

Ciclos de nutrientes y procesos edáficos en los ecosistemas terrestres: especificidades del caso mediterráneo y sus implicaciones para las relaciones suelo-planta

A. Gallardo¹, F. Coveló¹, L. Morillas¹, M. Delgado¹

(1) Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales. Universidad Pablo de Olavide. Ctra. Utrera km. 1, 41013 Sevilla, España.

➤ Recibido el 26 de febrero de 2009, aceptado el 17 de abril de 2009.

Gallardo, A. (2009). Ciclos de nutrientes y procesos edáficos en los ecosistemas terrestres: especificidades del caso mediterráneo y sus implicaciones para las relaciones suelo-planta. *Ecosistemas* 18(2):4-19.

Los ecosistemas mediterráneos son clásicamente considerados como pobres en nutrientes. La disponibilidad de nutrientes para las plantas depende de varios mecanismos complejos y mutuamente dependientes. En primer lugar dependerá del retorno de necromasa al suelo, y de la eficiencia que las plantas muestren en la conservación de los nutrientes en sus tejidos, lo que va a determinar la cantidad y calidad de necromasa a descomponer y el equilibrio entre mineralización e inmovilización microbiana. En segundo lugar de las condiciones climáticas, cuyo elemento diferenciador en ecosistemas mediterráneos son los ciclos cortos y frecuentes de secado-rehumedecido. En este escenario, la inmovilización microbiana juega un papel crucial, y la posibilidad de que las plantas adquieran el temporalmente abundante nitrógeno orgánico disuelto es una posibilidad escasamente explorada. Por otra parte, las altas tasas de deposición atmosférica de N, junto con los cambios en temperatura y humedad como resultado del cambio global, plantean nuevos escenarios nutricionales para los ecosistemas mediterráneos.

Palabras clave: Nutrientes del suelo, reabsorción de nutrientes, tasas de descomposición y mineralización, nitrógeno orgánico disuelto.

Gallardo, A. (2009). Nutrient cycling and soil processes in terrestrial ecosystems: specific nature of Mediterranean ecosystem and its implications for the soil-plant relationship. *Ecosistemas* 18(2):4-19.

Mediterranean ecosystems are classically regarded as nutrient-poor ecosystems. Nutrient availability for plants depends on several complex and interacting mechanisms. First, nutrient availability will depend on leaf and root litterfall and other nutrient inputs processes (such as nutrient stemflow and throughfall). Plant strategies for nutrient conservation in their tissues will determine the litter quality, the decomposition rate, and finally the equilibrium between mineralization and immobilization in the microbial biomass. Secondly, nutrient availability for plant will depend on soil climatic conditions. As compared with other ecosystems, Mediterranean ecosystems are exposed to frequent and short drying-rewetting cycles. Under these conditions, rapid nutrient immobilization likely occurs, and the possibility of dissolved organic nitrogen uptake by plants, as observed in other nutrient-poor ecosystems, remains largely unexplored. Increasing atmospheric nitrogen deposition, and changes in soil temperature and humidity as consequence of Global Change emerge new nutritional scenarios for Mediterranean ecosystems.

Key words: Soil nutrients, nutrient resorption, decomposition and mineralization rate, dissolved organic nitrogen.

Introducción

Los suelos sobre los que se desarrollan los ecosistemas mediterráneos presentan características funcionales diferentes de los que se encuentran en ecosistemas templados y tropicales. Por un lado son suelos más jóvenes y menos profundos que los tropicales, por estar sometidos a tasas de meteorización de la roca sensiblemente inferiores. Se distinguen de los suelos

bajo ecosistemas templados fundamentalmente por haber estado sujetos a una mayor tasa de erosión, debido a unos usos más intensivos y prolongados por parte del hombre, y quizás por la mayor recurrencia de incendios. Estas diferencias imponen las primeras restricciones a las plantas que se desarrollan sobre estos suelos. La escasa profundidad impone un límite al tamaño de los individuos, mientras que la erosión de los horizontes superficiales limita la cantidad de materia orgánica y los nutrientes que de ella se derivan (Yaalon 1997).

Sin embargo, desde el punto de vista funcional, posiblemente sean las características climáticas de la región mediterránea las que más determinan los recursos nutricionales de los suelos mediterráneos. La relación negativa que frecuentemente se encuentra entre la temperatura y la humedad óptimas para el crecimiento bacteriano determinan que las tasas de descomposición y mineralización de la materia orgánica sólo sean elevadas en periodos cortos e impredecibles a lo largo del año (kruger et al. 1983). De ello se deriva una baja disponibilidad de nutrientes, lo que explica la gran cantidad de adaptaciones de las plantas que viven en ambientes mediterráneos encaminadas al aumento de la eficiencia en el uso de nutrientes. Disponibilidad de agua y nutrientes van a menudo unidos en este tipo de ecosistemas, lo que complica la interpretación del papel relativo de ambos factores en las adaptaciones de las plantas. Sin embargo, la escasez de nutrientes para el crecimiento se produce también en periodos de alta disponibilidad hídrica, en particular en especies con capacidad de extraer agua de horizontes profundos (donde hay pocos nutrientes). El levantamiento hidráulico observado (Peñuelas y Filella 2003) en algunas de estas especies mediterráneas abre la posibilidad de que este mecanismo incremente la disponibilidad de nutrientes en los horizontes superficiales.

Aparte de las restricciones hídricas, los dos nutrientes que más frecuentemente limitan el crecimiento de las plantas en ecosistemas mediterráneos son el nitrógeno (N) y el fósforo (P). Los ciclos de ambos nutrientes son muy diferentes, tanto en lo que se refiere a los flujos de entrada y salida de los ecosistemas como a los mecanismos de retención dentro de éstos. Por un lado el N tiene formas gaseosas y está prácticamente ausente en los minerales de las rocas madre, lo que determina que su principal fuente primaria para los ecosistemas sean las entradas atmosféricas y que su subciclo geoquímico sea muy limitado. Por el contrario, el P no dispone de ciclo gaseoso, y aunque puede ser depositado ocasionalmente en forma de aerosoles (polvo atmosférico), su principal forma de entrada a los ecosistemas es a través de la meteorización de rocas con contenido en fósforo. El N es mucho más móvil en los ecosistemas terrestres, exportándose con mayor facilidad que el P (Vitousek y Howarth 1991). Por ello, en ecosistemas sometidos a frecuentes perturbaciones, es más probable encontrar limitación por N que por P, aunque no siempre es así (Sardans et al. 2004). La creciente deposición atmosférica de N a la que está expuesta gran parte de Europa puede tener como consecuencia que el P reemplace al N como elemento limitante en gran número de ecosistemas (Herut et al. 1999). También son previsibles cambios en la disponibilidad de nutrientes en respuesta al Cambio Climático, lo que puede dar a lugar a escenarios nutricionales nuevos para las plantas mediterráneas (Sardans et al. 2008). A todo ello hay que sumarle el hecho de que las plantas mediterráneas sean capaces de tomar nitrógeno directamente de formas orgánicas lábiles, lo que se está demostrando en un número cada vez mayor de ambientes (Jones et al. 2005).

En este trabajo se resumen en primer lugar los mecanismos que determinan la entrada de nutrientes al suelo, incluyendo las tasas de reabsorción, la capacidad máxima de reabsorción, el desfronde y el pluvio lavado. En segundo lugar, se repasarán las tasas de descomposición y mineralización en ecosistemas mediterráneos, así como la retención de los nutrientes en la biomasa microbiana. Se prestará especial atención a la presencia de nitrógeno orgánico disuelto en suelos mediterráneos, como fuente potencial de N para las plantas. Finalmente se revisarán algunos aspectos referentes al efecto del cambio climático sobre la disponibilidad de nutrientes.

Reabsorción de nutrientes

La cantidad de nutrientes que son transferidos al suelo desde la planta puede ser modificada por el proceso de reabsorción o retranslocación. Este proceso consiste en la hidrólisis de los nutrientes contenidos en la hoja senescente y el transporte de los productos resultantes a tejidos en crecimiento o hacia zonas perennes de la planta donde son almacenados hasta su posterior utilización (Thomas y Stoddart 1980). La reabsorción supone un importante mecanismo de conservación de nutrientes, en especial en el caso de N y P, los nutrientes que con más frecuencia limitan la producción primaria en ecosistemas terrestres. Además, tiene importantes implicaciones a nivel de ecosistema ya que determina, en cierto modo, la calidad de la hojarasca y, por tanto, su tasa de descomposición (Gallardo y Merino 1993; Aerts 1996, 1997; Cornelissen y Thompson 1997; Knops et al. 1997).

Los nutrientes reabsorbidos desde las hojas senescentes pueden ser reutilizados de manera directa por la planta para la producción de nueva biomasa, aumentando la eficiencia de la planta en el uso de los nutrientes (NUE). Aunque esta estrategia de conservación de nutrientes es potencialmente ventajosa en ambientes con una baja disponibilidad de nutrientes, no hay evidencias que apoyen la hipótesis de que las plantas propias de hábitats infértiles, o con diferentes estrategias foliares (perennifolias vs. caducifolias), sean más eficientes en la reabsorción de nutrientes (Aerts 1996). La estrategia asociada a la elevada NUE en las plantas perennifolias, típicas de ambientes mediterráneos, consiste en la producción de tejidos con bajas concentraciones de nutrientes y una elevada longevidad, más que en la maximización de la eficiencia de

reabsorción. Así, una menor producción de biomasa por unidad de N absorbido, puede ser parcialmente compensada por el mayor tiempo de vida de sus tejidos (Escudero et al. 1992; Aerts 1996; Killingbeck 1996; Eckstein et al. 1999).

Las plantas reabsorben, por término medio, el 50% de su contenido foliar de N y P antes de la abscisión (Aerts 1996), aunque este porcentaje (denominado “*eficiencia en la reabsorción*”) es muy variable tanto a nivel inter- como intraespecífico (Killingbeck et al. 1990; May y Killingbeck, 1992; Killingbeck 1993, Nordell y Karlsson 1995). Esta variabilidad se explica por múltiples factores, entre los que se incluyen las condiciones climáticas, la cantidad relativa de las fracciones insolubles y móviles de cada nutriente en la hoja, su composición química y el flujo de carbohidratos (Pugnaire y Chapin 1993). Otros factores, como la humedad del suelo (Boerner 1985; del Arco et al. 1991; Escudero et al. 1992) o la edad del individuo (Eckstein et al. 1999) podrían también influir en la eficiencia de las plantas en la reabsorción de nutrientes. A escala global, las variaciones en la eficiencia en la reabsorción de nutrientes están relacionadas con la latitud, la precipitación y la temperatura. Yuan y Chen (2009) en un análisis de datos de reabsorción de N y P en especies leñosas observaron un incremento de la eficiencia en la reabsorción de N con la latitud y su disminución con la temperatura y precipitación. La eficiencia en la reabsorción de P mostró un patrón contrario, disminuyendo con la latitud y aumentando con la temperatura y la precipitación, coincidiendo con la mayor limitación por P que experimentan los ecosistemas tropicales. Estos resultados sugieren que bajo limitación de N o de P sería más probable que se incrementara la reabsorción y, al contrario de lo que sugiere Aerts (1996), soporta la idea de que especies de hábitats infértiles tendrían mayores tasas de reabsorción de nutrientes que especies de hábitats fértiles.

Concentración final de nutrientes en hojarasca

Debido a la falta de un patrón de variación consistente en la eficiencia en la reabsorción de nutrientes y la fertilidad del hábitat o las diferentes formas de vida, varios estudios han sugerido que la cantidad residual de nutrientes en las hojas senescentes es una medida más apropiada para cuantificar el reciclado de nutrientes/conservación de nutrientes por la planta. El nivel mínimo al que las plantas pueden reducir el contenido foliar en nutrientes antes de su abscisión se conoce como *capacidad de reabsorción* (“resorption proficiency”; Killingbeck 1996, Eckstein et al. 1999). Mientras que la eficiencia en la reabsorción en muchos estudios es independiente del estatus nutricional de la planta, la capacidad de reabsorción de la hoja está fuertemente relacionada con el contenido de nutrientes en las hojas verdes (Killingbeck y Whitford, 2001; Killingbeck 1996; Aerts 1996), y difiere entre sitios con diferente disponibilidad de nutrientes, presentando mayor capacidad de reabsorción las especies propias de hábitats pobres en nutrientes (Wright y Westoby 2003).

A partir del análisis de la concentración de N y P en hojas senescentes de 89 especies de plantas, Killingbeck (1996) establece unos valores umbrales que representan los límites fisiológicos a los que las plantas pueden reducir la concentración de nutrientes en sus tejidos, que indicarían una reabsorción completa. Para especies caducifolias, niveles de N y P inferiores al 0.70% y 0.05% respectivamente indicarían una reabsorción completa y niveles por encima del 1.0% y 0.08% de estos nutrientes en las hojas senescentes, representan una reabsorción incompleta, o lo que es lo mismo, una baja capacidad de reabsorción de nutrientes. Para especies perennifolias el valor umbral establecido para el N coincide con el señalado para especies caducifolias, pero debido a las diferencias entre ambas formas de vida para reducir la concentración de P en sus tejidos, los valores umbrales son 0.04% por debajo del cual la reabsorción de P sería completa, y 0.05% que indicaría una reabsorción incompleta. Así, para ecosistemas mediterráneos con predominio de perennifolias, la capacidad de reabsorción de P esperable sería mayor que para ecosistemas templados.

Desfronde

El retorno de materia orgánica y elementos minerales a través de la caída de las partes aéreas de la planta (desfronde) junto con la tasa de renovación de la biomasa subterránea constituye el principal proceso de transferencia de nutrientes al suelo (Vitousek et al. 1995). El reciclado de los nutrientes aportados por el desfronde puede llegar a suponer más del 90% del nitrógeno y fósforo absorbido por las plantas (Chapin et al., 2002), por lo que juega un papel fundamental en el ciclo de nutrientes y en la transferencia de energía entre las plantas y el suelo.

En la mayoría de ecosistemas, las hojas constituyen la fracción mayoritaria del material de desfronde. Por ejemplo, en los estudios realizados por Santa Regina y Tarazona (2001b) y Martínez-Alonso et al. 2007, las acículas representan el 50% del material de desfronde en plantaciones de *Pinus sylvestris*, el 55% en el caso de *Quercus suber* (Caritat et al. 2006), el 62% en *Fagus sylvatica* (Santa Regina y Tarazona 2001a), y llega a suponer hasta un 80% del material total de desfronde en *Quercus pyrenaica* (Santa Regina 2000). El porcentaje de hojas o acículas producido respecto a la biomasa total que retorna al suelo depende del estado de desarrollo y de la edad de la planta, alcanzándose los máximos porcentajes en los períodos de máxima producción en los que las tasas de fotosíntesis y respiración son altas (alrededor de la mitad de la vida del árbol; Martínez-Alonso et al. 2007).

La cantidad de nutrientes que retornan al suelo a través del desfronde depende de la cantidad de hojarasca que se produce y de su concentración de nutrientes que, a su vez, está determinada por el contenido en nutrientes que alcanzan las hojas

verdes y la cantidad de nutrientes reabsorbida durante la senescencia (Aerts y Chapin 2000). Diversos estudios han mostrado una relación significativa entre la producción de hojarasca y las condiciones climáticas. A escala global la producción de hojarasca disminuye al aumentar la latitud, en relación con los cambios de precipitación, la temperatura y la evapotranspiración (Berg et al. 1999; Imbert et al. 2004). En general, la producción de hojarasca es mayor en zonas húmedas y cálidas con suelos fértiles mientras que disminuye en zonas secas y frías y con una baja disponibilidad de nutrientes (Kimmins 1997). Sin embargo, la producción de hojarasca es muy dependiente de la variabilidad en las condiciones climáticas entre diferentes años, por lo que es difícil establecer un patrón general a escalas más pequeñas o en zonas con una variabilidad climática elevada (ej. zona climática Mediterránea; Martínez-Alonso et al. 2007; Pausas et al. 1994). La producción de hojarasca, el momento de desfronde y, por tanto, el contenido de nutrientes que retorna al suelo con las hojas, son modificados por variaciones en la precipitación y temperatura. Por un lado, las precipitaciones pueden causar la caída prematura de las hojas debido al viento que acompaña a las tormentas y además lavan nutrientes de las hojas verdes (Pausas 1997; Wood et al. 2005). Por otro lado, la sequía puede aumentar el contenido en nutrientes de la hojarasca, debido a una caída prematura de las hojas viejas en respuesta al estrés hídrico, lo que impediría una completa reabsorción de nutrientes (Imbert et al. 2004; Wood et al. 2005). En este sentido, Martínez-Alonso et al. 2007 señala que el aumento de temperaturas y los períodos secos condicionan actualmente la dinámica de los bosques en áreas climáticas Mediterráneas.

Como resultado del número de factores que pueden modificar la producción de hojarasca y su contenido en nutrientes, los datos aportados en relación a la cantidad de nutrientes que retornan al suelo a través de la hojarasca muestran una gran variabilidad. En general, se observa que las cantidades medias de N y P que retornan al suelo a través de la hojarasca son mayores para especies caducifolias que para perennifolias. Imbert et al. (2004), señalan aportes anuales de N y P comprendidos entre 10.3 - 88.0 kg ha⁻¹ año⁻¹ y 0.3- 7.9 kg ha⁻¹ año⁻¹ respectivamente, para especies caducifolias, mientras que los aportes máximos de N y P en especies perennifolias son inferiores a 47 kg ha⁻¹ año⁻¹ y 4.4 kg ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente.

Pluviolavado

El agua de lluvia que cae sobre la vegetación arrastra elementos minerales depositados sobre las hojas y disuelve nutrientes de las hojas y el tronco, que alcanzan el suelo atravesando la copa (pluviolavado o transcolación) y por escorrentía cortical. El aporte de nutrientes al suelo por esta vía constituye, en promedio, el 15% del retorno anual de nutrientes de la biomasa vegetal aérea al suelo (Chapin et al. 2002), pero esta cantidad es muy variable. Los factores que determinan esta variación son, principalmente, las condiciones climáticas (intensidad y duración de las lluvias incidentes) y la estructura aérea de la vegetación, que a su vez está determinada por la composición de especies, morfología, edad de las hojas y el tipo de manejo (Santa Regina y Tarazona 2001b). Asimismo, la cantidad de nutrientes depende del elemento considerado (su solubilidad en la hoja). Por ejemplo, los aportes de P al suelo por pluviolavado suelen ser pequeños, mientras que el potasio (K) es un elemento más soluble en la hoja y se pierde más fácilmente por lavado de la misma.

Tasas de descomposición y mineralización.

La tasa de descomposición indica la tasa de renovación (dimensiones T⁻¹) o rapidez con que la hojarasca recién caída se transforma física y químicamente para incorporarse al suelo. Esta incorporación del material foliar puede realizarse en forma orgánica o inorgánica, y su transformación final en formas inorgánicas se conoce como tasa de mineralización. Ésta última se suele medir en los horizontes donde se acumulan las raíces finas, y los nutrientes minerales pueden provenir no solo como consecuencia directa de la tasa de descomposición, sino también como consecuencia de la lenta mineralización de materia orgánica recalcitrante acumulada en dichos horizontes. Una revisión de las tasas de descomposición y mineralización en ecosistemas mediterráneos pueden encontrarse en Rodá et al (1999) y en Gallardo (2001). Una de las novedades más importantes de los últimos años es la constatación de que la radiación, y en gran parte la ultravioleta, alta durante una parte importante del año en ecosistemas mediterráneos, puede acelerar la descomposición de la hojarasca, como se ha visto en ecosistemas semi-áridos de la Patagonia (Austin y Vivanco 2006). Este hecho podría contribuir a explicar que las tasas de descomposición sean mayores de lo que cabría esperar en función de las tasas de evapotranspiración de los ecosistemas mediterráneos (Berg et al. 1993, Gallardo y Merino 1993).

Los ciclos de secado y humedecido del suelo durante la estación de crecimiento son los que probablemente más condicionen las tasas de descomposición y mineralización, y su efecto no ha sido suficientemente modelado en ecosistemas mediterráneos (Li et al. 2006). La mineralización y nitrificación están inhibidas en condiciones de suelo seco, y los períodos de sequía se traducen en una capa superior seca del suelo que puede restringir la cantidad de N que está disponible (Garwood y Tyson 1973). Sin embargo, los organismos nitrificantes pueden sobrevivir en forma inactiva en los suelos secos. Cuando cortos períodos húmedos y secos se alternan, a menudo hay un aumento de la mineralización, debido en parte a un aumento en el volumen de la población de microorganismos y en parte a los agregados del suelo que se generan durante la fase de secado, haciendo la materia orgánica más accesible a las enzimas microbianas (Paul y Clark 1989, Davidson et al. 1990). Debido a que los horizontes superficiales se secan más que los profundos, el pedoclima para la mineralización puede ser más favorable en profundidad que en superficie (Rovira y Vallejo 1997). Estos autores encontraron que la reducción de la

disponibilidad de oxígeno en los horizontes más profundos tenía menos efecto en la descomposición y mineralización que la desecación en los horizontes superficiales.

El secado y rehumedecido de los suelos representa un estrés fisiológico común para las comunidades microbianas que habitan los suelos superficiales. Un ciclo de secado-rehumedecido puede inducir la lisis en una proporción significativa de la biomasa microbiana, y puede directa o indirectamente influenciar la composición de la comunidad microbiana (Fierer et al. 2003). Así, el cambio repentino en potencial hídrico del suelo asociado con el re-humedecido es el causante del shock osmótico microbiano que induce la lisis de las células microbianas o una liberación de solutos intracelulares (Bottner 1985; Van Gestel et al. 1992; Halverson et al. 2000). Estos sustratos lábiles de C y N pueden ser rápidamente mineralizados por los microbios sobrevivientes, produciendo un pulso de mineralización bruta de C y de N (Birch 1959; Kieft et al. 1987). Además, el secado-rehumedecido puede causar la rotura de agregados del suelo, poniendo al alcance de los descomponedores materia orgánica previamente protegida (Adu and Oades 1978; Appel 1998; Lundquist et al. 1999). Fierer y Schimel (2002) encontraron que la exposición a frecuentes episodios de secado-rehumedecido disminuía la cantidad de CO₂ liberado, e incrementaba la actividad de las poblaciones de nitrificantes autótrofas. Seis semanas después del último ciclo de secado-rehumedecido, las tasas respiratorias en los suelos fueron sustancialmente más bajas que las observadas en los suelos no estresados, sugiriendo que los episodios de secado-rehumedecidos pueden inducir cambios significativos en la dinámica microbiana del C y el N, y que estos efectos pueden durar más de un mes después del último ciclo de secado.

Las tasas netas potenciales de mineralización del N en ecosistemas mediterráneos suelen oscilar entre 0.2 y 0.8 mg N kg⁻¹ suelo día⁻¹, y dependen mucho de la relación C/N, más concretamente de la relación carbohidratos/N disponible (Gallardo y Merino 1998). La comparación con otros ecosistemas no es fácil, ya que mientras que en ecosistemas templados o tropicales estas tasas operan durante prolongados espacios de tiempo, en la cuenca mediterránea se restringen a los pocos periodos húmedos. Por ejemplo, en un matorral atlántico se encontraron tasas netas potenciales de 0.88 mg kg⁻¹ suelo día⁻¹, en el rango superior de los matorrales mediterráneos (Rodríguez et al. 2007), pero además las condiciones hídricas en dicha comunidad se pueden considerar óptimas en la mayor parte de la estación de crecimiento. En ocasiones las tasas de mineralización puede ser negativas, lo que se conoce como inmovilización neta, y ocurre cuando la cantidad de nitrógeno incorporado a la biomasa microbiana supera al mineralizado. Muchos menos datos existen sobre las tasas de mineralización del P, ya que este elemento reacciona fácilmente con los minerales del suelo, lo que hace más complejo el cálculo de estas tasas (ver Viñeola et al. 2006).

La heterogeneidad espacial es otro aspecto a destacar cuando se miden las tasas de mineralización en ecosistemas mediterráneos, donde el dosel vegetal suele ser muy discontinuo. Algunos estudios en ecosistemas de Dehesa han mostrado que los suelos desarrollados bajo las copas de los árboles son más ricos en materia orgánica y nutrientes (Escudero 1985, Jackson et al. 1990, Gallardo et al. 2000). Resultados obtenidos por los autores de esta revisión muestran que en un espartal semi-árido del centro de la península Ibérica, las tasas de mineralización varían por un factor de 4 cuando se comparan bajo la copa de retama, de esparto o en el suelo desnudo (**Fig. 1**).

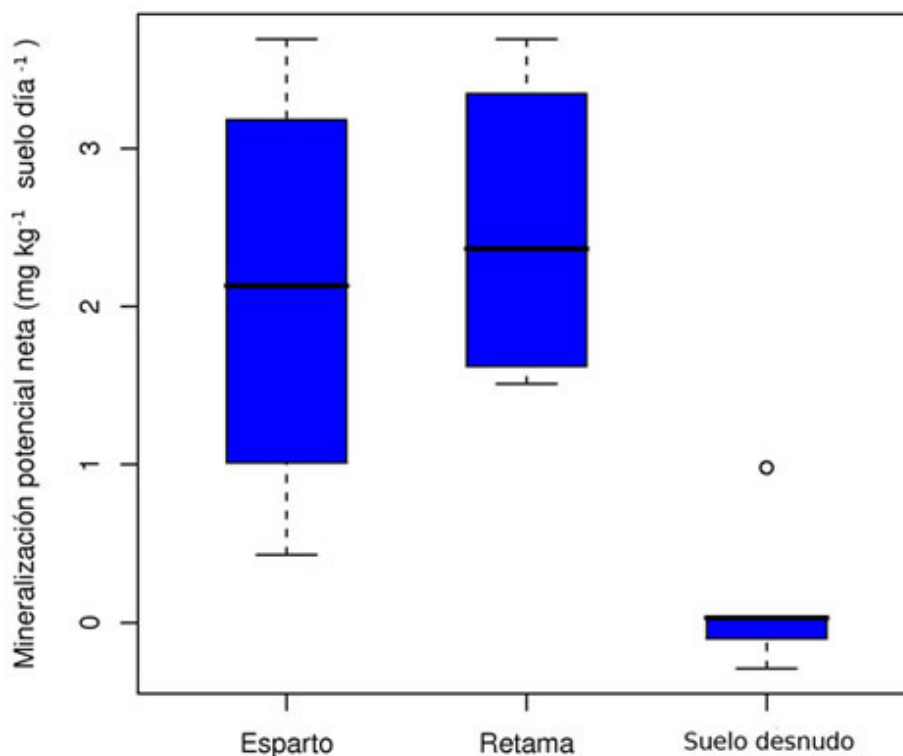


Figura 1. Tasas de mineralización de nitrógeno bajo retama, esparto y suelo desnudo en un espartal semiárido del centro peninsular (Delgado, M. en preparación). El límite superior e inferior de las cajas representan el cuartil 75 y 25 respectivamente. La línea representa la mediana.

Nitrógeno orgánico disuelto (NOD) en suelos mediterráneos.

La mayoría de los estudios realizados en torno a la disponibilidad de nutrientes en el medio se han centrado básicamente, hasta hace unos pocos años, en el nitrógeno inorgánico (NH_4^+ y NO_3^-), fuentes de N para las plantas en el ciclo clásico del N; mientras que el nitrógeno orgánico disuelto (NOD) ha pasado bastante desapercibido. Sin embargo, recientes investigaciones confieren al NOD un importante papel en procesos ecológicos tales como la mineralización, el lavado de nutrientes o la absorción de nutrientes por plantas (Nasholm et al. 1998; Perakis y Hedin 2002; Jones et al. 2004; Schimel y Bennett 2004; Bardgett 2005; Ros et al. 2009). La capacidad de absorción directa de NOD por parte de las plantas, sin necesidad de su previa mineralización microbiana, ha sido demostrada en la actualidad para diversas especies, tanto en ecosistemas boreales con alta dominancia de NOD en el medio, como en ecosistemas agrícolas donde el NOD, no es la forma dominante, lo cual remarca una alta adaptabilidad de las plantas a la toma de esta fuente (Kielland 1994; Nasholm et al. 1998; Lipton y Nasholm 2001; Christou et al. 2006; Harrison et al. 2007). Todo esto ha desembocado en una nueva visión del ciclo del N, que considera la capacidad de las plantas para competir de manera eficaz con los microorganismos del suelo por este recurso, y que coloca a la tasa de despolimerización de la materia orgánica como el principal proceso que controlaría la disponibilidad del N para plantas (papel que jugaba la tasa de mineralización en el modelo clásico; Neff et al. 2003; Schimel y Bennet 2004). La disponibilidad del NOD en el medio está limitada por distintos factores como la temperatura y humedad del suelo, que incrementan la concentración de NOD al favorecer una mayor tasa de descomposición (Jones y Kielland 2002). La precipitación, sin embargo, puede disminuir el NOD mediante procesos de lixiviación, afectando en mayor medida al NOD lábil que al recalcitrante (Qualls y Haines 1991; Neff et al., 2002; 2003). Otro factor regulador de la cantidad de NOD en los suelos es la cantidad y calidad de la materia orgánica del suelo, ya que una parte importante del NOD provendría de la descomposición de dicha materia orgánica, además de otra parte derivada de los exudados radicales (Qualls y Haines 1991; Moore et al. 1992; Kaiser y Zeck 2000; Neff et al. 2002; 2003).

En ecosistemas mediterráneos, no existe actualmente casi ningún referente sobre las concentraciones de NOD que se pueden encontrar en sus suelos (Christou et al., 2006; Bernal et al., 2007). En un estudio llevado a cabo en 10 comunidades vegetales en distintos tipos de ecosistemas mediterráneos del suroeste de la península ibérica, se encontraron valores medios anuales de NOD de $3,76 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ suelo}$, si bien estos valores fluctúan entre $1,16 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ suelo}$ para una comunidad de bosque de ribera y los $7,90 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ suelo}$ encontrados para una comunidad de *Juniperus phoenicia* (Delgado y Gallardo, 2008). Bernal et al. (2007) encuentran valores entre $7-11 \text{ mg kg}^{-1}$ en un bosque de ribera mediterráneo del noreste de la península ibérica. Rodríguez et al. (2007) y Paramá (2006), encuentran valores en suelos de matorrales templados del

norroeste de España entre 21 y 79 mg N kg⁻¹, un orden de magnitud mayor que los encontrados por Delgado y Gallardo (2008). En general, los valores de NOD en ecosistemas mediterráneos son muy bajos en comparación con los observados en otro tipo de ecosistemas (**Fig. 2**). Además, los niveles de NOD en ecosistemas mediterráneos presentan una importante variabilidad temporal a lo largo de las distintas estaciones (Delgado y Gallardo, 2008). Estos cambios sugieren que el NOD es tanto una fuente directa como un sumidero del nitrógeno inorgánico presente en los suelos estudiados.

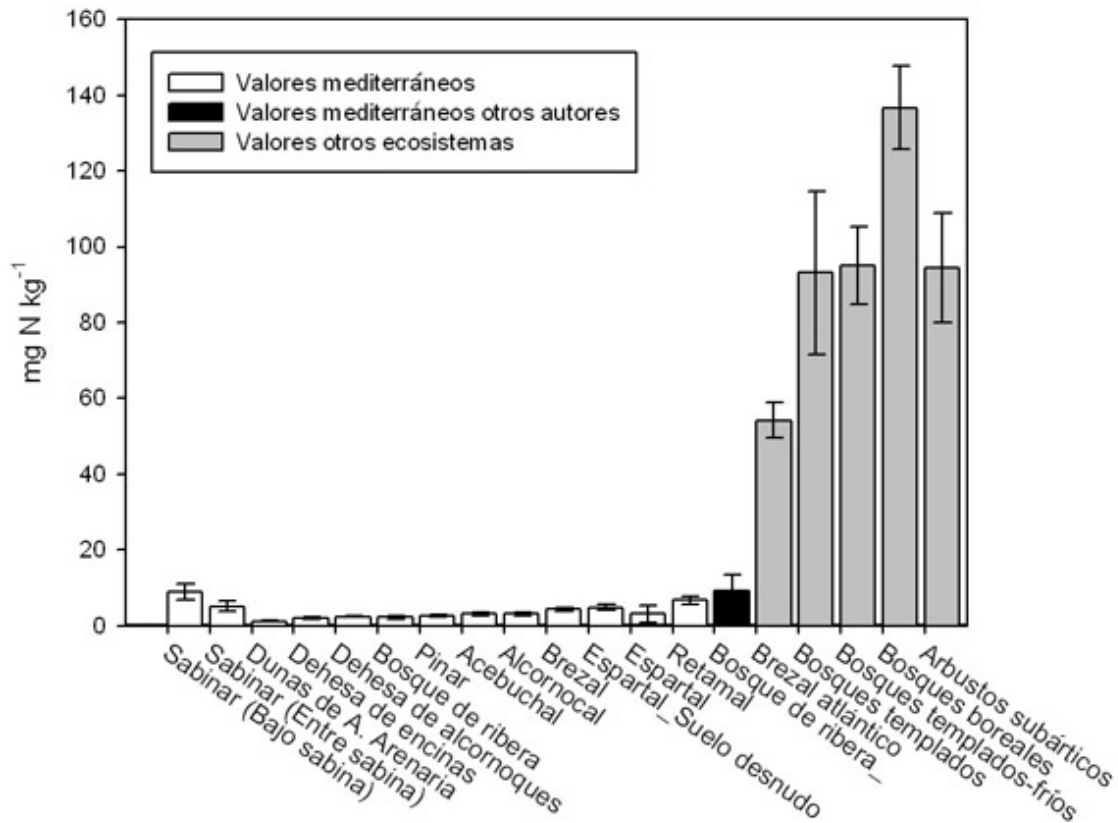


Figura 2. Niveles medios de NOD para comunidades de distintos ecosistemas. Las líneas de error indican el error estándar. Los valores mediterráneos fueron tomados de Delgado-Baquerizo y Gallardo. (2008) y valores inéditos de Delgado-Baquerizo, M., Covelo, F., y Gallardo, A. (2008). Los valores de NOD del bosque de ribera han sido tomados de Bernal et al. (2007). Los datos del brezal atlántico provienen de Rodríguez et al. (2007) y Paramá et al. (2006). Los valores para el bosque templado han sido recogidos de Song et al. (2008), Zhong y Makeschin (2003) y Berthrong y Finzi (2006). Los valores para el bosque boreal y los arbustos subárticos se encuentran en Kranabetter et al. (2007) y Rinnan et al. (2007).

La dominancia relativa de las formas disponibles de N (amonio, nitrato y NOD) en el medio, puede condicionar la preferencia de absorción de la forma dominante por parte de las plantas. Schimel y Bennet (2004) sugieren que en ecosistemas pobres en nutrientes, como sería el caso de los ecosistemas mediterráneos, la forma dominante de N lábil en el suelo debería ser el NOD. Nuestros datos confirman esta tendencia para la mayoría de las comunidades vegetales mediterráneas estudiadas, si bien no se cumple para todas las estaciones, existiendo una alta mineralización durante los meses de verano y otoño, donde dominan las formas de N inorgánicas (Delgado-Baquerizo y Gallardo, 2008). La mayor dominancia de NOD durante la estación de crecimiento sugiere que las plantas mediterráneas podrían hacer uso preferente de este recurso, extremo que hasta la fecha no ha sido demostrado.

Nutrientes en la biomasa microbiana

Los microorganismos del suelo juegan un papel central en la retención y liberación de nutrientes en ecosistemas naturales, siendo al mismo tiempo una fuente y sumidero de estos. La relación de éstos con las plantas puede ser tanto de mutualismo como de competencia (Harte y Kinzig 1993). La cantidad de biomasa microbiana varía a lo largo del año, siendo esta dinámica temporal muy importante en el grado de liberación o inmovilización de nutrientes en el medio, y por lo tanto en su disponibilidad para otros organismos (Bauthus y Barthel, 1995; Diaz-Ravina et al, 1995). El crecimiento de la biomasa

microbiana se ve influenciado por factores tales como la humedad del suelo, la temperatura, la aireación, la cantidad y naturaleza del C orgánico en el medio o el pH del suelo, existiendo distintos óptimos en función del tipo de microorganismos Vitousek 1982; Cochran et al., 1989; Tietema y Wessel, 1992; Wardle 1998. Además, en los ecosistemas mediterráneos, las concentraciones de nutrientes en el suelo y en la biomasa microbiana pueden verse afectadas por los frecuentes ciclos de secado-rehumedecido (Schimel et al., 2007). Así pues, durante periodos de secado, los microorganismos del suelo incorporan solutos para ajustarse osmóticamente a la ausencia de agua en el suelo, inmovilizando y, por tanto, disminuyendo la concentración de nutrientes disponibles en el medio (Schimel et al. 2007). La capacidad de aclimatación a ciclos de secado y rehumedecido es propia de cada microorganismo, siendo mayor para bacterias gram positivas (Schimel et al., 2007). Durante los periodos de rehumedecimiento del suelo, los microorganismos liberarían osmolitos (incluyendo NOD) previamente acumulados durante periodos de secado, los cuales pueden ser cuantitativamente importantes (Schimel et al., 2007).

Los datos sobre los niveles de biomasa microbiana en ecosistemas mediterráneos son escasos. Gallardo et al. (2000) encuentran valores de N en biomasa microbiana para una dehesa de encinas situada en Sierra Morena, en torno a 122,2 mg N kg⁻¹ suelo y 73,1 mg N kg⁻¹ suelo, bajo encina y entre encinas, respectivamente. Por otro lado, en un estudio inédito llevado a cabo por Delgado-Baquerizo, M., Covelo, F., y Gallardo, A. (2008) en 10 comunidades vegetales en distintos tipos de ecosistemas mediterráneos (desde una comunidad dunar de *Ammophila arenaria* hasta bosques de *Quercus suber*) del suroeste de la península ibérica, se encontraron valores medios anuales de 41,7 mg N kg⁻¹ suelo de N en biomasa microbiana. Sin embargo, se observó una gran variabilidad entre las distintas comunidades muestreadas, encontrándose valores medios anuales de 0,45 mg N kg⁻¹ suelo en la comunidad dunar de *Ammophila arenaria* hasta los 100,31 mg N kg⁻¹ suelo observados para la comunidad de *Quercus suber* situada en el Parque Natural de los Alcornocales. Estos últimos valores observados en el bosque mediterráneo de *Quercus suber* fueron parecidos a los encontrados en bosques templados-fríos del norte de EEUU (de 41,7 a 101,5 μg N g⁻¹ suelo, Berthrong y Finzi 2006, **Fig. 3**). Los altos niveles de N en biomasa microbiana encontrados en gran parte de las comunidades de plantas muestreadas, muy superiores a los niveles de N inorgánico (amonio y nitrato) y NOD, sugieren una alta inmovilización del N en ecosistemas mediterráneos por parte de los microorganismos. Este fenómeno limita las concentraciones de N disponibles para las plantas, pero constituye una fuente de mineralización rápida en los ciclos de rehumedecido del suelo (Bauthus y Barthel, 1995; Diaz-Ravina et al., 1995). Por otro lado, los niveles de biomasa microbiana en suelo, están condicionados por la marcada estacionalidad propia del clima mediterráneo. Así pues, aunque los niveles de N en biomasa microbiana suelen permanecer altos a lo largo del año, se produce una disminución de invierno a primavera coincidiendo con un incremento de disponibilidad de otras formas de N en el sistema (Delgado y Gallardo 2008). Según Schimel et al. (2007) esto podría sugerir que los microorganismos absorberían formas de N bajo condiciones ambientales adversas y los liberarían con la llegada de condiciones óptimas.

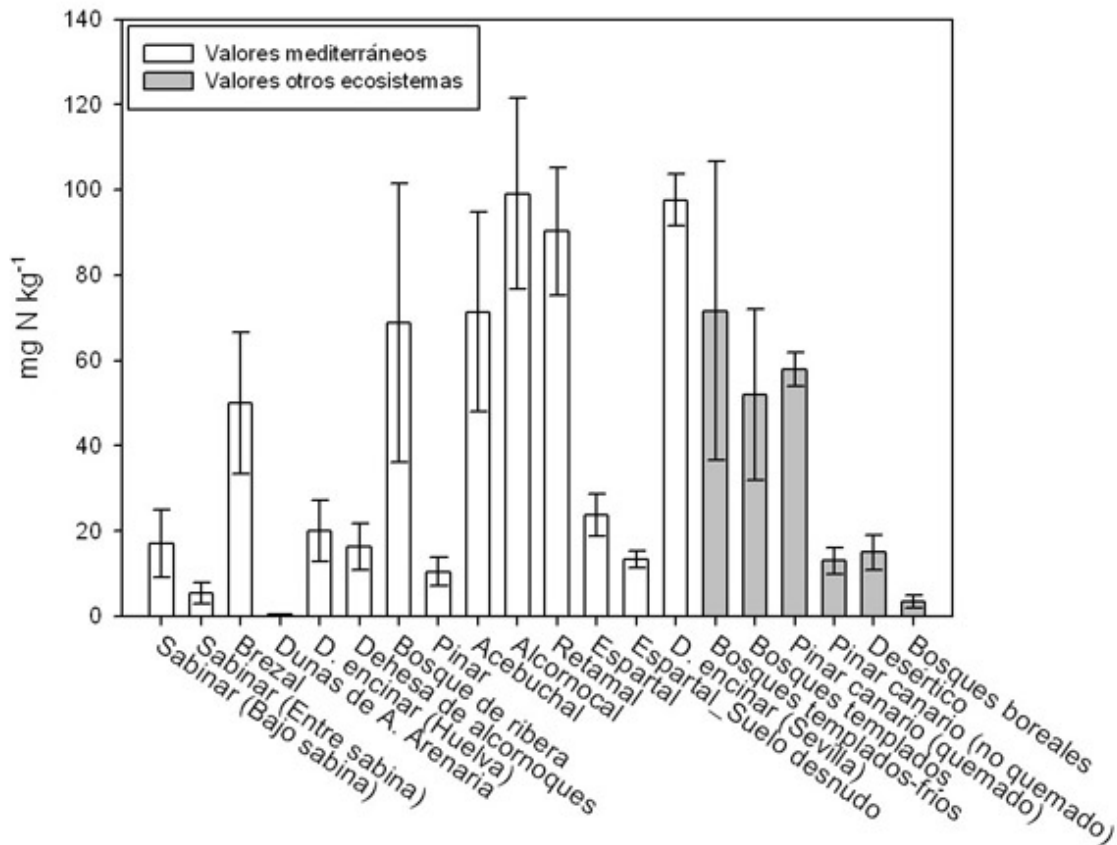


Figura 3. Niveles medios de nitrógeno en biomasa microbiana en distintos ecosistemas. Las líneas de error indican el error estándar. Los valores mediterráneos fueron tomados de Delgado-Baquerizo y Gallardo. (2008) y valores inéditos de Delgado-Baquerizo, M., Covelo, F., y Gallardo, A. (2008). Los valores de bosques templados provienen de Berthrong y Finzi (2006) y Song et al. (2008). Los valores de pinar canario provienen de Rodríguez et al. (2009). Los valores del desierto están extraídos de Gallardo y Schlesinger (1995), mientras que los de bosques boreales se encuentran en Kranabetter et al. (2007).

Disponibilidad de nutrientes y cambio global

Dos de los aspectos más importantes del cambio global desde el punto de vista del ciclo de nutrientes en ecosistemas mediterráneos serían la deposición atmosférica de N y el cambio climático. La deposición atmosférica de N en los ecosistemas forestales de la cuenca mediterránea está aumentando en los últimos años debido al aumento de las emisiones de N oxidado de la industria y el transporte, y del N reducido proveniente de la ganadería intensiva y la agricultura (Vitousek et al., 1997; Gruber y Galloway, 2008; Galloway et al., 2008). Las entradas de N atmosférico están asociadas a la acidificación del suelo, la alteración de la composición de las comunidades vegetales, la disminución de micorrizas, y la elevación de las concentraciones de nitrato en suelos, aguas subterráneas y arroyos (Bytnerowicz y Fenn, 1996; Fenn et al., 1998; Fenn y Poth, 1999). Recientemente se ha visto que el enriquecimiento de nitrógeno está asociado al descenso de la biomasa microbiana del suelo (Treseder, 2008), y teniendo en cuenta la importancia de este reservorio de nutrientes en ecosistemas mediterráneos, es previsible que afecte a las tasas de transformación de la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes para las plantas.

El aumento de la deposición de N en los bosques ha excedido la capacidad de asimilación de algunos ecosistemas produciendo desequilibrios de nutrientes y lixiviación, en un proceso conocido como 'saturación de N' (Aber et al., 1998). La saturación de N se ha descrito para los bosques que reciben grandes cargas de este nutriente, que oscilan entre 20 y 100 kg de N ha⁻¹ año⁻¹, sin embargo en la mayoría de la cuenca mediterránea los valores observados son más bajos, estando de cualquier forma por encima de los niveles exentos de contaminación (Escarré et al., 1999; ver Fig. 4). En los ecosistemas mediterráneos la susceptibilidad de los ecosistemas a la deposición húmeda y seca sigue siendo desconocida en gran medida, pero es posible que acreciente la baja disponibilidad relativa de P y de otros nutrientes.

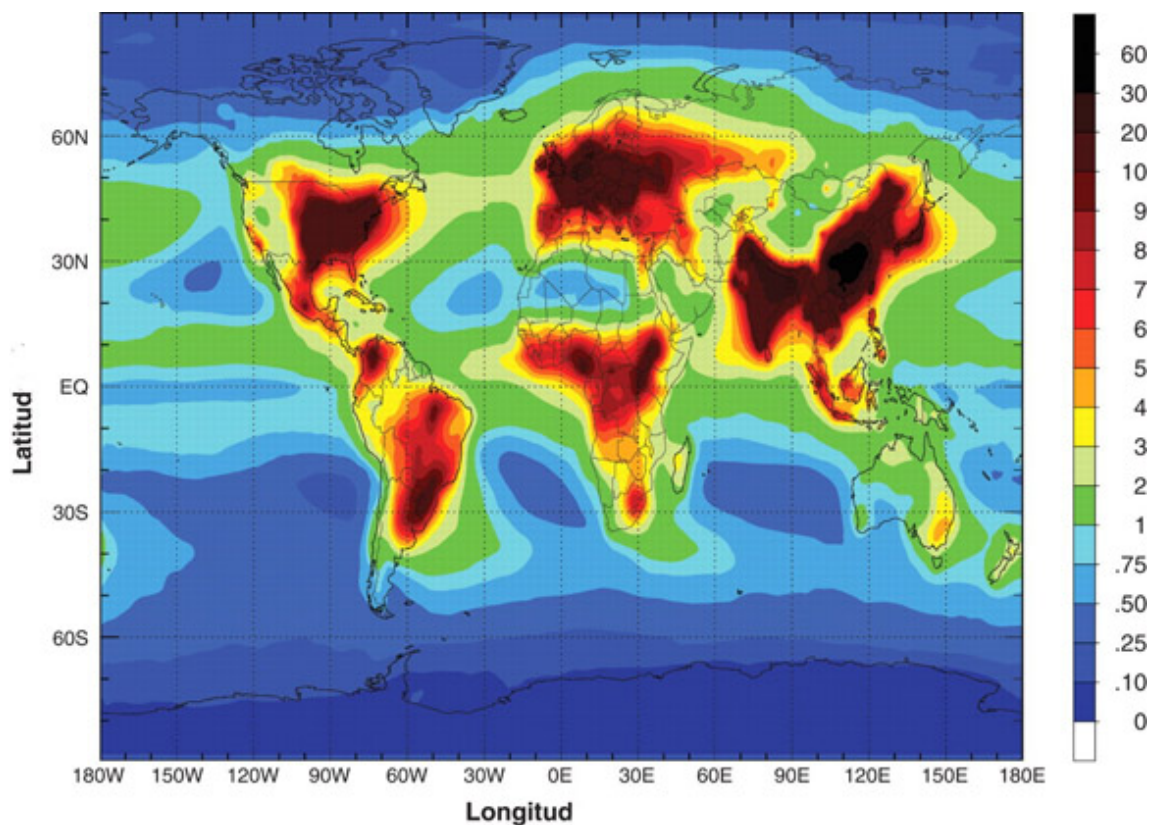


Figura 4. Niveles de deposición atmosférica de N a nivel global (obtenidos de Galloway et al. 2008). Valores en kg de N por hectárea y año.

El cambio climático probablemente produzca un aumento de la temperatura y de la sequía en el bosque mediterráneo, con importantes consecuencias para las plantas (Peñuelas et al., 2002; Peñuelas y Boada, 2003; Ogaya y Peñuelas, 2008; Lloret et al., 2009). Experimentos de simulación de cambios en la temperatura y precipitación, indican cambios en la actividad enzimática del suelo (Sardans et al. 2008a y b), lo que probablemente tenga consecuencias en forma de cambios en la disponibilidad de carbono y nutrientes en el suelo junto con cambios en la composición microbiana de la flora edáfica. Sin embargo, existe todavía mucha incertidumbre sobre los cambios que el cambio climático puede inducir en la disponibilidad de nutrientes para las plantas, y hasta qué punto estos cambios pueden determinar la respuesta de las plantas a futuros escenarios. Estos son aspectos que deberán de ser evaluados en detalle en el futuro.

Referencias

- Aber, J.D., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L., Fernandez, I. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience* 48:921-934.
- Adu, J., Oades, J. 1978. Physical factors influencing decomposition of organic materials in soil aggregates. *Soil Biology and Biochemistry* 10:109-115.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84:597-608.
- Aerts, R. 1997. Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability?. *Oikos* 80:603-606.
- Aerts, R., Chapin, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30:1-67.
- Appel, T. 1998. Non-biomass soil organic N: the substrate for N mineralization flushes following soil drying-rewetting and for organic N rendered CaCl₂-extractable upon soil drying. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1445-1456.

- Austin, A.T., Vivanco L. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442:555-558.
- Bardgett, R.D. 2005. *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bauthus, J., Barthel, R. 1995. Mechanisms for carbon and nutrient release and retention in beech forest gaps. II. The role of soil microbial biomass. *Plant and Soil* 168-169:585-592.
- Berg B., Albrechtson A., Berg M.P., Cortina J., Johansson M.B., Gallardo A., Madeira M., Pausas J., Kratz W., Vallejo R., McClaugherty Ch. 1999. Amounts of litter fall in some pine forests in European transect, in particular Scots pine *Annals of Forest Science*. 56:625-640.
- Berg, B., M. Berg, P., Bottner, E., Box, A., Breymeyer, R., de Anta, M., Couteaux, et al. 1993. Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry* 20:127-159.
- Bernal, S., Sabater, F., Butturinic, A., Ninb, E, Sabater, S. 2007. Factors limiting denitrification in a Mediterranean riparian forest. *Soil Biology and Biochemistry* 39:2685-2688.
- Berthrong, S.T., Finzi A.C. 2006. Amino acid cycling in three cold-temperate forests of the northeastern USA. *Soil Biology and Biochemistry*. 38:861-869.
- Birch, H.F., 1959. Further observations on humus decomposition and nitrification. *Plant and Soil* 9:262-286.
- Boerner, R.E.J. 1985. Foliar nutrient dynamics, growth, and nutrient use efficiency of Hamamelis virginiana in three forest microsites. *Canadian Journal of Botany* 63:1476- 1481.
- Bottner, P. 1985. Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with 14C and 15N labelled plant material. *Soil Biology and Biochemistry* 17:329-337.
- Bytnerowicz, A., Fenn, M.E. 1996. Nitrogen deposition in California forests: a review. *Environmental Pollution* 92:127-146.
- Caritat, A. García-Berthou, E., Lapeña, R., Vilar, L. 2006. Litter production in a Quercus suber forest of Montseny (NE Spain) and its relationship to meteorological conditions. *Annals Forest Sciences* 63:791-800.
- Chapin, F.S. III, Matson, P.A., Mooney, H.A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, Nueva York. USA.
- Christou, M., Avramides, E.J., Jones, D.L. 2006. Dissolved organic nitrogen dynamics in a Mediterranean vineyard soil. *Soil Biology and Biochemistry* 38:2265-2277.
- Cochran, V.L., Elliott, L.F., Lewis, C.F. 1989. Soil Biomasa and enzyme activity in subarctic agricultural and forest soils. *Biology and Fertility Soils* 7:283-288.
- Cornelissen, J.H.C., Thopson, K. 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* 135:109- 114.
- Davidson E.A., Stark J.M., Firestone M.K. 1990. Microbial production and consumption of nitrate in an annual grassland. *Ecology* 71:1968-1975.
- del Arco, J.M., Escudero, A., Garrido, M.V. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72:701-708.
- Delgado-Baquerizo, M., Gallardo, A. 2008. Nitrógeno orgánico disuelto en comunidades vegetales del SO de la Península Ibérica. *Cuaderno de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 25:153-159.
- Diaz-Ravina, M., Acea, M.J, Carballas, T. 1995. Seasonal changes in microbial biomasa and nutrient flush in forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 19:220-226.
- Eckstein, R.L.; Karlsson, P.S., Weih, M. 1999. Leaf time span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate- arctic regions. *New Phytologist* 143:177-189.

- Escarré, A., Carratalá, A., Ávila, A., Bellot, J., Piñol, J., Millán, M. 1999. Precipitation chemistry and air pollution. En: F. Rodá, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (eds). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. pp. 195-208. Springer, Berlín. Germany.
- Escudero, A. 1985 Efecto de árboles aislados sobre las propiedades químicas del suelo. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 22:149-159.
- Escudero, A., del Arco, J.M., Sanz, I.C., Ayala, J. 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients. *Oecologia* 90:80-87.
- Fenn, M.E., Poth, M.A. 1999. Temporal and spatial trends in streamwater nitrate concentrations in the San Bernardino Mountains, Southern California. *Journal of Environmental Quality* 28:822-836.
- Fenn, M.E., Poth, M.A., Aber, J.D., Baron, J.S., Bormann, B.T., Johnson, D.W., Lemly, A.D., McNulty, S.G., Ryan, D.F., Stottlemyer, R. 1998. Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications* 8:706-733.
- Fierer, N., Schimel J.P., Holden P.A. 2003. Influence of drying–rewetting frequency on soil bacterial community structure. *Microbial Ecology* 45:63-71.
- Fierer, N., Schimel J.P. 2002. Effects of drying–rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology and Biochemistry* 34:777-787.
- Gallardo, A. 2001. Descomposición de la hojarasca en ecosistemas mediterráneos. En: Zamora, R. y Pugnaire F.I. (eds.) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis Funcional*. Textos Universitarios nº32, pp. 95-122, CSIC y Asociación Española de Ecología Terrestre, Castillo y Edisart, S. L., España.
- Gallardo, A., Merino, J. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74:152-161.
- Gallardo, A., Merino, J. 1998. Soil nitrogen dynamics in response to carbon increase in a mediterranean shrubland of SW Spain. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1349-1358.
- Gallardo, A., Rodríguez-Saucedo, J.J., Covelo, F., Fernández-Alés, R. 2000. Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil* 222:71-82.
- Gallardo, A., Schlesinger W.H. 1995. Factors determining soil microbial biomass and nutrient immobilization in desert soils. *Biogeochemistry* 28:55-68.
- Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erismann J.W., Bekunda M., Cai Z., Freney J.R., Martinelli L.A., Seitzinger S.P., Sutton M.A. 2008. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320:889-892.
- Garwood, E.A., Tyson, K.C. 1973. Losses of nitrogen and other plant nutrients to drainage from soil under grass. *Journal of Agricultural Science* 80:303-312.
- Gruber, N., Galloway J.N. 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature* 451:293-296.
- Halverson, L.J., Jones, T.M., Firestone, M.K. 2000. Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Science Society of America Journal* 64:1630-1637.
- Harrison K.A., Bol, R., Bardgett R.D. 2007. Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology* 88:989-999.
- Harte, J., Kinzig, J., Ann P. 1993. Mutualism and competition between plants and decomposers: Implications for nutrient allocation in ecosystems. *American Naturalist* 141: 829-846.
- Herut, B., Krom M.D., Pan G., Mortimer R. 1999. Atmospheric input of nitrogen and phosphorus to the southeast mediterranean: sources, fluxes, and possible impact. *Limnology and Oceanography* 44:1683-1692.

- Imbert, J.B., Blanco, J.A., Castillo, F.J. 2004. Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global. En: F. Valladares (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. pp.479-506. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. España.
- Jackson, L.E., Strauss, R.B., Firestone, M.K., Bartolome, J.W. 1990. Influence of tree canopies on grassland productivity and nitrogen dynamics in deciduous oak savannah. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 32:89-105.
- Jones, D.L., Kielland, K. 2002. Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 34:209-19.
- Jones, D.L., Shannon D., Murphy, D.V., y Farrar, J. 2004. Role of dissolved organic nitrogen (DON) in soil N cycling in grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry* 36:749–756.
- Jones, D.L., Healey, J.R., Willett V.B., Farrar J.F., Hodge A. 2005. Dissolved organic nitrogen uptake by plants—an important N uptake pathway? *Soil Biology and Biochemistry* 37:413-423.
- Kaiser, K., Zech, W. 2000. Sorption of dissolved organic nitrogen by acid subsoil horizons and individual mineral phases. *European Journal of Soil Science* 51:403-11.
- Kieft, T., Soroker, E., Firestone, M., 1987. Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biology and Biochemistry* 19:119-126.
- Kielland, K. 1994. Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* 75:2373-2383.
- Killingbeck, K.T. 1993. Inefficient nitrogen resorption in genets of the actinorhizal nitrogen- fixing shrub Comptonia peregrina: physiological ineptitude or evolutionary trade- off?, *Oecologia* 94:542-549.
- Killingbeck, K.T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77:1716-1727.
- Killingbeck, K.T., Whitford, W.G. 2001. Nutrient resorption in shrubs growing by design, and by default in Chihuahuan Desert arroyos. *Oecologia* 128:351- 359.
- Killingbeck, K.T., May, J.D., Nyman, S. 1990. Foliar senescence in an aspen (Populus tremuloides) clone: the response of elemental resorption to interramet variation and timing of abscission. *Canadian Journal of Forest Research* 20:1156-1164.
- Kimmins, J.P. 1997. *Forest ecology. A foundation for sustainable management*. Prentice-Hall, Nueva Jersey. USA.
- Knops, J.M.H., Koenig, W.D., Nash, T.H. 1997. On the relationship between nutrient use efficiency and fertility in forest ecosystems. *Oecologia* 110:550- 556.
- Kranabetter, J.M, Dawson, C.R, Dunn, D.E. 2007. Indices of dissolved organic nitrogen, ammonium and nitrate across productivity gradients of boreal forests. *Soil Biology and Biochemistry* 39:3147-3158.
- Kruger, F.J., Mitchell, D.T., Jarvis, J.U.M. 1983. *Mediterranean-Type Ecosystems: The Role of Nutrients*. Ecological Studies 53. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Li, X., Meixner, T. Sickman, J., Miller, A., Schimel, J., Melack J. 2006. Decadal-scale dynamics of water, carbon and nitrogen in a California chaparral ecosystem: DAYCENT Modeling Results. *Biogeochemistry* 77:217-245.
- Lipson, D., Näsholm, T. 2001. The unexpected versatility of plants: organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems. *Oecologia* 128:305-316.
- Lloret, F., Peñuelas J., Prieto P., Llorens L., Estiarte M. 2009. Plant community changes induced by experimental climate change: Seedling and adult species composition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:53-63.
- Lundquist, E., Jackson, L., Scow, K., 1999. Wet dry cycles affect DOC in two California agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry* 31:1031-1038.

- Martínez-Alonso, C., Valladares, F., Camarero, J.J., López Arias, M., Serrano, M., Rodríguez, J.A. 2007. The uncoupling of secondary growth, cone and litter production by intradecadal climatic variability in a Mediterranean Scots pine forest. *Forest Ecology and Management* 253:19-29.
- May, J.D., Killingbeck, K.T. 1992. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology* 73:1868-1878.
- Moore T.R., De Souza W., Koprivnjak, J.F. 1992. Controls on the sorption of dissolved organic carbon by soils. *Soil Science* 154:120-129.
- Nasholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Hogberg, M., Hogberg P. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392:914-916.
- Neff, J.C., Chapin, III F.S., Vitousek, P.M. 2003. Breaks in the cycle: Dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1:205-211.
- Neff, J.C., Holland, E.A., Dentener, F.J., McDowell, W.H., Russell, K.M. 2002. The origin, composition and rates of organic nitrogen deposition: A missing piece of the nitrogen cycle?. *Biogeochemistry* 57/58:99-136.
- Nordell, K.O., Karlsson, P.S. 1995. Resorption of nitrogen and dry matter prior to leaf abscission: variation among individuals, sites and years in the mountain birch. *Functional Ecology* 9:326-333.
- Ogaya, R., Peñuelas J. 2008. Changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for three Mediterranean tree species in relation to soil water availability. *Acta Oecologica* 34:331-338.
- Parama, R. 2006. *Heterogeneidad espacial de nutrientes del suelo en ecosistemas terrestres*. Tesis Doctoral. Universidad de Vigo, Vigo, España.
- Paul, E. A. Clark, F. E. 1989. Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, San Diego. Pausas, J.G. 1997. Litter fall and litter decomposition in Pinus sylvestris forest of the eastern Pyrenees. *Journal of Vegetation Science* 8:643-650.
- Pausas, J.G., Carceller, F., Ramón Vallejo, V. 1994. El desfronde en bosques de Pinus sylvestris L. en relación con las características climáticas. *Ecología* 8:167-176.
- Peñuelas, J., Filella, I., Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952-2000. *Global Change Biology* 8:531-544.
- Peñuelas, J., Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9:131-140.
- Peñuelas J., Filella I. 2003. Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by Pinus nigra in a Mediterranean forest of NE Spain. *Environmental and Experimental Botany* 49:201-208
- Perakis, S.S., Hedin, L.O. 2002. Nitrogen loss from unpolluted South American forests mainly via dissolved organic compounds. *Nature* 415:416-419.
- Pugnaire, F.I., Chapin, F.S. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology* 74: 124-129.
- Qualls, R., Haines, B.L. 1991. Geochemistry of dissolved organic nutrients in water percolating through a forest ecosystem. *Soil Science Society of America Journal* 55:1112-1123.
- Rinnan, R., Michelsen, A., Baath, E., Jonasson, S. 2007. Mineralization and carbon turnover in subarctic heath soil as affected by warming and additional litter. *Soil Biology and Biochemistry* 39:3014-3023.
- Rodá, F., Retana, J., Gracia, C. A., Bellot, J. 1999. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer, Berlín, Germany.

- Rodríguez, A., Durán, J., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009. Short-term wildfire effects on the spatial pattern and scale of labile organic-N and inorganic-N and P pools. *Forest Ecology and Management* 257:739-746.
- Rodríguez, A., Durán, J., Gallardo, A. 2007. Influence of legumes on N cycling in a heathland of NW Spain. *Web Ecology* 7:87-93.
- Ros, G.H., Hoffland, E., Kessel, K.V., Temminghoff, E.J.M. 2009. Extractable and dissolved soil organic nitrogen – A quantitative assessment. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1029-1039.
- Rovira, P., Vallejo, V.R. 1997. Organic carbon and nitrogen mineralization under Mediterranean climatic conditions: The effects of incubation depth. *Soil Biology and Biochemistry* 29:1509-1520.
- Santa Regina, I. 2000. Biomass estimation and nutrient pools in four Quercus pyrenaica in Sierra de Gata Mountains, Salamanca, Spain. *Forest Ecology and Management* 132:127-141.
- Santa Regina, I., Tarazona, T. 2001a. Organic matter and nitrogen dynamics in a mature forest of common beech in the Sierra de la Demanda, Spain. *Annals of Forest Sciences*. 58:301-314.
- Santa Regina, I., Tarazona, T. 2001b. Nutrient pools to the soil through organic matter and throughfall under a Scots pine plantation in the Sierra de la Demanda, Spain. *European Journal of Soil Biology* 37:125-133.
- Sardans, J., Peñuelas, J., Ogaya R. 2008a. Experimental drought reduced acid and alkaline phosphatase activity and increased organic extractable P in soil in a Quercus ilex Mediterranean forest. *European Journal of Soil Biology* 44:509-520.
- Sardans, J., Peñuelas J., Estiarte M. 2008b. Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland. *Applied Soil Ecology* 39:223-235.
- Sardans, J., Peñuelas J., Prieto P., Estiarte M. 2008. Drought and warming induced changes in P and K concentration and accumulation in plant biomass and soil in a Mediterranean shrubland. *Plant and Soil* 306:261-271.
- Sardans, J., Rodà, F., Peñuelas J. 2004. Phosphorus limitation and competitive capacities of Pinus halepensis and Quercus ilex subsp. rotundifolia on different soils. *Plant Ecology* 174:307-319.
- Schimel, J.P. y Bennett, J. 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85:591–602.
- Schimel, J.P., Balsler, T.C., Wallenstein, M. 2007. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology* 86:1386-1394.
- Song, L.S., Jing-mei., H, Xiao-yang, C. 2008. Soluble organic nitrogen in forest soils of northeast China. *Journal of Forestry Research* 19:53–57.
- Thomas, H., Stoddart, J.L. 1980. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Physiology* 31:83-111.
- Tietema, A., Wessel, W. 1992. Gross nitrogen transformations in the organic layer of acid forest ecosystems subjected to increased atmospheric nitrogen input. *Soil Biology and Biochemistry* 24:943–950.
- Treseder, K. 2008. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters* 11:1111-1120.
- Van Gestel, M., Merckx, R., Vlassak, K. 1996. Spatial distribution of microbial biomass in microaggregates of a silty-loam soil and the relation with the resistance of microorganisms to soil drying. *Soil Biology and Biochemistry* 28:503-510.
- Viñegla, B., García-Ruiz R., Liétor J., Ochoa V., Carreira, J. 2006. Soil phosphorus availability and transformation rates in relictic pinsapo fir forests from Southern Spain. *Biogeochemistry* 78:151-172.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H., Tilman, D.G., 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7:737–750.

- Vitousek, P.M., Gerrish, G., Turner, D.R., Walker, L.R., Mueller-Dombois, D. 1995. Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiian montane rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 11:189-203.
- Vitousek, P.M., Howarth, .R.W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13:87-115.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119:553-572.
- Wardle, D.A. 1998. Control of temporal variability of the soil microbial biomass: a global scale synthesis. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1627-1637.
- Wood, T.E., Lawrence, D., Clark, D.A. 2005. Variation in leaf litter nutrients of Costa Rica rain forest is related to precipitation. *Biogeochemistry* 73:417-437.
- Wright, I.J., Westoby, M. 2003. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology* 17:10-19.
- Yaalon, D.H. 1997. Soils in the Mediterranean region: What makes them different? *Catena* 28:157-169.
- Yuan, Z.Y., Chen H.Y.H. 2009. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography* 18:11-18.
- Zhong, Z., Makeschin, F., 2003. Soluble organic nitrogen in temperate forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 35:333-338.