

## Retranslocament de nutrients en les fulles senescents de faig (*Fagus sylvatica* L.)

Anton M.C. Verdú<sup>1\*</sup>, Miquel Riba<sup>2</sup> i Ferran Rodà<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departament de Botànica, Universitat Autònoma de Barcelona.

<sup>2</sup> Departament d'Ecologia, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra (Barcelona).

**Key words:** forest biogeochemistry, leaching, leaf senescence, litterfall, Montseny, nutrient cycling, phosphorus, potassium, throughfall.

**Abstract.** *Nutrient retranslocation from senescing leaves of beech* (*Fagus sylvatica* L.). Nutrient (P, K, Ca and Mg) contents of leaves prior to senescence, nutrient return in leaf litterfall, and nutrient leaching in throughfall were measured during October and November in a beech forest experimental plot in the Montseny Mountains (NE Spain). Only K was leached in significant amounts. Retranslocation of P and K amounted to 46% and 13%, respectively, of the foliar nutrient contents before senescence. Calcium accumulated in the leaves during this period, while Mg showed no net retranslocation or accumulation. Retranslocated P can supply a large fraction of the annual P requirements of the trees, and contributes to keep a tight P cycle. However, the percentage of P retranslocated in this forest lies in the lower range of literature values for forest ecosystems.

**Resum.** Es mesuraren les mineralomasses foliars de P, K, Ca i Mg abans de la senescència i el retorn de nutrients per la caiguda de fulles i per la lixiviació en el trascol durant octubre i novembre en una parcel·la experimental de la fageda de Santa Fe (Montseny, Barcelona). Només el K es lixivilà en quantitats significatives. El retranslocament de P i K representà, respectivament, el 46% i el 13% de la mineralomassa foliar abans de la senescència. Les fulles acumularen Ca durant aquest període, mentre que el Mg no manifestà retranslocament ni acumulació nets. La quantitat de P retranslocada ( $1.4 \text{ kg ha}^{-1}$ ) pot subministrar una part important dels requeriments anuals de P del faig, i contribueix a mantenir un cicle tancat de P. No obstant, el percentatge de P retranslocat en aquest bosc és dels més baixos dels trobats a la bibliografia sobre ecosistemes forestals.

### Introducció

Moltes espècies de plantes reabsorbeixen quantitats substancials de nutrients foliars durant la senescència de les fulles (Chapin 1980, Thimann 1980). Aquesta reabsorció, o retranslocament, constitueix un mecanisme important de conservació de nutrients. Els elements que retornen al terra amb la caiguda de la vïrosta o amb la lixiviació poden perdre's per a la planta individual que els havia utilitzat si són exportats de l'ecosistema amb les aigües de drenatge, amb el transport lateral de vïrosta, o amb les emissions gasoses, o

\* Adreça actual: Departament de Biologia, Escola d'Enginyeria Tècnica Agrícola i d'Especialitats Agropecuàries de Barcelona, Urgell 187, 08011-Barcelona.

també si són immobilitzats pels microorganismes del sòl o absorbits per les arrels d'un altre vegetal, de la mateixa o diferent espècie. En canvi, els nutrients retranslocats de les fulles senescentes, i emmagatzemats a les parts perennes, poden ser reutilitzats per la mateixa planta en el moment necessari, i aconseguir així un cert control de la disponibilitat de nutrients. Aquest darrer aspecte és especialment important en els arbres caducifolis perquè durant la brotada de les fulles es produeix una gran demanda de nutrients durant un període breu. Molts caducifolis cobreixen bona part d'aquests requeriments primaverals amb nutrients retranslocats la tardor anterior.

En el nivell de l'ecosistema el retranslocament actua no sols com a mecanisme conservador de nutrients sinó que pot tenir un profund efecte sobre la velocitat inicial de descomposició de la virosta. A major retranslocament, menor concentració de nutrients tindrà la virosta recentment caiguda, la qual cosa alenteix la descomposició de la matèria orgànica. El retranslocament esdevé així un factor regulador que pot afectar indirectament molts aspectes del funcionament de l'ecosistema que depenen d'aquest pas clau en la circulació dels materials i de l'energia (Gosz 1981, Melillo 1981).

Alguns estudis han avaluat el paper del retranslocament en la circulació de nutrients de diferents ecosistemes forestals (Ostman & Weaver 1982, Ryan & Bormann 1982, Schlesinger 1978), però només en coneixem un que es refereixi a fagedes (Staaf 1982). L'objectiu d'aquest treball és quantificar el retranslocament de P, K, Ca i Mg de les fulles senescentes d'una fageda propera al seu límit meridional de distribució.

### Àrea d'estudi

Hem realitzat el treball en una parcel·la experimental de 0.12 ha (41° 45' N, 2° 28' E) a la vall de Santa Fe (Montserrat, Barcelona). La parcel·la es troba en un interfluvi planer (5°), a 1165 m d'altitud i està orientada al SSW. La roca mare és una granodiorita profundament alterada. El sòl és una terra bruna llixiviada. La precipitació mitjana és d'uns 1200 mm any<sup>-1</sup> (Rodà 1983) i la temperatura mitjana anual és de 8-9 °C.

L'estrat arbore de la parcel·la és tancat i està constituït per faig, amb algun exemplar aïllat de boix grèvol (*Ilex aquifolium*). L'àrea basal era de 26.7 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> l'hivern de 1980. Hi ha 1460 peus ha<sup>-1</sup> de diàmetre normal (DN) > 5 cm, dels quals peus 625 ha<sup>-1</sup> tenen un DN > 15 cm. El diàmetre mitjà d'aquests darrers peus és de 20.7 cm. Els arbres dominants tenen una alçada de 16-20 m, i una edat compresa entre cinquanta i setanta anys. El bosc és molt productiu; ha augmentat l'àrea basal un 17% en cinc anys (1980-1984). La darre-ra aclarida es realitzà fa entre uns quinze a trenta anys. L'estrat arbustiu és molt pobre i està format principalment per peus petits de faig. L'estrat herba-ci és també pobre, amb *Festuca ovina*, *Pteridium aquilinum* i *Anemone nemorosa* com a espècies principals. Fitosociològicament, la parcel·la s'enquadria en l'*Helleboro-Fagetum* (Bolòs 1983).

La virosta del sòl té un gruix de 2-10 cm, i cobreix la major part del terra tot l'any. A l'octubre de 1979, just abans de la caiguda de la fulla, els horitzons L i F<sub>1</sub> representaven 5.8 t ha<sup>-1</sup> de pes sec (Riba 1982).

### Material i mètodes

Les fulles de faig caigudes entre el 2 d'octubre i el 3 de desembre de 1980 es recolliren amb 16 trampes còniques de malla plàstica, enlairades i distribuïdes a l'atzar dins de la parcel·la experimental. Durant aquests dos mesos es realitzaren 14 visites per a recol·lectar la virosta recentment caiguda. Simultàniament es mostrejaren, durant el mes d'octubre, les capçades de cinc arbres, sempre els mateixos, per a conèixer les variacions del pes sec per unitat de superfície foliar i les variacions de les concentracions de nutrients durant la senescència. Aquests arbres es mostrejaren a cinc nivells de la capçada: 0-3, 3-6, 6-9, 9-11 i >11 m del terra.

La lixiviació deguda al trascol es determinà recol·lectant quinzenalment i analitzant la precipitació fora i dintre del bosc, amb els mètodes descrits per Ferrés et al. (1984) i Rodà (1983). La lixiviació deguda a l'escolament cortical no es mesurà. Per al càlcul del retranslocament hem cregut convenient incloure una estimació de l'escolament cortical. Hem suposat que l'aigua que circulava per aquesta via era el 15% de la precipitació incident, i que la seva concentració iònica era un 50% superior a la del trascol. Aquests percentatges ens han semblat aplicables al nostre cas (vegi's Matzner et al. 1982, Rodà 1983, Terradas & Escarré 1983). Les quantitats de nutrients lixiviat per l'escolament cortical així estimades resulten molt petites en els casos del P, Ca i Mg, mentre que per al K representen el 25% del trascol net.

Les fulles de faig s'assecaren a l'estufa (70 °C, 3 dies), es trituraren i es mineralitzaren per digestió humida en calent, amb una barreja de tres àcids (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, HNO<sub>3</sub> i HClO) en proporcions volumètriques 1:10:4. Només s'analitzaren les fulles en peu del nivell de 9-11 m. El K de les mostres d'aigua i de fulles s'analitzà per fotometria d'emissió a la flama, mentre que el Ca i el Mg es determinaren per absorció atòmica, afegint 400 ppm de lantà a patrons i mostres. Les lectures es feren al Servei d'Espectroscòpia de la Universitat de Barcelona. El P de les fulles s'analitzà pel mètode del groc de vanadomolibdofosfòric. A les mostres d'aigua es determinà l'ortofosfat soluble amb un Technicon AAII, pel mètode del blau de molibdè.

Hem suposat que la quantitat de nutrients retranslocats era igual a la mineralomassa foliar present al bosc l'1 d'octubre, abans de començar la senescència, menys la suma dels nutrients que tornen al terra per la caiguda de virosta i per la lixiviació durant els mesos d'octubre i novembre. Aquest procediment ignora les pèrdues de nutrients que es puguin produir pel consum dels fil·lòfags durant la senescència, i per les emissions de gasos i aerosols a partir de les fulles, però es considera que les quantitats involucrades en aquests processos són petites (Ryan & Bormann 1982).

La mineralomassa foliar abans de la senescència s'ha calculat multiplicant les concentracions de nutrients obtingudes a les fulles verdes recollides l'1 d'octubre per la biomassa de fulles caiguda durant octubre i novembre, biomassa que considerem igual a la inicialment present als arbres. Els aportaments de nutrients per la caiguda de virosta foliar s'han obtingut multiplicant, per cada període de recollida, les concentracions de nutrients a les fulles caigudes pel pes sec caigut per unitat de superfície. La lixiviació s'ha obtingut calculant els aportaments nets en el trascol per diferència entre els aportaments en el trascol brut i en la precipitació, i sumant-li la lixiviació estimada per l'escolament cortical. Procedint així es compta com a lixiviació tota la deposició seca que es renti de les capçades. Com que la deposició seca de P, Ca i Mg és molt petita comparada amb els aportaments a la caiguda de virosta, i com que la lixiviació autumnal de K és molt més gran que la deposició seca d'aquest element (Parker 1983, Rodà 1983), no és probable que l'anterior consideració introdueixi errors greus en el càlcul del retranslocament. També es considera implícitament que tots els nutrients lixiviatos provenen de les fulles. Això només podria afectar apreciablement a l'estimació del retranslocament de K, però durant el període de senescència el rentat foliar deu dominar sobre el d'altres superfícies vegetals.

Malgrat les simplificacions comentades, el mètode que hem seguit té l'avantatge de poder-se aplicar amb les dades que habitualment es disposen sobre els fluxos de nutrients en un bosc, i és comparable amb els treballs d'altres autors (Ostman & Weaver 1982, Ryan & Bormann 1982, Schlesinger 1978, Staaf 1982).

Una alternativa més senzilla per a valorar el retranslocament consisteix a comparar les concentracions de nutrients a les fulles abans de la senescència i poc després de l'abscisió. Si el retranslocament és important, la concentració de l'element considerat serà força més baixa en el darrer cas. Aquest mètode permet saber els percentatges de nutrient reabsorbit i, concixent la biomassa foliar, saber també les quantitats absolutes retranslocades, sempre i quan les fulles no perdin pes sec durant la senescència i la lixiviació sigui poc important.

## Resultats i discussió

### *Caiguda de fulles*

Quan començà el mostratge, l'1 d'octubre, les fulles del faig eren encara ben verdes i no havia començat la seva caiguda. La caiguda massiva de fulles no es produí fins a partir del 25 d'octubre. Entre aquesta data i el 7 de novembre caigué el 79% de la biomassa de fulles recollida durant els dos mesos de mostratge. A partir del 7 de novembre, la caiguda fou molt feble. En total, es recolliren en aquests dos mesos  $3.3 \text{ t ha}^{-1}$  de fulles de faig, en pes sec. Aquesta xifra representa el 93% del total de fulles de faig recollides aquell any. Per tant, els fluxos de retranslocament foliar obtinguts a partir de les dades d'oc-

tubre i novembre es refereixen a la senescència de pràcticament tota la biomassa foliar.

### *Pes sec de les fulles*

Durant tot el mes d'octubre, no s'obtingueren canvis apreciables en el pes sec per unitat de superfície de fulla (densitat específica) en cap dels cinc nivells de la capçada. En tots els casos el resultat fou no significatiu, tant en examinar els coeficients de regressió de la densitat específica respecte al temps, com en comparar amb un test *t* les densitats específiques mitjanes obtingudes, abans i després del 18 d'octubre. Per exemple, al nivell de  $> 11$  m, la densitat específica trobada l'1 d'octubre fou de  $8.05 \text{ mg cm}^{-2}$  i l'1 de novembre  $8.01 \text{ mg cm}^{-2}$ . La mateixa manca de variació de la densitat específica s'observà als altres nivells. Tampoc Olsen (1948), en un faig aïllat, no trobà que el pes sec per fulla variés des del juliol fins a la caiguda.

En canvi, en 24 fagedes sueques, Staaf (1982) trobà que el pes sec de les fulles disminuïa, com a mitjana, un 29% durant el mes d'octubre. Aquest resultat està en contradicció flagrant amb el nostre i el d'Olsen (1948). L'existència de pèrdues notables de pes sec durant la senescència té implicacions a l'hora d'estimar la biomassa foliar a partir del pes sec de les fulles caigudes, pràctica gairebé universal tractant-se de caducifolis, i a l'hora d'interpretar les variacions de les concentracions de nutrients. Ens ha semblat oportú, per tant, esbrinar aquest punt. Staaf (1982) seguí un mètode de mostratge diferent del nostre. En particular, la seva mostra de fulles verdes pre-senescents consistí en una sola recollida, la darrera setmana de setembre, de branquillons i petites branques amb fulles que una tempesta havia fet caure al terra del bosc. Les densitats específiques i les concentracions de nutrients d'aquestes fulles es compararen amb les de fulles recollides del terra a finals d'octubre i que havien caigut després d'una senescència normal. A la tardor de 1984 se'ns presentà l'oportunitat d'aplicar el procediment de Staaf al nostre bosc. El 15 d'octubre de 1984 recollírem del terra de la parcel·la experimental una mostra de branques trencades feia pocs dies per una tempesta, amb les fulles encara verdes. Separàrem totes les fulles d'aquestes branques, sense excloure les fulles més petites, i en vam obtenir 649 fulles amb un pes sec mitjà, incloent peciol, de  $101 \text{ mg fulla}^{-1}$ . Entre el 14 d'octubre i el 17 de novembre de 1984 recollírem en tres ocasions les fulles de faig caigudes en set trampes còniques de la parcel·la experimental. Comptàrem totes les fulles obtingudes, 5242, amb un pes sec mitjà de  $74 \text{ mg fulla}^{-1}$ . Donat que en aquesta època de l'any no és gens probable que hi hagi hagut una reducció important de la superfície de les fulles deguda als consumidors i que no tenim *a priori* raons per pensar que la mida mitjana de les fulles caigudes per la tempesta era força més gran que la de les fulles caigudes a les trampes, la conclusió d'aquesta prova podria ser que les fulles han perdut un 27% del seu pes sec durant la senescència; el mateix resultat que obtingué Staaf (1982).

Creiem que la discrepància entre, d'una banda, aquest darrer resultat i el de Staaf (1982) i, de l'altra, l'obtingut al nostre mostratge intensiu de 1980 i el d'Olsen (1948) té una explicació senzilla. El vent fa caure les branques més exposades, que són les que sobresurten del sostre del bosc i que, estant ben il·luminades, duen fulles de sol. Les fulles de sol tenen una densitat específica molt més gran que les d'ombra, com es veu al nostre mostratge d'octubre de 1980, on les mitjanes generals són  $8.3 \text{ mg cm}^{-2}$  a més d'11 m, i només  $3.2 \text{ mg cm}^{-2}$  al nivell de 3-6 m (vegi's també Álvarez 1981, Gracia 1983). La major densitat específica de les fulles de sol que hauria llençat el vent dóna lloc, en comparar-la amb una mostra no esbiaixada de la població de fulles, a la pèrdua aparent de gairebé un terç del pes sec.

Per tant, concloem d'aquest apartat que les fulles de faig de Santa Fe no canvien apreciablement el seu pes sec durant la senescència i que, en conseqüència, la biomassa foliar a primers d'octubre és sensiblement igual a la massa de fulles caigudes a la tardor, i que les concentracions de nutrients a les fulles són proporcionals als continguts absoluts, donat que el pes sec és constant.

### *Concentracions a les fulles*

A la Figura 1 es pot veure la variació de les concentracions de nutrients a les fulles en peu i de les fulles recentment caigudes durant l'octubre de 1980. Basant-nos en els coeficients de regressió entre les concentracions i el temps, trobem que cap de les vuit variables presenta una tendència significativa al nivell del 5%, excepte el P a les fulles en peu, que disminueix significativament, des de  $0.91 \text{ mg g}^{-1}$  l'1 d'octubre fins  $0.56 \text{ mg g}^{-1}$  un mes després. El Mg a les fulles recentment caigudes té una tendència a disminuir que ratlla la significació estadística. El Ca a les fulles en peu es manté força constant fins el 25 d'octubre, però experimenta un augment els dos darrers dies analitzats, sense que això doni una tendència temporal significativa. El K a les fulles en peu és molt constant durant tot el mes. Les concentracions a les fulles recentment caigudes presenten sovint oscil·lacions fortes, però cal recordar que les mostres anteriors al 25 d'octubre poden estar constituïdes per un nombre petit de fulles caigudes, i això permet que aflori la variabilitat deguda als arbres individuals o a la posició en la capçada que tenia la fulla abans de caure. Quan comparem, per a cada element, les concentracions aparellades a les fulles en peu i a les acabades de caure amb el test dels signes, trobem que P i K estan significativament ( $p < 0.05$ ) en major concentració a les fulles en peu, mentre que el nivell de Ca és significativament més gran a les fulles caigudes recentment. Per al Mg, la diferència no és significativa. Els canvis produïts durant la senescència es poden observar comparant les concentracions a les fulles verdes l'1 d'octubre amb la mitjana ponderada de les fulles caigudes durant els dos mesos. Aquests parells de valors són, respectivament i en  $\text{mg g}^{-1}$ : P 0.91, 0.49; K 10.4, 7.2; Ca 7.2, 10.2; Mg 1.28, 1.17. Es pot

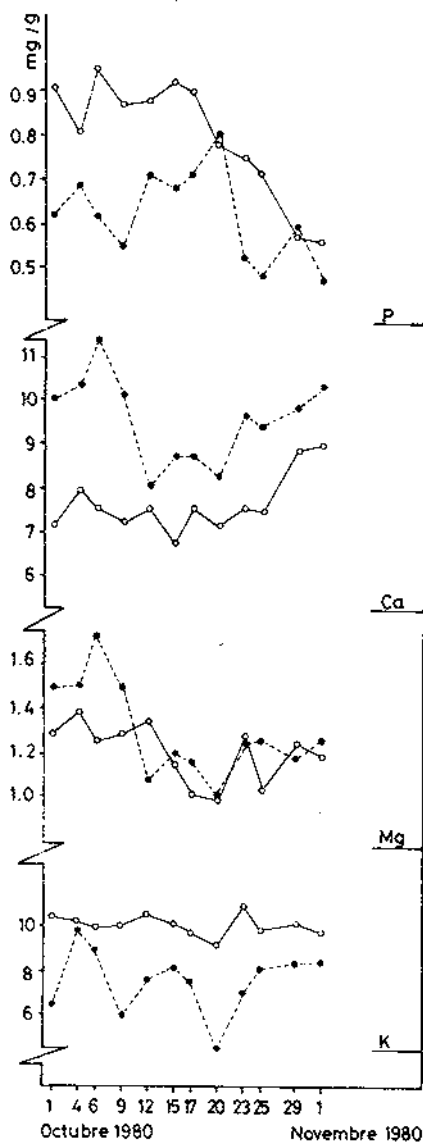


Figura 1. Variació de les concentracions de nutrients a les fulles de faig en peu a 9-11 m del terra (○) i recentment caigudes (●) durant el mes d'octubre a la fageda de Santa Fe.

apreciar un gran empobriment en P i K, i un enriquiment també considerable en Ca. Aquest darrer augment no és degut a la desaparició de matèria orgànica, que ja hem vist que no tenia lloc.

### *Mineralomasses, retorns i retranslocament*

A la Taula 1 es resumeixen les quantitats de nutrients contingudes a les fulles del bosc, en  $\text{kg ha}^{-1}$ , i els fluxos mesurats de retorn per caiguda de fulles i per lixiviació. Només el K i potser el Mg es lixivieren en quantitats significatives durant els dos mesos considerats. La facilitat amb què es lixivia el K de les fulles senescents dels caducifolis està ben documentada (Parker 1983, Rodà 1983, Tukey 1970). Tot i tenint en compte que inclouen una quantitat només estimada d'escolament cortical, les quantitats de K i Mg lixiviadades a la tardor representen, respectivament, el 17% i el 12% de la mineralomassa foliar a primers d'octubre (Taula 1). La caiguda de virosta domina els fluxos de retorn dels quatre elements en el nostre bosc (Taula 1).

Amb la metodologia exposada, calculem el retranslocament com la diferència entre la mineralomassa foliar i el retorn autumnal. La fageda de Santa Fe retransloca a la tardor  $1.4 \text{ kg ha}^{-1}$  de P, i  $4.6 \text{ kg ha}^{-1}$  de K (Taula 1). Aquestes quantitats equivalen al 46% del P i al 13% del K continguts a les fulles abans de la senescència. En el cas del Mg, la quantitat retornada al terra és pràcticament igual a tota la mineralomassa foliar, i no hi ha reabsorció aparent. El Ca no sols no és retirat de les fulles abans de caure sinó que s'hi acumula, de manera que el retorn per la caiguda de la fulla és un 42% major que la mineralomassa foliar a primers d'octubre.

La fageda de Santa Fe es destaca de les altres fagedes europees perquè els seus fluxos de retorn de N i P amb la caiguda de virosta són molt petits (Ferrés et al. 1984). La causa immediata no és que el bosc produeixi menys

Taula 1. Retranslocament de nutrients a les fulles senescents de faig a la fageda de Santa Fe (Montseny, Barcelona). En  $\text{kg ha}^{-1}$ .

	P	K.	Ca	Mg
Mineralomassa foliar <sup>a</sup>	3.00	34.1	23.6	4.21
Caiguda de fulles <sup>b</sup>	1.62	23.8	33.6	3.84
Lixiviació <sup>c</sup>	0.008	5.7	1.8	0.50
Retranslocament <sup>d</sup>	1.37	4.6	-11.8	-0.13
% de mineralomassa retranslocada	46	13	-50	-3

<sup>a</sup> Present el 1-10-1980.

<sup>b</sup> Del 2-10-1980 al 3-12-1980.

<sup>c</sup> Del 2-10-1980 al 30-11-1980. Inclou la contribució estimada de l'escolament cortical.

<sup>d</sup> Mineralomassa foliar menys la suma de caiguda de fulles i lixiviació.



fullaraca que les fagedes centroeuropees, sinó que les fulles tenen en caure, i en part ja a l'arbre, continguts molt baixos d'aquests elements essencials. Així, mentre que les fulles verdes de faig a Santa Fe contenen només  $0.91 \text{ mg g}^{-1}$  de P, la concentració mitjana a les fagedes sueques és de  $1.44 \text{ mg g}^{-1}$  (Staaf 1982), i en una fageda belga és de  $1.3 \text{ mg g}^{-1}$  (Denaeyer-Desmet 1971). Altres estudis en boscos diversos han trobat elevats percentatges de retranslocament de P: 55% a *Quercus prinus* (Ostman & Weaver 1982), 60% a *Pinus taeda* (Switzer & Nelson 1972), 46% a *Taxodium distichum* (Schlesinger 1978), 61% en un bosc mixt d'*Acer-Fagus-Betula* (Ryan & Bormann 1982). En el seu estudi de 24 fagedes sueques, Staaf (1982) dóna una disminució mitjana del 56% en la concentració de P a les fulles de faig com a resultat de la senescència; cal prendre amb reserves aquest darrer percentatge perquè ja hem vist que la mostra de fulles verdes emprada per Staaf era constituïda probablement per fulles de sol, les quals són més riques en nutrients que les d'ombra i això conduiria a sobreestimar el retranslocament. El conjunt de les dades que acabem de revisar indica clarament que la fageda de Santa Fe no destaca per tenir un retranslocament de P especialment elevat, malgrat ésser molt eficient en l'ús d'aquest element en el sentit de Vitousek (1982).

Per al K, el percentatge de mineralomassa foliar retranslocada a Santa Fe és dels més baixos que se citen a la bibliografia: 63% (Ostman & Weaver 1982), 22% (Switzer & Nelson 1972), 66% (Schlesinger 1978), 11% (Ryan & Bormann 1982), 50% (Staaf 1982). No obstant, cal tenir present que la incertesa en l'estimació de l'escolament cortical podria fer variar quelcom el resultat del retranslocament de K, i que la lixiviació autumnal d'aquest element pot variar força d'un any a l'altre.

#### Agraïments

Agraïm el finançament i la col·laboració prestada pel Servei de Parcs Naturals de la Diputació de Barcelona.

#### Bibliografia

- Álvarez, M. I. 1981. Estructura y producción primaria neta epigea de un hayedo asturiano. Tesis doctoral. Universidad de Oviedo.
- Bolòs, O. de. 1983. La Vegetación del Montseny. Servei de Parcs Naturals. Diputació de Barcelona. Barcelona.
- Denaeyer-Desmet, S. 1971. Teneur en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe. In: P. Duvigneaud (ed.) Productivité des Écosystèmes Forestiers. Unesco. Paris. pp. 515-526.
- Ferrés, L., Rodà, F., Verdú, A.M.C. & Terradas, J. 1984. Circulación de nutrientes en algunos ecosistemas forestales del Montseny. *Mediterránea Ser. Biol.* 7:139-166.

- Gosz, J. R. 1981. Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. *In*: F.E. Clark & T. Rosswall (eds.) *Terrestrial Nitrogen Cycles*. Ecol. Bull. (Stockholm) 33:405-426.
- Gracia, C. 1983. La clorofila en los encinares del Montseny. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.
- Matzner, E., Khanna, P.K., Meiwes, K.J., Lindheim, M., Prenzel, J. & Ulrich, B. 1982. Element flüsse in Waldökosystemen im Solling. Datendokumentation. Göttinger Bodenkundliche Berichte 71:1-267.
- Melillo, J.M. 1981. Nitrogen cycling in deciduous forests. *In*: F.E. Clark & T. Rosswall (eds.) *Terrestrial Nitrogen Cycles*. Ecol. Bull. (Stockholm). 33:427-442.
- Olsen, C. 1948. The mineral, nitrogen and sugar content of beech leaf sap at various times. C.R. Lab. Carlsberg. Sér. Chim. 26:197-230.
- Ostman, N.L. & Weaver, G.T. 1982. Autumnal nutrient transfers by retranslocation, leaching, and litter fall in a chesnut oak forest in southern Illinois. *Can. J. For. Res.* 12:40-51.
- Parker, G.G. 1983. Troughfall and stemflow chemistry in the forest nutrient cycle. *Adv. Ecol. Res.* 13:57-133.
- Riba, M. 1982. Aspectes dels cicles biogeoquímics en les fagedes del Montseny: Contingut de matèria orgànica i dinàmica dels cations a la virosta. Tesis de llicenciatura. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Rodà, F. 1983. Biogeoquímica de les aigües de pluja i de drenatge en alguns ecosistemes forestals del Montseny. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.
- Ryan, D.F. & Bormann, F.H. 1982. Nutrient resorption in northern hardwood forests. *BioScience* 32:29-32.
- Schiesinger, W.H. 1978. Community structure, dynamics and nutrient cycling in the Okefenokee cypress swamp-forest. *Ecol. Monogr.* 44:43-65.
- StAAF, H. 1982. Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Acta OEcologica OEcol. Plant.* 3:161-170.
- Switzer, G.L. & Nelson, L.E. 1972. Nutrient accumulation and cycling in loblolly pine plantation ecosystems: the first twenty years. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 36:143-147.
- Terradas, J. & Escarré, A. (eds.). 1983. Ciclos de nutrientes en ecosistemas terrestres (bosques) estudiados en cuencas de pequeña extensión. Memòria final del Projecte de Recerca Cooperativa 0370, 1979-1983. Bellaterra, Barcelona.
- Thimann, K.V. 1980. *Senescence in Plants*. CRC Press. Boca Ratón, Florida.
- Tukey, H.B. 1970. The leaching of substances from plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 21:305-324.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.* 119:553-572.

*Manuscript rebut el gener de 1985.*