



Ecosistemas

ISSN: 1132-6344

revistaecosistemas@aeet.org

Asociación Española de Ecología

Terrestre

España

Ochoa-Hueso, R.

Consecuencias de la deposición de nitrógeno sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres: Una aproximación general desde la ecología de ecosistemas

Ecosistemas, vol. 26, núm. 1, enero-abril, 2017, pp. 25-36

Asociación Española de Ecología Terrestre

Alicante, España

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=54050575005>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Consecuencias de la deposición de nitrógeno sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres: Una aproximación general desde la ecología de ecosistemas

R. Ochoa-Hueso^{1,*}

(1) Universidad Autónoma de Madrid, Departamento de Ecología, Calle Darwin, 2, 28049, Madrid, España.

* Autor de correspondencia: R. Ochoa-Hueso [rochoahueso@gmail.com]

> Recibido el 30 de septiembre de 2016 - Aceptado el 23 de enero de 2017

Ochoa-Hueso, R. 2017. Consecuencias de la deposición de nitrógeno sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres: Una aproximación general desde la ecología de ecosistemas. *Ecosistemas* 26(1): 25-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.05

La deposición de nitrógeno (N) es uno de los cinco principales agentes de cambio ambiental que, a nivel global, están causando una pérdida sistemática de biodiversidad y la disrupción de una gran cantidad de interacciones ecológicas que aseguran el buen funcionamiento de los ecosistemas. Aunque está previsto que en el futuro la emisión y deposición de compuestos de N oxidados disminuya en toda Europa y Estados Unidos debido a la implantación de medidas de control, el problema de la deposición de N sigue aumentando de forma generalizada en amplias zonas de Asia, India y Sudamérica, regiones que albergan algunos de los principales puntos calientes de biodiversidad del mundo. En este artículo revisaré los principales efectos de la deposición de N sobre varios grupos biológicos que típicamente componen los ecosistemas terrestres (microorganismos, criptógamas, plantas vasculares e invertebrados), así como sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo que, a su vez, ejercen una influencia clave sobre la abundancia, composición y actividad de los organismos que se desarrollan sobre él. En último término, defenderé la necesidad de estudios integrados que consideren la biodiversidad multitrófica y las interacciones ecológicas, abrazando la complejidad como una característica inherente a los ecosistemas que determina la aparición de propiedades emergentes clave para su funcionamiento. Sólo así podremos entender y hacer frente a las consecuencias de la deposición de N sobre la capacidad de nuestros ecosistemas para generar importantes servicios ecosistémicos de los cuales todos dependemos.

Palabras clave: biodiversidad; cambio climático; deposición de nitrógeno; funcionamiento del ecosistema; interacciones ecológicas

Ochoa-Hueso, R. 2017. Consequences of nitrogen deposition on biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems: An ecosystems ecology approach. *Ecosistemas* 26(1): 25-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.05

Nitrogen (N) deposition is one of the main five environmental change drivers that are causing a global biodiversity loss, as well as the disruption of the ecological interactions that ensure a correct ecosystem functioning. Nitrogen deposition is predicted to stabilize or even decrease in many parts of Europe and the US due to control strategies and greener technologies, whereas it will keep increasing in many areas of Asia, India and South America, which harbor some of the most valuable ecosystems, including many unique global biodiversity hotspots. In this review article, I will summarize the main effects of N deposition on several biological groups that typically define all terrestrial ecosystems (microorganisms, cryptogams, vascular plants and invertebrates), as well as on the physicochemical properties of soils that, in turn, exert a key influence on the abundance, composition and activity of the organisms that live on them. Finally, I will defend that only through highly integrated studies that jointly consider the multitrophic biodiversity and ecological interactions, thus embracing the inherent complexity of ecosystems that critically determines the realization of emergent properties key for their functioning, we will reach a full understanding of the consequences of N deposition on the ability of our ecosystems to provide key ecosystem services on which our societies depend.

Key words: biodiversity; climate change; ecological interactions; ecosystem functioning; nitrogen deposition

Introducción

Son cinco los principales factores de cambio ambiental derivados de las actividades humanas que actualmente están causando una pérdida generalizada de biodiversidad a escala global (Sala et al. 2000). Estos factores incluyen cambios en los usos del suelo, el cambio climático, la contaminación del aire, el aumento en la concentración de CO₂ atmosférico, y las invasiones biológicas (Sala et al. 2000). La deposición de nitrógeno (N) es el principal agente de cambio en los ecosistemas asociado a la emisión de gases contaminantes (Gruber y Galloway 2008; Bobbink et al. 2010). Sus orí-

genes pueden ser resultado de la quema de combustibles fósiles, principalmente en forma de N oxidado (NO_x; ej., actividades industriales o asociadas al parque móvil), o actividades agrícolas y ganaderas, típicamente en forma de N reducido (NH₃) (Gruber y Galloway 2008; Eugercios-Silva et al. 2017 en este mismo número). El N es un nutriente esencial para el desarrollo de todas las formas de vida conocidas. Esta dualidad del N reactivo como contaminante y fertilizante es lo que hace tan particular a la deposición de N como fuente de contaminación (LeBauer y Treseder 2008; García-Velázquez y Gallardo 2017 en este mismo número). Las actividades humanas actuales han multiplicado por entre tres a cinco veces la

cantidad de N reactivo fijado de forma natural antes de la revolución verde y la revolución industrial, alterando de manera muy significativa el ciclo del N (Fowler et al. 2015). Esto ha resultado, como se comentará a lo largo de este artículo, en una pérdida sistemática de biodiversidad en todos los niveles tróficos (productores primarios, consumidores, descomponedores) y grupos biológicos (microorganismos, plantas, animales), así como en una disrupción de una gran cantidad de las interacciones ecológicas que aseguran el buen funcionamiento de los ecosistemas (Tylianakis et al. 2008; Baron et al. 2014). Estas alteraciones en la funcionalidad de los ecosistemas (ej., alteraciones en el reciclado de nutrientes a través de la actividad microbiana, fijación de C, etc.) afectan, a su vez, a su capacidad para mantener el suministro de servicios ecosistémicos clave de los que nuestras sociedades dependen, incluyendo la fertilidad del suelo, la regulación del clima, la purificación del aire y del agua, o la polinización, entre muchos otros (Chapin et al. 2000).

Se ha predicho que la deposición de N va a aumentar de manera significativa en todos los puntos calientes de biodiversidad del planeta, definidos estos como zonas que, en su conjunto, albergan un elevado porcentaje de la biodiversidad global, pese a su reducida extensión geográfica (Phoenix et al. 2006). Estos incluyen a los ecosistemas de la cuenca del Mediterráneo, típicos de algunas zonas de la península Ibérica. Otros puntos calientes que se van a ver especialmente afectados debido a un incremento en la deposición de N asociado a un proceso de industrialización acelerado sin una normativa ambiental adecuada son aquellos ubicados en el sureste asiático, India y ciertos países de Sudamérica, los cuales albergan algunos de los ecosistemas más importantes a nivel global, tales como bosques primarios tropicales y humedales (Phoenix et al. 2006; Koehler et al. 2009; Liu et al. 2013). Por el contrario, está previsto que en el futuro la emisión de compuestos de N oxidados derivados de la quema de combustibles fósiles y de actividades industriales disminuya en toda Europa y Estados Unidos debido a la implantación de medidas de control, mientras que la emisión de compuestos de N reducido derivados de actividades agrícolas y ganaderas continuará aumentando en las próximas décadas en dichas regiones y, por tanto, seguirán impactando negativamente sobre sus ecosistemas (Liu et al. 2013; Du et al. 2014).

Pese a la importancia reconocida de mantener una alta biodiversidad a distintos niveles tróficos para un correcto funcionamiento de los ecosistemas (Eisenhauer et al. 2011; Soliveres et al. 2016), y del efecto sistemáticamente negativo de la deposición de N sobre la biodiversidad (Bobbink et al. 2010), una gran cantidad de estudios se olvidan de forma habitual de las interacciones ecológicas, que son las que realmente definen y dan estabilidad a un ecosistema (Bascompte 2009; Saavedra et al. 2013). Las interacciones bióticas pueden ser mutualistas (polinización, simbiosis), antagonistas (depredación, parasitismo, patogenicidad) o neutras (Bascompte 2009; Saavedra et al. 2013). Las interacciones ecológicas también pueden ser clasificadas como “bottom-up”, controladas por recursos, y “top-down”, típicamente asociadas con competencia, depredación y enfermedad (Hunter y Price 1992; Power 1992). Un desajuste en las interacciones ecológicas debido a un incremento de la deposición de N puede llevar asociado una cascada de consecuencias, con la extinción de especies y la pérdida de funcionalidad ecosistémica como resultado final (Gilman et al. 2010; Maestre et al. 2012; Dakos y Bascompte 2014). Esto podría resultar en una pérdida significativa de servicios ecosistémicos tales como la polinización, la fertilidad del suelo o el secuestro de C, con las inevitables pérdidas económicas (Chapin et al. 2000). Por otra parte, las interacciones abióticas involucran un componente biótico y uno abiótico y son a las que generalmente se refieren los estudios como efectos de la heterogeneidad espacio-temporal. Las interacciones abióticas son habitualmente mucho más fuertes que las bióticas y tienen la capacidad de tamponar hasta cierto punto los impactos del cambio global, incluyendo la deposición de N (Fridley et al. 2011; Ochoa-Hueso 2016).

En este artículo de revisión repasaré, desde el punto de vista amplio de la ecología de ecosistemas, los principales efectos de la deposición de N sobre los grandes grupos biológicos (microorga-

nismos, criptógamas, plantas vasculares e invertebrados [con énfasis especial en la fauna edáfica y los insectos polinizadores]) que típicamente componen los ecosistemas terrestres. También revisaré los principales efectos sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo (fertilidad, pH) que, a su vez, ejercen una gran influencia sobre la abundancia, composición y actividad de los organismos que se desarrollan sobre él (Fig. 1). En este sentido, entender las respuestas de los suelos a la deposición de N es imprescindible para comprender una gran mayoría de los mecanismos que determinan las respuestas de las comunidades biológicas a este factor de cambio, incluyendo respuestas asociadas a cambios en la biodiversidad. Haré además especial referencia a las consecuencias de estos cambios asociados a la deposición de N en la funcionalidad de los ecosistemas y su capacidad para, en último término, mantener el suministro de servicios ecosistémicos de los que dependen nuestras sociedades (Jones et al. 2014). Igualmente, a lo largo de todo el manuscrito defenderé la importancia de considerar la respuesta de la diversidad de interacciones que se establecen entre los diferentes componentes de un ecosistema (lo que está, a su vez, asociado a su biodiversidad) para entender las consecuencias de un incremento en la deposición de N, y posiblemente de cualquier otro factor de cambio global, en los ecosistemas terrestres (Gilman et al. 2010; Ochoa-Hueso 2016). Me centraré, sobre todo, en tres tipos de interacciones bióticas que habitualmente se han considerado en la literatura y que reconocen a las plantas vasculares como el elemento central sobre el que se vertebran los ecosistemas terrestres (Fig. 2): interacciones planta-microorganismo, interacciones planta-planta, e interacciones planta-animal, particularmente en el caso de la polinización. Finalmente, en la última sección del artículo defenderé la importancia de estudiar la miríada de interacciones abióticas y multitróficas que se establecen en el seno de un ecosistema desde un punto de vista altamente integrado para así poder entender, en el marco de la complejidad que caracteriza a los ecosistemas naturales y seminaturales, el verdadero alcance de un incremento en la deposición de N (Eisenhauer et al. 2012; Ochoa-Hueso 2016).

Suelo

A medida que incrementa la deposición de N, es normal que la disponibilidad de este nutriente en el suelo aumente de forma significativa, lo que en muchas ocasiones resulta en un traspaso de un umbral de saturación de N (Dise y Wright 1995; Brenner et al. 2005; Nilsson et al. 2006; Stevens et al. 2006), que a su vez suele provocar un aumento de las pérdidas de N por lavado (Dise y Wright 1995; Fig. 1). El traspaso de este umbral se suele considerar como un indicador de efectos negativos por N, pues la disponibilidad de N sería superior a la que el ecosistema es capaz de procesar. El N suele perderse en forma de nitrato, que es muy soluble en agua y por tanto muy móvil en el suelo, sobre todo durante periodos de intensa precipitación (Pilkington et al. 2005; Fowler et al. 2013). Un aumento de la deposición de N también suele resultar en un incremento de la exportación de N y C orgánico disuelto (NOD, COD) (Sinsabaugh et al. 2004; Waldrop y Zak 2006; Wei et al. 2013) que, junto al nitrato, eutrofizan las aguas subterráneas y los cursos de agua, con los consecuentes impactos para las comunidades dulceacuícolas que a menudo se ven fuertemente alteradas. Este aumento de la exportación de NOD y COD se suele asociar a cambios en la capacidad metabólica de las comunidades microbianas del suelo, cuyas enzimas oxidativas (ej., fenol oxidasa) son a menudo inhibidas (Jian et al. 2016). Esta inhibición resulta en una merma en la capacidad de los microorganismos para inmovilizar la materia orgánica disuelta en la matriz del suelo, que acaba perdiéndose (Sinsabaugh et al. 2004; Waldrop y Zak 2006). El lavado de N, sobre todo en el caso del nitrato, suele derivar, además, en una pérdida de cationes básicos como el potasio (K) o el magnesio (Mg), que son arrastrados como contra-iones (Horswill et al. 2008; Stevens et al. 2009a; Ochoa-Hueso et al. 2013b; Fig. 1). La pérdida de cationes del suelo y, por tanto, de capacidad de tamponamiento, junto con el aumento de las tasas de nitrificación (transformación de amonio en nitrato, con la consecuente liberación de

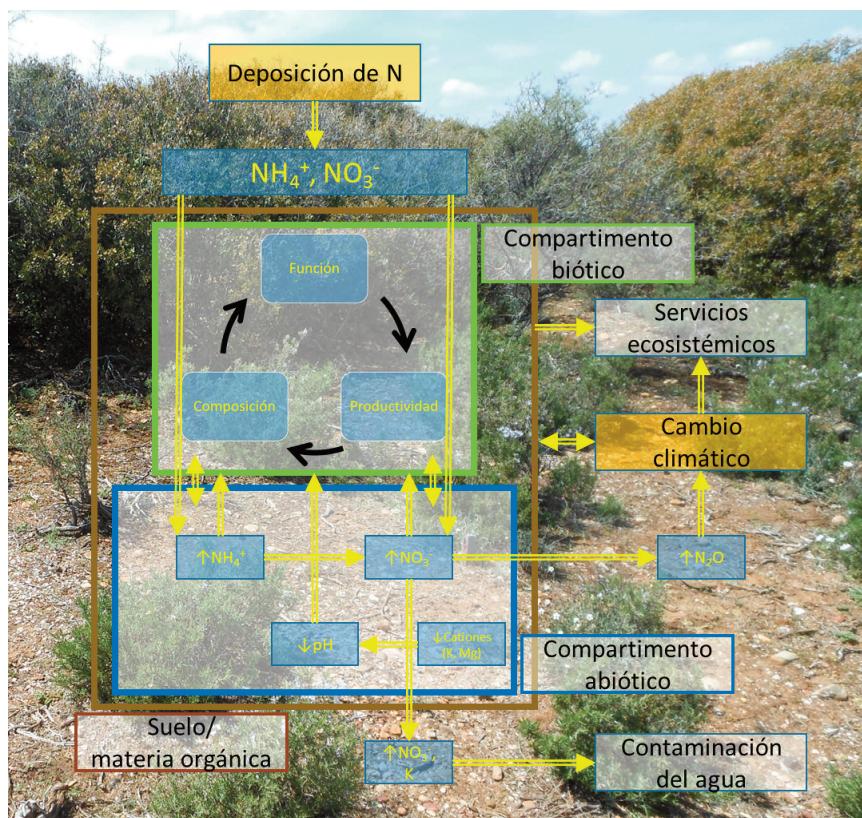


Figura 1. Diagrama simplificado que muestra los principales efectos y consecuencias de un incremento de la deposición de N inorgánico (oxidada y reducida) sobre los ecosistemas terrestres. Un aumento de la deposición de N resulta en un aumento de la disponibilidad de N en el suelo (eutrofización), que a su vez tiene efectos directos e indirectos sobre la fisicoquímica del suelo (por ejemplo, acidificación del suelo y alteración en la disponibilidad de cationes) y el compartimento biótico, que engloba a los microorganismos, plantas y animales. Todos estos cambios tienen lugar sobre el soporte físico del suelo, cuyas propiedades, sobre todo el contenido y calidad de la materia orgánica, la textura, y el pH, condicionan el tipo y magnitud de la respuesta del ecosistema a la deposición de N. Además, cambios en la cantidad y calidad de la materia orgánica del suelo como resultado de la respuesta conjunta de los compartimentos abiótico y biótico modulan, y son a su vez modulados, por cambios en el clima.

Figure 1. Simplified diagram that shows the main effects and consequences of enhanced inorganic N deposition (oxidized and reduced) on terrestrial ecosystems. An increase in N deposition results in higher soil N availability (eutrophication) which, in turn, has direct and indirect effects on the soil physicochemistry (e.g., acidification and altered cation availability) and the biotic compartment (microorganisms, plants and animals). All these alterations take place on/in the soil matrix, whose properties (mainly quality and quantity of organic matter, texture, and pH) condition the type and magnitude of the ecosystem response to N. In addition, changes in the quantity and quality of soil organic matter as a result of net changes in the biotic and abiotic compartments have the potential to modulate, and are in turn modulated, by climate.

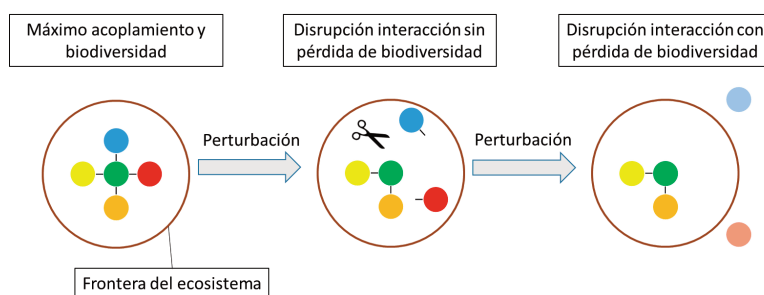


Figura 2. Esquema idealizado de una pérdida de interacciones ecológicas (esto es, aumento de la disrupción) y de biodiversidad en respuesta a una perturbación, en este caso la deposición de N. En el panel de la izquierda los diferentes constituyentes del ecosistema (representados por bolas de diferentes colores) se mantienen unidos entre sí y anclados al ecosistema (representado por el círculo externo) a través de la bola verde, que representa a las plantas, que juegan un papel central a través de su papel clave como reguladoras del ciclo del C y canalizadoras de diversos tipos de interacciones multitroficas. Las conexiones entre el resto de bolas se han omitido por simplicidad, aunque también existen y dan mayor cohesión al sistema. Un aumento en la deposición de N (representado por las tijeras) escinde las relaciones entre las bolas azul y roja (por ejemplo, un polinizador y un hongo formador de micorrizas, respectivamente) con la bola verde que, una vez perdido el “anclaje”, se dirigen hacia la frontera del ecosistema, que representa la extinción local de especies. En esta situación la biodiversidad aún no ha cambiado pero ya hay una pérdida de interacciones. Está pérdida de interacciones puede estar asociada, por ejemplo, a un cambio en la composición de la comunidad, fenología, etc. En el panel de la derecha el polinizador y la especie de hongo formador de micorrizas ya han desaparecido del ecosistema como consecuencia de la disrupción en su interacción con las plantas, lo que resulta en una pérdida de biodiversidad del ecosistema.

Figure 2. Loss of ecological interactions (i.e., higher ecosystem disruption) and biodiversity in response to a disturbance, in this case N deposition. On the left-hand side panel, the different ecosystem constituents (represented by solid circles of different colors) are tied together and anchored to the system (represented by the outer circle) through the green circle (representing the plants); plants in this system play a central role by regulating the C cycle and channeling many types of multitrophic interactions. The connections between the rest of circles have been omitted for simplicity although they of course exist, strengthening the overall ecosystem cohesion. Enhanced N deposition (represented by the scissors in the central panel) cuts the relationships between the blue and red circles (representing, for example, a pollinator and a mycorrhizal fungus) and the green circle. Once the anchoring is lost, the blue and red circles drift to the limits of the ecosystem, which represents the local species extinction. In this situation, biodiversity has not changed but there is a net loss of interactions. This interaction loss can be related to a change in community composition, phenology, etc. On the right-hand side panel, the pollinator and mycorrhizal fungus have already disappeared from the ecosystem as a consequence of the disruption of their relationship with the plants, resulting in a net biodiversity loss.

protones al medio) (Brenner et al. 2005; Nilsson et al. 2006) y los cambios asociados al metabolismo de las comunidades de plantas (ej., aumento en la adquisición de nitratos, que son intercambiados por protones), suelen acarrear como consecuencia una disminución en el pH del suelo (Horswill et al. 2008; Stevens et al. 2009a; Ochoa-Hueso et al. 2013b; Figs. 1 y 3a). Esta acidificación del suelo se ha relacionado, a su vez, con un aumento de las concentraciones de metales disponibles, que pueden producir efectos de toxicidad a bajas (aluminio) o altas (hierro, cobre, manganeso, zinc) concentraciones (Horswill et al. 2008). El aumento de la toxicidad por metales se debe a que estos son más solubles a pH ácido. Los cambios en el pH del suelo también se asocian con cambios en la dominancia de especies de N (Horswill et al. 2008). En este sentido, el nitrato suele ser la forma de N inorgánico dominante en suelos con pH básico (ej., suelos calcáreos), mientras que el amonio tiende a dominar en suelos con pH ácido (ej., suelos arenosos). Apoyando la evidencia procedente de estudios experimentales, estudios observacionales llevados a cabo a lo largo de gradientes de deposición de N en amplias zonas de Europa han mostrado que existe una relación directa entre la deposición de N y un incremento de la eutrofización y acidificación del suelo (Stevens et al. 2009a; Ochoa-Hueso et al. 2014a; Ochoa-Hueso et al. 2015), así como del aluminio (Al) extraíble (Stevens et al. 2009a). Finalmente, es importante señalar que los efectos ecológicos de una excesiva disponibilidad de N (eutrofización) no ocurren necesariamente donde se ha producido la deposición, sino donde este N se acumula, mientras que otros efectos asociados a la contaminación por N (ej. acidificación, alteración de la actividad microbiana, o cambios en la disponibilidad de cationes) ocurren siempre, aunque no exclusivamente, allí donde el N se deposita.

Microorganismos

Un aumento en la adición de N suele conducir a una reducción en la biomasa microbiana (Treseder 2008; Ramirez et al. 2012; Wei et al. 2013), así como a una alteración generalizada en la composición de las comunidades microbianas del suelo, que pasarían a estar formadas por comunidades menos ricas en especies dominadas por taxones bacterianos copiotrofos como Actinobacteria, α -Proteobacteria y Bacteroidetes (Ramirez et al. 2010, 2012; Fierer et al. 2012; Freedman y Zak 2015; Leff et al. 2015). Por el contrario, Acidobacteria (filo bacteriano) y Euryarchaeota (filo de arqueas) podrían verse negativamente afectadas (Leff et al. 2015). Cambios en la fisiología, abundancia y composición de las comunidades microbianas del suelo podrían traducirse, a su vez, en alteraciones funcionales a nivel del ecosistema relacionadas con el reciclado de nutrientes y el almacenamiento de C (Stursova et al. 2006). Esto sugiere que ciertos ecosistemas podrían ver alterada su capacidad para mantener servicios ecosistémicos bajo condiciones de alta deposición de N. Ejemplos de alteraciones funcionales comunes asociadas a la deposición de N incluyen una inhibición de la fijación de N (Ochoa-Hueso et al. 2013a), alteración en las tasas de respiración del suelo (generalmente reducción, sobre lo que se discutirá en profundidad más adelante; Janssens et al. 2010; Wei et al. 2013) y/o cambios en las actividades enzimáticas (Stursova et al. 2006; Jian et al. 2016). En un meta-análisis reciente, se demostró que la adición de N suele aumentar la actividad de enzimas hidrolíticas del C, pero no del N, a la vez que tiende a reducir la actividad fosfatasa (Jian et al. 2016).

En teoría, una mayor disponibilidad de nutrientes y calidad de la hojarasca (mayor contenido en N y menor relación C:N y lignina:N) asociada a un incremento en la deposición de N deberían favorecer a las comunidades bacterianas del suelo (con la consecuente reducción de la relación hongo:bacteria) que, a diferencia de las comunidades de hongos, son menos eficientes en el uso del C y, por tanto, podrían contribuir menos al secuestro de C (Van der Wal et al. 2013; Wei et al. 2013; Malik et al. 2016). Igualmente, se ha encontrado que la adición de nutrientes, particularmente de N, puede tanto aumentar como reducir la descomposición de la hojarasca en una amplia variedad de ecosistemas. Esto se ha atribuido,

respectivamente, a la liberación de los microorganismos de las limitaciones impuestas por la escasez de nutrientes y a los efectos inhibidores de altas concentraciones de N en la biomasa y actividad microbiana, particularmente en el caso de los hongos saprófitos (Knorr et al. 2005; Treseder 2008). Los cambios en la descomposición de la materia orgánica y mineralización asociados a la deposición de N también tienen consecuencias en la disponibilidad de otros nutrientes clave para el crecimiento de las plantas, tales como el P, lo que, en último término, depende del balance entre los cambios asociados a la entrada de hojarasca y los asociados al procesamiento de la materia orgánica (Lu et al. 2012). Una reducción de las tasas de descomposición y respiración, junto con el aumento de la producción vegetal, ha llevado a muchos autores a sugerir el posible papel beneficioso de la deposición de N en el secuestro de C (Dijkstra et al. 2004; Knorr et al. 2005; Zak et al. 2011; Ochoa-Hueso et al. 2014a; Maaroufi et al. 2015), sobre todo en el suelo, el principal reservorio de C a nivel global. Esto último tiene implicaciones importantes en el contexto del cambio climático, dado que una mayor acumulación de C en los ecosistemas podría contribuir a su mitigación. Este tipo de respuesta se ha descrito, sobre todo, en sistemas donde los aportes de hojarasca recalcitrante dominan (ej., pinares). Por el contrario, allí donde (i) los aportes lábiles dominan, (ii) la deposición de N resulte en una disminución de la relación C:N del suelo, y sobre todo, (iii) en condiciones de deposición de N moderada, un incremento en la disponibilidad de N podría resultar en una aceleración del metabolismo microbiano (ej., aumento de las tasas de mineralización de la materia orgánica) y, por tanto, en una pérdida neta de C del suelo asociado a un aumento de las tasas de respiración (Vourlitis et al. 2007). Pese a que, como se ha dicho, una reducción en las tasas de respiración del suelo podría resultar en una disminución de las pérdidas de C del ecosistema, la disminución en las tasas de descomposición y mineralización y, por tanto, en el suministro de otros nutrientes igualmente esenciales para las plantas como el P, asociadas a una menor respiración, podría cancelar el efecto positivo de la acumulación de C no respirado en el suelo. En cualquier caso, el balance neto de C a nivel del ecosistema debe tener en cuenta los posibles cambios en el almacenamiento de C tanto en forma de biomasa vegetal como en el suelo, por lo que la función de fuente o sumidero de C de un ecosistema dependerá en último término de cuál de los dos flujos (entrada [fotosíntesis] o salida [respiración microbiana y radicular]) domine. Un aumento de la deposición de N también podría contribuir a una disminución del secuestro de C si éste resulta en una degradación generalizada del ecosistema (Ochoa-Hueso 2016). Ejemplos de degradación, sobre los que se hablará más adelante en profundidad, incluyen alteraciones en la dinámica de fuegos favorecidas por aumento en la abundancia de especies exóticas y eventos masivos de mortalidad de plantas leñosas.

Un aumento en la deposición de N también podría tener importantes consecuencias para el cambio climático asociadas a cambios en las emisiones de otros gases de efecto invernadero como el óxido nitroso (N_2O) y el metano (CH_4) (Tian et al. 2016). Estos cambios están, a su vez, ligados a alteraciones en la actividad y composición de las comunidades microbianas del suelo. En este sentido, una aceleración en el ciclo del N y una mayor disponibilidad de N suelen traducirse en mayores tasas de emisión de NO y N_2O , asociadas a un aumento de las tasas de desnitrificación (Fowler et al. 2013; Liu et al. 2016; Wang et al. 2016). La potencia del N_2O como gas de efecto invernadero es 310 veces mayor a la del CO_2 , lo que hace de este un tema especialmente relevante a la hora de entender posibles interacciones entre la deposición de N y el cambio climático. Se espera que esto sea verdad sobre todo en ecosistemas saturados por N. En cuanto a las emisiones de CH_4 , cuyo potencial como gas de efecto invernadero es 23 veces mayor que el del CO_2 , éstas han demostrado ser, en general, más insensibles a cambios en la disponibilidad de N. Sin embargo, las posibles interacciones entre la deposición de N y la emisión de CH_4 en zonas de permafrost, donde el aumento de las temperaturas está resultando en un deshielo acelerado, aún no están bien comprendidas (Schoor et al. 2008).

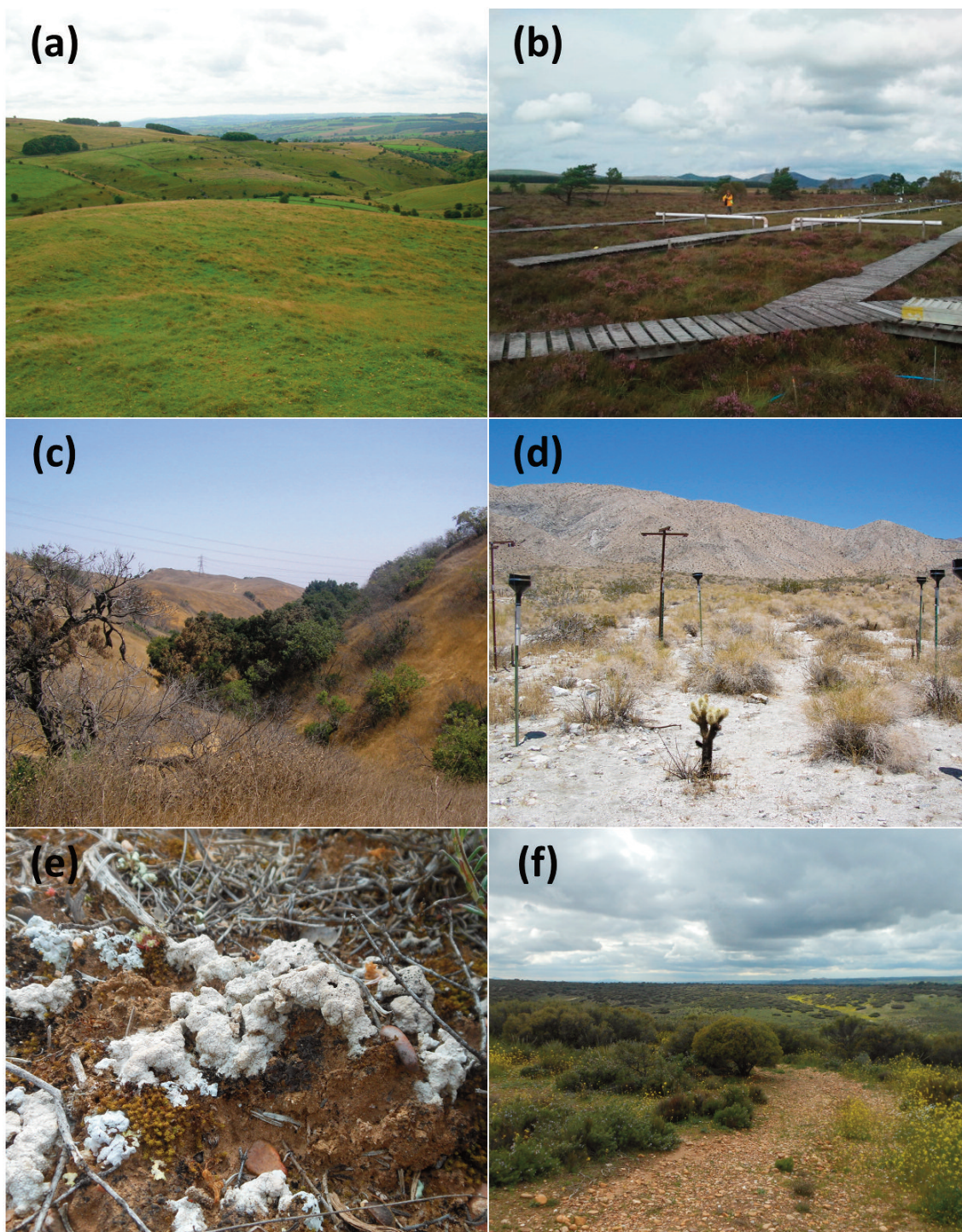


Figura 3. (a) Paisaje mosaico con pastizales calcáreos y acidófilos cerca de Sheffield, Reino Unido, que históricamente han estado expuestos a altas tasas de deposición de N y en los que se ha observado una reducción drástica de la biodiversidad de plantas y una acidificación del suelo. (b) Whim Bog, cerca de Edimburgo, en Escocia, es una turbera dominada por esfagnos (principalmente *Sphagnum capillifolium*) y brezo (*Calluna vulgaris*) donde se manipula experimentalmente la deposición húmeda y seca de N. (c) Proliferación de gramíneas exóticas en Chino Hills, California, como resultado de los altos niveles de deposición de N procedentes de la ciudad de Los Ángeles, cuya biomasa seca favorece la proliferación de fuegos y la expansión de los mismos a través de incrementar la conectividad entre arbustos. (d) Estación para medir la deposición de N seca y húmeda en el desierto de Sonora (Joshua Tree National Park, California). (e) Biocostra de líquenes, musgos y cianobacterias en el sur de Madrid (Aranjuez, España central). (f) Paisaje mosaico en un matorral semiárido del sur de Madrid donde se observa la proliferación de crucíferas nitrófilas de flores amarillas, sobre todo asociada a zonas con mayor disponibilidad de N y P (letrinas de conejos y comederos de perdices) y en bordes de caminos.

Figure 3. (a) Mosaic landscape with calcifuge and calcareous grasslands near Sheffield, UK; this area has historically been exposed to high N deposition loads, resulting in a loss of plant biodiversity and soil acidification. (b) Whim Bog (near Edimburg, Soctland) is a bog dominated by sphagna (*Sphagnum capillifolium*) and heather (*Calluna vulgaris*) where wet and dry N deposition are experimentally manipulated. (c) Proliferation of exotic grasses in Chino Hills, California, as a result of high N deposition levels near the city of Los Angeles; the accumulation of dry biomass (highly flammable fine fuel) alters the fire dynamics by increasing their recurrence and the connectivity between the scattered shrubs. (d) Installation to measure wet and dry N deposition in the Sonoran Desert (Joshua Tree National Park, California). (e) Biocrust made of lichens, mosses and cyanobacteria in a semiarid shrubland near Aranjuez, central Spain. (f) Mosaic landscape in central Spain where the proliferation of nitrophytic crucifers (yellow flowers) can be observed; these are mainly associated with areas where soil N and P availability is higher (rabbit latrines and partridge feeders) and road verges.

Criptógamas

Los líquenes y musgos epífitos son buenos indicadores de la deposición de N, en particular, y de la contaminación atmosférica, en general (Jovan y McCune 2005; Frati et al. 2007). Su capacidad para acumular N y clorofila en sus tejidos en respuesta a la adición de fertilizantes o a lo largo de gradientes de deposición de N está ampliamente reconocida (Bobbink et al. 2002; ver Valera et al. 2017, en este mismo número). Se han documentado cambios importantes y consistentes en la biodiversidad de líquenes epífitos (concretamente reducción del número de especies y aumento de la dominancia de nitrófilas) en respuesta a la adición de N o a lo largo de amplios gradientes de deposición (Pinho et al. 2008; Johansson et al. 2012; Aguilauaume 2016). En contraste, los efectos de la contaminación por N en las comunidades de líquenes y musgos terrícolas, sobre todo en zonas áridas y semiáridas, son mucho menos conocidos, pese a esfuerzos recientes por estudiar los efectos del cambio global sobre las costras biológicas del suelo (Reed et al. 2016). Las costras biológicas del suelo (biocostra) son comunidades complejas de musgos, líquenes, bacterias, hongos, protistas y microfauna que habitan los primeros milímetros del suelo y que, en muchos ecosistemas, juegan un papel desproporcionadamente importante en relación a su biomasa y cobertura total (Maestre et al. 2011). Importantes funciones ecosistémicas que dependen de los organismos de la biocostra incluyen la estabilización del suelo, el reciclado de nutrientes, la fijación de C y N y la regulación de la dinámica del agua en las capas más superficiales del suelo (Maestre et al. 2011).

Una gran cantidad de estudios han evaluado los impactos de la deposición de N sobre las comunidades de musgos y líquenes en ecosistemas templados y boreales (Pearce et al. 2003; Pitcairn et al. 2006; Arróniz-Crespo et al. 2008; Limpens et al. 2011). La reducción en la riqueza de especies a lo largo de gradientes de deposición de N (Edmondson et al. 2010; Maskell et al. 2010; Field et al. 2014) o como resultado de la adición de N (Phoenix et al. 2012) es una respuesta habitual (Fig. 3b). Por el contrario, las consecuencias en ecosistemas áridos y semiáridos son mucho menos comprendidas, pese al papel importante que la biocostra juega en los mismos (Reed et al. 2016) (Fig. 3e). En ecosistemas áridos y semiáridos la abundancia y distribución espacial de las comunidades de biocostra está ampliamente determinada por la fisicoquímica del suelo, así como por interacciones tanto positivas (facilitación) como negativas (competencia) con las comunidades de plantas vasculares (Bowker et al. 2006; Maestre et al. 2011; Ochoa-Hueso et al. 2011). En particular, la cobertura de líquenes suele estar asociada a zonas de elevado pH y mayor disponibilidad de micronutrientes, aunque estas asociaciones son específicas para cada especie formadora de biocostra (Bowker et al. 2006; Maestre et al. 2011; Ochoa-Hueso et al. 2011). Por ejemplo, en un matorral semiárido del centro de la península Ibérica, la cobertura del líquen foliáceo *Cladonia foliacea* estuvo negativamente relacionada con la disponibilidad de Fe, mientras que la cobertura del líquen crustáceo *Squamaria lentigera* se relacionó positivamente con el pH (Ochoa-Hueso et al. 2011). Dado que la deposición de N influye en el pH del suelo y la disponibilidad de micronutrientes, es esperable que ésta tenga efectos tanto directos como indirectos sobre las comunidades de biocostra, asociados estos últimos a cambios en las propiedades fisicoquímicas del suelo (Reed et al. 2016) o a un aumento de la biomasa y cobertura de plantas vasculares, que desplazarían competitivamente a las comunidades de líquenes debido a una reducción tanto del espacio como de la luz disponibles (Van Der Wal et al. 2005; Ochoa-Hueso y Manrique 2013) (Figs. 3c, f). Por otra parte, los efectos directos de la deposición de N suelen estar ligados a un incremento en la concentración de amonio en el suelo, que a altas concentraciones suele ser extremadamente tóxico para los líquenes y musgos (Pearce et al. 2003).

Las especies de musgos y líquenes tapizantes y formadoras de costra, sobre todo en regiones boreales y polares, contribuyen de manera muy importante al ciclo del N anual en estos ecosistemas

en tanto que dan cobijo a comunidades complejas de microorganismos, protistas y microartrópodos que encuentran en su seno unas condiciones medioambientales sensiblemente mejoradas (Maestre et al. 2011; Lindo et al. 2013; Kardol et al. 2016). Un grupo muy importante de microorganismos que habitan este tipo de microhabitat son las cianobacterias, cuya fijación de N puede representar un porcentaje considerable de la fijación anual en bosques boreales (estimada en hasta 24 kg N ha⁻¹ año⁻¹) donde dominan las comunidades de musgos formadores de alfombras (ej., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) (DeLuca et al. 2007; Lindo et al. 2013). En estos mismos ecosistemas boreales se ha observado que la deposición de N resulta en un descenso drástico de las tasas de fijación de N así como en la abundancia de cianobacterias asociadas a estos musgos (DeLuca et al. 2007; Zackrisson et al. 2009; Gundale et al. 2011), mientras que la presencia de una alfombra tapizante de musgos se ha asociado con una mayor retención de N en el sistema (Gundale et al. 2011). Por otra parte, en ecosistemas Mediterráneos, donde la importancia de las comunidades de musgos terrícolas sobre el ciclo del N está mucho menos estudiada, se ha demostrado que tasas de hasta 20 kg N ha⁻¹ año⁻¹ reducen de manera significativa la fijación de N por parte de las comunidades microbianas asociadas al musgo *Tortula squarrosa* (Ochoa-Hueso y Manrique 2013). Sin embargo, por encima de este umbral las tasas de fijación volvieron a aumentar (Ochoa-Hueso y Manrique 2013), lo que podría indicar cambios drásticos en la composición y abundancia de estas comunidades, algo que concuerda con un estudio reciente en el que se manipuló la complejidad trófica de musgos a los que también se sometió a diferentes tratamientos de adición de N (Kardol et al. 2016).

Plantas vasculares

Se han documentado cambios en las comunidades de plantas de todo el mundo en respuesta a la deposición de N (Bobbink et al. 2010), incluyendo un aumento generalizado de la producción vegetal en pastizales (Stevens et al. 2015). Estas alteraciones pueden estar asociadas a estrategias metabólicas, sobre todo en relación al N, y fisiología de las diferentes especies, así como a competencia por los recursos disponibles, incluyendo la luz y el espacio (Bobbink et al. 2010; Farrer et al. 2013). En general, en condiciones de alta deposición de N, las comunidades de plantas altamente diversas adaptadas a las condiciones locales son típicamente reemplazadas por comunidades más pobres dominadas por especies nitrófilas de rápido crecimiento (Stevens et al. 2004; Emmett 2007; Maskell et al. 2010). Un ejemplo muy paradigmático es la sustitución de praderas ricas en especies de dicotiledóneas por comunidades dominadas por gramíneas en amplias zonas de Europa y del Reino Unido, sometidas históricamente a altas tasas de deposición de N (Bobbink et al. 2010). Estos cambios han tenido lugar, sobre todo, en pastizales sobre suelos ácidos (poco tamponados y típicamente dominados por especies de zonas pobres en nutrientes) en los que se ha observado un claro aumento en la dominancia de especies con un índice de Ellenberg N alto (Emmett 2007; Stevens et al. 2011), así como un aumento en el ratio graminoides:forbivos (Stevens et al. 2009b). El índice Ellenberg para el N ordena las plantas a lo largo de un gradiente de disponibilidad de N en función de los valores en que dichas especies alcanzan su máxima abundancia. Por el contrario, los pastizales calcáreos, en general caracterizados por una mayor biodiversidad, se han mostrado algo más resistentes (Stevens et al. 2010) (Fig. 3a). Esta pérdida generalizada de especies, así como la sustitución de unas comunidades por otras, se ha visto tanto en estudios experimentales (Phoenix et al. 2012) como a lo largo de amplios gradientes de deposición, tanto actuales (Stevens et al. 2004; Maskell et al. 2010; Simkin et al. 2016) como históricos teniendo en cuenta la cantidad de N acumulado desde principios del siglo XX (Duprè et al. 2010). En muchos casos, la capacidad de las especies nitrófilas para invadir un ecosistema y desplazar a las especies locales en respuesta a un incremento en la disponibilidad de N está muy condicionada a la suficiente disponibilidad de P en el suelo o a la presencia de otro tipo de perturbación (Ceulemans et al. 2013; Ochoa-Hueso y Man-

rique 2014) (Figs. 3c, f). Otro ejemplo paradigmático es el de los ecosistemas esclerófilos de tipo mediterráneo y desiertos de California, donde un aumento de la deposición de N se ha relacionado con un aumento en la dominancia de gramíneas exóticas procedentes de la cuenca del Mediterráneo, principalmente especies del género *Bromus* (ej., *B. madritensis* y *B. rubens*) (Padgett y Allen 1999; Allen et al. 2007). Estas gramíneas crecen de manera desproporcionada durante la época de lluvias (primavera) para luego secarse durante el característico periodo de sequía estival, lo que aumenta significativamente la cantidad de materia seca muerta que funciona a modo de combustible altamente inflamable. Este combustible vegetal funciona, además, a modo de conector entre arbustos que, en condiciones normales de baja deposición de N, están desconectados por espacios abiertos donde la productividad anual es escasa o prácticamente nula (Rao et al. 2010; Rao y Allen 2010). Esto tiene el potencial para alterar las dinámicas de los fuegos en estos ecosistemas, lo que puede generar cambios drásticos en el paisaje, sobre todo en desiertos, cuya flora y fauna no están adaptadas al fuego (Rao et al. 2010; Rao y Allen 2010) (Fig. 3c, d).

Como ya se ha explicado brevemente, hay varios mecanismos que pueden contribuir a explicar tales cambios en las comunidades de plantas: (i) desajustes nutricionales, principalmente de N en relación al P o al K (Carfrae et al. 2007; Fay et al. 2015; Sardans y Peñuelas 2015); en estas condiciones, la capacidad de las raíces de las plantas para regular la secreción de enzimas tales como la fosfatasa, así como la liberación de ácidos orgánicos de bajo peso molecular que contribuyen a la liberación del P inmovilizado en las arcillas, es especialmente relevante (Johnson et al. 1998, 2010; Phoenix et al. 2003). (ii) Especies adaptadas a bajas concentraciones de N disponible suelen crecer más lentamente y son progresivamente desplazadas por nitrófilas de crecimiento más rápido que, además, tienden a producir una mayor cantidad de biomasa; además, estas plantas nitrófilas suelen producir más semillas, lo que causa cambios adicionales en el banco de semillas del suelo, reforzando los cambios en la composición de la comunidad (Fisher et al. 2009; Ochoa-Hueso y Manrique 2010; Basto et al. 2015). (iii) Un aumento en la disponibilidad de N también puede reducir el tamaño del banco semillas a través del aumento de las tasas de germinación y/o de la descomposición de las semillas por microorganismos promovido por una disminución de la relación C:N de la cubierta seminal (Basto et al. 2015). (iv) Impactos negativos derivados de un alto contenido en amonio en el suelo, principalmente en aquellos lugares en los que en nitrato es la forma de N mineral dominante (Bobbink et al. 2010). (v) Aumento de la sensibilidad a estreses ambientales tales como la sequía, las heladas o las plagas (Bobbink et al. 1998). La importancia relativa de cada uno de estos mecanismos varía en función del tipo de clima, propiedades del suelo, así como la identidad de las especies formadoras de dichas comunidades vegetales (Bobbink et al. 2010).

Un aumento en la deposición de N también suele llevar asociados cambios en las características subterráneas de las plantas. Por ejemplo, pese a que la biomasa total de raíces (principalmente las raíces gruesas, que cumplen una función de soporte, transporte y almacenaje) suele aumentar en respuesta a la adición de N (Li et al. 2015), sobre todo en el caso de plantas herbáceas nitrófilas, la biomasa de raíces finas, que son aquellas que cumplen una función nutricional (captación de agua y nutrientes, interacción con la microbiota del suelo, etc.) suele disminuir en respuesta al N (Li et al. 2015). La relación raíz:tallo también suele disminuir como resultado de cambios en los patrones de asignación de biomasa (Ochoa-Hueso y Manrique 2014; Li et al. 2015). Esto, ligado a la disminución en la biomasa de raíces finas, puede tener importantes consecuencias en respuesta a condiciones de sequía prolongada sobre todo cuando estas sequías tienen lugar tras periodos de intensa precipitación en los que las plantas hacen un uso "lujurioso" del N (Allen et al. 2010). En estas circunstancias, la supervivencia de las plantas, principalmente en especies leñosas, se puede ver comprometida debido a su incapacidad para mantener un balance hídrico favorable debido a unas elevadas tasas de transpiración asociadas al incremento de biomasa aérea (Allen et al. 2010).

Esto se ha descrito sobre todo en coníferas del oeste de Estados Unidos (ej., *Pinus ponderosa*), cuya mortalidad en masa asociada a periodos de intensa sequía en zonas expuestas a la contaminación atmosférica de la ciudad de Los Ángeles ha aumentado en los últimos años, así como su susceptibilidad a otro tipo de estreses tales como el escarabajo de la corteza, que incluye a diversas especies del género *Dendroctonus* (Eatough Jones et al. 2004).

Interacciones planta-microorganismo

Las comunidades de plantas determinan en gran medida la composición, abundancia y estructura de las redes tróficas del suelo a través de sus aportes de hojarasca (tanto aérea como subterránea [aportes de raíces muertas]) y la cantidad y tipo de sus rizodepósitos (Bradford 2016). Estos rizodepósitos incluyen moléculas de señalización frente a la defensa contra patógenos, compuestos de C de bajo peso molecular que "ceban" la actividad microbiana y ácidos orgánicos dirigidos a la liberación de nutrientes adsorbidos en la matriz del suelo como el P (Ke et al. 2015). Por su parte, las comunidades de microorganismos y fauna del suelo también determinan, a su vez, la composición, estructura y abundancia de las comunidades de plantas a través tanto de su control sobre la fijación, reciclado y transferencia de nutrientes esenciales como el N y el P, como de su papel como protectoras o causantes de enfermedades (Ke et al. 2015). Por tanto, cambios en las comunidades de plantas y microorganismos asociados a un aumento en la deposición de N deberían provocar cambios recíprocos en ambas comunidades.

Por su gran importancia para la protección de las plantas frente a patógenos y el aporte de agua y nutrientes esenciales como el P o el N, la asociación que se establece entre las plantas y los hongos formadores de micorrizas (tanto ecto- como endomicorrizas) es especialmente relevante en los ecosistemas terrestres y en la capacidad de estos para almacenar C (Martínez y Pugnaire 2009; Averill et al. 2014). El modelo de equilibrio funcional predice que la adición de N debería resultar en una disminución en la asignación de C a las raíces y, dependiendo de la disponibilidad de P en el suelo, a las micorrizas (Egerton-Warburton et al. 2001; Johnson et al. 2008; Mohan et al. 2014). En este sentido, se ha demostrado que un incremento en la deposición de N suele generar cambios importantes en las comunidades de hongos micorrícicos al hacer el N más disponible para las plantas sin necesidad de que éste sea movilizado por el hongo (Johnson et al. 2008). Estos cambios incluyen una reducción en la biomasa del micelio y número de esporocarpos en hongos ectomicorrícicos (Cox et al. 2010; Gillet et al. 2010; Lilleskov et al. 2011), porcentaje de colonización de las hifas en ecto- y endomicorrizas (Treseder 2004; Li et al. 2015), abundancia de arbusculos (Martínez-García et al. 2015), biovolumen de esporas (Egerton-Warburton et al. 2001), y diversidad de especies (Egerton-Warburton et al. 2001; 2007; Gillet et al. 2010), así como cambios de dominancia en las especies y tipos funcionales (Van Diepen et al. 2011). Por ejemplo, se ha visto que la deposición de N tiene efectos consistentemente negativos sobre las Gigasporaceae, mientras que ciertas especies de *Glomus* o *Acaulospora* menos mutualistas, o incluso parásitas, tienden a proliferar (Egerton-Warburton et al. 2001; Van Diepen et al. 2011). En un estudio coordinado de adición de N llevado a cabo en pastizales de todo el mundo, Leff et al. (2015) reportó una disminución en la abundancia relativa del filo Glomeromycota. Por tanto, en condiciones de un aumento en la deposición de N, las especies típicas de ambientes oligotróficos que dependen de la simbiosis con ecto- o endomicorrizas y que tienen poca capacidad para alterar la asignación de recursos de las estructuras subterráneas a las estructuras aéreas serán desplazadas por especies con menor dependencia e inversión de recursos en micorrizas, y con una capacidad de asignar biomasa más plástica (Egerton-Warburton et al. 2007; Johnson et al. 2008; Tylianakis et al. 2008).

La fijación biológica de N entre leguminosas y rizobios formadores de nódulos es otro tipo de interacción planta-microorganismo que se considera muy sensible a cambios en la disponibilidad de

N (Goergen et al. 2009), aunque se sabe que esta respuesta también depende en gran medida, al igual que en el caso de las micorrizas, de la disponibilidad de P en el suelo (Vitousek et al. 2010). Por tanto, un aumento en la disponibilidad de N allí donde las leguminosas son la fuente principal de N nuevo en el sistema suele conducir a un menor número y biomasa de nódulos fijadores de N, así como a tasas de fijación de N mucho menores debido a una disrupción de la interacción entre los rizobios y la leguminosa. Dependiendo de la capacidad competitiva y la fisiología de las diferentes especies de leguminosas en ausencia de la interacción, esto podría resultar en una disminución de la riqueza y diversidad de este grupo (Suding et al. 2005; Báez et al. 2007).

Invertebrados

Fauna edáfica

El estudio de la biodiversidad del suelo a través del uso combinado de herramientas moleculares de última generación (ej., la metagenómica) y la taxonomía clásica, así como entender las reglas que gobiernan el ensamblaje de comunidades y el papel que juega la biodiversidad en el mantenimiento de funciones clave en los ecosistemas (ej., descomposición de la materia orgánica, reciclado de nutrientes, secuestro de carbono) son, según la FAO, grandes retos de la ecología actual (Ramírez et al. 2015). Los organismos del suelo, que incluyen a la fauna edáfica, son habitualmente ignorados en estudios de biodiversidad a nivel del ecosistema, pese a que normalmente representan la mayor proporción de especies, sobre todo los microorganismos. Son, además, principales agentes controladores de la función ecosistémica, favoreciendo la descomposición de la hojarasca a través de su rotura en fragmentos más pequeños y contribuyendo, por tanto, al reciclado de nutrientes (Wolters 1991; Bardgett y Chan 1999; Ramírez et al. 2015). Como resultado de esta carencia de información generalizada, los estudios que investigan los impactos de la deposición de N sobre la estructura, composición y abundancia de las comunidades de fauna del suelo son aún más escasos (Heneghan y Bolger 1996; Ochoa-Hueso et al. 2014b).

Dado que la deposición de N altera la cantidad y calidad de los aportes de hojarasca (Vourlitis y Fernandez 2012), el contenido en materia orgánica del suelo, y la composición y biomasa de las comunidades locales de plantas y microorganismos (Vourlitis y Pasquini 2009), estas alteraciones deberían traducirse al menos en efectos indirectos de la deposición de N sobre las comunidades de fauna del suelo asociados a cambios en las redes tróficas (Wolters 1991; Cole et al. 2008). Los efectos de la deposición de N sobre la fauna edáfica también pueden operar a través de cambios en el pH del suelo y de la eutrofización (Van Straalen y Verhoef 1997; Xu et al. 2007; Ochoa-Hueso et al. 2014b). Finalmente, cambios en las comunidades de fauna del suelo podrían estar ligados a un efecto directo del aumento de las concentraciones de amonio en el suelo, sobre todo en especies que carecen de cutícula protectora y que, por tanto, son más sensibles a un aumento en las concentraciones de elementos tóxicos (como el amonio) en disolución (Ochoa-Hueso et al. 2014b). Estos grupos incluyen, sobre todo, a las lombrices y nematodos, cuya importancia para la aireación del suelo y la regulación de las redes tróficas edáficas, respectivamente, está ampliamente reconocida. Por otra parte, varios estudios han encontrado una respuesta de tipo carga crítica en la fauna edáfica como resultado de la adición de N, lo que demuestra que el papel de los diferentes mecanismos (tanto directos como indirectos) que explican la respuesta de la fauna edáfica a la deposición de N puede cambiar con los cambios en las tasas de deposición de N (Xu et al. 2007; Ochoa-Hueso et al. 2014b). En un estudio único por la amplitud de grupos evaluados, Eisenhauer et al. (2012) demostró cambios significativos en la diversidad de microartrópodos del suelo en respuesta a la adición de N, así como una reducción en la riqueza de nematodos en condiciones de alto N y alto CO₂, lo que sugiere importantes consecuencias de la interacción entre diversos factores de cambio global sobre la biodiversidad edáfica.

Insectos polinizadores

Uno de los principales servicios ecosistémicos de los que nuestras sociedades dependen es la polinización, llevada a cabo fundamentalmente por insectos herbívoros (Chan et al. 2006; Soliveres et al. 2016). Dado que un aumento en la deposición de N suele llevar asociado un cambio en las comunidades de plantas, así como una reducción en su biodiversidad (Bobbink et al. 2010), es esperable que un aumento en la deposición de N resulte en una alteración de las comunidades de insectos y, sobre todo, en una reducción en su biodiversidad, asociado a un cambio de dominancia de muchas especies especialistas a unas pocas especies generalistas (Pöyry et al. 2017). Cambios en la dominancia de las comunidades de insectos también pueden estar asociados a cambios en la calidad nutricional (mayor contenido de N) de los recursos alimenticios (Throop y Lerdau 2004; Pöyry et al. 2017). Se ha visto que, pese a que en algunos casos un incremento en la disponibilidad de N puede asociarse a una mayor abundancia y calidad de néctar, así como a un mayor número de flores, los efectos negativos sobre la pérdida de diversidad y cambios en la fenología de especies suelen contrarrestar e incluso sobrepasar cualquier efecto positivo (Tylianakis et al. 2008). Muchas especies especialistas de himenópteros y lepidópteros juegan un papel desproporcionadamente importante en relación a su biomasa total en el ecosistema y son con frecuencia las primeras en verse afectadas. Por tanto, un aumento en la deposición de N puede resultar en una cascada de efectos asociados a una disrupción en las redes tróficas tanto de abajo-arriba (cambios en las comunidades de plantas sobre los insectos polinizadores) como de arriba-abajo (ej., cambios en las comunidades de insectos sobre las comunidades de plantas debidos a cambios en las tasas de éxito reproductivo) que reverbera a través de todo el ecosistema (Tylianakis et al. 2008). Se prevé que en el futuro las comunidades de insectos polinizadores estén cada vez más dominadas por especies de gran tamaño, de hábitos dispersivos, multivoltinas, y de hábitos alimenticios generalistas o especializados en plantas nitrófilas (Pöyry et al. 2017).

Interacciones ecológicas, redes tróficas y biodiversidad: Una mirada al futuro del estudio de los efectos de la deposición de N sobre los ecosistemas

Recientemente se ha prestado mucha atención a la necesidad de replantear los modelos ecosistémicos existentes, sobre todo en respuesta al cambio global, de manera que estos nos permitan entender las consecuencias de las actividades humanas en el marco de la complejidad que realmente caracteriza a los ecosistemas. Ecosistemas donde todos los componentes están interconectados entre sí en redes ecológicas por medio de vínculos más o menos fuertes y/o estables, lo que a la postre determina su funcionamiento (Montoya et al. 2006; Bradford 2016). Por tanto, entender los mecanismos que determinan los cambios en la configuración de las redes tróficas asociados a un incremento en la deposición de N, considerando tanto los elementos aéreos como subterráneos, debe de ser una prioridad. En este sentido, se ha visto que es la diversidad de interacciones lo primero que se pierde en respuesta al cambio global, mucho antes de que empiecen siquiera a detectarse cambios en la biodiversidad (Valiente-Banuet et al. 2015; Fig. 2).

En un trabajo ya clásico, Tylianakis et al. (2008) recopilaron una gran cantidad de información sobre los efectos de varios agentes de cambio global sobre las interacciones ecológicas. Como regla general, los autores encontraron que la deposición de N alteró las interacciones competitivas entre plantas y animales, aumentó la infección por patógenos y la herbivoría, y debilitó las interacciones mutualistas (ej., micorrizas y fijación simbiótica de N). En un trabajo más reciente, Ochoa-Hueso (2016) planteó la posibilidad de considerar al mismo tiempo todas las posibles interacciones por pares que se establecen entre los principales constituyentes de un ecosistema usando para ello un Índice de Disrupción del Ecosistema. Allí donde estudios previos habían descrito respuestas poco claras a la adición de N sobre las propiedades del suelo

(pH, fertilidad del suelo) y las comunidades (microorganismos, bio-costra, plantas vasculares y fauna edáfica), se encontró que la adición de N aumentó de manera muy clara y significativa la disrupción (esto es, el desacoplamiento) entre los diferentes constituyentes del ecosistema, incluso en respuesta a tasas bajas de adición de N ($10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$). Este desacoplamiento fue más marcado en el caso de las interacciones bióticas, aquellas que involucran dos constituyentes bióticos, mientras que las interacciones abióticas, aquellas que involucran un constituyente biótico y uno abiótico, fueron más resistentes. En otro estudio llevado a cabo en un bosque templado de los Estados Unidos, 20 años de adición de N aumentó las interacciones bióticas entre bacterias saprofitas, lo que resultó en una comunidad filogenéticamente más dispersa pero cuya red de interacción mostró una topología más agrupada (Freedman et al. 2016).

Uno de los principales retos en el estudio de las consecuencias ecológicas de la deposición de N es poder tener en cuenta la miríada de interacciones positivas, negativas o neutras que se establecen entre los distintos constituyentes del ecosistema a escala local y determinar qué factores modulan los cambios en estas interacciones a escala regional y global. Sólo desde una perspectiva altamente integradora y abrazando la complejidad como una característica inherente a los ecosistemas que determina la aparición de propiedades emergentes clave para su funcionamiento, podremos entender y así hacer frente a las consecuencias de la deposición de N sobre la capacidad de nuestros ecosistemas para generar importantes servicios ecosistémicos de los cuales dependemos, entre los que se incluye la biodiversidad multitrofica. Estas preguntas sólo se podrán responder desde la colaboración estrecha entre expertos en el campo de la taxonomía, la ecología molecular y la ecología de comunidades, así como con expertos en redes ecológicas y teóricos de la ecología, lo que debe abrir, además, nuevas avenidas de investigación que permitan entender cómo responden los ecosistemas al cambio global, incluyendo la deposición de N.

Referencias

- Aguiillaume, L. 2016. La deposición de nitrógeno en encinares Mediterráneos: Cargas e indicadores. *Ecosistemas* 25: 110-113.
- Allen, E.B., Rao, L.E., Steers, R.J., Bytnerowicz, A., Fenn, M.E. 2007. Impacts of Atmospheric Nitrogen Deposition on Vegetation and Soils At Joshua Tree National Park. *Third Mojave Desert science symposium* 78-100.
- Allen, M.F., Allen, E.B., Lansing, J.L., Pregitzer, K.S., Hendrick, R.L., Russ, R.W., Collins, S.L. 2010. Responses to chronic N fertilization of ectomycorrhizal piñon but not arbuscular mycorrhizal juniper in a piñon-juniper woodland. *Journal of Arid Environments* 74: 1170-1176.
- Arróniz-Crespo, M., Leake, J.R.J.R., Horton, P., Phoenix, G.K.G.K. 2008. Bryophyte physiological responses to, and recovery from, long-term nitrogen deposition and phosphorus fertilisation in acidic grassland. *New Phytologist* 180: 864-874.
- Averill, C., Turner, B.L., Finzi, A.C. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505: 543-5.
- Báez, S., Fargione, J., Moore, D.I., Collins, S.L., Gosz, J.R. 2007. Atmospheric nitrogen deposition in the northern Chihuahuan desert: Temporal trends and potential consequences. *Journal of Arid Environments* 68: 640-651.
- Bardgett, R.D., Chan, K.F. 1999. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1007-1014.
- Baron, J.S., Barber, M., Adams, M., Agboola, J.I., Allen, E.B., Bealey, W.J., Bobbink, R. et al. 2014. *Nitrogen deposition, critical loads and biodiversity*. Sutton, M. A., Mason, K. E., Sheppard, L. J., Sverdrup, H., Haeuber, R., Hicks, W. K. (eds.), Springer Netherlands, Dordrecht.
- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science* 325: 416-9.
- Basto, S., Thompson, K., Phoenix, G., Sloan, V., Leake, J., Rees, M. 2015. Long-term nitrogen deposition depletes grassland seed banks. *Nature Communications* 6: 6185.
- Bobbink, R., Ashmore, M., Braun, S., Flückiger, W., Van den Wyngaert, I.J., Den, I.J.J. Van. 2002. *Empirical nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update*.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M. et al. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications* 20: 30-59.
- Bobbink, R., Hornung, M., Roelofs, J.G.M. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717-738.
- Bowker, M.A., Belnap, J., Davidson, D.W., Goldstein, H. 2006. Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: Support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology* 43: 152-163.
- Bradford, M.A. 2016. Revisioning soil food webs. *Soil Biology and Biochemistry* 102: 8-10.
- Brenner, R.E., Boone, R.D., Russ, R.W. 2005. Nitrogen additions to pristine, high-latitude, forest ecosystems: Consequences for soil nitrogen transformations and retention in mid and late succession. *Biogeochemistry* 72: 257-282.
- Carfrae, J.A., Sheppard, L.J., Raven, J.A., Leith, I.D., Crossley, A. 2007. Potassium and phosphorus additions modify the response of *Sphagnum capillifolium* growing on a Scottish ombrotrophic bog to enhanced nitrogen deposition. *Applied Geochemistry* 22: 1111-1121.
- Ceulemans, T., Merckx, R., Hens, M., Honnay, O. 2013. Plant species loss from European semi-natural grasslands following nutrient enrichment - Is it nitrogen or is it phosphorus? *Global Ecology and Biogeography* 22: 73-82.
- Chan, K.M.A., Shaw, M.R., Cameron, D.R., Underwood, E.C., Daily, G.C. 2006. Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biology* 4: 2138-2152.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U. et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Cole, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D. 2008. Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 505-514.
- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E.A., Bidartondo, M.I. 2010. Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecology Letters* 13: 1103-13.
- Dakos, V., Bascompte, J. 2014. Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 17546-51.
- DeLuca, T.H., Zackrisson, O., Gentili, F., Sellstedt, A., Nilsson, M.-C. 2007. Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities. *Oecologia* 152: 121-30.
- Dijkstra, F.A., Hobbie, S.E., Knops, J.M.H., Reich, P.B. 2004. Nitrogen deposition and plant species interact to influence soil carbon stabilization. *Ecology Letters* 7: 1192-1198.
- Dise, N.B., Wright, R.F. 1995. Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management* 71: 153-161.
- Du, E., Vries, W. de, Galloway, J.N., Hu, X., Fang, J. 2014. Changes in wet nitrogen deposition in the United States between 1985 and 2012. *Environmental Research Letters* 9: 95004.
- Dupré, C., Stevens, C.J., Ranke, T., Bleeker, A., Peppler-Lisbach, C., Gowing, D.J.G., Dise, N.B. et al. 2010. Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: The contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology* 16: 344-357.
- Eatough Jones, M., Paine, T.D., Fenn, M.E., Poth, M.A. 2004. Influence of ozone and nitrogen deposition on bark beetle activity under drought conditions. *Forest Ecology and Management* 200: 67-76.
- Edmondson, J.L.L., Carroll, J.A.A., Price, E.A.C.A.C., Caporn, S.J.M.J.M. 2010. Bio-indicators of nitrogen pollution in heather moorland. *The Science of the total environment* 408: 6202-9.
- Egerton-Warburton, L.M., Graham, R.C., Allen, E.B., Allen, M.F. 2001. Reconstruction of the historical changes in mycorrhizal fungal communities under anthropogenic nitrogen deposition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268: 2479-84.
- Egerton-Warburton, L.M., Johnson, N.C., Allen, E.B. 2007. Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: A cross-site test in five grasslands. *Ecological Monographs* 77: 527-544.

- Eisenhauer, N., Milcu, A., Sabais, A.C.W., Bessler, H., Brenner, J., Engels, C., Klärner, B. et al. 2011. Plant diversity surpasses plant functional groups and plant productivity as driver of soil biota in the long term. *PLoS ONE* 6: 15-18.
- Eisenhauer, N., Cesarz, S., Koller, R., Worm, K., Reich, P.B. 2012. Global change belowground: Impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Global Change Biology* 18: 435-447.
- Emmett, B.A. 2007. Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems: Some recent findings and their implications for our conceptual framework. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus* 7: 99-109.
- Eugercios Silva, A., Álvarez-Cobelas, M., Montero González, E. 2017. Impactos del nitrógeno agrícola en los ecosistemas acuáticos. *Ecosistemas* 26(1): 37-44. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.06.
- Farrer, E.C., Herman, D.J., Franzova, E., Pham, T., Suding, K.N. 2013. Nitrogen deposition, plant carbon allocation, and soil microbes: Changing interactions due to enrichment. *American journal of botany* 100: 1458-70.
- Fay, P.A., Prober, S.M., Harpole, W.S., Knops, J.M.H., Bakker, J.D., Borer, E.T., Lind, E.M. et al. 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants* 1: 15080.
- Field, C.D., Dise, N.B., Payne, R.J., Britton, A.J., Emmett, B.A., Helliwell, R.C., Hughes, S. et al. 2014. The role of nitrogen deposition in widespread plant community change across semi-natural habitats. *Ecosystems* 17: 864-877.
- Fierer, N., Lauber, C.L., Ramirez, K.S., Zaneveld, J., Bradford, M.A., Knight, R. 2012. Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients. *The ISME Journal* 6: 1007-1017.
- Fisher, J.L., Loneragan, W.A., Dixon, K., Veneklaas, E.J. 2009. Soil seed bank compositional change constrains biodiversity in an invaded species-rich woodland. *Biological Conservation* 142: 256-269.
- Fowler, D., Coyle, M., Skiba, U., Sutton, M.A., Cape, J.N., Reis, S., Sheppard, L.J. et al. 2013. The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 368: 20130164.
- Fowler, D., Steadman, C.E., Stevenson, D., Coyle, M., Rees, R.M., Skiba, U.M., Sutton, M. a. et al. 2015. Effects of global change during the 21st century on the nitrogen cycle. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions* 15: 1747-1868.
- Fрати, L., Santoni, S., Nicolardi, V., Gaggi, C., Brunialti, G., Guttova, A., Gaudino, S. et al. 2007. Lichen biomonitoring of ammonia emission and nitrogen deposition around a pig stockfarm. *Environmental Pollution* 146: 311-316.
- Freedman, Z.B., Zak, D.R. 2015. Atmospheric N deposition alters connectance, but not functional potential among saprotrophic bacterial communities. *Molecular Ecology* 24:
- Freedman, Z.B., Upchurch, R.A., Zak, D.R., Cline, L.C. 2016. Anthropogenic N deposition slows decay by favoring bacterial metabolism: Insights from metagenomic analyses. *Frontiers in Microbiology* 7: 259.
- Fridley, J.D., Grime, J.P., Askew, A.P., Moser, B., Stevens, C.J. 2011. Soil heterogeneity buffers community response to climate change in species-rich grassland. *Global Change Biology* 17: 2002-2011.
- García-Velázquez, L., Gallardo, A. 2017. El ciclo global del nitrógeno. Una visión para el ecólogo terrestre. *Ecosistemas* 26(1): 4-6.
- Gillet, F., Peter, M., Ayer, F., Büttler, R., Egli, S. 2010. Long-term dynamics of aboveground fungal communities in a subalpine Norway spruce forest under elevated nitrogen input. *Oecologia* 164: 499-510.
- Gilman, S.E., Urban, M.C., Tewksbury, J., Gilchrist, G.W., Holt, R.D. 2010. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 325-31.
- Goergen, E., Chambers, J.C., Blank, R. 2009. Effects of water and nitrogen availability on nitrogen contribution by the legume, *Lupinus argenteus* Pursh. *Applied Soil Ecology* 42: 200-208.
- Gruber, N., Galloway, J.N. 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature* 451: 293-296.
- Gundale, M.J., DeLuca, T.H., Nordin, A. 2011. Bryophytes attenuate anthropogenic nitrogen inputs in boreal forests. *Global Change Biology* 17: 2743-2753.
- Heneghan, L., Bolger, T. 1996. Effect of components of «acid rain» on the contribution of soil microarthropods to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology* 33: 1329-1344.
- Horswill, P., O'Sullivan, O., Phoenix, G.K., Lee, J.A., Leake, J.R. 2008. Base cation depletion, eutrophication and acidification of species-rich grasslands in response to long-term simulated nitrogen deposition. *Environmental Pollution* 155: 336-349.
- Hunter, M.D., Price, P.W. 1992. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- Janssens, I.A., Dieleman, W., Luyssaert, S., Subke, J., Reichstein, M., Ceulemans, R., Ciais, P. et al. 2010. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience* 3: 315-322.
- Jian, S., Li, J., Chen, J., Wang, G., Mayes, M.A., Dzantor, K.E., Hui, D., Luo, Y. 2016. Soil extracellular enzyme activities, soil carbon and nitrogen storage under nitrogen fertilization: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 101: 32-43.
- Johansson, O., Palmqvist, K., Olofsson, J. 2012. Nitrogen deposition drives lichen community changes through differential species responses. *Global Change Biology* 18: 2626-2635.
- Johnson, D., Leake, J.R., Lee, J.A., Campbell, C.D. 1998. Changes in soil microbial biomass and microbial activities in response to 7 years simulated pollutant nitrogen deposition on a heathland and two grasslands. *Environmental Pollution* 103: 239-250.
- Johnson, D., Moore, L., Green, S., Leith, I.D., Sheppard, L.J. 2010. Direct and indirect effects of ammonia, ammonium and nitrate on phosphatase activity and carbon fluxes from decomposing litter in peatland. *Environmental Pollution* 158: 3157-63.
- Johnson, N.C., Rowland, D.L., Corkidi, L., Allen, E.B. 2008. Plant winners and losers during grassland N-eutrophication differ in biomass allocation and mycorrhizas. *Ecology* 89: 2868-2878.
- Jones, L., Provins, A., Holland, M., Mills, G., Hayes, F., Emmett, B., Hall, J. et al. 2014. A review and application of the evidence for nitrogen impacts on ecosystem services. *Ecosystem Services* 7: 76-88.
- Jovan, S., McCune, B. 2005. Air-quality bioindication in the greater Central Valley of California, with epiphytic macrolichen communities. *Ecological Applications* 15: 1712-1726.
- Kardol, P., Spitzer, C.M., Gundale, M.J., Nilsson, M.-C., Wardle, D.A., Gessner, M. 2016. Trophic cascades in the bryosphere: The impact of global change factors on top-down control of cyanobacterial N₂-fixation. *Ecology Letters* 19: 967-976.
- Ke, P.-J., Miki, T., Ding, T.-S. 2015. The soil microbial community predicts the importance of plant traits in plant-soil feedback. *New phytologist* 206: 329-41.
- Knorr, M., Frey, S.D.S., Curtis, P.S. 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis. *Ecology* 86: 3252-3257.
- Koehler, B., Corre, M.D., Veldkamp, E., Wullaert, H., Wright, S.J. 2009. Immediate and long-term nitrogen oxide emissions from tropical forest soils exposed to elevated nitrogen input. *Global Change Biology* 15: 2049-2066.
- LeBauer, D.S., Treseder, K.K. 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89: 371-9.
- Leff, J.W., Jones, S.E., Prober, S.M., Barberán, A., Borer, E.T., Firn, J.L. 2015. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* 112: 10967-10972.
- Li, W., Jin, C., Guan, D., Wang, Q., Wang, A., Yuan, F., Wu, J. 2015. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 82: 112-118.
- Lilleskov, E.A., Hobbie, E.A., Horton, T.R. 2011. Conservation of ectomycorrhizal fungi: Exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology* 4: 174-183.
- Limpens, J., Granath, G., Gunnarsson, U., Aerts, R., Bayley, S., Bragazza, L., Bubier, J. et al. 2011. Climatic modifiers of the response to nitrogen deposition in peat-forming sphagnum mosses: A meta-analysis. *New Phytologist* 191: 496-507.
- Lindo, Z., Nilsson, M.C., Gundale, M.J. 2013. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Global Change Biology* 19: 2022-2035.
- Lu, X., Mo, J., Gilliam, F., Fang, H., Zhu, F. 2012. Nitrogen addition shapes soil phosphorus availability in two reforested tropical forests in southern China. *Biotropica* 44: 302-311.

- Liu, X., Zhang, Y., Han, W., Tang, A., Shen, J., Cui, Z., Vitousek, P. et al. 2013. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature* 494(7438):459-62.
- Liu, L., Luo, Y., Niu, S., Classen, A.T., Dukes, J.S., Kardol, P., Liu, L. et al. 2016. Global patterns and substrate-based mechanisms of the terrestrial nitrogen cycle. *Ecology Letters* 19: 697-709.
- Maaroufi, N.I., Nordin, A., Hasselquist, N.J., Bach, L.H., Palmqvist, K., Gundale, M.J. 2015. Anthropogenic nitrogen deposition enhances carbon sequestration in boreal soils. *Global change biology* 21: 3169-3180.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Cantón, Y., Castillo-Monroy, A.P., Cortina, J., Escolar, C., Escudero, A. et al. 2011. Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments* 75: 1282-1291.
- Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., Garcia-Gomez, M. et al. 2012. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335: 214-218.
- Malik, A.A., Chowdhury, S., Schlager, V., Oliver, A., Puissant, J., Mellado Vázquez, P.G., Jehmlich, N. et al. 2016. Soil fungal:bacterial ratios are linked to altered carbon cycling. *Frontiers in Microbiology* 7: 1247.
- Martínez, L.B., Pugnaire, F.I. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 18: 44-54.
- Martínez-García, L.B., Ochoa-Hueso, R., Manrique, E., Pugnaire, F.I. 2015. Different mycorrhizal fungal strains determine plant community response to nitrogen and water availability. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 178: 146-154.
- Maskell, L.C., Smart, S.M., Bullock, J.M., Thompson, K., Stevens, C.J. 2010. Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. *Global Change Biology* 16: 671-679.
- Mohan, J.E., Cowden, C.C., Baas, P., Dawadi, A., Frankson, P.T., Helmick, K., Hughes, E. et al. 2014. Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: Mini-review. *Fungal Ecology* 10: 3-19.
- Montoya, J.M., Pimm, S.L., Solé, R. V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-64.
- Nilsson, L.O., Wallander, H., Bååth, E., Falkengren-Grerup, U. 2006. Soil N chemistry in oak forests along a nitrogen deposition gradient. *Biogeochemistry* 80: 43-55.
- Ochoa-Hueso, R. 2016. Non-linear disruption of ecological interactions in response to nitrogen deposition. *Ecology* 87: 2802-2814.
- Ochoa-Hueso, R., Manrique, E. 2010. Nitrogen fertilization and water supply affect germination and plant establishment of the soil seed bank present in a semi-arid Mediterranean scrubland. *Plant Ecology* 210: 263-273.
- Ochoa-Hueso, R., Manrique, E. 2013. Effects of nitrogen deposition on growth and physiology of *Pleurochaete squarrosa* (Brid.) Lindb., a terricolous moss from Mediterranean ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution* 224: 1492.
- Ochoa-Hueso, R., Manrique, E. 2014. Impacts of altered precipitation, nitrogen deposition and plant competition on a Mediterranean seed bank. *Journal of Vegetation Science* 25: 1289-1298.
- Ochoa-Hueso, R., Hernandez, R.R., Pueyo, J.J., Manrique, E. 2011. Spatial distribution and physiology of biological soil crusts from semi-arid central Spain are related to soil chemistry and shrub cover. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1894-1901.
- Ochoa-Hueso, R., Maestre, F.T., De Los Ríos, A., Valea, S., Theobald, M.R., Vivanco, M.G., Manrique, E., Bowker, M.A. 2013a. Nitrogen deposition alters nitrogen cycling and reduces soil carbon content in low-productivity semiarid Mediterranean ecosystems. *Environmental Pollution* 179: 185-193.
- Ochoa-Hueso, R., Stevens, C.J., Ortiz-Llorente, M.J., Manrique, E. 2013b. Soil chemistry and fertility alterations in response to N application in a semiarid Mediterranean shrubland. *Science of the Total Environment* 452-453: 78-86.
- Ochoa-Hueso, R., Arróniz-Crespo, M., Bowker, M.A.M.A., Maestre, F.T.F.T., Pérez-Corona, M.E.E., Theobald, M.R., Vivanco, M.G.M.G., Manrique, E. 2014a. Biogeochemical indicators of elevated nitrogen deposition in semiarid Mediterranean ecosystems. *Environmental Monitoring and Assessment* 186: 5831-5842.
- Ochoa-Hueso, R., Rocha, I., Stevens, C.J., Manrique, E., Lucíañez, M.J. 2014b. Simulated nitrogen deposition affects soil fauna from a semiarid Mediterranean ecosystem in central Spain. *Biology and Fertility of Soils* 50: 191-196.
- Ochoa-Hueso, R., Delgado-Baquerizo, M., Gallardo, A., Bowker, M.A., Maestre, F.T. 2015. Climatic conditions, soil fertility and atmospheric nitrogen deposition largely determine the structure and functioning of microbial communities in biocrust-dominated Mediterranean drylands. *Plant and Soil* 399: 271-282.
- Padgett, P.E., Allen, E.B. 1999. Differential responses to nitrogen fertilization in native shrubs and exotic annuals common to mediterranean coastal sage scrub of California. *Plant Ecology* 144: 93-101.
- Pearce, I.S.K.S.K., Woodin, S.J.J., Van Der Wal, R. 2003. Physiological and growth responses of the montane bryophyte *Racomitrium lanuginosum* to atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist* 160: 145-155.
- Phoenix, G.K., Booth, R.E., Leake, J.R., Read, D.J., Grime, J.P., Lee, J.A. 2003. Effects of enhanced nitrogen deposition and phosphorus limitation on nitrogen budgets of semi-natural grasslands. *Global Change Biology* 9: 1309-1321.
- Phoenix, G.K., Hicks, W.K., Cinderby, S., Kuylensstierna, J.C.I., Stock, W.D., Dentener, F.J., Giller, K.E. et al. 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: The need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Global Change Biology* 12: 470-476.
- Phoenix, G.K.G.K., Emmett, B.A.B.A., Britton, A.J.A.J., Caporn, S.J.M.S.J.M., Dise, N.B.N.B., Helliwell, R., Jones, L. et al. 2012. Impacts of atmospheric nitrogen deposition: Responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. *Global Change Biology* 18: 1197-1215.
- Pilkington, M.G., Caporn, S.J.M., Carroll, J.A., Cresswell, N., Lee, J.A., Ashenden, T.W., Brittain, S.A. et al. 2005. Effects of increased deposition of atmospheric nitrogen on an upland moor: Leaching of N species and soil solution chemistry. *Environmental Pollution* 135: 29-40.
- Pinho, P., Augusto, S., Martins-Loução, M.A., Pereira, M.J., Soares, A., Máguas, C., Branquinho, C. 2008. Causes of change in nitrophytic and oligotrophic lichen species in a Mediterranean climate: Impact of land cover and atmospheric pollutants. *Environmental Pollution* 154: 380-389.
- Pitcairn, C., Fowler, D., Leith, I., Sheppard, L., Tang, S., Sutton, M., Famulari, D. 2006. Diagnostic indicators of elevated nitrogen deposition. *Environmental Pollution* 144: 941-950.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- Pöry, J., Carvalheiro, L.G., Heikkinen, R.K., Kühn, I., Kuussaari, M., Schweiger, O., Valtonen, A. et al. 2017. The effects of soil eutrophication propagate to higher trophic levels. *Global Ecology and Biogeography* 26: 18-30.
- Ramirez, K.S., Lauber, C.L., Knight, R., Bradford, M.A., Fierer, N. 2010. Consistent effects of nitrogen fertilization on soil bacterial communities in contrasting systems. *Ecology* 91: 3414-3463.
- Ramirez, K.S., Craine, J.M., Fierer, N. 2012. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes. *Global Change Biology* 18: 1918-1927.
- Ramirez, K.S., Döring, M., Eisenhauer, N., Gardi, C., Ladau, J., Leff, J.W., Lentendu, G. et al. 2015. Toward a global platform for linking soil biodiversity data. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 91.
- Rao, L.E., Allen, E.B. 2010. Combined effects of precipitation and nitrogen deposition on native and invasive winter annual production in California deserts. *Oecologia* 162: 1035-46.
- Rao, L.E., Allen, E.B., Meixner, T. 2010. Risk-based determination of critical nitrogen deposition loads for fire spread in southern California deserts. *Ecological Applications* 20: 1320-35.
- Reed, S.C., Maestre, F.T., Ochoa-Hueso, R., Kuske, C.R., Darrouzet-Nardi, A., Oliver, M., Darby, B. et al. 2016. Biocrusts in the context of global change. En: Weber, B. (ed.), *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, pp. 451-476. Springer International Publishing Switzerland.
- Saavedra, S., Rohr, R.P., Dakos, V., Bascompte, J. 2013. Estimating the tolerance of species to the effects of global environmental change. *Nature communications* 4: 2350.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E. et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

- Sardans, J., Peñuelas, J. 2015. Potassium: A neglected nutrient in global change. *Global Ecology and Biogeography* 24: 261-275.
- Schuur, E.A.G., Bockheim, J., Canadell, J.G., Euskirchen, E., Field, C.B., Goryachkin, S.V., Hagemann, S. et al. 2008. Vulnerability of permafrost carbon to climate change: Implications for the global carbon cycle. *BioScience* 58(8): 701-714.
- Simkin, S.M., Allen, E.B., Bowman, W.D., Clark, C.M., Belnap, J., Brooks, M.L., Cade, B.S. et al. 2016. Conditional vulnerability of plant diversity to atmospheric nitrogen deposition across the USA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113: 4086-4091.
- Sinsabaugh, R., Zak, D., Gallo, M., Lauber, C., Amonette, R. 2004. Nitrogen deposition and dissolved organic carbon production in northern temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1509-1515.
- Soliveres, S., Plas, F. Van Der, Manning, P., Prati, D., Gossner, M.M., Renner, S.C., Alt, F. et al. 2016. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature* 536: 456-459.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O., Gowing, D.J. 2004. Impact of nitrogen deposition on the richness of grasslands. *Science* 303: 1876-1879.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Gowing, D.J.G., Mountford, J. O. 2006. Loss of forb diversity in relation to nitrogen deposition in the UK: Regional trends and potential controls. *Global Change Biology* 12: 1823-1833.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Gowing, D.J. 2009a. Regional trends in soil acidification and exchangeable metal concentrations in relation to acid deposition rates. *Environmental Pollution* 157: 313-319.
- Stevens, C.J., Maskell, L.C., Smart, S.M., Caporn, S.J.M., Dise, N.B., Gowing, D.J.G. 2009b. Identifying indicators of atmospheric nitrogen deposition impacts in acid grasslands. *Biological Conservation* 142: 2069-2075.
- Stevens, C.J., Thompson, K., Grime, J.P., Long, C.J., Gowing, D.J.G. 2010. Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Functional Ecology* 24: 478-484.
- Stevens, C., Duprè, C., Gaudnik, C., Dorland, E., Dise, N., Gowing, D., Bleeker, A. et al. 2011. Changes in species composition of European acid grasslands observed along a gradient of nitrogen deposition. *Journal of Vegetation Science* 22: 207-215.
- Stevens, C.J., Lind, E.M., Hautier, Y., Harpole, W.S., Borer, E.T., Hobbie, S., Seabloom, E.W. et al. 2015. Anthropogenic nitrogen deposition predicts local grassland primary production worldwide. *Ecology* 96: 1459-1465.
- Van Straalen, N.M., Verhoef, H.A. 1997. The development of a bioindicator system for soil acidity based on arthropod pH preferences. *Journal of Applied Ecology* 34: 217-232.
- Stursova, M., Crenshaw, C.L., Sinsabaugh, R.L. 2006. Microbial responses to long-term N deposition in a semiarid grassland. *Microbial ecology* 51: 90-8.
- Suding, K.N., Collins, S.L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E.E., Gross, K.L., Milchunas, D.G., Pennings, S. 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 4387-4392.
- Throop, H.L., Lerdau, M.T. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: Implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems* 7: 109-133.
- Tian, H., Lu, C., Ciais, P., Michalak, A.M., Canadell, J.G., Saikawa, E., Huntzinger, D.N. et al. 2016. The terrestrial biosphere as a net source of greenhouse gases to the atmosphere. *Nature* 531(7593):225-228.
- Treseder, K.K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist* 164: 347-355.
- Treseder, K.K. 2008. Nitrogen additions and microbial biomass: A meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters* 11: 1111-1120.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B. et al. 2015. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307.
- Varela, Z., Arand, S.C., Estébanez Pérez, B., Medina, N.G., Boquete, M.T. 2017. Empleo de criptógamas como herramienta ecológica de biomonitorización del depósito de nitrógeno en la península ibérica. *Ecosistemas* 26(1): 45-54. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.07.
- Vitousek, P.M., Porder, S., Houlton, B.Z., Chadwick, O.A. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications: a publication of the Ecological Society of America* 20: 5-15.
- Vourlitis, G.L., Pasquini, S.C. 2009. Experimental dry-season N deposition alters species composition in southern Californian mediterranean-type shrublands. *Ecology* 90: 2183-2189.
- Vourlitis, G.L., Fernandez, J.S. 2012. Changes in the soil, litter, and vegetation nitrogen and carbon concentrations of semiarid shrublands in response to chronic dry season nitrogen input. *Journal of Arid Environments* 82: 115-122.
- Vourlitis, G.L., Zorba, G., Pasquini, S.C., Mustard, R. 2007. Chronic nitrogen deposition enhances nitrogen mineralization potential of semiarid shrubland soils. *Soil Science Society of America Journal* 71: 836.
- Van Der Wal, R., Pearce, I.S.K., Brooker, R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia* 142: 159-68.
- van der Wal, A., Geydan, T.D., Kuyper, T.W., de Boer, W. 2013. A thready affair: Linking fungal diversity and community dynamics to terrestrial decomposition processes. *FEMS Microbiology Reviews* 37: 477-494.
- Van Diepen, L.T.A., Lilleskov, E.A., Pregitzer, K.S. 2011. Simulated nitrogen deposition affects community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in northern hardwood forests. *Molecular Ecology* 20: 799-811.
- Waldrop, M.P., Zak, D.R. 2006. Response of oxidative enzyme activities to nitrogen deposition affects soil concentrations of dissolved organic carbon. *Ecosystems* 9: 921-933.
- Wang, H., Yu, L., Zhang, Z., Liu, W., Chen, L., Cao, G., Yue, H. et al. 2016. Molecular mechanisms of water table lowering and nitrogen deposition in affecting greenhouse gas emissions from a Tibetan alpine wetland. *Global Change Biology*.
- Wei, C., Yu, Q., Bai, E., Lü, X., Li, Q., Xia, J., Kardol, P. et al. 2013. Nitrogen deposition weakens plant-microbe interactions in grassland ecosystems. *Global change biology* 19: 3688-97.
- Wolters, V. 1991. Biological processes in two beech forest soils treated with simulated acid rain—A laboratory experiment with *Isotoma tigrina* (Insecta, Collembola). *Soil Biology and Biochemistry* 23: 381-390.
- Xu, G.L., Mo, J.M., Fu, S.L., Per, G., Zhou, G.Y., Xue, J.H. 2007. Response of soil fauna to simulated nitrogen deposition: A nursery experiment in subtropical China. *Journal of Environmental Sciences* 19: 603-609.
- Zackrisson, O., Deluca, T.H., Gentili, F., Sellstedt, A., Jäderlund, A. 2009. Nitrogen fixation in mixed *Hylocomium splendens* moss communities. *Oecologia* 160: 309-319.
- Zak, D.R., Pregitzer, K.S., Burton, A.J., Edwards, I.P., Kellner, H. 2011. Microbial responses to a changing environment: Implications for the future functioning of terrestrial ecosystems. *Fungal Ecology* 4: 386-395.