A., MÜLLER, A., PEREZ CORONA, E., SCHMITZ, M. F. Y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1988. Fijación de nitrógeno en leguminosas espontáneas de encinares mediterráneos adeshados. Resúmenes Cong. Mundial sobre bosque y matorral mediterráneos. Cáceres. 55.
- MONTES, R. A. y CHRISTENSEN, N. L. 1979. Nitrification and succession in the Piedmont of North Carolina. Forest Science 25, 287-297.

- MONTOYA, J. M. 1982. Efectos del arbolado de las dehesas sobre los factores ecológicos que actúan a nivel del sotobosque. An. I.N.I.A. Ser. For. 5, 61-85.
- MORO, M. J. 1992. Desfronde, descomposición y fijación de nitrógeno en un ecosistema con repoblación joven de coníferas y matorral de *Cistus laurifolius* y *Adenocarpus decorticans* en la Sierra de Filabres (Almería). Tesis Doctoral. Univ. de Alicante. 463 pp.
- MORO, M. J., DOMINGO, F. Y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1992. Acetylene reduction activity (ARA) by the shrub legume *Adenocarpus decorticans* Boiss. in Southern Spain (Almería). Acta Oecologica 13, 325-333.
- MORO, M. J., DOMINGO, F. Y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1994. Flujos de materia orgánica y nitrógeno en dos arbustos mediterráneos estudiados en una microcuenca en Sierra de Filabres (Almería). En: Biogeoquímica de Ecosistemas. J. F. Gallardo (ed.). C. Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. Junta de Castilla y León. Valladolid. 217-231.
- MOTTET, S. y HAMM, J. 1970. Árboles y arbustos ornamentales. Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 300 pp.
- MULDER, E. G. y BROTONEGORO, S. 1974. Free living heterotrophic nitrogen-fixing bacteria. En: The Biology of Nitrogen Fixation. A. Quispel (ed.). North-Holland Publ. Co. and Oxford: Plenum Press. Amsterdam. 37-85.
- NELSON, L. M. y EDIC, S.A. 1988. Effect of nitrate on nitrogen fixation and nodule carbohydrate and organic acid concentrations in pea mutants deficient in nitrate reductase. Physiol. Plant. 73, 534-540.
- NIOH, I. 1980. Nitrogen fixation associated with the leaf litter of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) of various decomposition stages. Soil Sci. Plant Nutr. 26, 117-126.
- NÖMMIK, H. y VAHTRAS, K. 1982. Retention and fixation of ammonium and ammonia in soils. En: Nitrogen in Agricultural Soils. F.J. Stevenson (ed.). Agronomy monographs 22. Agronomy Society of America. Madison. 123-171.
- NYE, P. H. Y STEPHENS, D. 1962. Soil fertility. En: Agriculture and Land Use in Ghana. J. B. Wills (ed.). Accra 1962, 127-143.
- OLIVER, L. E. 1990. Entradas de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo. Tesis Doctoral. Univ. Compluense. Madrid. 265 pp.
- OLIVER, L. E. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1996. Fijación libre de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo. Bol. R. S. E. Hist. Nat. (en prensa).
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44, 322-331.
- PARKER, G. G. 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. Adv. Ecol. Res. 13, 58-121.
- PASTOR, J., ABER, J. D., McCLAUGHERTY, C. A. y MELILLO, J. M. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island. Wisconsin. Ecology 65(1), 256-268.
- PATE, J. S. 1976. Physiology of the reaction of nodulated legumes to environment. En: Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants. P.S. Nutman (ed.). Cambridge Univ. Press. Cambridge. 335-360.
- PATRIQUIN, D. y KNOWLES, R. 1972. Nitrogen fixation in the rhizosphere of marine angiosperms. Marine Biol. 16, 49-58.
- PEREZ HERNANDEZ, M. C. 1985. Fluctuaciones estacionales de los microorganismos amonificantes, nitrificantes y desnitrificantes. Estudio en el Valle del Lozoya. Memoria de Licenciatura. Fac. de Biología. Univ. Compl. Madrid. 119 pp.

- PEREZ HERNANDEZ, M. C., MÜLLER, A. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1989. Regulación de microorganismos del ciclo del nitrógeno por *Alnus glutinosa*. Studia Oecologica 6, 245-263.
- PEREZ HERNANDEZ, M. C., GUTIERREZ MAÑERO, F. J., POZUELO GONZALEZ, J. M. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1989. Entradas biológicas de nitrógeno en un bosque ribereño. Análisis del ARA. Options Méditerranéennes. Serie Seminaires 3, 207-210.
- POCHON, J. y TARDIEUX, P. 1962. Techniques d'analyse en Microbiologie du Sol. Editions de la Tourelle. St. Mandè. 108 pp.
- POWERS, R. F. 1990. Nitrogen mineralization along an altitudinal gradient: interactions of soil temperature, moisture and substrate quality. Forest Ecol. and Manag. 30, 19-29.
- POZUELO, J. M. 1991. Estudio de grupos funcionales de microorganismos edáficos en la rizosfera de *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Tesis Doctoral. Univ. Compl. Madrid. 264 pp.
- POZUELO GONZALEZ, J. M., GUTIERREZ MAÑERO, F. J., PROBANZA, A., ACERO, N. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1995. The effect of alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) roots on distribution of proteolytic, ammonifying and nitrifying bacteria in soil. Geomicrobiology Journal 13
- PRICE, P. W. 1988. An overview of organismal interactions in ecosystems in evolutionary and ecological time. Agriculture Ecosystems and Environment 24, 369-377.
- PURCHASE, B. S. 1974 a. Evaluation of the claim that grass root exudates inhibit nitrification. Plant and Soil 41, 527-539.
- PURCHASE, B. S. 1974 b. The influence of phosphate deficiency on nitrification. Plant and Soil 41, 541-547.
- RAMIREZ, L., GARCIA NOVO, F. y MERINO, J. 1976. On the ecological interpretation of principal components in factor analysis. Oecol. Plant. 11(2), 137-141.
- RAPP, M., LE CLERC, M. C. y LOSSAINT, P. 1979. The nitrogen economy in a *Pinus pinea* L. stand. Forest Ecology and Management 2, 221-231.
- RAYNER, A. D. M. y BODDY, L. 1986. Population structure and the infection biology of wood-decay fungi in living trees. Advances in Plant Pathology 5, 119-160.
- RAYNER, A. D. M., BODDY, L. y DOWSON, C. G. 1987. Genetic interactions and developmental versatility during establishment of decomposer basidiomycetes in wood and tree litter. En: Ecology of Microbial Communities. M. Fletcher, T.R.G. Gray y J.G. Jones (eds.). 83-123.
- REMACLE, J. y DE LEVAL, J. 1975. L'application des indices de richesse et d'activité pour la caractérisation microbiologique des sols. Rev. Ecol. Biol. Sol. 12, 193-199.
- REUSS, J. O. 1971. Soils of grassland biome sites. En: Preliminary Analysis of Structure and Function in Grasslands. N. R. French (Ed.). Range Sci. Dep. Sci. Colorado St. Univ. Colorado. 35-39.
- REUSS, J. O. 1976. Chemical and biological relationships relevant to the effects of acid rainfall of the soil-plant system. Water, Air and Soil Pollution 7, 461-478.
- RICE, E. L. 1974. Allelopathy. New York. Academic Press. 353 pp.
- RICE, E. L. y PANCHOLY, S. K. 1972. Inhibition of nitrification by climax ecosystems. American Journal of Botany 59, 1033-1040.
- ROBERTSON, G. P. Y VITOUSEK, P. M. 1981. Nitrification potentials in primary and secondary succession. Ecology 62, 376-386.

- RODIN, L. E. y BAZILEVICH, N. J. 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver y Boyd. Londres.
- RODRIGUEZ-BARRUECO, C. 1968. The Occurrence of the root-nodule Endophytes of *Alnus glutinosa* and *Myrica gale* in soils. J. Gen. Microbiol. 52, 189-194.
- RODRIGUEZ-BARRUECO, C, MIGUEL C. y SUBRAMANIAM, P. 1984. Seasonal fluctuations of the mineral concentration of Alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) from the field. Plant and Soil 48, 201-208.
- RODRIGUEZ-BARRUECO, C., SEVILLANO GARCIA, F. y SUBRAMANIAM, P. 1985. Fijación biológica de nitrógeno. En: La Fijación de Nitrógeno Atmosférico. Una Biotecnología en la Producción Agraria. Temas Monográficos. Centro de Edafología y Biología Aplicada. (C.S.I.C.). Excma. Diputación Provincial Salamanca.
- ROSKOSKI, J. P. 1981. Comparative C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> reduction and <sup>15</sup>N<sub>2</sub> fixation in deciduous wood litter. Soil Biol. Biochem. 13, 83-85.
- ROSSWALL, T. 1976. The internal nitrogen cycle between microorganisms, vegetation, and soil. En: Nitrogen, Phosphorus, and Sulphur-Global Cycles. B. H. Svensson y R. Söderlund (eds.). SCOPE Report 7. Ecol. Bull. (Stockholm) 22, 157-167.
- ROSSWALL, T. y PAUSTIAN, K. 1984. Cycling of nitrogen in modern agricultural systems. Plant and Soil 76, 3-21.
- SAHRAWAT, K. L. 1979. Nitrogen losses in rice soils. Fert. News 24, 38-48.
- SAHRAWAT, K. L. 1982. Nitrification in some tropical soils. Plant and Soil 65, 281-286.
- SANTA REGINA, I., SAN MIGUEL, C. Y GALLARDO, J. F. 1986. Evolución y velocidad de descomposición de la hojarasca en tres bosques de la Sierra de Béjar (Salamanca). Anuario C.E.B.A.S. C.S.I.C. Salamanca 11, 217-231.
- SCHLESINGER, W.H. 1985. Decomposition of chaparral shrub foliage. Ecology 66(4), 1353-1359.
- SCHMITZ, M. F. 1990. Análisis de la variación de microorganismos edáficos y de la fijación de nitrógeno en un pasto mediterráneo. Tesis Doctoral. Univ. Compl. Madrid. 308 pp.
- SCHMITZ, M. F., ARANDA, Y., ESTEBAN, M. L. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1990. Nodulación de *Elaeagnus angustifolia* L. en el bosque de Valdemoro (Madrid). Ecología 4, 121-129.
- SCHMITZ, M. F. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1982. Estudios en ecosistemas diazotróficos (II). Alisedas del Noroeste de Guadalajara. Boletín de la Estación Central de Ecología. Vol. 11. 22. 23-35.
- SCHMITZ, M. F., YUSTE, P., BERMUDEZ DE CASTRO, F. y PINEDA, F. D. 1989. Microorganisms of carbon and nitrogen cycles: variation during succession in a Mediterranean pasture. Rev. Ecol. Biol. Sol 26(4), 371-389.
- SCHMITZ, M. F., YUSTE, P., GUTIERREZ MAÑERO, F. J. y BERMUDEZ DE CASTRO, F. 1983. Variaciones primaverales en la actividad nitrogenásica y fenológica de alisedas riparias en la Submeseta Sur. En: Avances sobre la Investigación en Bioclimatología. A. de Pablos (ed.). C.S.I.C. Zaragoza. 273-280.
- SCHWINTZER, C. R., BERRY, A. M. Y DISNEY, L. D. 1982. Seasonal patterns of root nodule growth, endophyte morphology, nitrogenase activity and shoot development in *Myrica gale*. Can J. Bot., 60, 746-757.
- SELLSTEDT, A. 1986. Nitrogen and carbon utilization in *Alnus incana* fixing N<sub>2</sub> or supplied with NO<sub>3</sub><sup>-</sup> at the same rate. Journal of Experimental Botany, Vol. 37, 179, 786-797.
- SEVILLANO, F., SUBRAMANIAM, P. y RODRIGUEZ-BARRUECO, C. 1987. Efecto de la concentración de oxígeno sobre la actividad reductora de acetileno en leguminosas y plantas actinorrhizas. III Reunión Nacional de Fijación de Nitrógeno. Pamplona. Mayo. 50-51.

- SHARMA, E y AMBASHT, R. S. 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the eastern Himalaya. Journal of Ecology **75**, 997-1010.
- SILVESTER, W. B. 1977. Dinitrogen fixation by plants associations excluding legumes. En: A Treatise on Dinitrogen Fixation. IV. Agronomy and Ecology. R. W. F. Hardy y H. A. Gibson (eds.). J. Wiley y Sons. New York. 141-190.
- SILVESTER, W. B. 1978. Nitrogen fixation and mineralization in Kauri (*Agathis australis*) forest in New Zealand. En: Microbial Ecology. M. W. Loutit and J. A. R. Miles (eds.). Springer. Berlin. 138-143.
- SILVESTER, W. B. 1983. Analysis of nitrogen fixation. En: Biological Nitrogen Fixation in Forest Ecosystems: Foundations and Applications. J. C. Gordon y C. T. Wheeler (eds.). Martinus Nijhoff / Dr. W. Junk Publishers. The Hague. 173-212.
- SILVESTER, W. B. y BENNETT, K. J. 1973. Acetylene reduction by roots and associated soil of New Zealand conifers. Soil Biol. Biochem. **5**, 171-179.
- SINGH, J. S. y GUPTA, S. R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. Botanical Review **43**, 449-528.
- SÖDERLUNG, R. y SVENSSON, B. H. 1976. The global nitrogen cycle. En: Nitrogen, Phosphorus and Sulphur-Global Cycles. B. H. Svensson y R. Söderlund (eds.) SCOPE. Report 7. Ecol. Bull. (Stockholm) **22**, 23-73.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1979. Biometría. H. Blume (ed.). 832 pp.
- SPRENT, J. I. y SPRENT, P. 1990. Nitrogen-Fixing Organisms: Pure and Applied Aspects. Champman y Hall (eds.). London.
- STEIN, P. L. y DELWICHE, C. C. 1970. Nitrogen fixation by non-symbiotic microorganisms in some California soils. Environ. Sci. Technol. **4**, 1122-1128.
- STEVENSON, F.J. 1982. Humus chemistry-genesis, composition, reactions. John Wiley and Sons. New York.
- STEWART, W. D. P. 1974. Blue-green algae. En: The Biology of Nitrogen Fixation. A. Guispel (ed.), North Holland. Pub. Co. Amsterdam. 202-237.
- STRATEN, J. y SCHMIDT, E. L. 1975. Action of water in depressing acetylene reduction by detached nodules. App. Microbiol. **29**, 432-434.
- SWIFT, M. J., HEAL, O. W. y ANDERSON, J. M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press. Berkeley. California. U.S.A.
- TARRANT, R. F. y TRAPPE, J. M. 1971. The role of *Alnus* in improving the forest environment. Plant Soil (special volumen), 335-348.
- TIESSEN, H., STEWART, J. W. B. y HUNT, H. W. 1984. Concepts of soil organic matter transformations in relation to organo-mineral particle size fractions. Plant and Soil **76**, 287-295.
- TRINICK, M. J. 1979. Structure of nitrogen-fixing nodules formed by *Rhizobium* on roots of *Parasponia andersonii*. Planch. Can. J. Microbiol. **25**, 565-578.
- UNAMBA-OPARAH, I. 1982. Comparison of the carbon and nitrogen contents and their relationships to other soil properties in some important soils of Southeastern Nigeria. Beiträge trop. Landwirtsch. Veterinärmed **20**, 167-176.
- VANCE, E. D., HENDERSON, G. S. y BELVING, D.G. 1983. Non-symbiotic nitrogen fixing in an oak-hickory forest following long-term prescribed burning. Soil Sci. Soc. Am. J. **47**, 134-137.

- VELASCO, F. y LOZANO, J. M. 1979. Cambios sinecológicos de la microflora telúrica asociados a las repoblaciones forestales con especies exóticas. An. Edafol. Agrobiol. **38**, 871-879
- VESSEY, J. K. 1994. Measurement of nitrogenase activity in legume root nodules: In defense of the acetylene reducing assay. Plant and Soil **158**, 151-162.
- VITOUSEK, P. M., GOSZ, J. R., GRIER, C. C., MELILLO, J. M. y REINERS, W. A. 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. Ecological Monographs **52** (2), 155-177.
- VITOUSEK, P. M. y MELILLO, J. M. 1979. Nitrate losses from disturbed forests: patterns and mechanisms. For. Sci. **25**, 605-619.
- VLASAK, K. 1970. Total soil nitrogen and nitrogen mineralization. Plant and Soil **32**, 27-32.
- VLASAK, K., PAUL, E. A. y HARRIS, R. 1973. Assessment of biological fixation in grassland and associated sites. Plant and Soil **38**, 637-649.
- WALKLEY, A. y BLACK, I. A. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. Soil Sci. **37**, 29-38.
- WHEELER, C. T. y BOWES, B. G. 1974. Effects of light and darkening upon nitrogen fixation in root nodules of *Alnus glutinosa* in relation to their cytology. Z. Pflanzenphysiol. **71**, 71-75.
- WHEELER, C. T., McLAUGHLIN, M. E. y STEELE, P. 1981. A comparison of symbiotic nitrogen fixation in Scotland in *Alnus glutinosa* and *Alnus rubra*. Pl. Soil **61**, 169-188.
- WHITTAKER, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. McMillan Pub. Co. Inc. New York. London. 385 pp.
- WONG, P. P. Y BURRIS, R. H. 1972. Nature of oxygen inhibition of nitrogenase from *Azotobacter vinelandii*. Proc. Acad. Sci. U.S.A. **69**, 672-675.
- WOLLUM, A. G. y DAVEY, C. B. 1975. Nitrogen accumulation, transformation, and transport in forest soils. En: *Forest Soils and Forest Land Management*. B. Bernier and C. H. Winget (eds.). Proceedings of the Fourth North American Forest Soils Conference. Quebec. Laval University Press. 67-106.
- WOODS, L. E., COLE, C. V., ELLIOTT, E. T., ANDERSON, R. V. y COLEMAN, D. C. 1982. Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaunal interactions. Soil. Biol. Biochem. **14**, 93-98