



A. Gallardo<sup>1\*</sup>, M. Delgado-Baquerizo<sup>2</sup>, F.T. Maestre<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo Olavide, Ctra. Utrera km. 1, 41002 Sevilla, España

<sup>2</sup> Hawkesbury Institute for the Environment, University of Western Sydney, Penrith, Australia

<sup>3</sup> Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. URJC, Móstoles, Madrid, E-28933

\* Correo electrónico: agallardo@upo.es

29

## Vulnerabilidad de los ciclos de nutrientes y los procesos del suelo frente a los principales impactos del cambio climático

### Resultados clave

- Los cambios en precipitación tienen más influencia sobre los ciclos de nutrientes y los procesos edáficos en zonas mediterráneas de montaña que en ambientes semiáridos.
- Los cambios en la cantidad y calidad de la materia orgánica que entra al suelo procedente de los organismos vivos producen alteraciones importantes en los ciclos de nutrientes.
- Los estadios sucesionales tardíos en ecosistemas leñosos, y la presencia de costra biológica del suelo en ecosistemas semiáridos disminuyen el impacto del cambio climático en los ciclos de nutrientes y los procesos edáficos.
- El desequilibrio en el balance de nutrientes provocado por el cambio climático puede dar lugar a un trasvase de nutrientes entre ecosistemas.

### Contexto

Prácticamente no habrá ningún proceso edáfico que no se vea afectado por los cambios en temperatura y precipitación que predicen la mayoría de los modelos climáticos para las próximas décadas (IPCC 2007, 2013). Por un lado, procesos estrictamente geoquímicos, como la meteorización de la roca madre, el primer paso en la formación de suelo, están mediados por factores climáticos como la temperatura y la abrasión por el agua y el viento, mientras que la mayoría de los procesos biológicos que ocurren en los suelos son termo-dependientes y se producen en medio acuoso.

De todos los ciclos de nutrientes que pueden ser afectados por el cambio climático, además del ciclo del carbono (C), son de vital importancia los ciclos del

nitrógeno (N) y fósforo (P), los dos macronutrientes más importantes para las plantas. Sin embargo todos los ciclos están interconectados, y cambios en uno de los ciclos afectarán inevitablemente a los otros, aunque no necesariamente con la misma intensidad. Por ejemplo, Delgado-Baquerizo al. (2013a) utilizando una base de datos global de zonas áridas que incluye ecosistemas de la península ibérica, encontraron que el incremento de la aridez esperado con el cambio climático podría producir en estas regiones un desequilibrio entre la disponibilidad de N y P. Dicho desequilibrio se debería a preponderancia de fenómenos geofísicos y geoquímicos frente a fenómenos biológicos.

El efecto del cambio climático sobre los procesos edáficos puede tener un origen indirecto a través de una menor entrada de materia orgánica al suelo o de un cambio en la composición química de la materia orgánica que entra en él. En el primer caso, la consecuencia sería una menor disponibilidad de C y nutrientes para los microorganismos del suelo. Esto produciría la consecuente disminución de la cantidad de biomasa microbiana del suelo y de la cantidad total de nutrientes disponibles para las plantas, lo que a su vez afectaría negativamente a la producción primaria del ecosistema. El segundo caso, que podría ir ligado al primero, incluye el cambio en la composición química como consecuencia de ajustes fisiológicos derivados de una mayor disponibilidad de C en la atmósfera. En algunas localidades, este cambio podría ir ligado a un incremento en la disponibilidad de N procedente del aumento en la deposición atmosférica de N de origen antropogénico (Ochoa-Hueso et al. 2011). Sin embargo este incremento en la disponibilidad de N no estaría seguido por un incremento en otros nutrientes como el P, lo que produciría en general una hojarasca con una relación C:nutrientes más alta (Peñuelas et al. 2013). Estos cambios en la calidad de la materia orgánica provocarían una disminución de la tasa de descomposición,

una inmovilización de los nutrientes en la biomasa microbiana durante más tiempo, y un cambio en las propias comunidades microbianas. En estos cambios se incluiría el de la dominancia relativa de hongos, bacterias y arqueas y también cambios en la proporción entre heterótrofos y autótrofos, con su correspondiente efecto sobre el funcionamiento del ecosistema. Los cambios en la producción primaria y en la composición química de la hojarasca que llega al suelo podría además tener su origen en cambios en la composición de las comunidades vegetales asociados a pérdidas de biodiversidad, que está estrechamente ligada con el funcionamiento del ecosistema (Maestre et al. 2012). También en relación con cambios en la biodiversidad, la aparición de especies invasoras, en ocasiones ligadas al cambio climático, puede tener un importante efecto directo e indirecto sobre los ciclos de nutrientes (Vilà et al. 2011, Castro-Díez et al. 2014). Por último los ciclos de nutrientes pueden verse severamente afectados por un incremento en las tasas de erosión del suelo y por el incremento en la frecuencia e intensidad de los incendios forestales, lo que en ocasiones se produce conjuntamente (Shakesby 2011, Bangash et al. 2013). La erosión elimina los horizontes más fértiles de su perfil, dejando expuesto los horizontes más minerales. Los nutrientes más dependientes de la materia orgánica (como el N) se pueden ver más afectados que aquellos nutrientes asociados a los minerales del suelo. El porcentaje de suelos afectados por la erosión puede multiplicarse por cuatro en las próximas décadas en algunas áreas de la península ibérica (Riera et al. 2007). Los incendios forestales pueden aumentar su frecuencia con el cambio climático (Moriondo et al. 2006), y tener un importante efecto sobre el ciclo de nutrientes (Durán et al. 2008, 2009).

Además de este efecto indirecto de cambios en la vegetación sobre el suelo, el cambio climático puede tener efectos directos sobre este subsistema. Aquí incluiríamos a la costra biológica del suelo, una comunidad formada por líquenes, musgos, bacterias y hongos que son un componente clave en ecosistemas semiáridos (Belnap y Lange, 2003) y que ocupan una gran superficie en la península ibérica (Maestre et al. 2011). Este importante componente del suelo puede ser severamente afectado por el cambio climático (Maestre et al. 2013), con importantes consecuencias para los procesos edáficos que ocurren en los primeros centímetros del suelo, donde se acumulan los nutrientes y gran parte de las raíces funcionales. Cambios en la temperatura y precipitación afectan también tanto a la cantidad y composición de la biomasa microbiana como a su actividad y a todos los procesos dependientes de ella (p.ej. Curiel-Yuste et al. 2011). En ecosistemas mediterráneos, el incremento de temperatura puede acelerar los procesos biológicos, pero especialmente en los momentos sin déficit hídrico en el suelo (Sardáns y Peñuelas, 2013). Muchos trabajos describen el impacto del aumento del déficit hídrico, como consecuencia de la disminución de la precipitación, sobre los procesos edáficos, aunque algunos procesos parecen ser más sensibles a cambios en la temperatura que a cambios en la disponibilidad hídrica (Delgado-Baquerizo et al. 2013a). Además, los microorganismos del suelo presentes en ecosistemas mediterráneos parecen presentar una estabilidad funcional notoria (Curiel-Yuste et al. 2014).

A continuación se describen cambios de procesos edáficos como consecuencia del cambio climático en tres regiones de la península ibérica bien contrastadas: un bosque de montaña (1650 m de altitud)

bajo clima mediterráneo en el sureste peninsular, un matorral mediterráneo en el centro-este de Cataluña, y dos espartales semiáridos del centro y sureste de la Península Ibérica.

## ■ Resultados y discusión

### *Cambio climático en áreas de montaña mediterránea*

Matías et al. (2011) establecieron un experimento de simulación de cambio climático en tres estadios sucesionales dentro de una formación boscosa en el Parque Nacional de Sierra Nevada que incluía zonas con herbáceas, zonas de matorral consideradas como un estadio sucesional intermedio, y zonas de bosque dominadas por *Pinus sylvestris*, *P. nigra* y *Quercus ilex*. El experimento estableció tres niveles diferentes de disponibilidad de agua durante el periodo de junio a septiembre: un verano seco, un verano húmedo (debido a tormentas estivales) y un control representando la precipitación real. El verano seco simulaba una disminución de la precipitación del 30 % respecto al control, y se obtuvo mediante la instalación de cubiertas transparentes reductoras de precipitación, mientras que el verano húmedo duplicaba la cantidad media de precipitación típica en la zona de estudio, y se consiguió mediante la instalación de aspersores en las esquinas de las parcelas.

Los autores examinaron variables relacionadas con los ciclos de C, N y P en hojarasca, suelo (fracciones orgánicas, minerales y presentes en la biomasa microbiana) y en plántulas de *Q. ilex*. No es sorprendente que no se encontrara ninguna diferencia entre tratamientos en la hojarasca, debido a la escala de tiempo a la que se realiza el experimento. Tampoco encontraron diferencias significativas en los nutrientes de las plántulas aunque sí una tendencia al aumento de nutrientes en el tratamiento más húmedo, lo que indica que a pesar de que estas plántulas estuviesen nutriéndose todavía de las reservas de las bellotas, empezaban a diferenciarse los tratamientos. Sí encontraron importantes diferencias en gran parte de las variables medidas en el suelo, y lo que es también muy interesante, con los diferentes escenarios aparecían diferencias entre hábitats que no se apreciaban fuera del periodo de verano. En general, los nutrientes que forman parte de la biomasa microbiana se incrementaban en primavera, mientras que los nutrientes del suelo lo hacían en verano. A su vez el N y P en la biomasa microbiana respondía significativamente al tratamiento de riego pero no al de sequía, mientras que otras variables, como por el ejemplo el nitrógeno orgánico disuelto (DON) aumentaron más con el tratamiento de sequía que con el de humedecido (Figura 1).

Los autores concluyeron que un escenario con mayor frecuencia de tormentas estivales iría seguido de un incremento de la actividad microbiana, de las tasas de mineralización y de la disponibilidad de nutrientes a medio plazo. Por el contrario, un clima más seco reduciría la toma de nutrientes por los microorganismos incrementando su disponibilidad en el suelo. Esta mayor disponibilidad, sin embargo, difícilmente podría ser utilizada por las plantas debido a la escasez hídrica. El efecto de los distintos tratamientos estaba modulado por los diferentes tipos de hábitats, siendo los hábitats forestales capaces de atemperar mejor los cambios climáticos que las áreas abiertas. Los autores concluyeron que las cantidades más altas de nutrientes en el suelo junto

Figura 1.

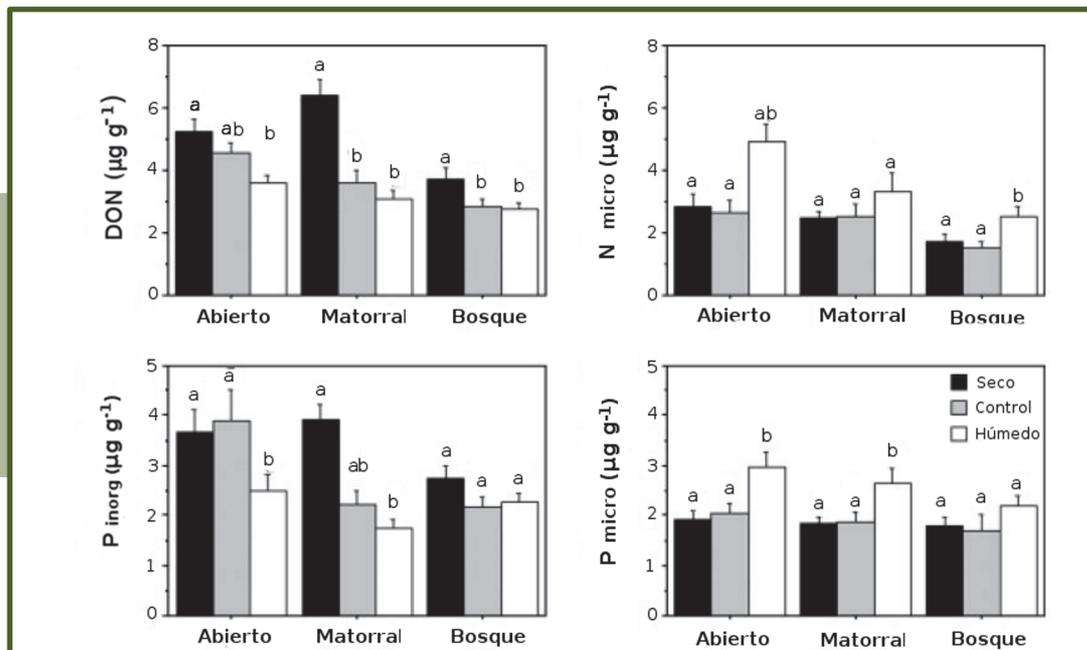


Figura 1. Nitrógeno orgánico disuelto (DON), N en la biomasa microbiana ( $N_{\text{micro}}$ ), P inorgánico ( $P_{\text{inorg}}$ ) y P en la biomasa microbiana ( $P_{\text{micro}}$ ) durante el verano entre los tres hábitats estudiados: abiertos, matorrales y bosque, y los tres escenarios climáticos contemplados: verano seco (barras negras), control (barras grises) y húmedos (barras blancas). Las diferencias significativas entre escenarios dentro de cada hábitat se indican por letras diferentes. Las barras de error representan el error estándar.

Fuente: Modificado a partir de Matías et al. (2011).

con el incremento en la frecuencia de lluvias torrenciales prevista para las siguientes décadas podría conducir al empobrecimiento del suelo debido al riesgo de pérdida de nutrientes por lavado o erosión.

#### Efecto del cambio climático en áreas de matorral

Sardans y colaboradores describen en una serie de trabajos (Sardans et al. 2006, 2007, 2008a, 2008b) el efecto de calentamiento y sequía simulada sobre la disponibilidad de nutrientes y la actividad enzimática en un matorral mediterráneo en el centro-este de Cataluña dominado por *Globularia alypum* y *Erica multiflora*. El tratamiento de calentamiento consistió en la cobertura nocturna de la vegetación con una cortina de aluminio provocando una subida de temperatura de 1-2 °C. El tratamiento de sequía simulada consistió en la cobertura con una cortina plástica transparente durante los episodios de lluvia, y produjo de media un 20% de disminución en la disponibilidad de agua del suelo.

El calentamiento incrementó la actividad fosfatasa del suelo (Figura 2), una enzima involucrada en la transformación del fósforo orgánico a inorgánico en el suelo, y cuya actividad controla la tasa de reciclado de P, siendo en algunos casos dicha actividad interpretada como un exponente de la disponibilidad de P. Sin embargo, se observó una disminución del fósforo inorgánico y el fósforo total en algunas estaciones. Esta disminución del fósforo a pesar del aumento en la actividad fosfatasa se explicó en base a la reducción en la concentración de P en la hojarasca observada en las parcelas de calentamiento, y por la mayor demanda de P generada por plantas y microbios. Así, este incremento en la actividad fosfatasa se interpretó como el resultado de la inversión en mecanismos involucrados en la captura de P. Los autores sugirieron que la tendencia observada hacia el incremento en la actividad fosfatasa como consecuencia

del calentamiento favorecería el contenido en P de las plantas y afectaría positivamente a la eficiencia en el uso del agua, disminuyendo el efecto negativo del aumento de la sequía sobre las plantas. Además los autores concluyen que los efectos del cambio climático sobre la actividad fosfatasa y el P del suelo dependerían de si el principal factor del cambio climático es el calentamiento sin importantes cambios en el contenido hídrico del suelo o por el contrario es la disminución de la precipitación. En el primer caso, el aumento de la actividad fosfatasa podría satisfacer mayores demandas de P por las plantas, mientras que bajo condiciones de mayor sequía se espera acumulación de P en el suelo. Estos resultados fueron corroborados estudiando la actividad fosfatasa ligada a las raíces de *Globularia alypum*, en donde se observó un descenso en dicha actividad del 29% y 25% en verano y otoño respectivamente, y una tendencia al aumento en el P total (Sardans et al. 2007), así como estudiando la acumulación de nutrientes en la vegetación y suelo seis años después de que hubieran comenzado los tratamientos (Sardans et al. 2008a).

Aspectos relacionados con el ciclo del N fueron abordados en Sardans et al. (2008b). En este estudio no se encontró un ajuste similar al que ocurría en el caso del P entre las concentración y acumulación de N en planta y en la hojarasca en respuesta al calentamiento y a la sequía. Tampoco se observó un patrón claro de respuesta del amonio, nitrato y N total en los tratamientos lo que sugiere que es el P y no el N el elemento limitante en este ecosistema. Aún así, en las parcelas sometidas a calentamiento hubo una tendencia al incremento en la disponibilidad de amonio en invierno y a la de nitrato en verano, compatible con el aumento de la actividad microbiana con el calentamiento. No obstante a diferencia de lo que ocurría con el P, no se detectaron cambios en la cantidad de N total.

Figura 2

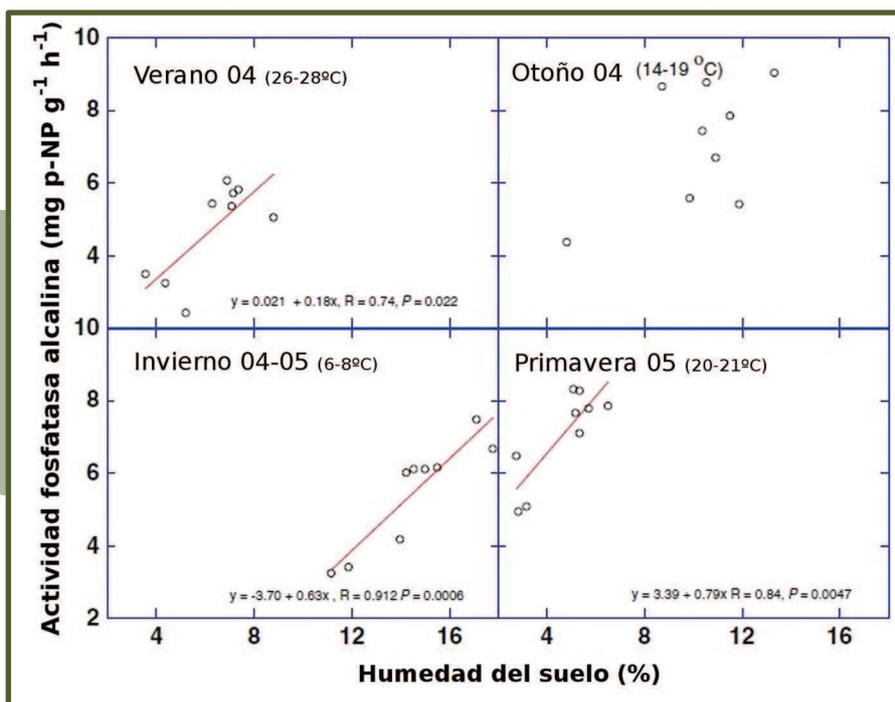


Figura 2. Relación entre la actividad fosfatasa alcalina y el contenido hídrico del suelo en cada estación. El rango de temperatura del suelo el día de muestreo es mostrado entre paréntesis.

Fuente: Modificado a partir de Sardans et al. (2006).

### Efecto del cambio climático en espartales semiáridos

Maestre y colaboradores (Escolar et al. 2012, Maestre et al. 2010, Maestre et al. 2013) han establecido experimentos de calentamiento y exclusión de lluvia en espartales semiáridos de la península ibérica, con réplicas en el centro (Aranjuez) y sureste peninsular (Sorbas). En cada sitio establecieron un diseño experimental con tres factores cada uno de ellos con dos niveles: cobertura de Costra Biológica del suelo (alta y baja), calentamiento (incremento y control), y precipitación (reducción y control). El experimento comenzó en 2008 en Aranjuez y 2010 en Sorbas. El calentamiento del suelo se realizó mediante el uso de cámaras abiertas hexagonales de

metacrilato, un material que no altera substancialmente las características del espectro lumínico (Figura 3). El objetivo era simular un incremento de temperatura similar al que predicen los modelos de circulación general atmosférica para la segunda mitad del siglo XXI en las áreas de estudio (2-4°C). La reducción de la precipitación que predicen la mayoría de los modelos climáticos se simuló mediante la instalación de cubiertas fijas, que sin alterar la frecuencia de precipitaciones consiguieron una reducción efectiva del 33 y 36% en Aranjuez y Sorbas respectivamente. Se hizo un seguimiento de la cobertura de costra biológica del suelo junto con variables del ciclo del C, del N y del P, cuyos resultados en parte están todavía en preparación. Sin embargo, los autores encontraron una

Figura 3



Figura 3. Reductores de precipitación y cúpula de metacrilato inductora de calentamiento en la parcela experimental de Aranjuez.

Fuente: Fernando Maestre.

Figura 4

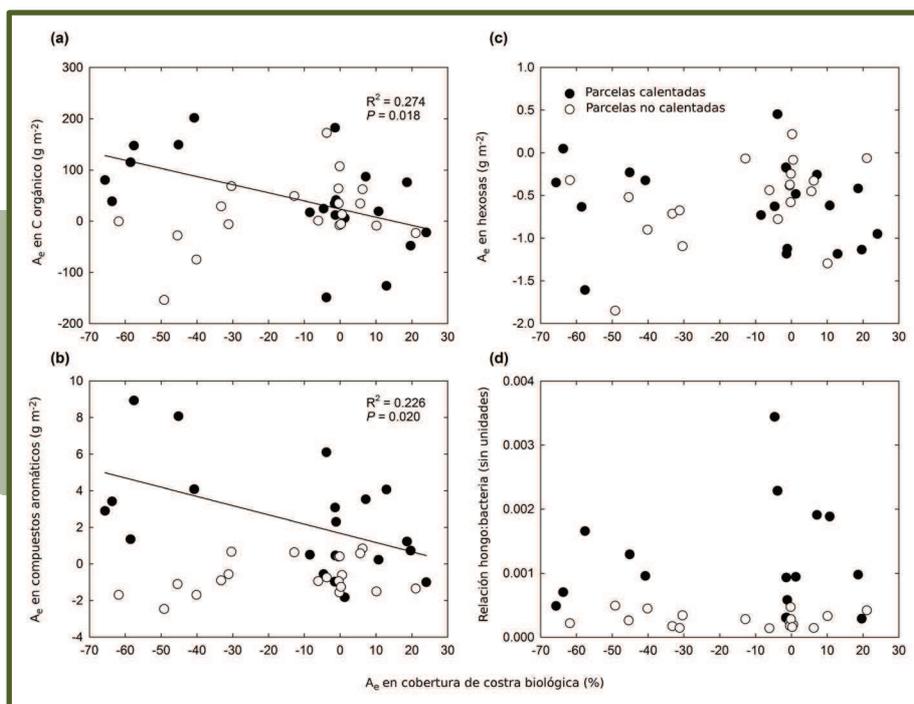


Figura 4. Relación entre los cambios absolutos (Ae) en cobertura de costra biológica y los cambios en C orgánico (a), compuestos aromáticos (b), hexosas (c), y el cociente hongos: bacterias (d) la costradura los primeros 46 meses del experimento en el sitio experimental de Aranjuez. Las líneas de regresión corresponden con el ajuste a las parcelas con calentamiento. Los ajustes a las parcelas control fueron no significativos.

Fuente: Modificado a partir de Maestre et al. (2013).

impactante disminución de la cobertura de costra biológica del suelo con el calentamiento, aproximadamente un 44% en los primeros cuatro años del experimento. En Aranjuez, las parcelas con alta cobertura de costra perdieron cobertura 46 meses después del comienzo del experimento en todos los tratamientos evaluados, pérdidas que fueron claramente mayores con el efecto del calentamiento. Este efecto fue mucho menor en Sorbas, donde el experimento empezó más tarde y se alcanzaron temperaturas inferiores, sugiriendo la existencia de algún umbral a partir del cual se desencadena el decaimiento de la costra biológica. El calentamiento también aumentó la cantidad de carbono orgánico en el suelo, la relación entre hongos y bacterias y la relación fenoles:hexosas, lo que se relacionó con la incorporación de la costra biológica al horizonte superficial del suelo (Figura 4). Estos resultados indicaron que un calentamiento de 2-3 °C tiene un importante efecto sobre las variables relacionadas con el ciclo del C y su almacenamiento en los suelos, siendo además independiente del efecto de la reducción de la precipitación, con escaso efecto sobre las variables medidas, y que los efectos estaban fuertemente modulados por la presencia de costra biológica. Llama la atención la falta de efecto de la reducción de precipitación en estas áreas, en contraste con los resultados presentados en los dos casos anteriores. Sin embargo, tal y como Maestre et al. (2013) exponen en su trabajo, la diferencia podría deberse al efecto indirecto sobre las plantas que tiene la reducción de precipitación, efecto mucho menos relevante en ecosistemas donde la costra biológica es un componente dominante del ecosistema.

La pérdida de costra biológica, así como su efecto sobre el ciclo del C puede tener efectos drásticos sobre los ciclos de N y P. Por ejemplo Delgado et al. (2013b) encontraron que el ciclo del N es más resistente a cambios en temperatura en sitios dominados por costra

biológica frente a sitios con escasa o nula presencia de la misma, y que por tanto la costra biológica puede minimizar los impactos probables del cambio climático en la dinámica del N en ambientes semiáridos. La costra biológica tiene también otros efectos indirectos sobre el ciclo del N, tales como determinar su distribución espacial (Delgado-Baquerizo et al. 2013c) o incrementar las cantidades de N en respuesta al rocío (Delgado-Baquerizo et al. 2013d), todo ello sugiriendo que la costra biológica se comporta como una comunidad biótica clave en estos ecosistemas semiáridos. Los resultados obtenidos sobre el ciclo del N -simulando el cambio climático en la estación experimental de Aranjuez (Delgado-Baquerizo et al., en preparación)- añaden información nueva sobre el impacto del cambio climático en estos ecosistemas. Por un lado se observó que la costra biológica incrementa la resistencia del ciclo del N con respecto a zonas sin costra e independientemente del cambio climático, pero por otro la dinámica de las variables indicadoras de la disponibilidad de N divergen de sus condiciones originales como respuesta al calentamiento y/o reducción de precipitación. Así, un calentamiento de entre 2 y 3°C aumentó la cantidad de N disponible, la concentración de nitrógeno inorgánico en el suelo y la diversidad funcional microbiana, decreciendo los grupos de bacterias y arqueas encargadas de la oxidación del amonio. De nuevo, el calentamiento surge como un factor más determinante que la reducción de la precipitación a la hora de afectar la resistencia en el ciclo del N. Al igual que con el ciclo del C, la reducción de precipitación tuvo poco efecto en las variables estudiadas, sugiriendo que la funcionalidad de las comunidades microbianas es altamente resistente a la sequía, un resultado coincidente con lo encontrado en las formaciones arbustivas mediterráneas en Cataluña (Curiel-Yuste et al. 2014). El incremento de la disponibilidad de N puede llevar a cambios irreversibles en el ciclo del N en suelos semiáridos y tener importantes

repercusiones a nivel de ecosistema. Por ejemplo, puede facilitar la aparición de especies invasoras, y aunque podría incrementar la producción primaria y la acumulación de C, el incremento de enzimas fosfatasas y  $\beta$ -glucosidasa con el calentamiento encontrado en estos estudios sugiere un cambio hacia un sistema limitado por otros nutrientes, y que este puede ser el origen de la acumulación de N. Un exceso de N en relación con la disponibilidad de otros nutrientes convierte a este pool en una potencial fuente de contaminación para la atmósfera y las aguas continentales.

## ■ Recomendaciones para la adaptación

De los tres casos de estudio expuestos en la sección anterior se deduce que el cambio climático afecta de forma diferencial a ambientes muy distintos, aunque hay que ser cauto al interpretar los resultados debido a las diferencias metodológicas, escenarios y variables analizadas. Sin embargo, de esta diversidad de ambientes emergen algunas propiedades comunes que pueden ser claves para evitar desajustes en los ciclos de nutrientes. En primer lugar, la adaptación a las nuevas condiciones climáticas exige la conservación y allí donde sea necesario, la restauración de la cobertura vegetal, que en ecosistemas semiáridos habría que hacer extensiva a la costra biológica del suelo. Así, en el bosque alpino los efectos de los cambios en precipitación afectan más a las zonas pioneras con poca vegetación que al bosque, mientras que en los espartales semiáridos la costra biológica modula prácticamente todos los procesos biogeoquímicos. En segundo lugar, el mantenimiento de la diversidad biológica tanto alfa como beta, garantiza un mosaico que puede favorecer la estabilidad de ciclos biogeoquímicos. Por ejemplo, la acumulación de nutrientes bajo la costra puede ser una fuente para los espacios sin costra, compensándose así procesos que van en dirección contraria. En tercer lugar es necesaria la conservación de los suelos, en particular de sus horizontes orgánicos, que son los que tienen mayor inercia térmica y mayor capacidad de retención de agua. Finalmente, es necesario vigilar y monitorizar la llegada o expansión de especies invasoras que puedan encontrar nichos adecuados con el cambio climático (por ejemplo Wolkovich et al. 2013) y que pueden desencadenar desajustes en los ciclos biogeoquímicos particularmente sin ser fijadoras de N atmosférico.

## ■ Material suplementario

### *Sitios de estudio*

#### *Área de montaña mediterránea*

El estudio se llevó a cabo en La Cortijuela, un área montañosa a 1650m de altitud dentro de los límites del Parque Nacional de Sierra Nevada (37°10'N, 3°12'W). El área tiene un clima mediterráneo continental con temperaturas mínimas en el mes más frío (enero) de 1.1°C y media de las máximas de 29.2°C (julio). La precipitación media anual es de 811 mm (1990-2008). Durante el experimento la precipitación total fue de 641.5 y 874.8mm en 2007 y 2008, respectivamente. El experimento se realizó en un área de exclusión de ungulados con la presencia de árboles (principalmente *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra*, y *Quercus ilex*), matorrales (dominados por *Crataegus monogyna*, *Berberis vulgaris*, *Salvia lavandulifolia*, y *Cytisus scoparius*) y zonas sin vegetación con presencia de escasa herbáceas. Los suelos se desarrollan sobre roca caliza, formando regosoles y cambisoles de textura franca y con pH entre 6.8 y 8.5 (Matías et al. 2011).

#### *Matorral mediterráneo*

El estudio se realizó en un matorral calizo mediterráneo en la cara sur de las pendientes montañosas del Garraf en el centro de Cataluña (41° 18'N, 1°49'E). El sitio se sitúa en terrazas de cultivo abandonadas desde más de 100 años, y el suelo se clasifica como Petrocalcic calcixerept desarrollado sobre calizas sedimentarias con un pH de 7.7. Durante el periodo de estudio (1999-2005) la temperatura media anual fue de 15.1°C (7.4°C en enero y 22.5 °C en julio), y el promedio de precipitación fue de 580 mm. La vegetación es un matorral típico de zonas calizas, dominado por los matorrales *Globularia alypum*, *Erica multiflora*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Rosmarinus officinalis*, *Ulex parviflorus* y *Pistacea lentiscus* (Sardans et al. 2006).

#### *Espartales semiáridos del centro y sureste peninsular*

El estudio se llevó a cabo en dos localidades situadas en el centro (Aranjuez, 40°02'N–3°32'W; 590 m de altitud) y sudeste (Sorbas, 37°05'N–2°04'W; 397 m de altitud) de la península ibérica. El clima es mediterráneo semiárido con temperaturas medias anuales de 15 ° C en Aranjuez y 17°C en Sorbas. La precipitación anual media es de 349 mm (Aranjuez) y 274 mm (Sorbas). Los suelos se desarrollan sobre yesos con un pH alrededor de 7, y se clasifican como Gypsic Leptosols. La cobertura de plantas perennes está por debajo del 40% y está dominada por herbáceas como *Stipa tenacissima* y pequeños matorrales como *Helianthemum squamatum* y *Gypsophila struthium*. En ambos sitios, la superficie localizada entre plantas perennes está colonizada por un comunidad de costra biológica bien desarrollada dominada por líquenes como *Diploschistes diacapsis*, *Squamarina lentigera* y *Psora decipiens* (Maestre et al. 2013).

## ■ Referencias bibliográficas

- Bangash RF, Passuello A, Sanchez-Canales A, Terrado M, López A, Elorza FJ, Ziv G, Acuña V, Schuhmacher M (2013) Ecosystem Services in Mediterranean River Basin: Climate Change Impact on Water Provisioning and Erosion Control. *Science of The Total Environment* 458-460:246-55
- Belnap J, Lange OL (2003) *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*. Springer-Verlag, Berlin
- Castro-Díez P., Godoy O, Alonso A, Gallardo A, Saldaña A (2014) What Explains Variation in the Impacts of Exotic Plant Invasions on the Nitrogen Cycle? A Meta-Analysis. *Ecology Letters* 17:1-12
- Curiel Yuste J., Peñuelas J, Estiarte M, Garcia-Mas J, Mattana S, Ogaya R, Pujol M, Sardans J (2011) Drought-Resistant Fungi Control Soil Organic Matter Decomposition and Its Response to Temperature. *Global Change Biology* 17:1475-86
- Curiel Yuste J, Fernandez-Gonzalez AJ, Fernandez-Lopez M, Ogaya R, Penuelas J, Sardans J, Lloret F (2014) Strong Functional Stability of Soil Microbial Communities under Semiarid Mediterranean Conditions and Subjected to Long-Term Shifts in Baseline Precipitation. *Soil Biology and Biochemistry* 69:223-33
- Delgado-Baquerizo M., Castillo-Monroy AP, Maestre FT, Gallardo A (2010) Plants and Biological Soil Crusts Modulate the Dominance of N Forms in a Semi-Arid Grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 42:376-78
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Gallardo A, Bowker MA, Wallenstein MD, Quero JL, Ochoa V, et al. (2013a) Decoupling of Soil Nutrient Cycles as a Function of Aridity in Global Drylands. *Nature* 502:672-76
- Delgado-Baquerizo M., Maestre FT, Gallardo A (2013b) Biological Soil Crusts Increase the Resistance of Soil Nitrogen Dynamics to Changes in Temperatures in a Semi-Arid Ecosystem. *Plant and Soil* 366:35-47
- Delgado-Baquerizo M., Covelo F, Maestre FT, Gallardo A (2013c) Biological Soil Crusts Affect Small-Scale Spatial Patterns of Inorganic N in a Semiarid Mediterranean Grassland. *Journal of Arid Environments* 91:147-50
- Delgado-Baquerizo M., Maestre FT, Rodríguez JGP, Gallardo A (2013d) Biological Soil Crusts Promote N Accumulation in Response to Dew Events in Dryland Soils. *Soil Biology and Biochemistry* 62:22-27
- Durán J., Rodríguez A, Fernández-Palacios JM, Gallardo A (2008) Changes in Soil N and P Availability in a Pinus Canariensis Fire Chronosequence. *Forest Ecology and Management* 256:384-87
- Durán J., Rodríguez A, Fernández-Palacios JM, Gallardo A (2009) Changes in Net N Mineralization Rates and Soil N and P Pools in a Pine Forest Wildfire Chronosequence. *Biology and Fertility of Soils* 45:781-88
- Escolar C., Martínez I, Bowker MA, Maestre FT (2012) Warming Reduces the Growth and Diversity of Biological Soil Crusts in a Semi-Arid Environment: Implications for Ecosystem Structure and Functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:3087-3099
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge and New York
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge and New York
- Maestre FT, Bowker MA, Puche MD, Escolar C, Soliveres S, Mouro S, García-Palacios P, Castillo-Monroy AP, Martínez I, Escudero A (2010) Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along abiotic stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2057-2070
- Maestre FT, MA Bowker MA, Cantón Y, Castillo-Monroy AP, Cortina J, Escolar C, Escudero A, Lázaro R, Martínez I (2011) Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments* 75:1282-1291
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, et al. (2012) Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands. *Science* 335:214-18
- Maestre FT, Escolar C, de Guevara ML, Quero JL, Lázaro R, Delgado-Baquerizo M, Ochoa V, Berdugo M, Gozalo B, Gallardo A (2013) Changes in Biocrust Cover Drive Carbon Cycle Responses to Climate Change in Drylands. *Global Change Biology* 19:3835-47
- Matías L, Castro J, Zamora R (2011) Soil-Nutrient Availability under a Global-Change Scenario in a Mediterranean Mountain Ecosystem. *Global Change Biology* 17:1646-57
- Moriondo M, Good P, Durao R, Bindi M, Giannakopoulos C, CorteReal J (2006) Potential Impact of Climate Change on Fire Risk in the Mediterranean Area. *Climate Research* 31:85-95
- Ochoa-Hueso R, Allen EB, Branquinho C, Cruz C, Dias T, Fenn ME, Manrique E, Pérez-Corona ME, Sheppard LJ, Stock WD (2011) Nitrogen Deposition Effects on Mediterranean-Type Ecosystems: An

- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, Van Der Velde M, Bopp L, Boucher O, et al. (2013) Human-Induced Nitrogen-Phosphorus Imbalances Alter Natural and Managed Ecosystems across the Globe. *Nature Communications* 4
- Riera P, Peñuelas J, Farreras V, Estiarte M (2007) Valuation of Climate-Change Effects on Mediterranean Shrublands. *Ecological Applications* 17:91-100
- Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M (2006) Warming and Drought Alter Soil Phosphatase Activity and Soil P Availability in a Mediterranean Shrubland. *Plant and Soil* 289:227-38
- Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M (2007) Seasonal Patterns of Root-Surface Phosphatase Activities in a Mediterranean Shrubland. Responses to Experimental Warming and Drought. *Biology and Fertility of Soils* 43:779-786
- Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M (2008) 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 (2008a) 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, Peñuelas J, Estiarte M, Prieto P (2008b) Warming and Drought Alter C and N Concentration, Allocation and Accumulation in a Mediterranean Shrubland. *Global Change Biology* 14: 2304-2316
- Sardans J, Peñuelas J (2013) Plant-Soil Interactions in Mediterranean Forest and Shrublands: Impacts of Climatic Change. *Plant and Soil* 365:1-33
- Shakesby RA (2011) Post-Wildfire Soil Erosion in the Mediterranean: Review and Future Research Directions. *Earth-Science Reviews* 105:71-100
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological Impacts of Invasive Alien Plants: A Meta-Analysis of Their Effects on Species, Communities and Ecosystems. *Ecology Letters* 14:702-708
- Wolkovich EM, Davies TJ, Schaefer H, Cleland EE, Cook BI, Travers SE, Willis CG, Davis CC (2013) Temperature-dependent shifts in phenology contribute to the success of exotic species with climate change. *American Journal of Botany* 100:1407-1421