

VARIABILIDAD BIOGEOQUÍMICA EN MASAS DE PINSAPAR: EFECTO DE LA LITOLOGÍA Y EL ESTADO SUCESIONAL

JOSÉ LIÉTOR*, ROBERTO GARCÍA-RUIZ*, BENJAMÍN VIÑEGLA*,
VICTORIA OCHOA*, JUAN CARLOS LINARES*, BELÉN HINOJOSA*,
M^a TERESA SALIDO* Y JOSE ANTONIO CARREIRA*

RESUMEN

Se aborda por primera vez la caracterización de los ciclos biogeoquímicos del N y del P en masas relictas de pinsapar de Los Reales de Sierra Bermeja y Sierra de las Nieves (sur de España) que difieren en litología (serpentinás vs. calizas y dolomías) y estado sucesional (masas agradativas vs. maduras). Los suelos de los pinsapares serpentínícolos de Sierra Bermeja muestran los mayores índices de suministro y de disponibilidad de N, que son atribuidos de forma preliminar a la inducción de un estado de saturación de N debido a entradas atmosféricas contaminantes. En esas circunstancias, el P actúa como factor limitante de la productividad forestal. En los suelos de los pinsapares calcícolas de Sierra de las Nieves se detecta un incremento generalizado en las tasas de suministro y en la disponibilidad de N y P con la sucesión, asociado a incrementos paralelos en el capital de materia orgánica de sus suelos. No se observan disfunciones en los ciclos biogeoquímicos de N y P en pinsapares calcícolas. En primer lugar, el N se comporta como nutriente limitante de la productividad forestal, especialmente en masas agradativas. En segundo lugar, las tendencias sucesionales encontradas se ajustan a las hipótesis clásicas establecidas por la Teoría Biogeoquímica de ecosistemas forestales.

Palabras clave: *Abies pinsapo*, biogeoquímica, ciclo del N, ciclo del P, saturación por N, Sierra Bermeja, Sierra de las Nieves.

SUMMARY

Biogeochemical variability in pinsapo-fir forests: effects from lithology and successional stage.

We deal for the first time with the characterization of biogeochemical cycling of N and P in relictic pinsapo-fir forests of Los Reales de Sierra Bermeja and Sierra de las Nieves (south of Spain) differing in lithology (serpentinés vs. limestones and dolomites) and successional stage (agradative vs. old-growth stands). Serpentinitic forests of Sierra Bermeja show the greatest indexes of soil N cycling

* Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología. Facultad de Ciencias Experimentales. Ed. B-3. Paraje Las Lagunillas s/n. 23071. Universidad de Jaén.

Recibido: 24.07.2002
Aceptado: 30.09.2002

and N availability, which are both preliminarily attributed to the induction of a N-saturation state due to atmospheric pollutant inputs. Under such circumstances, P is the nutrient limiting forest productivity. General increases had been detected in N and P supply rates and availability indexes along the successional serie on calcareous substrates, that is associated to a parallel increase in the pool of soil organic matter. No imbalances had been found in N and P biogeochemical cycles in calcareous pinsapo stands. Firstly, N behaves as a limiting factor of forest productivity, especially in the agradative ones. Secondly, they meet the typical patterns of successional change stated by the Biogeochemical Theory of forest ecosystems.

Key words: *Abies pinsapo*, biogeochemistry, N-cycling, P-cycling, N-saturation, Sierra Bermeja, Sierra de las Nieves.

INTRODUCCIÓN

Las masas de *Abies pinsapo* del Sur de la Península Ibérica constituyen un ecosistema forestal de elevada singularidad en el contexto circum-mediterráneo desde perspectivas tan dispares como su distribución y corología (RUÍZ, 1994; SOTO, 1998), la estructura y dinámica de su bóveda forestal tanto en el pasado, a través de reconstrucciones dendrocronológicas (M. Génova, comunicación personal), como en el presente (CATALINA, 1994; ARISTA, 1995), la diversidad de su flora acompañante (MARTÍN, 1987; PÉREZ LATORRE *et al.*, 1998), su variabilidad genética y estrategias reproductivas (ARISTA, 1996; ARISTA & TALAVERA, 1996; ARISTA & TALAVERA, 1997), su estado de conservación y técnicas de manejo (COBOS, 1994; NEVA, 1994; LÓPEZ, 1994), etc. A pesar de ello, aún son inéditos estudios dedicados a aspectos tan fundamentales para comprender la estructura y función de estos bosques como son los relacionados con su biogeoquímica: patrones de disponibilidad, reciclado y limitación por nutrientes esenciales (nitrógeno, fósforo y cationes básicos).

Los flujos biogeoquímicos en ecosistemas forestales incluyen multitud de procesos de diversa índole: i) entradas de nutrientes (por vía atmosférica o por meteorización), ii) salidas de nutrientes (en forma particulada o por exportación hídrica o gaseosa), y iii) recircula-

ción de nutrientes entre el suelo y la vegetación (retranslocación, producción y descomposición de hojarasca y raíces, mineralización y absorción...). El balance entre todos estos procesos regula la disponibilidad de nutrientes en el suelo (e.g. BINKLEY & HART, 1989; LIKENS & BORMAN, 1995). Ésta, a su vez, ejerce un importante control sobre la productividad del bosque o su susceptibilidad frente a patógenos y otros agentes generadores de estrés (climáticos, contaminación atmosférica...) (WARING & RUNNING, 1997).

Aunque la obtención de un cuadro completo de todos los procesos citados anteriormente requiere el estudio de balances globales de entrada, recirculación y salida de nutrientes (BINKLEY *et al.*, 1989), existe la posibilidad de aproximarlos a través de la medida de variables que integran varios procesos individuales. La evaluación de la disponibilidad de nutrientes (fundamentalmente N y P) representa una buena alternativa (BINKLEY & VITOUSEK, 1989). JENNY (1941) sugirió que cinco factores de estado independientes (roca madre, clima, topografía, vegetación y tiempo) determinan las características generales y procesos en los suelos de ecosistemas terrestres. Dicha aproximación, ya clásica, ha demostrado ampliamente su utilidad para explicar, por ejemplo, por qué los suelos varían entre ecosistemas. Las masas de pinsapar restringen su distribución a zonas que presentan poca variabilidad para los

factores de estado clima, topografía y vegetación. Por ello, el objetivo de este trabajo fue establecer de forma preliminar un cuadro general sobre cómo las diferencias litológicas y sucesionales entre masas de pinsapar afectan a sus patrones de disponibilidad y reciclado de nutrientes esenciales (N y P).

ÁREA DE ESTUDIO

Nuestro estudio abarcó las masas de pinsapar situadas en el Parque Natural de Sierra de las Nieves y en la Reserva Natural de los Reales de Sierra Bermeja, ambas en la provincia de Málaga (Figura 1).



Figura 1 - Localización geográfica de las principales masas de pinsapar del sur de la Península Ibérica.

Figure 1 - Geographic location of the main pinsapo patches in South Iberian Peninsula.

A pesar de que el pinsapar presenta una fisonomía semejante a la de bosques templados de coníferas del centro de Europa, su área de distribución implica una estacionalidad climática típicamente mediterránea, con un periodo de sequía estival entre junio y septiembre (temperatura media mensual $> 22^{\circ}\text{C}$ y precipitación total $< 20\text{mm}$), y un invierno relativamente suave (temperatura media $> 5^{\circ}\text{C}$ en el mes más frío). No obstante, la precipitación media anual suele exceder los 1000 mm, concentrados la mayoría entre octubre y mayo. En el caso de

Sierra Bermeja, su proximidad a la costa mediterránea (unos 10 km) es responsable de un acusado efecto Föhn que genera precipitaciones de más de 1500 mm (unas de las mayores de toda la Península Ibérica), una buena parte en forma de criptoprecipitación.

El pinsapar de Sierra de las Nieves, en el que predominan calizas compactas, duras y fisuradas, más o menos karstificadas, se clasifica dentro de la serie basófila, meso-supramediterránea, húmeda-hiperhúmeda del pinsapo, *Paeonio broteroi-Abieteto pinsapi* S. El bosque de los Reales de Sierra Bermeja, dónde el pinsapo se desarrolla sobre peridotitas y rocas afines (serpentinitas, gabros...), pertenece a la serie serpentínica, meso-supramediterránea, húmeda del pinsapo, *Bunio macucae-Abieteto pinsapi* S. (PÉREZ LATORRE et al., 1998). Sobre los 1100 m, el pinsapo constituye normalmente bosques puros, pero a alturas inferiores se integra en comunidades mixtas con encinas, quejigos y pinos. En suelos calizos y dolomíticos, el estrato arbóreo acompañante lo forma un encinar con *Quercus rotundifolia* y *Q. faginea*. Sobre suelos de serpentinas, y sólo ocasionalmente en suelos calcáreos, el pinsapo se entremezcla con *Q. suber* y con otras coníferas como *Pinus pinaster* y *P. halepensis*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Selección de parcelas de muestreo

Para la selección de las parcelas de estudio se llevó a cabo una prospección inicial empleando fotografías aéreas de vuelos de 1977 y 1993, y mapas topográficos y geológicos de la zona. La localización geográfica y algunas de las características generales de las parcelas de estudio se muestran en la Tabla 1.

Todas las parcelas presentan orientación NE a NO, altitud entre 1200 y 1500 m, y pendientes de medias a fuertes. Sus diferencias en términos de estado sucesional (pinsapar joven en fase agradativa frente a pinsapar viejo), y tipo de substrato litológico (calizas-dolomías frente a peridotitas-serpentinas), constituyen el diseño experimental básico de este estudio (Tabla

Parcela (ref.)	S1	S2	C1	C2	C3a	C3b
Pinsapar	Los Reales de Sierra Bermeja			Sierra de las Nieves		
Localidad	Estepona	Estepona	Yunqueira	Yunqueira	Ronda	Ronda
Longitud	5°12'9"	5°12'9"	4°58'0"	4°57'52"	5°0'35"	5°1'38"
Latitud	36°29'22"	36°29'18"	36°43'37"	36°43'31"	36°43'0"	36°41'37"
Altitud (m)	1400	1380-1400	1170-1220	1150-1190	1150-1240	1520-1560
Orientación	NE	NE	NE	NE-NW	NW	NW
Pendiente media (%)	20.4	72.7	38.5	41.5	40.8	21.0
Tª media (°C)	12.7	12.7	14.7	14.7	13.3	13.3
Precipitación anual (mm)	1915	1915	1135	1135	1100	1100
Densidad plántulas (tallos ha ⁻¹)	120	240	860	2740	7540	9880
Densidad individuos jóvenes (<4m altura) (tallos ha ⁻¹)	820	1240	1800	920	15600	2140
Densidad árboles adultos (>4m altura) (tallos ha ⁻¹)	226	377	1037	1036	113	95
Tipo de suelo	Hapludoll oxiúctico	Hapludoll oxiúctico	Haploxerept cálcico	Haploxerept fípico	Calcixeroll fípico	Haploxeroll lítico
Profundidad (cm)	70	70	35	40	38	14
C total (%)	7.8	12.6	4.9	6.6	18.8	19.8

Tabla 1. - Localización y algunas características generales de las parcelas de estudio.

Table 1. - Location and some general characteristics from study plots.

2). Una descripción detallada de las características edafológicas, y de la estructura y dinámica sucesional básicas de los pinsapares de estudio puede ser consultada en LIÉTOR (2002).

El diseño experimental es incompleto para la combinación "pinsapar viejo" x "substrato serpentínico" debido a la inexistencia de masas de este tipo (a lo sumo, en la Reserva de los Reales de Sierra Bermeja, se pueden localizar pequeños grupos de árboles viejos que no llegan a constituir una masa con la superficie mínima necesaria para su inclusión en el estudio). No obstante, el diseño permitirá comparar pinsapares en un amplio rango de estados sucesionales sobre substrato calcáreo, y pinsapares sobre calizas-dolomías y peridotitas-serpentininas en fase agradativa.

Muestreo y análisis de laboratorio.

Entre los inviernos de 1998 y 2000 se realizaron 11 muestreos de suelo superficial (0-10 cm) y hojarasca (capas L +F) de los 6 pinsapares de estudio. En cada muestreo se tomaron aleatoriamente 5 muestras de suelo y 5 muestras de hojarasca. Cada muestra de suelo fue la suma de 3 submuestras cilíndricas (6 cm Ø) ubicadas en un radio de 2 m. La hojarasca se muestreó mediante un marco de muestreo de 40 x 40 cm. La fracción más fácilmente disponible de N mineral se evaluó mediante extracción de las muestras con KCl 2M y medida espectrofotométrica de las concentraciones de nitrato y amonio en los extractos (PAGE et al., 1982). Las

concentraciones totales de N (Nt) se midieron empleando un autoanalizador elemental Leco CHNS-932.

El potencial de suministro de amonio y nitrato al suelo desde compuestos orgánicos de N se evaluó (para muestras de invierno de 1998) a través de la medida de las tasas netas de mineralización del N (MNN) y de nitrificación (NN) de suelo y hojarasca incubadas aeróbicamente en oscuridad (a 20°C, y con una humedad del 30% para la hojarasca y del 80% de la capacidad de campo para el suelo) en el laboratorio (BINKLEY & HART, 1989; CARREIRA et al., 1994).

La concentración de P en fracciones con distinto grado de disponibilidad se estimó mediante fraccionamiento químico de 5 muestras de suelo superficial por parcela procedentes del muestreo de invierno de 1999. Se siguió una versión simplificada del método de HEDLEY et al. (1982) (CARREIRA et al., 1997). El P inorgánico más fácilmente biodisponible se extrajo con resinas de intercambio aniónico (Pi-res). Se utilizó una extracción secuencial de las muestras con NaHCO3 0.5N y NaOH 0.1N para evaluar las concentraciones de P inorgánico (Pi) y orgánico (Po) de fácil a medianamente disponibles. La concentración de P en compuestos orgánicos no ocluidos, así extraída, es indicativa de la abundancia de fuentes susceptibles de suministrar fosfato a la solución del suelo a corto y medio plazo. La concentración más

		Substrato Litológico	
		Calcáreo	Serpentininas
Estado sucesional	<i>Fase agradativa</i> (≈ 6 < 60 años)	Parcelas C1 y C2	Parcelas S1 y S2
	<i>Pinsapar maduro</i> (> 60 años)	Parcelas C3a y C3b	Combinación inexistente

Tabla 2. - Variables independientes (negrita) y niveles de las mismas (cursiva) que componen el diseño experimental básico del estudio, y parcelas correspondientes a cada combinación.

Table 2. - Independent variables (bold) and their levels (italics) which make up the basic experimental design from the study, and the corresponding plots for each combination.

lábil de P microbiano (P-mic) se estimó mediante una modificación de las técnicas de fumigación con cloroformo (CHCl_3) de BROOKES *et al.* (1982) y HEDLEY & STEWART (1982); La fracción de P microbiano que se hace extraíble con cloroformo (Kp) fue tomada como 0.4, que representa el valor promedio de porcentaje de P recuperado en una gran diversidad de suelos por BROOKES *et al.* (1982) y HEDLEY & STEWART (1982). De esa forma, $P_{mic} = P$ liberado con CHCl_3/Kp . La concentración de P total (Pt) se estimó por el método de digestión con ácido sulfúrico más persulfato potásico (D'ELIA *et al.*, 1977).

El potencial de liberación de fosfato a la solución del suelo desde compuestos orgánicos se estimó mediante el análisis de la actividad enzimática fosfatasa (sobre muestras tomadas en invierno de 1999) utilizando para-nitrofenil fosfato (pNPP) como sustrato (TABATABAI, 1994). Adicionalmente, la tasa bruta de mineralización, así como las tasas netas de solubilización e inmovilización del P fueron calculadas sobre muestras de suelo de finales de otoño de 2000, según el método propuesto por ZOU *et al.* (1992), sustituyendo el tratamiento de esterilización con radiación G por la adición de cloruro de mercurio (WOLF & SKIPPER, 1994). Los detalles sobre este método pueden ser consultados en CARREIRA *et al.* (2000).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la litología sobre los patrones generales de disponibilidad y reciclado de N y P: Pinsapares agradativos calcícolas frente a serpentinícolas

En las Figuras 2 y 3 se muestran de forma integrada las diferencias de concentración en distintas fracciones de N mineral y total, y en los flujos potenciales de circulación (mineralización del N y nitrificación) encontradas en el suelo y la hojarasca de los 3 grupos de pinsapares contemplados en nuestro diseño experimental. Independientemente del estado sucesional, la concentración de N mineral (tanto amonio como nitrato) en forma fácilmente disponible es significativamente mayor en los sue-

los de pinsapares sobre serpentinas que sobre sustrato calcáreo ($P < 0.0001$, Anova 1 factor), a pesar de que la concentración de N total en aquéllos sea intermedia. Las diferencias se acentúan aún más para las concentraciones de N mineral en la capa de hojarasca. En ningún caso las discrepancias en el contenido total de C del suelo (Tabla 1) son capaces de explicar tales diferencias; de hecho y al contrario de lo que cabría esperar, los pinsapares serpentinícolas no mostraron los mayores contenidos edáficos de C.

Estos resultados sugieren que en los pinsapares de Sierra Bermeja, aparte de posibles diferencias en las entradas atmosféricas de N: i) la velocidad de suministro de N mineral al suelo desde la materia orgánica es elevada, como confirman sus altas tasas potenciales de MNN, y ii) que dicho suministro excede la demanda de consumo por parte de las plantas y la biomasa microbiana del suelo. Además, en pinsapares sobre serpentinas, las tasas de MNN y NN son casi idénticas, tanto en suelo como en hojarasca; es decir, prácticamente todo el amonio que queda libre en el suelo tras la mineralización de compuestos orgánicos es convertido, en términos netos, a nitrato por bacterias nitrificantes quimioautótrofas. Ello indica una elevada disponibilidad de amonio en el suelo: las bacterias nitrificantes son malas competidoras por el amonio frente a bacterias heterótrofas (BINKLEY & HART 1989), por lo que si existieran condiciones de limitación de amonio, las tasas netas de mineralización del N superarían las de nitrificación. Todos estos datos indican que los pinsapares de Sierra Bermeja presentan disfunciones en el ciclo biogeoquímico del N que conllevan una disponibilidad de N mineral anormalmente elevada. Presumiblemente, el motivo de tales disfunciones sea que estos pinsapares se encuentran en una fase inicial de desarrollo de problemas de "saturación de N" (NIHLGARD, 1985; ABER *et al.*, 1989). De forma preliminar, se han detectado entradas de N inorgánico por deposición húmeda de hasta 17.0 kg año^{-1} en Sierra Bermeja (frente a entradas inferiores a 2.7 kg año^{-1} en los pinsapares calcáreos). En consecuencia, tal y como se ha puesto de manifiesto a través de experimentos

STRATO LITOLÓGICO

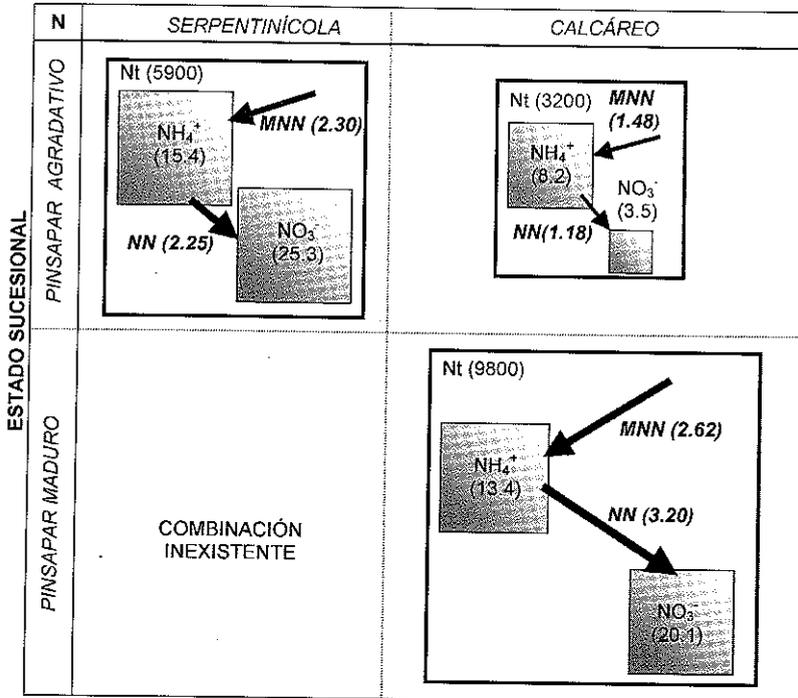


Figure 2 - Modelo conceptual de las concentraciones de distintas fracciones de N, e intensidad de los flujos netos potenciales (mineralización del N y nitrificación) en el suelo superficial de los pinsapares de estudio. Las fracciones se indican como cajas con un tamaño proporcional a su concentración (en mg N g⁻¹ peso seco de suelo). Los flujos se indican como flechas con un grosor proporcional a la intensidad del proceso (en µg N g⁻¹ peso seco de suelo día⁻¹). Se presentan valores medios para cada grupo de 2 parcelas coincidentes en litología y estado sucesional.

Figure 2 - Conceptual model for concentrations of some N fractions, and intensity of potential net fluxes (N mineralization and nitrification) in the surface soil of study pinsapo plots. The size of boxes representing N fractions (as mg N g⁻¹ dry weight soil) is proportional to concentration. The thickness of arrows representing N fluxes is proportional to flux intensity (as µg N g⁻¹ dry weight soil day⁻¹). Average values are presented for each group of 2 plots with the same lithology and successional status.

STRATO LITOLÓGICO

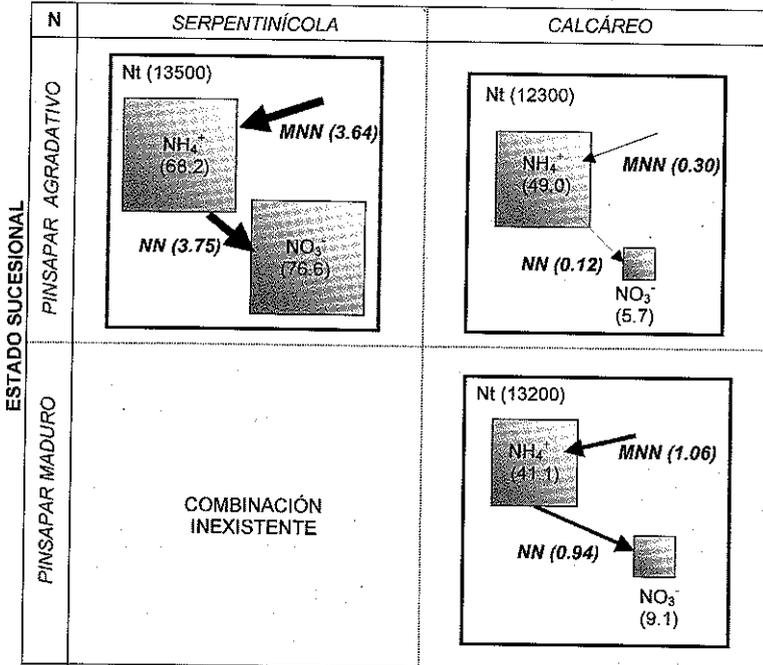


Figure 3 - Modelo conceptual de las concentraciones de distintas fracciones de N, e intensidad de los flujos netos potenciales (mineralización del N y nitrificación) en la capa de hojarasca de los pinsapares de estudio. Las fracciones se indican como cajas con un tamaño proporcional a su concentración (en mg N g⁻¹ peso seco de hojarasca). Los flujos se indican como flechas con un grosor proporcional a la intensidad del proceso (en µg N g⁻¹ peso seco de hojarasca día⁻¹). Se presentan valores medios para cada grupo de 2 parcelas coincidentes en litología y estado sucesional.

Figure 3 - Conceptual model of concentrations of some N fractions, and intensity of potential net fluxes (N mineralization and nitrification) in the litter layer of pinsapo plots study. The size of boxes representing N fractions (as mg N g⁻¹ dry weight litter) is proportional to concentration. The thickness of arrows representing N fluxes is proportional to flux intensity (as µg N g⁻¹ dry weight litter day⁻¹). Average values are presented for each group of 2 plots with the same lithology and successional status.

de incubación de cilindros de crecimiento radicular fertilizados, el N no actúa como un factor limitante de la producción en estos pinsapares (LIÉTOR, 2002), a diferencia de lo que suele ocurrir en ecosistemas forestales de fisonomía parecida pero en otras latitudes con climatología muy diferente (VITOUSEK & HOWARTH, 1991).

En la Figura 4 se muestran de forma integrada las concentraciones de P orgánico e inorgánico del suelo superficial y la magnitud de los flujos de circulación del P para los 3 grupos de pinsapares contemplados en nuestro diseño experimental. La concentración de P inorgánico fácil-

mente biodisponible (extraíble con resinas de intercambio aniónico) es baja en general ($< 10 \text{ mg P g}^{-1}$), aunque con valores superiores en bosques agradativos sobre serpentinas que sobre bosques calcícolas sucesionalmente comparables. A pesar de no existir diferencias entre las concentraciones totales de P de suelos serpentínicos y calcáreos de bosques agradativos, las concentraciones de P orgánico e inorgánico de fácil a medianamente lábiles son superiores en los primeros, un resultado que puede estar influido por las mayores tasas de producción y descomposición de hojarasca existentes en Sierra Bermeja (LIÉTOR, 2002). Mayores concentraciones de formas orgánicas

STRATO LITOLÓGICO

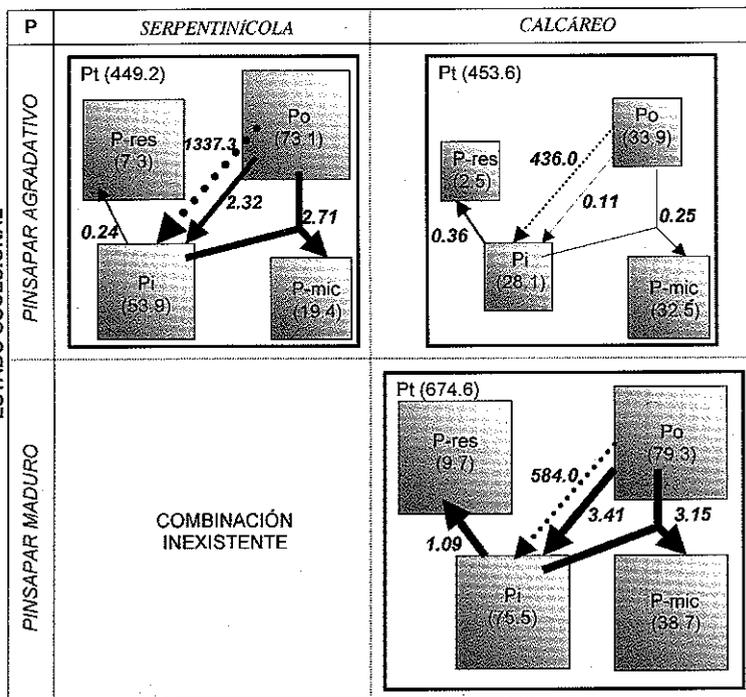
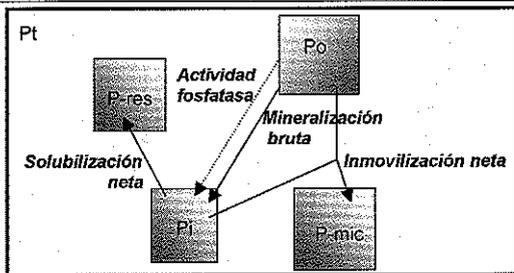


Figura 4 - Modelo conceptual de las concentraciones de distintas fracciones de P, e intensidad de los flujos potenciales de P en el suelo superficial de los pinsapares de estudio (se incluye la actividad fosfatasa como un componente de la tasa de mineralización). Las fracciones se indican como cajas con un tamaño proporcional a su concentración (en mg P g^{-1} peso seco de suelo). Los flujos se muestran como flechas con un grosor proporcional a la intensidad de cada proceso de circulación de P (en $\mu\text{g P g}^{-1}$ peso seco de suelo día⁻¹ para las tasas de mineralización bruta y de solubilización e inmovilización netas; en $\mu\text{g PNP}$ producido g^{-1} peso seco de suelo hora⁻¹ para la actividad fosfatasa). Se presentan valores medios para cada grupo de 2 parcelas coincidentes en litología y estado sucesional.

Figure 4 - Conceptual model for concentrations of some P fractions, and intensity of potential P fluxes in the surface soil of pinsapar plots study (phosphatase activity has been included as a component of P mineralization rate). The size of boxes representing P fractions (as mg P g^{-1} dry weight soil) is proportional to concentration. The thickness of arrows representing P fluxes (as $\mu\text{g P g}^{-1}$ dry weight soil day⁻¹ for gross P mineralization and net P solubilization and immobilization rates; as $\mu\text{g PNP g}^{-1}$ dry weight soil hour⁻¹ for phosphatase activity) is proportional to flux intensity. Average values are presented for each group of 2 plots with the same lithology and successional status.



de P de fácil a medianamente fáciles de mineralizar condicionan que la tasa de mineralización bruta del P en general, y la actividad fosfatasa en particular, sean significativamente mayores en los suelos sobre serpentina. Aunque las tasas de inmovilización neta de P son superiores en pinsapares serpentinícolas, no aparecen diferencias significativas en la concentración de P inmovilizado en la biomasa microbiana (P-mic) de pinsapares agradativos de litología contrastada.

La actividad fosfatasa suele inhibirse en presencia de elevada disponibilidad de fosfato en el suelo ya que si los microorganismos y raíces consiguen fácilmente P inorgánico del suelo, la estrategia de obtenerlo a partir de compuestos orgánicos, sintetizando y liberando al suelo complejas enzimas fosfatasa deja de ser necesaria (e.g. PANG & KOLENKO, 1986; SPEARS et al., 2001). Por ello, la actividad fosfatasa suele relacionarse inversamente con la concentración de P inorgánico fácilmente biodisponible en el suelo. En el caso de los pinsapares de estudio, se encontraron correlaciones positivas significativas entre las fracciones de P analizadas con las tasas brutas de mineralización de P, pero no con la actividad fosfatasa potencial. Sin embargo, tanto la tasa de mineralización bruta del P como la actividad fosfatasa del suelo muestran correlaciones positivas altamente significativas con diversos indicadores de disponibilidad de N (Tabla 3). Estas relaciones podrían explicarse bajo la hipótesis, ya apuntada, de la inducción de saturación de N en estos pinsapares. La mayor parte de las especies forestales han evolucionado bajo la restricción de condiciones limitantes de N, por lo que suelen responder, indiscriminadamente, aumentando las tasas de absorción de N y la producción frente a incrementos en la disponibilidad de aquél. Si los pinsapos de las masas de Sierra Bermeja están exhibiendo esta respuesta, el incremento en la absorción de N estaría induciendo en ellos una demanda "extra" de otros nutrientes esenciales como el P. Dado que, a diferencia del N, la disponibilidad de P no es elevada en estos suelos, la necesidad de cubrir esa demanda extra con P procedente de la mineralización de compuestos orgánicos explicaría la relación

	SUELO						HOJARASCA							
	Pt	Pi-res	Pi	Po	Nt	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	MNIN	NN	Nt	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	MNIN	NN
Actividad fosfatasa	-0.16	0.49	0.22	0.62	0.16	0.64	0.61	0.32	0.56	-0.48	-0.01	0.83*	0.97**	0.98**
Tasa de mineralización bruta del P	0.63	0.91*	0.92**	0.98**	0.88*	0.75	0.97**	0.91*	0.94**	-0.11	-0.11	0.31	0.60	0.48

Tabla 3. - Coeficientes de correlación lineal entre la actividad fosfatasa y la tasa de mineralización bruta del P en el suelo, y diversos indicadores de disponibilidad de N y P en suelo y hojarasca de los pinsapares de estudio. Se han señalado los coeficientes significativos (*P<0.05, **P<0.01).
 Table 3. - Linear correlation coefficients between phosphatase activity and gross P mineralization rate in soil, and several indicators of N and P availability in soil and litter of pineappo plots study. Significant coefficients have been marked (*P<0.05, **P<0.01).

directa observada entre actividad fosfatasa en particular y mineralización del P en general, e indicadores de disponibilidad de N.

Efecto de la sucesión sobre los patrones generales de disponibilidad y reciclado de N y P: Pinsapares calcícolas agradativos frente a maduros

Según se expone en la Figura 2, existe un notable incremento sucesional de las concentraciones de N mineral en los suelos de pinsapares sobre sustrato calcáreo, especialmente de nitrato, que se relaciona con un incremento sucesional significativo en el capital de carbono total del suelo (Tabla 1; $P < 0.0001$, Anova simple). En general, los pinsapares agradativos sobre calizas muestran concentraciones de N mineral muy pequeñas, estando incluso en algunas de las muestras por debajo del límite de detección del método analítico de medida. Además, la actividad de bacterias nitrificantes en los pinsapares calcícolas parece estar limitada tanto en suelo como en hojarasca por la escasa disponibilidad de amonio, como indica un cierto grado de inhibición de las tasas de nitrificación en condiciones óptimas de laboratorio (28% menores en promedio que las de mineralización del N), si bien esa inhibición se acentúa en las masas agradativas donde esa tasa de descenso es de hasta un 60% para la capa de hojarasca. No obstante, la capacidad potencial de suministro neto de amonio desde compuestos orgánicos en los suelos calcáreos no resulta especialmente pequeña, incluso en pinsapares agradativos (tasas de MN_N de $1.48 \mu\text{g Ni g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en pinsapares en fase agradativa; y $2.62 \mu\text{g Ni g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en pinsapares maduros) al compararla con la encontrada en otros bosques de coníferas tanto mediterráneos (MARION *et al.*, 1981; FRAZER *et al.*, 1990) como templados (FEDERER, 1983; DOUGLAS *et al.*, 1998). Estos datos apuntan a que la demanda de N mineral por parte de las plantas y la biomasa microbiana del suelo excede a las tasas de suministro, por lo que aquél no se acumula en el suelo. Los pinsapares calcícolas en fase agradativa se comportarían como predice la hipótesis de retención de nutrientes (VITOUSEK & REINERS, 1975): la producción del bosque en crecimiento está limitada por la disponibilidad de

N; el pinsapar se comporta como un acumulador neto de N, reteniéndolo en una creciente biomasa y en fracciones orgánicas en el suelo. Así se llega a una situación, ejemplificada en los pinsapares maduros de la zona de Ronda, en la que la concentración de N total en el suelo superficial es muy elevada (Figura 2), y el suministro de amonio depende de la mineralización de compuestos orgánicos. Este diagnóstico responde al comportamiento habitual en bosques templados de coníferas, por lo que, por el momento, no se han observado disfunciones en la biogeoquímica del N en los pinsapares calcícolas.

Respecto al P, el diagnóstico para los pinsapares calcícolas es el siguiente (Figura 4). En aquéllos en fase agradativa, sólo el 0.6% del P del suelo superficial se encuentra en forma fácilmente biodisponible (P extraíble con resinas), la concentración de P en compuestos orgánicos no ocluidos es intermedia ($33.9 \mu\text{g P g}^{-1}$), y las tasas de mineralización bruta del P y de actividad fosfatasa son las más bajas de las observadas en el conjunto de parcelas de estudio. En los pinsapares calcícolas en fase agradativa, la mayor parte del P se encontraría asociado a compuestos minerales del suelo (sobre todo óxidos metálicos y carbonato) y formando compuestos estables con calcio de tipo apatítico (datos no mostrados). A medida que avanza el estado sucesional, estos patrones de distribución y transformación del P cambian. Así, en el suelo de los pinsapares calcícolas maduros, la concentración de P fácilmente biodisponible es tres veces superior (el porcentaje del P total que se encuentra en forma fácilmente biodisponible asciende al 1.4%), se incrementa el tamaño de la fracción de P en compuestos orgánicos, y aumentan las tasas de mineralización bruta del P y de actividad fosfatasa potencial, así como de inmovilización neta del P (y la cantidad de P inmovilizado en la biomasa microbiana). Tales cambios corresponden con lo que predicen hipótesis de carácter general sobre las transformaciones del P a lo largo de la sucesión y desarrollo del suelo en ecosistemas terrestres (WALKER & SYERS, 1976), si bien a una escala temporal distinta (más pequeña en nuestro caso): en los pinsapares de Yunquera en fase

agradativa, regenerados a partir de la adopción de medidas proteccionistas en zonas cuyos suelos tuvieron previamente un uso agrícola y ganadero marginal, la disponibilidad de P está fuertemente controlada por procesos geoquímicos (meteorización de minerales primarios del suelo como el apatito, y balance del equilibrio de solubilidad de fosfatos de hierro y aluminio). Con el tiempo, el fosfato que se libera a la solución del suelo a través de dichos procesos va siendo retenido en una biomasa vegetal y microbiana crecientes o secuestrado en fracciones orgánicas e inorgánicas ocluidas. Finalmente, en los pinsapares maduros, la disponibilidad de P está fuertemente controlada por procesos biológicos de liberación de fosfato desde compuestos orgánicos del suelo, como es el caso de la actividad de enzimas fosfatasas.

CONCLUSIONES

El chequeo preliminar de los patrones generales de disponibilidad y reciclado de N y P en los pinsapares andaluces indica que éstos muestran una gran diversidad biogeoquímica asociada a diferencias en el estatus sucesional y la litología.

El análisis de los suelos en los pinsapares serpentinícolas de los Reales de Sierra Bermeja sugiere la existencia de anomalías en relación con la biogeoquímica del N. En particular, todos los indicadores analizados muestran niveles muy elevados de disponibilidad de N que pueden ser interpretados como síntomas de saturación de N. Recientemente, se ha demostrado que la inducción de saturación de N debida a entradas atmosféricas contaminantes en bosques templados de coníferas centro-europeas, especialmente en posiciones elevadas y de cresta, puede derivar con el tiempo en síntomas de declive generalizados (desajustes fisiológicos en los árboles, mayor susceptibilidad al ataque por patógenos y altas tasas de

mortalidad). Dada la procedencia predominantemente del oeste de las masas de aire húmedo que ocasionan lluvias, y en particular criptoprecipitación por nieblas, en los pinsapares de Sierra Bermeja, se sugiere la hipótesis de que el desarrollo de saturación de N en los pinsapares de Sierra Bermeja está asociado a contaminación atmosférica procedente del área industrializada del Campo de Gibraltar. La puesta en marcha de un programa de investigación específico que permita un diagnóstico más preciso del problema representa, por tanto, una estrategia prioritaria de cara a la gestión futura de estos pinsapares.

Respecto a los pinsapares calcícolas, no se han observado disfunciones biogeoquímicas importantes. Las masas jóvenes y densas, en fase agradativa, de la zona de Yunquera aparecen fuertemente limitadas por N. En este sentido, labores de aclareo para disminuir la demanda de nutrientes (incluida el agua) en el bosque, que ya se han llevado a cabo sobre todo en altitudes bajas, representan una buena herramienta de gestión que minimizaría los eventos de mortalidad y ataque por patógenos observados tras los recientes periodos de sequía.

AGRADECIMIENTOS

Mostramos nuestro agradecimiento a la Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía) que proporcionó los permisos de muestreo, y facilitó en todo momento el alojamiento, la selección, acceso e instalación de vallados en las parcelas de muestreo, y todo tipo de información disponible sobre las mismas. Dicho agradecimiento se personifica especialmente en D. José López Quintanilla y D. Miguel A. Catalina, y en los agentes forestales D. Jose Luis Mérida, D. Andrés Madrid y D. Isidoro Vera, de la Delegación Provincial de la C.M.A. en Málaga.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABER J., NADELHOFFER K., STEUDLER P. & MELILLO J.M. 1989: Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, 39: 378.
- ARISTA M. 1995: The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in Southern Spain. *Forest Ecology and Management*, 74: 81-89.
- ARISTA M. 1996: Fenología de la floración y fructificación de las especies perennes más representativas del pinsapar de Grazalema. *Investigaciones de la Biosfera*, 1: 5-9.
- ARISTA M. & TALAVERA S. 1996: Density effect on the fruit-set, seed crop viability and seedling vigour of *Abies pinsapo*. *Annals of Botany*, 77: 187-192.
- ARISTA M. & TALAVERA S. 1997: Gender expression in *Abies pinsapo* Boiss., a Mediterranean fir. *Annals of Botany*, 79: 337-342.
- BINKLEY D. & HART S.C. 1989: The components of nitrogen availability in forest soils. *Advances in Soil Science*, 10: 57-112.
- BINKLEY D. & VITOUSEK P.M. 1989: Soil nutrient availability. En: Pearcy, R.W., Ehleringer J., Mooney H.A. & Rundel P.W. (eds). *Plant Physiological Ecology* (pp 185-207). Chapman & Hall, New York.
- BINKLEY D., DRISCOLL C.T., ALLEN H.L., SCHOENEBERGER P. & MCAVOY D. 1989: Acidic deposition and forest soils: context and case studies of the southeastern United States. *Ecological Studies* n° 72, Springer-Verlag, New York.
- BROOKES P.C., POWLSON D.S. & JENKINSON D.S. 1982: Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 14:319-329.
- CARREIRA J.A., NIELL F.X. & LAJTHA K. 1994: Soil nitrogen availability and nitrification in Mediterranean shrublands of varying fire history and successional stage. *Biogeochemistry*, 26: 189-209.
- CARREIRA J.A., HARRISON A.F., SHEPPARD L.J. & WOODS, C. 1997: Reduced soil P availability in a Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantation induced by applied acid-mist: significance in forest decline. *Forest Ecology and Management*, 92: 153-166.
- CARREIRA J.A., GARCÍA-RUIZ R., LIÉTOR J. & HARRISON A.F. 2000: Changes in soil phosphatase activity and P transformation rates induced by application of N-and S-containing acid-mist to a forest canopy. *Soil Biology and Biochemistry*, 32:1857-1865.
- CATALINA M.A. 1994: Existencias de *Abies pinsapo* en Andalucía y aproximación a su estructura de masa. En: Asociación forestal Andaluza (ed). *Gestión y Conservación de los pinsapares andaluces* (pp 59-71).
- COBOS J.M. 1994: Estado fitosanitario de los pinsapares andaluces. En: Asociación forestal Andaluza (ed). *Gestión y Conservación de los pinsapares andaluces* (pp 35-41).
- D'ELIA C.F., STEUDLER P.A. & CORWIN N. 1977: Determination of total nitrogen in aqueous samples using persulfate digestion. *Limnology & Oceanography*, 22(4):2-6.
- DOUGLAS C.L., RASMUSSEN P.E., COLLINS H.P. & ALBRECHT S.L. 1998. Nitrogen mineralization across a climosequence in the Pacific Northwest. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(13):1765-1772.
- FEDERER C.A. 1983: Nitrogen mineralization and nitrification: depth variation in four New England forest soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47:1008-1014.
- FRAZER D.W., MCCOLL J.G. & POWERS R.F. 1990: Soil nitrogen mineralization in a clearcutting chronosequence in a Northern Californian conifer forest. *Soil Science Society of America Journal*, 54(4):1145-1152.
- HEDLEY M.J. & STEWART J.W.B. 1982: A method to measure microbial phosphorus in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 14:377-385.
- HEDLEY M.J. & STEWART J.W.B. & CHAUHAN B.S. 1982: Changes in inorganic and organic soil

- phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubation. *Soil Science Society of America Journal*, 46: 970-976.
- JENNY H. 1941: *Factors of soil formation*. McGraw-Hill, New York.
- LIÉTOR J. 2002: Patrones de disponibilidad y limitación por nutrientes como indicadores de estado en masas de pinsapar (*Abies pinsapo* Boiss.). *Tesis Doctoral*. Universidad de Jaén.
- LIKENS G.E. & BORMANN F.H. 1995: *Biogeochemistry of a forested ecosystem*. 2nd edition. Springer-Verlag, New York.
- LÓPEZ J. 1994: Gestión y conservación de los pinsapares en el Parque Natural "Sierra de las Nieves". En: Asociación forestal Andaluza (ed). *Gestión y Conservación de los pinsapares andaluces* (pp 71-77).
- MARION G.M., KUMMEROW I.J. & MILLER P.C. 1981: Predicting nitrogen mineralization in chaparral soils. *Soil Science Society of America Journal*, 45:956-961.
- MARTIN V.E. 1987: Estudio de la liquenoflora epifítica de *Abies pinsapo* Boiss. *Memoria de licenciatura*, Universidad de Málaga.
- NEVA J.C. 1994: Evaluación de la gestión y manejo de las masas de pinsapo en el Parque Natural "Sierra de Grazalema". En: Asociación forestal Andaluza (ed). *Gestión y Conservación de los pinsapares andaluces* (pp 41-47).
- NIHLGARD B. 1985: The ammonium hypothesis: an additional explanation to forest dieback in Europe. *Ambio*, 14: 2-8.
- PAGE A.L., MILLER R.H. & KEENEY D.R. 1982: *Methods of soil analysis. Part 2: Chemical and microbiological properties* (pp 643-699). Soil Science Society of America, USA.
- PANG P.C.K. & KOLENKO H. 1986: Phosphomonoesterase activity in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 18:35-40.
- PÉREZ LATORRE A.V., NAVAS D., GIL Y. & CABEZUDO B. 1998: Datos sobre la flora y vegetación de la Serranía de Ronda (Málaga, España). *Acta Botanica Malacitana*, 23: 149-191.
- RUÍZ J. 1994: Los pinsapares andaluces. En: Asociación forestal Andaluza (ed). *Gestión y Conservación de los pinsapares andaluces* (pp 11-27).
- SOTO D. 1998: Razas y variedades de *Abies pinsapo*. *Ecología*, 12: 225-236.
- SPEARS J.D.H., LAJTHA K., CALDWELL B.A., PENNINGTON S.B. & VANDERBILT K. 2001: Species effects of *Ceanothus velutinus* versus *Pseudotsuga menziesii*, Douglas-fir, on soil phosphorus and nitrogen properties in the Oregon cascades. *Forest Ecology and Management*, 149:205-216.
- TABATABAI M.A. 1994: Soil Enzymes. En: R.W. Weaver et al. (eds.). *Methods of Soil Analysis. Part 2: Microbiological and biochemical properties*. (pp 775-833). Soil Science Society of America, USA.
- VITOUSEK P.M. & REINERS W.A. 1975: Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience*, 25: 376-381.
- VITOUSEK P.M. & HOWARTH R.W. 1991: Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur?. *Biogeochemistry*, 13: 87-115.
- WALKER T.W. & SYERS J.K. 1976: The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15: 1-19.
- WARING R. H. & RUNNING S.W. 1997: *Forest Ecosystems. Analysis at multiple scales*. 2ª Ed. Academic Press. USA.
- WOLF D.C. & SKIPPER H.D. 1994: Soil sterilization. En: Weaver, R.D. (ed). *Methods of Soil Analysis. Part 2. Microbiological and Biochemical properties* (pp 41-49). Soil Science Society of America, USA.
- ZOU X., BINKLEY D. & DOXTADER K.G. 1992: A new method for estimating gross phosphorus mineralization and immobilization rates in soils. *Plant and Soil*, 147:243-250.