Facultad de Ciencias Experimentales

Grado en Ciencias Ambientales

UNIVERSIDAD DE JAÉN
Facultad de Ciencias Experimentales

Trabajo Fin de Grado

Sinergismo entre la disponibilidad de nutrientes y calidad de la materia orgánica con la tasa de respiración en suelos con niveles contrastados de carbono orgánico

Alumno: María del Rosario Moya Jiménez

Junio, 2014

UNIVERSIDAD DE JAÉN

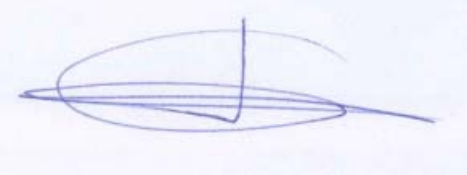
FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES

GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

Trabajo Fin de Grado

Sinergismo entre la disponibilidad de nutrientes y calidad de la materia orgánica con la tasa de respiración en suelos con niveles contrastados de carbono orgánico

María del Rosario Moya Jiménez



Jaén, Junio-Julio 2014

ÍNDICE

1. **RESUMEN** ……. 3

2. **INTRODUCCIÓN**…… 4
   - **2.1. Breve historia del *priming effect***…… 4
   - **2.2. Tipos de *priming effect***…….. 5
   - **2.3. El papel de los microorganismos en el *priming effect***……8
   - **2.4. El efecto de los factores bióticos y abióticos en el *primin effect***……...10
   - **2.5. Importancia del *priming effect* en la situación actual de cambio global**……. 12
   - **2.6. El olivar como escenario del *priming effect***…… 14
   - **2.7. Aportes de nutrientes y fuentes de carbono orgánico en los suelos de olivar**…… 14

3. **OBJETIVOS**…… 15

4. **MATERIALES Y MÉTODOS**……..16
   - **4.1. Diseño experimental y descripción de la experiencia**…….. 16
   - **4.2. Recogida y procesamiento de las muestras**…… 17
     - *4.2.1. Recogida de las muestras en el campo*……..17
     - *4.2.2. Determinación de varialbles físico químicas*…….. 18
     - *4.2.3. Medida de la respiración*…… 19
     - *4.2.4. Estimación del priming effect*…….. 20
   - **4.3. Análisis estadístico**……...20

5. **RESULTADOS**……. 21
   - **5.1. Respiración en suelos con niveles de carbono orgánico contrastados**…… 21
   - **5.2. Efecto de la adición de nutrientes en la respiración en suelos con niveles de carbono orgánico contrastados**…… 22
     - 5.2.1. Respiración acumulada en suelos con distintos materiales…… 22
     - 5.2.2. Tasa de respiración en suelos con distintos materiales…….. 23
   - **5.3. Efecto de la adición de fuentes de carbono de calidad contrastada en la respiración del suelo** 24
     - 5.3.1. Respiración acumulada en suelos con distintos materiales…….. 24
     - 5.3.2. Tasa de respiración de los suelos con distintos materiales…… 25
   - **5.4. Efectos combinados de la adición de fuentes de carbono de calidad contrastada y nutrientes en la emisión acumulada de CO_2 al medio**…….. 26
   - **5.5. Efectos combinados de la adición de fuentes de carbono de calidad contrastada y nutrientes en la tasa de respiración del suelo** …….. 28
   - **5.6. Sentido y magnitud del priming effect según nutrientes y fuentes de carbono orgánico de calidad contrastada**…….. 30
     - *5.6.1. Valores esperados y observados de respiración según nutrientes*…….. 30
     - *5.6.2. Sentido y magnitud del priming effect según nutrientes*……. 33
     - *5.6.3. Valores esperados y observados de respiración según adición de fuentes de carbono de calidad contrastada*……. 34
     - *5.6.4. Sentido y magnitud del priming effect según adición de fuentes de carbono de calidad contrastada* ……36

6. **DISCUSIÓN**…….. 37
   - **6.1. Efecto del contenido en C orgánico del suelo, de la adición de nutrientes (N y P en distintas condiciones) y/o fuentes de materia orgánica de diferentes calidades (relación C/N) sobre la actividad microbiana del suelo en términos de tasa de respiración del suelo**…….. 37
   - **6.2. Efecto del contenido en C orgánico del suelo, de la adición de nutrientes (N y P en distintas condiciones) y/o fuentes de materia orgánica de diferentes calidades (relación C/N) sobre la actividad microbiana del suelo en términos de respiración acumulada del suelo**……. 39
   - **6.3. *Priming effect* producido según contenido en C orgánico del suelo, adición de nutrientes (N y P en distintas condiciones) y/o fuentes de materia orgánica de diferentes calidades (relación C/N) sobre la actividad microbiana del suelo**…… 43
   - **6.4. Efecto de las diferentes formas de gestión del olivar en la actividad microbiana del suelo.** 45

7. **CONCLUSIONES**……. 46

8. **BIBLIOGRAFÍA**……. 47

1. RESUMEN

El *priming effect* (PE) es el cambio de las emisiones de CO_2 (positivas o negativas) de un suelo debido a cambios en la composición y/o actividad microbiana que se dan tras la adición de una fuente de materia orgánica o nutrientes. Para comprender mejor los efectos del contenido en carbono orgánico del suelo (suelo con bajo y alto contenido), la calidad de la materia orgánica (restos de vegetación con bajo, medio y alta relación carbono/nitrógeno) añadida y la disponibilidad de nutrientes (sin y con nitrógeno, fósforo y nitrógeno y fósforo) en el suelo sobre el PE en el suelo, en especial sobre los suelos de olivar, se diseñó una experiencia manipulativa en la que se midió la respiración del suelo (emisiones de CO_2) y se evaluó la magnitud y el sentido del PE.

Los resultados obtenidos nos ayudaron a comprender el comportamiento microbiano de los suelos. En general se encontraron diferencias significativas para todas las fuentes de variación. Los mayores incrementos en la respiración los producían la adición de restos de vegetación con bajo (leguminosa) y media(restos vegetales) relación carbono/nitrógeno. Aunque la presencia de nutrientes disponibles enel suelo no originó muchas diferencias en la respiración, la adición de éstos junto a las fuentes de Corg de calidades contrastadas aumentó considerablemente la emisión de CO_2, especialmente en el suelo de bajo contenido en Corg. Finalmente, para todos los casos, hubo un patrón temporal claro en la magnitud y sentido del PE, siendo positivo al principio de la incubación y decreciente con el tiempo hasta alcanzar valores negativos o cercanos a cero.

1. ABSTRACT

The *Priming effect* (PE) is defined as the change in the CO_2 emissions (positive or negative) in a soil due to changes in the microbial composition/activity after the addition of a source of organic matter or nutrients. In order to understand the effects of soil organic carbon content (low and high soil organic carbon content), the quality of a source of organic matter (plant remains of low, medium and high carbon-to-nitrogen ratio) and the soil nutrient availability on the magnitude of the PE, a manipulative experiment was designed. Soil CO_2 emission was evaluated in soils under different combination of the levels of the above mentioned sources of variation and the magnitude of the PE was calculated.

The results have helped to understand the microbial activity regarding to carbon cycling after organic matter amendments. In general, we found significant effect in the CO_2 emissions due to each source of variation. The addition of low (legume residues) and medium (other non-legume plant residues) carbon-to-nitrogen ratio produced the largest increases in soil CO_2 emission. Whereas the supply of nutrients to the soil samples did not cause many differences in soil respiration, when combined with these sources of organic carbon of contrasted quality, soil CO_2 increased markedly, especially in the soil with low organic carbon content. Finally, for all the cases, there was a clear temporal pattern in the magnitude of the PE which consist of relatively high and positive values during the first after the organic matter addition and tended to be neutral or even negative onwards.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Breve historia del *priming effect*.

Se conoce como *priming effect* (PE) al efecto a corto plazo que se produce en la emisión de CO_2 tras la adición de fuente de materia orgánica u otros compuestos (tales como nutrientes) al medio debido a cambio en la fisiología de la comunidad microbiana. Éste efecto puede ser sinérgico (es decir, la emisión de CO_2 es superior a la esperada) o antagonista (la emisión de CO_2 es inferior a la esperada).

Desde su descubrimiento se han usado muchos términos para definir este fenómeno: *priming action, added nitrogen interaction* (ANI), *extra N*, *additional N*, etc. Pero fue Bingemann et al. (1953) el que le dio el nombre por el que se conoce actualmente: "*priming effect*"(Kuzyakov et al. 2000).

El fenómeno fue descubierto por Löhnis en 1926 (Löhnis, 1926) mientras estudiaba la mineralización de los restos de una especie de leguminosa (abono verde). En este estudio se observó un incremento en la mineralización del humus de N debido a la adicción de residuos orgánicos de plantas al suelo. Como muchas veces pasa en la ciencia, tras su descubrimiento, el fenómeno de PE pasó un largo tiempo en el olvido. Fue gracias a los trabajos de Broadbent (Broadbent and Norman, 1946; Broadbent, 1947, 1956; Broadbent and Bartholomew, 1948) que su

estudio volvió a tener interés. Jenkinson et al. (1985) revisó un gran número de publicaciones que intentaban dar respuesta al qué, cómo, por qué, cuándo y dónde de éste fenómeno (Figura 1). Este estudio puso de manifiesto la importancia de las interrelaciones entre los microorganismos y el suelo a través del nitrógeno como elemento de conexión. Desde entonces han ido apareciendo numerosos estudios que intentan explicar los fenómenos de sinergismo y antagonismo en la dinámica del carbono (C) (Bell et al. 2003; Brant et al. 2006; Fontaine et al. 2007), del nitrógeno(N) (Kuzyakov, 2002; De Nobili et al. 2001), y otros nutrientes (Fokin and Radzhabova, 1996; O'Don-nell et al., 1994); de la estabilidad y disponibilidad del C del medio suelo (Gómez Rey et al. 2013); de la renovación de la biomasa microbiana (De Nobili et al. 2001; Fontaine et al. 2003); y de los efectos que este fenómeno podrían originar en el medio ambiente (Cheng 1999; Paterson et al. 1997).

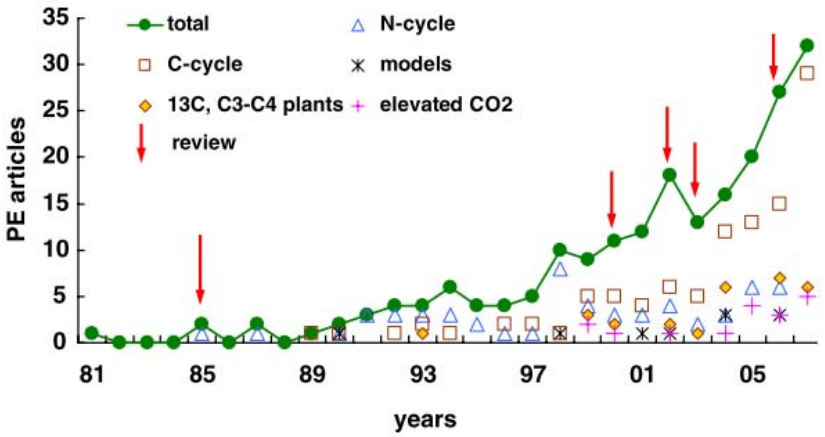


Figura 1. Número de *papers* publicados relacionados con el *priming effect* desde 1980 hasta finales de 2007. Figura tomada de (Blagodatskaya y Kuzyakov(2008).

Gracias al descubrimiento del PE han surgido nuevas teorías para explicar los cambios de la descomposición de la materia orgánica del suelo (SOM) debido a la alteración de la composición microbiana. (Blagodatsky et al. 1998) A pesar de ello todavía queda mucho por descubrir.

2.2 Tipos de *priming effect*.

El *priming effect* se puede clasificar según: i) su signo, ii) su naturaleza y iii) la forma de entrada de materia orgánica.

Según su signo el PE puede ser positivo o negativo (Figura 2).

- Un PE positivo (Pascual et al. 1998, Blagodatsky et al. 1998) se da cuando la tasa de respiración del suelo, cuando el suelo y una fuente de materia orgánica son incubados conjuntamente, es superior a aquella correspondiente a la tasa de suelo y a la tasa del sustrato incubados individualmente. Es decir, la adición de un sustrato al suelo produciría un fenómeno de sinergismo en la respiración y por tanto en la emisión de CO_2.
- Un PE negativo (Dalenberg and Jager, 1989; Schmitt y Ahrens 1990) se da cuando la tasa de respiración del suelo, cuando el suelo y una fuente de materia orgánica son incubados conjuntamente, es inferior a aquella correspondiente a la tasa del suelo y a la tasa del sustrato incubados individualmente. Este tipo de fenómeno se produce cuando se reduce la tasa de mineralización del material añadido o del suelo y/o cuándo el C y/o N son inmovilizados. A pesar de que el PE negativo se puede considerar mucho más relevante para los ecosistemas que el PE positivo el número de estudios que lo han examinado es todavía escaso.

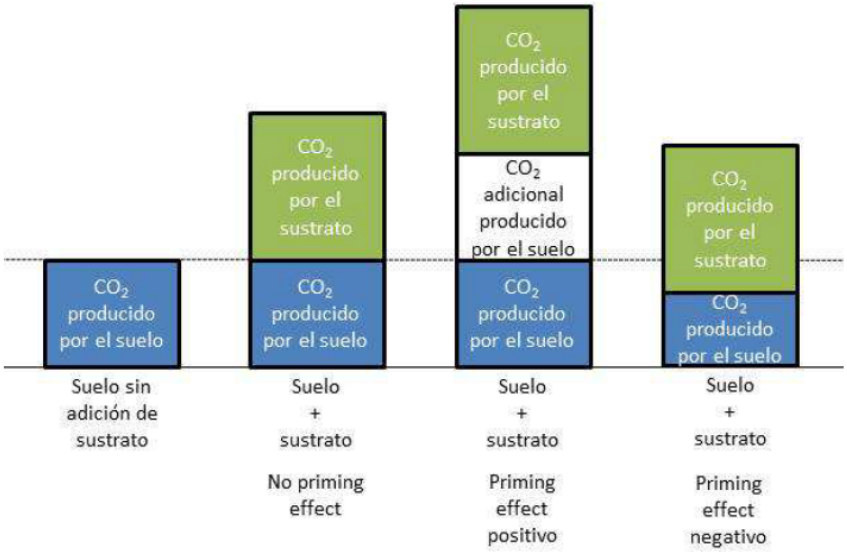


Figura 2. Esquema del *priming effect*. Se muestran las cuatro situaciones posibles(de izquierda a derecha): suelo sin adición de sustrato, suelo con adición de sustrato que no muestra fenómenos de *priming effect*, suelo con adición de sustrato que experimenta un *priming* positivo, y suelo con adición de sustrato que muestra un *priming* negativo. Los recuadros representan la porción de CO_2 que es emitida por cada fracción. Adaptado de Kuzyakov et al. 2000

Según su naturaleza el PE se define cómo real (RPE) o como aparente (APE). (Blagodatskaya et al. 2007).

- El APE corresponde con un aumento de la actividad microbiana (emisión de CO_2) que no está relacionado con la descomposición de la SOM. Se produce en los primeros días tras la adición de una fuente de materia orgánica u otros compuestos tales como nutrientes (Dalenberg and Jager, 1981, 1989; Pascual et al. 1998). Después de alcanzar el pico de producción de CO_2 (entre los 2 y 4 días) se produce un descenso brusco de la respiración que puede dar lugar a un priming effect negativo. El APE es infrecuente para el C, pero ocurre de manera frecuente tras la adición de algún fertilizante nitrogenado, especialmente en forma de NH_4^+ (Kuzyakov, 2000). El APE nunca es mayor del 50% de la cantidad de N añadido al suelo (Stout, 1995).
- El RPE corresponde con la emisión de CO_2 debida a la descomposición de la SOM por parte de los microorganismos. Se produce a las pocas horas de la adición del sustrato, alcanzando el pico de actividad a los pocos días. No alcanza valores negativos. Al contrario que el APE, el RPE para el C y el N es mucho mayor que la cantidad de N y C añadido al suelo (Kuzyakov, 2000).

La suma de los dos es el PE total (TPE). El RPE y APE suele variar de unos suelos a otros y de unas condiciones a otras (Blagodatskaya y Kuzyakov, 2008). Resulta complicado estimar que proporción del TPE es debida a RPE y cual al APE (Westcott and Mikkelsen, 1985) ya que estos pueden ocurrir de forma simultánea (Mondini et al. 2006), incluso puede darse el caso de que el APE sea negativo y el RPE positivo, dando un valor de TPE menor que el de RPE. Entre las aproximaciones diseñadas para distinguirlos destaca el análisis de la variación en la biomasa microbiana (por ejemplo cambios en la relación hongos/ bacterias) durante el período de estudio (Schneckenberger et al. 2008).Finalmente se distinguen dos tipos de PE según si la entrada de material orgánico es de forma continua (Kuzyakov et al., 2007) o a través de pulsos como ocurre en la naturaleza (Hamer and Marschner, 2005).

2.3 El papel de los microorganismos en el *priming effect*.

Para entender cómo funcionan las distintas tipologías de PE comentadas anteriormente, hay que entender el funcionamiento y dinámica de la microbiota del suelo.

No existen experiencias que demuestren la aparición de PE en condiciones estériles por lo que los microorganismos son los principales responsables de este fenómeno (Jansson, 1958), aunque también se han descrito fenómenos de PE producidos por la mesofauna (Lavelle and Gilot, 1994; Lavelle et al., 1995) y las plantas.

La presencia de materia orgánica lábil en el suelo crea puntos calientes de actividad microbiana (*hotspots*). En estas zonas del suelo la tasa de renovación de la SOM es mucho mayor que en el resto del suelo (Dalenberg and Jager, 1989). Estos *hotspots* se suelen encontrar en la rizosfera (Blagodatskaya et al. 2009; Cheng, 2009; Nottingham et al. 2009), aunque también en la detritosfera (Fontaine et al. 2007) o la drilósfera (poros del suelo) (Brown 1995). Es importante indicar que cuando se extrapolan los valores obtenidos del PE a todo el suelo se suele infravalorar la importancia de estos *hotspots* (Yakov Kuzyakov, 2010). Por ejemplo, si la rizosfera sólo ocupa 10% del volumen de un suelo, su efecto sobre este suelo puede ser hasta 10 veces superior a lo calculado en dicho suelo (si consideramos que el PE es debido únicamente a ésta).

El período de vida de estos *hotspots* se ha estimado en unos pocos días (Dalenberg and Jager, 1981, 1989; Pascual et al. 1998). Esto indica que los mayores cambios en la estructura y biomasa microbiana se dan al principio del proceso de descomposición, dándose una aparición brusca de la actividad microbiana. Estudios posteriores también han demostrado que el RPE puede ser retrasado días o semanas (Jenkinson et al. 1985; Hamer and Marschner 2005). Esto es así porque tras la entrada de un material fácilmente disponible, la tasa de renovación microbiana se incrementa rápidamente (lo que corresponde con el PE aparente) y sólo después lo hace la renovación de la SOM de forma significativa incluyendo la parte más recalcitrante (real PE).

Dependiendo del tipo de material añadido se puede dar la aparición de una fase *lag* (Kuzyakov, 2000). Materiales como la glucosa y otros azúcares, aminoácidos, o residuos frescos de plantas, al ser fáciles de degradar no necesitan una fase de adaptación por parte de la microbiota. Otros materiales como raíces secas, madera u otros restos con lignina por el contrario necesitan un período de adaptación por parte de la comunidad microbiana al nuevo sustrato.

Los valores de PE suelen ser menores ante adiciones continuadas de OM (frente a la adición por pulsos). Esto lleva a pensar que la intensidad y periodicidad del PE varía según la capacidad de adaptación de la comunidad microbiana a estas variaciones del medio hasta alcanzar un nuevo estado de equilibrio. Procesos de pulso (Hamer and Marschner, 2005) suelen conllevar la entrada de carbono orgánico lábil dando lugar a una gran actividad inicial de los microorganismos hasta agotar el sustrato (depresión microbiana). La entrada continua de materia (Kuzyakov et al., 2007) orgánica es típica en descomposiciones lentas de materiales refractarios, de manera que el sustrato metabolizado se usa mucho más lentamente y durante más tiempo.

Tras la entrada de materia orgánica las bacterias (los estudios demuestran una mayor frecuencia de las bacterias gram-) incrementan rápidamente su actividad (APE) y empiezan a degradar la fracción orgánica más lábil (RPE). Cuando ésta se agota se produce la muerte de estos microorganismos oportunistas (APE negativo) y los microorganismos más especialistas (Fontaine et al. 2003; Landi et al. 2006), que estaban latentes o inactivos, empiezan a degradar la materia orgánica que queda (más refractaria y por tanto más difícil de descomponer) pudiendo llegar a convertirse en los grupos dominantes del suelo. Es aquí donde los hongos juegan un papel muy importante (Bell et al. 2003) ya que su capacidad de degradar este tipo de sustancias (RPE) es elevada. Debido a la poca disponibilidad de material orgánico que queda (por la lentitud del proceso de descomposición), este tipo de microorganismos son muy eficientes y los únicos presentes en esta fase de la degradación. Es por ello por lo que el mejor indicador para distinguir el APE del RPE es la relación hongos/bacterias (Lundquist et al. 1999). También esta relación es variable en la adición continua y esporádica de material orgánico ya que los hongos son más frecuentes ante adiciones continuas. También el estudio de la producción de exoenzimas (Asmar et al.1994; Schimel and Weintraub 2003) permite deducir

estos fenómenos. Toda esta secuencia de procesos y microorganismos implicados quedan reflejados en la figura 3.

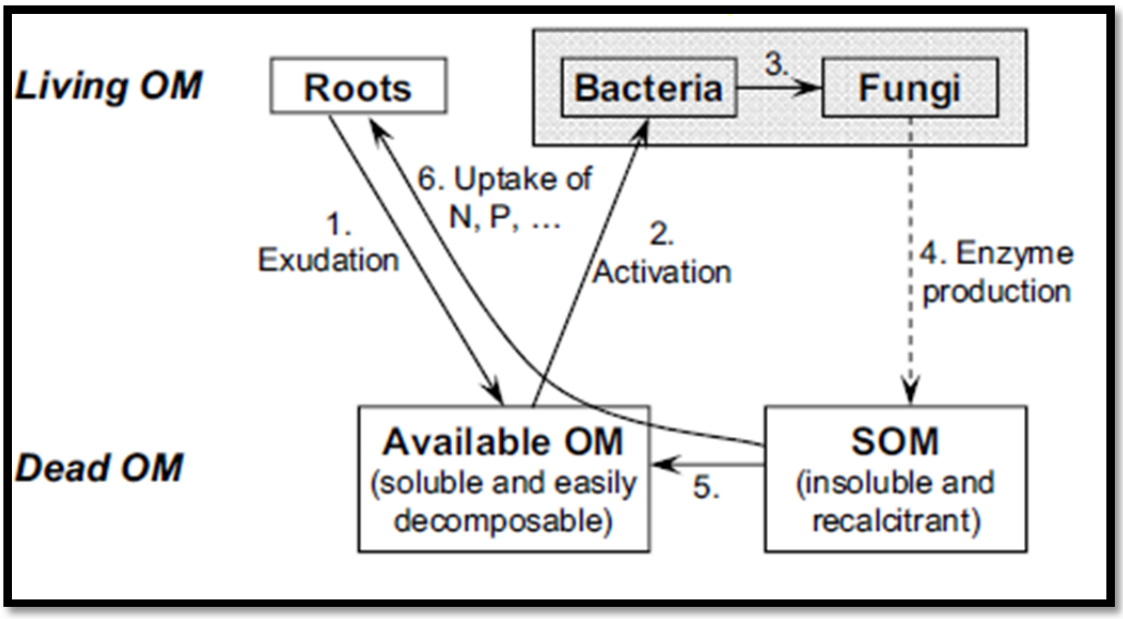


Figura 3. Secuencia de procesos que se dan durante la degradación de la SOM. 1. Entrada de la materia orgánica biodegradable por las raíces de las plantas (exudación). 2. Los microorganismos se activan (APE), principalmente r-estrategas, ante la presencia de materia orgánica disponible. 3. Cuando la actividad microbiana empieza a decaer (RPE) se inicia la actividad de los k-estrategas. 4. Los k-estrategas producen exoenzimas que permiten degradar la OM recalcitrante (RPE). 5. La descomposición de la SOM recalcitrante permite la producción de material orgánico lábil y nutrientes. 6. Las raíces de las plantas toman los nutrientes que necesitan para su desarrollo. Ilustración de Kuzyakov, 2010. La dinámica y secuencia de los procesos viene descrita en detalle en Blagodatskaya y Kuzyakov, 2008.

2.4 El efecto de los factores abióticos y abióticos en el *priming effect*.

Puesto que los microorganismos son los causantes del PE, los factores que afecten al crecimiento, desarrollo y tasa de reproducción (principalmente) de los microorganismos serán aquellos que muestren un papel relevante en la magnitud y sentido del PE. Es por esto por lo que el estudio del PE se suele basar en estimaciones de niveles de CO_2 liberado en tratamientos con o sin adición de algún sustrato (Cheng et al.2009). Las sustancias orgánicas fácilmente asimilables incrementan la actividad de los microorganismos y acelera la mineralización de la SOM a través del metabolismo y el flujo de C. Los principales sustratos que intervienen (y los más estudiados) son el C (Helal y Sauerbeck, 1986; Schmitt et al.,

1991) y el N (Jenkinson et al. (1985). El PE suele ser de mayor magnitud en suelos ricos en C y N que en suelos pobres (Hart et al., 1986) en materia orgánica. Entre aquellos aspectos que han mostrado más interés destacan la relación de C lábil y C total, la perdida de C y de N, la relación C/N (Kuzyakov, 2002; Nicolardot et al. 1986; Vigil y Kissel, 1991), que es también una forma de identificar si una sustancia es fácil o no de descomponer, o uniendo las dinámicas del C y del N con los cambios en la biomasa microbiana y la actividad enzimática. Estos estudios se suelen realizar con experimentos que usan los isótopos del C y el N (C^{13}, C^{14}, N^{15}, etc) ya que es la única manera de separar el C y el N de otras fuentes de origen. En los experimentos la glucosa (Asmar et al. 1994; Dalenberg y Jager, 1989; Wu et al. 1993) es la fuente de C más utilizada porque es muy lábil, es el azúcar que más se libera en la rizodeposición (Derrien et al., 2004), y su transformación microbiana es paralela (Derrien et al. 2007), y por tanto representativa, de otros monosacáridos.

Los experimentos de laboratorio son mucho más numerosos que los de campo al ser más sencillos de realizar y de estimar las emisiones de CO_2, sin embargo proporcionan resultados con un alcance más limitado porque no consideran situaciones de stress naturales, presencia de raíces de plantas, etc.

El primer nutriente en estudiarse fue el N. Fertilizar un suelo con N mineral, acelera la mineralización de la materia orgánica mediante la disminución de la relación C/N ya que los microorganismos toman el N del material añadido, que es un nutriente limitante del SOM incrementando la descomposición y la liberación de CO_2. En general, el amonio causa un mayor PE que el nitrato. (Rennie and Rennie, 1973; Stout, 1995) Esto es debido a que el nitrato se pierde mucho más fácilmente del suelo mientras que el amonio está mucho más disponible para los microorganismos. A título de ejemplo, los fertilizantes más comunes llevan incorporados inhibidores que evitan que el amonio se transforme en nitrato haciendo que las tasas de crecimiento y rendimiento sean mayores (Proyecto olivar sostenible, 2007).

En los estudios es interesante saber la cantidad de carbono liberado con respecto el añadido para saber qué cantidad de carbono permanece en el suelo y que fracción de éste es incorporado a la biomasa microbiana. Si el CO_2 liberado supera al C de la biomasa microbiana es evidente que este C extra proviene de la

descomposición del SOM. Un PE positivo la mayoría de las veces conlleva una pérdida del stock de C del suelo. La magnitud del PE es directamente proporcional a la cantidad de sustancia orgánica (Kawaguchi et al. 1986; Asmar et al. 1994) o fertilizante mineral añadido (Laura and Parshad, 1992; Hejnak et al., 1996).

Aunque están menos estudiados, también debería de considerarse el PE producido por la mineralización de otros tipos de nutrientes como el fósforo (P) (Fokin and Radzhabova, 1996), el azufre (S) (O'Don-nell et al., 1994; Chapman, 1997) u otros nutrientes.

Aunque menos numerosos, también hay estudios que intentan arrojar luz sobre el efecto de condiciones ambientales en el PE. El pH (Blagodatskaya and Anderson 1998; Kuzyakov et al. 2006), el estado de agregación del suelo (Denef et al. 2001; Six and Jastrow 2002), la temperatura (Hoosbeek et al. 2004), la falta de aireación del suelo (Cabrera, 1993) o incluso el tipo de prácticas agrícolas que se practican en una zona (Chander et al. 1997) han de ser los óptimos para el desarrollo de los microorganismos del suelo. El drenaje o encharcamiento del suelo, que provoca condiciones anóxicas (al menos a microescala) puede inducir la muerte de parte de las comunidad microbiana reduciendo el efecto del PE (Cabrera, 1993;). El tratamiento mecánico mediante sales como fertilizantes o grandes cantidades de materiales solubles provoca estrés osmótico a los microorganismos y liberación de C por la muerte y lisis (Marinari et al. 2000). La temperatura aumenta la actividad enzimática del suelo y la descomposición del SOM por lo que aumenta los efectos del PE (Hoosbeek et al. 2004).

2.4 Importancia del *priming effect* en la situación actual de cambio global.

Según el último informe del IPCC (fifth assessment report, AR5, 2013) en 20 años ya no habrá climaescépticos. Las evidencias del cambio climáticos serán tan notorias que no habrá ninguna excusa para no asumir el cambio climático como un problema a solucionar con importantes medidas. Ante este panorama es importantísimo asumir los efectos que los cambios de uso del suelo y del clima pueden producir en el PE. Entre algunos de los efectos probables del calentamiento global destacan: i) la temperatura de la superficie global se incrementará en 1,5ºC

para finales del siglo XXI en la mayoría de los escenarios de cambio, ii) la concentración de CO_2 seguirá aumentando en la atmósfera, iii) el ciclo del agua se verá muy alterado incrementándose las diferencias entre las regiones secas y húmedas así como en las estaciones secas y húmedas. Los efectos que estas alteraciones puede producir sobre el medio natural y otros ecosistemas manejados, tales como la agricultura y la pesca (aunque hay pocos estudios que hablen del PE en los sistemas acuáticos) aunque impredecibles se prevén que serán importantes.

En este sentido, también hay que considerar el impacto que el PE podría ocasionar sobre el propio cambio global. Muchos estudios concluyen que conforme los niveles atmosféricos de CO_2 aumenten, más C será incorporado al suelo (Cheng 1999; Paterson et al. 1997) a través de la fotosíntesis. La tasa de renovación microbiana del suelo se puede ver entonces acelerada hacía una mayor producción de CO_2. Se produciría entonces una mayor tasa de renovación de la materia orgánica lábil y refractaria que concluiría en un decrecimiento en el stock de C del suelo. Si a esta disminución del stock de C del suelo le añadimos la pérdida de materia orgánica que se prevé en los suelos por el incremento de lluvias torrenciales o la disminución de fertilidad de los suelos por el aumento de la intensificación de la actividad agrícola (destrucción de agregados o aumento de la densidad del suelo entre otros efectos) podemos encontrarnos ante un escenario mucho más negativo que el previsto por los modelos del clima. Por lo que conocer el efecto del cambio climático en la renovación de los SOM es un reto urgente que hay que tomar (Hoosbeek et al. 2004; Blagodatskaya et al. 2010).

El estudio del PE también nos sirve también para evaluar los efectos del cambio climático y los cambios producidos sobre los usos del suelo en el propio suelo. Es aquí donde cobra especial importancia incluir el PE en los modelos de estimación de cambio global (Molina et al., 1990; Blagodatsky y Richter, 1998) puesto que, aunque de manera inconcebible, no se suele incluir la actividad microbiana en éstos. Si la estabilidad de SOM se ve afectada por los cambios en la disponibilidad de nutrientes como la fertilización de un suelo agrícola o la variación de la materia viva y muerta de un suelo, se hace imprescindible incluirlo si nos queremos evitar esta fuente de error. En la gran mayoría de estudios, las tasas de descomposición se expresan en una ecuación cinética de primer orden, lo cual

simplifica demasiado la realidad y puede confundirnos a la hora de sacar conclusiones (Molina and Smith, 1998; Smith et al., 1998).

2.5 El olivar como escenario del *Priming effect*.

El olivar ocupa el 86,33% de la superficie agrícola de Jaén (Proyecto olivar sostenible, 2007). Sustenta y vertebra la economía de muchos pueblos y para muchas familias es la principal fuente de ingresos. Debido a su importancia en la provincia un estudio que enriquezca el conocimiento del comportamiento de sus suelos sería de gran utilidad. Ya se han hecho estudios del PE en algunos suelos agrícolas (Perelo et al. 2005; Lundquist et al. 1999; Chander et al. 1997). Pero no existe ningún estudio que hable de los efectos antagónicos o sinérgicos de la adición de sustancias al olivar. Entender estos fenómenos nos pueden ayudar a llevar una mejor gestión de estos suelos y conocer mejor los pros y contras de las prácticas de manejo de olivar más utilizadas.

2.6 Aportes de nutrientes y fuentes de C org en los suelos de olivar.

El abonado es una de las prácticas más frecuentes en la agricultura y tiene objetivo satisfacer las necesidades nutritivas de las plantas. En términos generales, el olivo extrae del suelo por cada 1000 kg de aceituna unos 15 kg de N y 4 kg de fosfatos. Los fertilizantes que más se utilizan para el aporte de estos macronutrientes son: 1) para el aporte de nitratos: sulfato amónico, cloruro amónico, nitrato cálcico, nitrato sódico, nitrato potásico, nitrato amónico, nitrato sulfato amónico, nitrato-cal-amonio y urea. 2) Para el aporte de fósforo: ácido fosfórico, fosfato monoamónico, fosfato biamónico, superfosfatos y fosforitas. La fertilización del olivar jiennense viene realizándose tradicionalmente de forma rutinaria, sin considerar las necesidades reales del olivo. El bajo coste del abonado en relación con el de otras prácticas agrícolas impiden el desarrollo de nuevas prácticas agrícolas más sostenibles (Proyecto olivar sostenible, 2007).

La nueva reforma de la PAC está orientada a subvencionar principalmente los sistemas respetuosos con el medio ambiente lo que está permitiendo poco a poco la expansión de este tipo de prácticas de manejo. Las alternativas a los fertilizantes de síntesis química se consiguen con la aplicación de los subproductos del olivar

(restos de poda o alpeorujo) que aportan las necesidades nutritivas requeridas por el cultivo. Debido a la elevada relación C/N de los restos de poda, junto a estos se añaden un aporte de N como el estiércol, la gallinaza (excrementos de gallina) o el compost. Los abonos verdes suponen otra estrategia. Se trata de plantas de vegetación rápida que se entierran en el propio lugar de cultivo, y que están destinadas a mejorar las propiedades químicas del suelo enriqueciéndolo en humus. Entre los abonos verdes están las leguminosas (20-30 C/N) y las gramíneas (30-40 C/N) (Proyecto olivar sostenible, 2007).

El manejo de los suelos aún hoy sigue cambiando. Se está produciendo una sustitución del laboreo tradicional con suelo desnudo por el no laboreo, siendo incipiente la implantación de tanto cubiertas vivas (vegetación arvense y leguminosas, entre otras) como inertes (*mulches* de poda, entre otras) que además de suplir las necesidades del suelo evitan o disminuyen el proceso de erosión (Proyecto olivar sostenible, 2007). El cultivo con cubiertas vivas requiere aportes extras de N (unos 30-50kg N/ha) para reducir la relación C/N.

Conocer el comportamiento de la adición de nutrientes y fuentes de Corg de calidad contrastada sobre los suelos nos puede ayudar a mejorar tanto las nuevas prácticas agrícolas que se están implantando en el olivar como las tradicionales. Ante este futuro cambiante condicionado por la PAC, conocer el efecto de la actividad microbiana es más importante que nunca para conocer que prácticas de manejo son las más recomendables y como mejorarlas. Es aquí donde el estudio del PE cobra especial importancia.

3. OBJETIVOS

Los objetivos de este estudio fueron los siguientes:

1. Evaluar los efectos del contenido en C orgánico del suelo sobre la respiración de éste.
2. Evaluar los efectos de la disponibilidad de nitrógeno, fósforo y nitrógeno y fósforo sobre la respiración del suelo.

3. Evaluar el efecto de la aplicación al suelo de fuentes de carbono orgánico de calidad contrastada (los restos de poda, los restos de leguminosa o los restos vegetales) sobre la respiración del suelo.
4. Evaluar la magnitud, el sentido y el patrón temporal del *priming effect*.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Diseño experimental y descripción de la experiencia.

Como ya se ha mencionado el principal objetivo de este estudio fue evaluar el efecto (en forma de emisiones de CO_2) de la adición de fuentes de materia orgánica de calidad contrastada que se pueden dar en el olivar en la magnitud y sentido del *priming effect* en suelos de olivar con bajo y alto contenido en carbono orgánico del suelo y el papel que juega en la respuesta los niveles de N y P disponibles. Por tanto, las principales fuentes de variación en este estudio fueron:

- Contenido en carbono orgánico del suelo. Esta fuente de variación consistió en dos niveles: Suelos de olivar con alto (SAC) y bajo contenido en C org (SOC).
- Calidad de la fuente de materia orgánica. Esta fuente de variación consistió en tres niveles: Fuente de materia orgánica con muy alta (restos de poda del olivar), media (restos vegetales arvense de olivar y baja (restos de leguminosas procedente de una parcela de olivar sembrado en la entrecalle con *Vicia sativa*) relación C/N.
- Niveles de nutrientes disponibles. Esta fuente de variación consistió en 4 niveles: Sin nutrientes añadidos, con nitrógeno pero sin fósforo añadidos, con fósforo pero sin nitrógeno añadidos, y con nitrógeno y con fósforo añadidos. El nitrógeno se añadió en forma de $NaNO_3$ y el fósforo en forma de Na_2HPO_3.

Cada una de las combinaciones de niveles de las tres fuentes de variación contó con tres réplicas de forma que el número de unidades experimentales fue de 132 (48 botes para el primer y segundo experimento, SOC y SAC, y 36 botes para el tercero que carecía de suelo).

50 gr de suelo y 30 gr de suelo (equivalente peso seco) correspondientes al primer y segundo suelo respectivamente se incubaron al 60 % de la capacidad de campo en condiciones controladas de laboratorio (25 ^{o}C y oscuridad) con los distintos niveles de fuente de materia orgánica y nutrientes correspondientes durante 26-34 días según experimento. De la fuente de materia orgánica se añadió la cantidad correspondiente a añadir 4mg de C orgánico por cada gramo de suelo. Respecto a los nutrientes se añadieron 25µg de P en forma de Na_2HPO_3 y 50µg de N en forma de Na_2NO_3.

Previo a cada experimento, las muestras preparadas con solo suelo (sin material) se dejaban incubar durante 6 o 7 días con un poco de agua para activar la actividad microbiana (puesto que antes del experimento el suelo había sido almacenado en estado seco).

4.2. Recogida y procesamiento de las muestras.

4.2.1. Recogida de las muestras en el campo.

El suelo con alto (SAC) y con bajo (SOC) contenido en carbono orgánico (se tomaron de un olivar en suelos graníticos de Sierra Morena (Norte de Córdoba). La fotografía 1 muestra en detalle la localización de las parcelas.

Fotografía 1. La imagen central muestra el lugar donde se recogieron las muestras de SAC y SOC. La imagen izquierda muestra en detalle la zona de muestreo de SAC. La imagen derecha muestra en detalle la zona de muestreo de SOC.

Los suelos fueron tamizados por una malla con una luz de 2 mm y secados al aire. Tanto los restos de la poda del olivar como los de cubierta vegetal arvense y *Vicia sa*tiva se tomaron de olivares, fueron molidos (< 1 mm) y conservados en

bolsas de plástico. Tanto el suelo como los restos de vegetación fueron tomados un año antes de realizar esta experiencia y formaron parte de otro experimento ajeno a este. En la tabla 1 se muestran las principales propiedades físico-químicas de los suelos usados.

	SOC **(bajo nivel de Corg)**	SAC **(alto nivel de Corg)**
pH	6,2^{a}± 0,14	6,1^{a}± 0,22
M.O. (%)	2,2^{a} ± 0,24	4,9^{b} ± 2,21
Corg (%)	1,376^{a} ± 0,05	7,028^{b} ±1,41
NT (%)	0,086^{a} ± 0,02	0,40^{b} ± 0,11
C.I.C (meq 100g^{-1})	10^{a}± 0,70	17,4^{b}± 2,8
Mg intercambiable (meq 100g^{-1})	120,8^{a} ± 26,1	384,2^{b} ± 116,9
K (meq 100g^{-1})	73,2^{a} ± 19,4	209,8^{b} ± 161,6
Conductividad eléctrica a 25ºC (µS/cm)	0,256^{a}± 0,05	0,277^{b}± 0,06
Ca intercambiable (meq 100g-1)	509,2^{a} ± 50,4	2362^{b} ± 332,8
Fósforo Olsen (ppm)	6^{a} ± 2,3	10,4^{b} ± 4,3
Caliza (%)	1,8^{a} ± 0,48	1,0^{b} ± 0,61
Arcilla (%)	12,0^{a} ± 1,41	10,2^{a} ± 1,30
Arena (%)	56,8^{a} ± 1,9	58,8^{a} ± 4,5
Limo (%)	31,2^{a} ± 1,9	30,6^{a} ± 4,1
Agua útil	11,34^{a} ± 0,4	12,6^{a} ± 1,5
Capacidad de campo (%)	24,8^{a} ± 1,3	74,3^{b} ± 1,3

Tabla 1. Principales variables físico-químicas de los suelos estudiados. Los valores corresponden al promedio ± la desviación típica de 3 réplicas. Diferentes letras en cada fila denotan diferencias significativas entre los dos suelos ($p<0.05$). Datos analizados en el laboratorio Agroalimentario de Córdoba.

4.2.2. *Determinación de variables físico químicas.*

Se determinó la capacidad de campo, el Corg y el Corg lábil de los suelos. La medición del Corg se realizó siguiendo la metodología propuesta por (Walkley-Black,

1947). La determinación del carbono orgánico lábil se realizó con la metodología del *hot water* extraction.

Una alícuota de las muestras de suelo previamente secadas al aire se envío al laboratorio Agroalimentario de Córdoba para el análisis de una serie de variables físico-químicas. Los resultados se muestran en la tabla 1 y 2.

	CT (%)	CL (%)	NT (%)	C/N
Poda	$46{,}2^{a} \pm 0{,}06$	$11{,}7^{b} \pm 3{,}4$	$1{,}06^{a} \pm 0{,}01$	$43{,}9^{a} \pm 0{,}5$
Leguminosa	$39{,}418^{b} \pm 0{,}494$	$27{,}3^{a} \pm 2{,}47$	$3{,}18^{b} \pm 0\ 07$	$12{,}0^{b} \pm 1{,}5$
R. vegetales	$41{,}6^{c} \pm 0{,}76$	$21{,}5^{a} \pm 3{,}8$	$2{,}87^{b} \pm 0{,}4$	$14{,}7^{b} \pm 2{,}4$

Tabla 2. : Contenidos (%) de carbono total (CT), carbono orgánico lábil (CL) y nitrógeno total (NT) y razón C:N de los materiales. Los valores corresponden al promedio ± la desviación típica de 3 réplicas.

4.2.6 *Medida de la respiración.*

La medición de la respiración del suelo (emisiones de CO_2) se realizó con el método de la trampa de NaOH (Anderson, 1982). Este método consiste en introducir un vial con un número de miliequivalentes conocidos de hidróxido sódico (NaOH) en cada una de las unidades experimentales (recipientes) y mantenerlas cerradas herméticamente abriéndose una vez al día (en nuestro caso durante 30 min) para evitar la anoxia. Gracias al vial, la sosa y el suelo están físicamente separados. El CO_2 que se produce por la respiración de los microorganismos es absorbido en el hidróxido sódico formándose carbonato sódico (reacción 1, 2 y 3). Transcurrido un tiempo que fue variable durante la experiencia (3 – 7 días) se procedió a la valoración de los miliequivalentes de NaOH consumidos tras la retirada del vial con sosa que fue reemplazado por otro nuevo. El CO_2 “atrapado” en el vial con sosa se hizo precipitar con cloruro de bario previo a la valoración (reacción 4)

$(CH_2O)_n + O_2 \rightarrow nCO_2 + H_2O$; reacción 1

$CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3$; reacción 2

$2\ NaOH + H_2CO_3 \rightarrow Na_2CO_3 + 2\ H_2O$; reacción 3

$Na_2CO_3 + BaCl_2 \rightarrow\downarrow BaCO_3 + 2\ NaCl$; reacción 4

El hidróxido sódico que queda en el vial, no neutralizado por el ácido carbónico, se valora con ácido clorhídrico (HCl). Sabiendo los equivalentes de hidróxido sódico que se añadieron al vial, y los que quedan, se pueden calcular los equivalentes de hidróxido sódico consumidos, que equivalen a la cantidad de CO_2 emitido y "atrapado en la sosa" de la muestra de suelo. La molaridad del cloruro de Bario fue de 0,5M. La molaridad del HCl y del NaOH iba variando según iba variando la respiración de los experimentos (entre 1,5M y 0,5M de NaOH) siendo siempre la molaridad del NaOH el doble de la normalidad del HCl (por estequiometria).

Los valores de respiración se expresaron como respiración acumulada y como tasa de respiración teniendo en cuenta los distintos en los que el vial con sosa estuvieron en las unidades experimentales.

4.2.7 *Estimación del priming effect.*

Además de medir las variables anteriormente mencionadas (respiración acumulada y tasa de respiración) determinamos el signo y la magnitud del PE. Comparando la respiración de los materiales y el suelo control en conjunto (respiración observada) con el sumatorio de la respiración de los materiales y el suelo control incubados por separado (respiración esperada) se determinó la magnitud y el signo (positivo o negativo) del PE para los diferentes niveles de las distintas fuentes de variación:

Respiración esperada (Re): Respiración sólo suelo + [(respiración sólo material x g material añadidos al suelo) / g suelo]

Respiración observada (Ro): Valor de la medición del suelo más material.

$$PE=Ro - Re$$

Posteriormente se buscó una asociación del PE con el contenido en Corg lábil, relación C/N y nutrientes.

4.3. Análisis estadístico.

Para comprobar el efecto de las fuentes de variación sobre la respiración y la magnitud del *priming effect* fueron significativos se realizó el análisis de la varianza

(ANOVA). Para evaluar las diferencias entre los niveles de las fuentes de variación se llevó aplicó el test a posteriori de Fisher LSD. El nivel de significación en todos los casos fue del 95% ($p<0.05$). Todo esto se realizó con el programa STATISTICA 7. En algunos casos se perdieron algunas unidades experimentales por lo que no fue posible evaluar la significación.

Las figuras de este trabajo se realizaron con el programa SIGMA PRO.

5. RESULTADOS

5.1. Respiración en suelos con niveles de C org contrastados.

Tanto la tasa de respiración (Figura 6b) como la respiración acumulada (figura 6a) fueron mayores en el suelo con alto contenido en carbono orgánico (SAC) que en aquel con bajo contenido en carbono orgánico (SOC). En general la tasa de respiración fue entre 2 y 3.5 veces superior en el SAC durante el periodo de incubación y al cabo de los 26 días la cantidad de CO2 emitido fue de aproximadamente 1740 mg C-CO_2 g^{-1}. Este resultado era esperable ya que está bien descrito que, en términos generales, cuanto mayor es el contenido en Corg de un suelo mayor es la disponibilidad de éste y por ende el desarrollo de la actividad microbiana (Schimel, 1995).

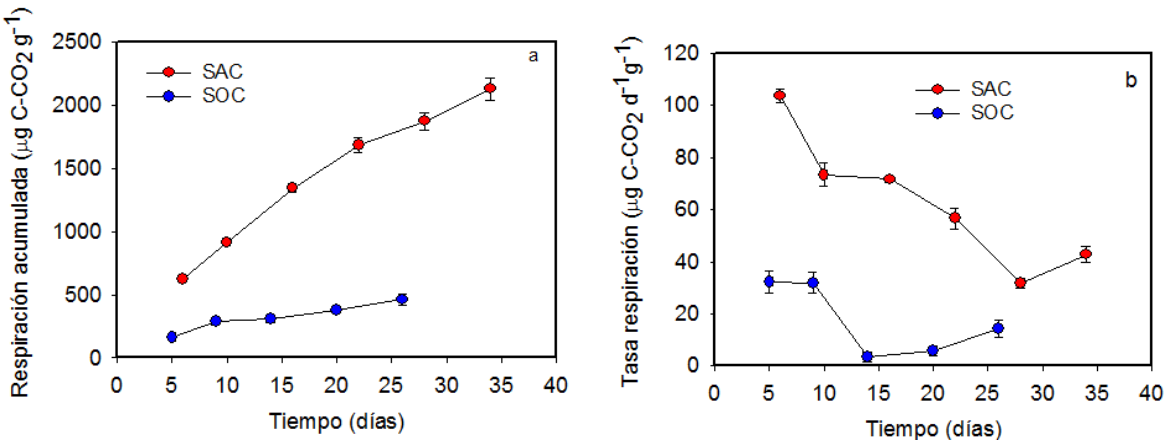


Figura 6. a) Respiración acumulada (µg CO_2 g^{-1}) y b) Dinámica de la tasa de respiración (µg CO_2 $día^{-1}$ g^{-1}) en los dos suelos con contenidos en Corg contrastados (SAC y SOC, con alto y bajo contenido en Corg, respectivamente) durante el período de estudio; 26 días en SOC y 34 días en SAC.

Las dinámicas de la respiración acumulada y de la tasa de respiración mostradas en estas figuras son semejantes al del resto de las figuras; es decir, la respiración acumulada va alcanzando valores crecientes con el tiempo hasta llegar a nivel próximo a la estabilización mientras que la tasa de respiración decrece más o menos exponencialmente hasta llegar a estabilizarse.

5.2 Efecto de la adición de nutrientes en la respiración en suelos con niveles de Corg contrastados.

5.2.1 *Respiración* acumulada en suelos con distintos materiales.

La adición de N, P o N y P combinados tuvo un efecto en la respiración del suelo (figura 7) y en la tasa de respiración (figura 8), aunque dependió del contenido en Corg del suelo.

Para el suelo SAC la adición de fósforo, nitrógeno no tuvo efecto significativo en la respiración acumulada a lo largo del periodo de incubación (Figura 7a). Sin embargo, la adición conjunta de N y P redujo, aunque sólo ligeramente, la cantidad de CO_2 emitido a los 36 días de ensayo.

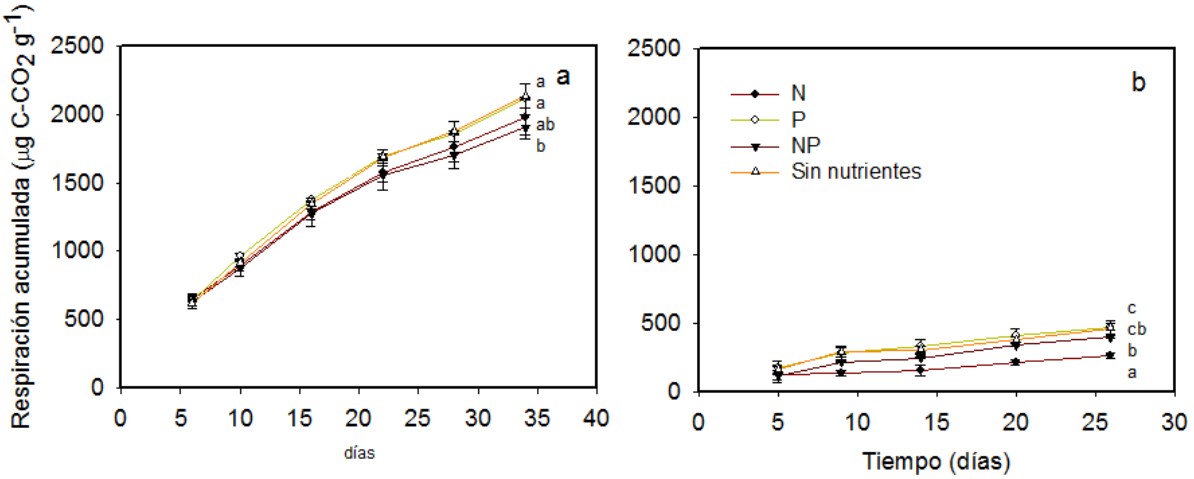


Figura 7. Respiración acumulada (µg CO_2 g^{-1}) del suelo con alto contenido en carbono orgánico (SAC) (a) y en el suelo de bajo contenido en carbono orgánico (SOC) (b) con diferentes combinaciones de nutrientes añadidos (sin añadir nutrientes, añadiendo 50µg de N g^{-1}, añadiendo 25µg de P g^{-1} o añadiendo 50µg de N g^{-1} y 25µg de P g^{-1}). Las distintas letras al final del período de incubación denotan diferencias significativas entre las unidades experimentales mediante una ANOVA de 1 vía y $P<0,05$.

Fue en el SOC (figura 7b) donde diferencias entre tratamientos fueron significativas. La respiración acumulada en el suelo SOC tras la adición de N o la combinación N y P fueron significativamente inferiores a aquella registrada en el suelo control. La aplicación de fósforo no tuvo ningún efecto en la respiración del suelo. Estas diferencias se dieron desde el inicio y se mantuvieron hasta el final del periodo de incubación.

5.2.2 Tasa de respiración de los suelos con distintos materiales.

Podemos apreciar como las tasas de respiración (figura 8) de los controles van decreciendo con el tiempo hasta llegar a valores más o menos estables. Las tasas de respiración en al inicio del periodo de incubación fueron del doble en SAC que en SOC.

La tasa de respiración fue, en general, significativamente mayor en SAC (figura 8a) que en SOC (figura 8b) independientemente del tipo de adición de nutrientes. Aunque no fueron significativas las diferencias, aquellas unidades experimentales a las que no se le añadió nada tendieron a mostrar mayores tasas de respiración.

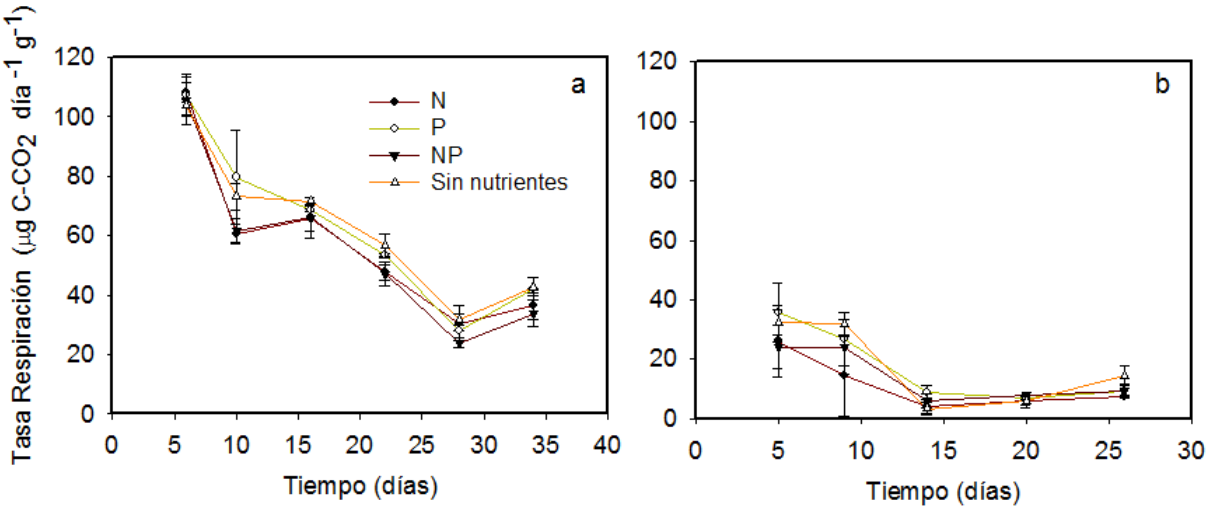


Figura 8.Dinámica de la tasa de respiración (µg CO_2 día^{-1} g^{-1}) del suelo de alto (SAC) (a) y bajo (SOC) contenidos en carbono orgánico tras diferentes combinaciones de nutrientes añadidos (sin añadir nutrientes, añadiendo 50µg de N g^{-1}, añadiendo 25µg de P g^{-1}o añadiendo 50µg de N g^{-1}y 25µg de P g^{-1}).

No se apreciaron diferencias significativas dignas de ser reseñadas tras la adición de las distintas combinaciones de nutrientes en el suelo SOC a lo largo del periodo de incubación, exceptuando que tras 26 días de incubación, la tasa de

respiración en el suelo control fue ligeramente superior que en aquellas unidades experimentales que recibieron nutrientes.

5.3 Efecto de la adición de fuentes de carbono de calidad contrastada en la respiración del suelo.

5.3.1 *Respiración* acumulada en suelos con distintos materiales.

La figura 9 muestra la respuesta de la comunidad microbiana tras la adición de fuentes de carbono de calidad contrastada (todas las unidades experimentales recibieron la misma dosis de carbono orgánico; 4mg C g^{-1} de suelo).

La respiración acumulada del suelo SAC (figura 9b) no mostró diferencias significativas tras la aplicación de una misma cantidad de carbono orgánico pero de distinta calidad en el suelo. No obstante, las diferencias si fueron significativas durante las dos primeras semanas, con valores más elevados cuándo la fuente de carbono tuvo valores bajos (restos de leguminosas) o medios (restos de vegetación arvense) de la relación C/N. La respiración acumulada el día 26 de incubación osciló entre 660 – 820 μg C-CO_2 g^{-1} que correspondieron a aproximadamente el 17 – 21 % del carbono añadido en forma de restos vegetales.

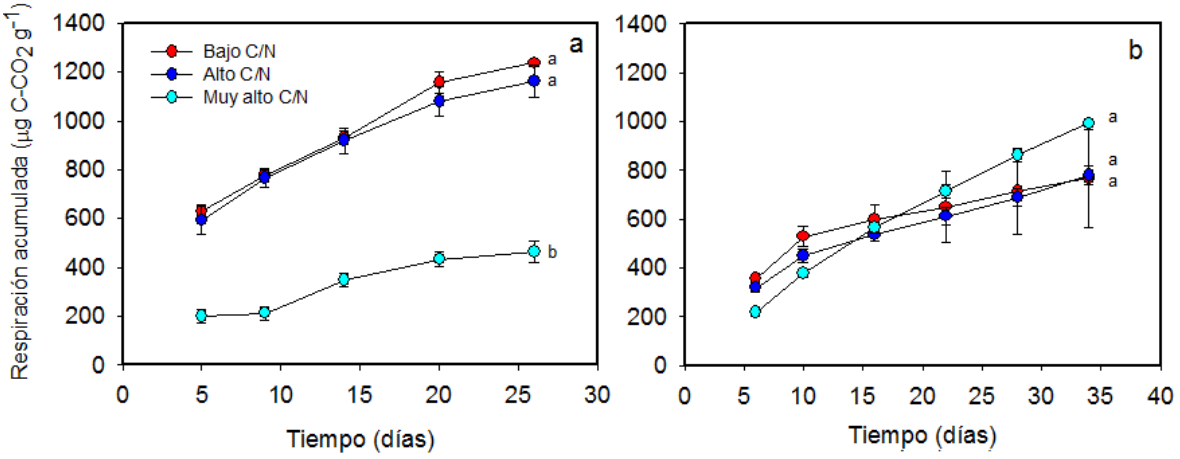


Figura 9. Respiración acumulada (μg CO_2 g^{-1}) del suelo con bajo (SOC) (a) y alto (SAC) (b) contenido en carbono orgánico tras la aplicación de distintas fuentes de Corg (con una relación C/N baja fueron los restos de leguminosa, con una relación C/N alta fueron los restos vegetales y con una relación C/N muy alta fueron los restos de poda) en cantidades equivalentes a añadir 4mg C por cada gramo de suelo. Las distintas letras al final del período de incubación denotan diferencias significativas entre las unidades experimentales mediante una ANOVA de 1 vía y P<0,05.

Sin embargo, para el suelo SOC la respiración acumulada en aquellas unidades experimentales que recibieron restos de poda (alta relación C/N) fue significativamente inferior (en promedio 460 μg C-CO_2 g^{-1} o ≈11,5 % de carbono añadido) que los suelos que recibieron la misma cantidad de carbono orgánico pero en forma de restos de leguminosa o restos de vegetación arvense (Figura 9a) que alcanzaron valores entre 1170 y 1235 μg C-CO_2 g^{-1}, que correspondieron a más del 29 % el carbono orgánico añadido.

Es de destacar que a pesar de que el suelo control (sin fuente de Corg añadida) SOC (figura 6) mostró valores de respiración acumulada mucho menores que aquellos controles del SAC, la respiración acumulada tras la adición de una fuente de materia orgánica fue similar en ambos suelos y, por tanto, el incremento de la respiración acumulada tras la aplicación de las fuentes de carbono orgánico fue mucho más acusado en el SOC que en el SAC. Así es, teniendo en cuenta que el contenido en Corg en SOC fue 3 veces inferior al SAC, la cantidad de Corg añadida que acabó formando parte del suelo correspondió a un porcentaje muy elevado del carbono orgánico en SOC pero mucho más bajo en el SAC.

5.3.2 *Tasa de respiración de los suelos con distintos materiales.*

Las tasas de respiración (figura 10) en SOC (hasta 126 µg C-CO_2 $día^{-1}$ g^{-1}) fueron, en general, el doble que aquellas encontradas en SAC (63 µg C-CO_2 $día^{-1}$ g^{-1}) durante los primeros días de incubación y posteriormente fueron similares en ambos suelos. Por tanto, la adición de una fuente de Corg tuvo un profundo efecto en la tasa de respiración, especialmente en el suelo con bajo contenido en Corg.

En el suelo SOC (Figura 10a) las tasas de respiración fueron muy altas tras la aplicación de las fuentes de Corg, especialmente durante los primeros 5 días, cuando el suelo recibió restos de vegetación con baja (leguminosas) y alta (restos de vegetación arvense) relación C/N. A partir del 5º día de incubación, y presumiblemente cuándo el carbono orgánico lábil disminuyó, las tasas de respiración descendieron y se estabilizaron a partir de las dos semanas de incubación (en torno a 12-29 µg C-CO_2 $día^{-1}$ g^{-1}). A los 26 días de incubación la tasa de respiración de los restos de poda fue significativamente inferior que cuando se añadió una fuente de Corg con una relación C/N alta (vegetación arvense) o baja (restos de leguminosa).

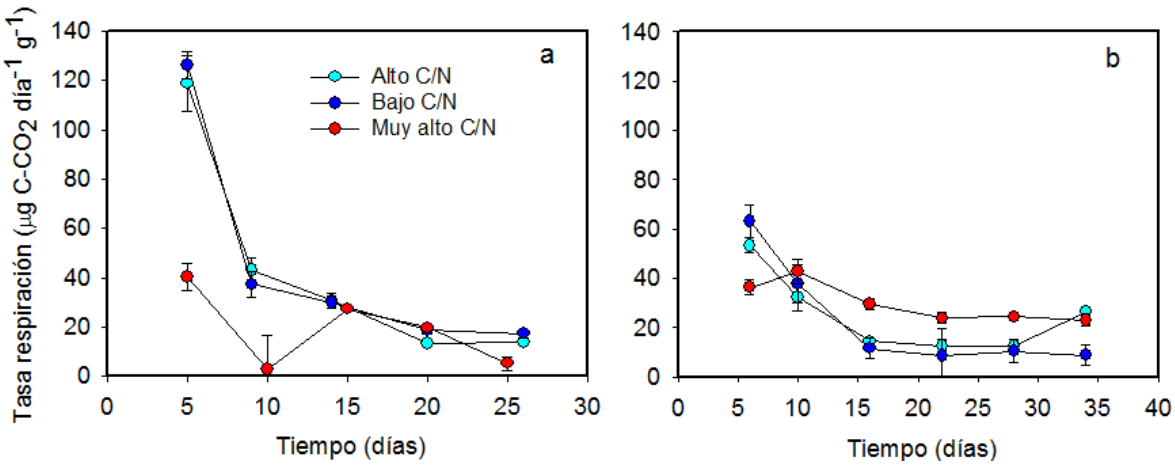


Figura 10.Dinámica de la tasa de respiración (µg CO_2 día^{-1} g^{-1}) del suelo de bajo (a) y alto (b) contenido en carbono orgánico tras la adición de las distintas fuentes de C org que difieren en la calidad (restos vegetales, de leguminosa y poda) en cantidades equivalentes a 4mg C g^{-1}.

Por otra parte, en el suelo SAC (Figura 10b), y al final del periodo de incubación la tasa de respiración cuando se añadieron fuentes de Corg con una relación C/N alta (restos de vegetación arvense) y muy alta (restos de poda) fueron significativamente superior que cuándo se añadió una fuente de Corg con una relación C/N baja (restos de leguminosa). Sin embargo, en 3 de los 6 muestreos la tasa de respiración en aquellas unidades experimentales que recibieron restos de poda fue significativamente superior que las que recibieron otro tipo de fuente de Corg.

5.4 Efectos combinados de la adición de fuentes de carbono de calidad contrastada y nutrientes en la emisión acumulada de CO_2 en el suelo.

La figura 11 muestra la producción acumulada de CO_2 cuándo a los suelos se les incorporó los distintos niveles de nutrientes en combinación con fuentes de Corg de diferente relación C/N.

Los patrones fueron en el SOC distintos a los del SAC y, por tanto, el contenido en Corg en el suelo fue responsable de parte de la variabilidad encontrada en los datos. La respuesta también dependió del tipo de fuente de Corg.

En el SAC (Figura 11a, b y c), con restos de leguminosas (relación C/N baja) y con restos de poda (relación C/N muy alta) no hubo efecto alguno de la adición de

N, P o la combinación de ambos. Sin embargo, cuándo se añadió restos de vegetación arvense, la producción de CO_2, cuándo se añadió fósforo o fósforo y nitrógeno fue significativamente superior que cuándo no se añadió nada y éste, a su vez, fue superior que cuándo sólo se añadió N.

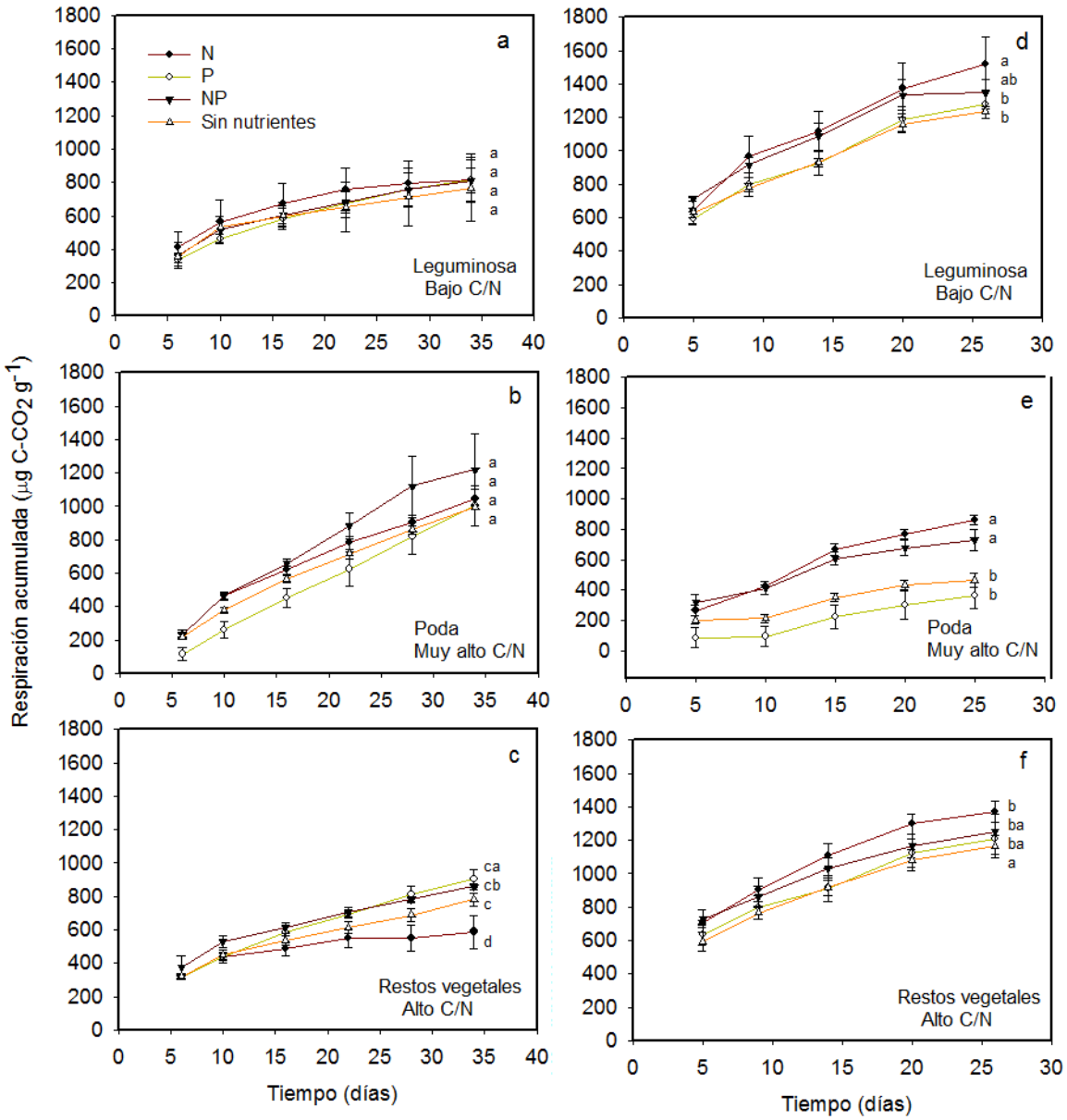


Figura 11. Respiración acumulada(µg C-CO_2 g^{-1}) del suelo con bajo (a, b y c) y alto (d, e y f) contenido en carbono orgánico con diferentes combinaciones de nutrientes añadidos (sin añadir nutrientes, añadiendo 50µg de N g^{-1}, añadiendo 25µg de P g^{-1} o añadiendo 50µg de N g^{-1}y 25µg de P g^{-1}) y fuentes de Corg con distinta relación C/N; leguminosas (a y d), restos de poda (b y e) y restos de vegetación arvense (c y f). Las distintas letras al final del período de incubación denotan diferencias significativas entre las unidades experimentales mediante una ANOVA de 1 vía y P<0,05.

Para el suelo con bajo contenido en Corg (SOC; figura 11d, e y f) cuándo se añadió restos de leguminosa, la respiración acumulada del suelo fue relativamente baja (en torno a 1230 μg C-CO_2 g^{-1}) en el control y en aquellas unidades experimentales en las que se añadió fósforo, sin que hubiese diferencias significativas entre estos dos. Los mayores valores de respiración acumulada se alcanzaron cuándo se añadió N (1517 μg C-CO_2 g^{-1} en promedio) o N y P (1356 μg C-CO_2 g^{-1} en promedio), valores que fueron significativamente superiores a aquellos del control y el fósforo.

Un patrón similar, pero con diferencias mucho más acusadas, se observaron cuándo se aplicó restos de poda (elevada relación C/N); la respiración acumulada cuándo se añadió N y N y P fueron similares y muy superiores a aquellas observada cuándo no se añadió nada o P, sin que hubiese diferencias significativas entre estas dos últimas, aunque en buena parte del periodo estudiado los valores en el control fueron superiores que cuándo se añadió sólo fósforo. Los patrones de respiración cuando se añadió N y N y P fueron de 720-870μg C-CO_2 g^{-1} mientras que los del SOC sin nutrientes de la figura 9a fueron de 458μg C-CO_2 g^{-1}, es decir, se observa un efecto sinérgico en la respiración entre el N y el NP con la poda.

Cuándo en el suelo SAC se añadió restos de vegetación arvense (relación C/N media), la aplicación de N hizo aumentar la respiración acumulada con respecto a los otros tratamientos de adición de N y P. No hubo diferencias significativas en la respiración acumulada entre el control, las unidades experimentales que recibieron P y aquellas que recibieron N y P, aunque hubo una tendencia clara de menores valores para el suelo que no recibió nutrientes (control).

5.5 Efectos combinados de la adición de fuentes de carbono de calidad contrastada y nutrientes en tasa de respiración del suelo.

La figura 12 muestra la tasa diaria de respiración medida cuándo a los suelos se les incorporó los distintos niveles de nutrientes en combinación con fuentes de Corg de diferente relación C/N.

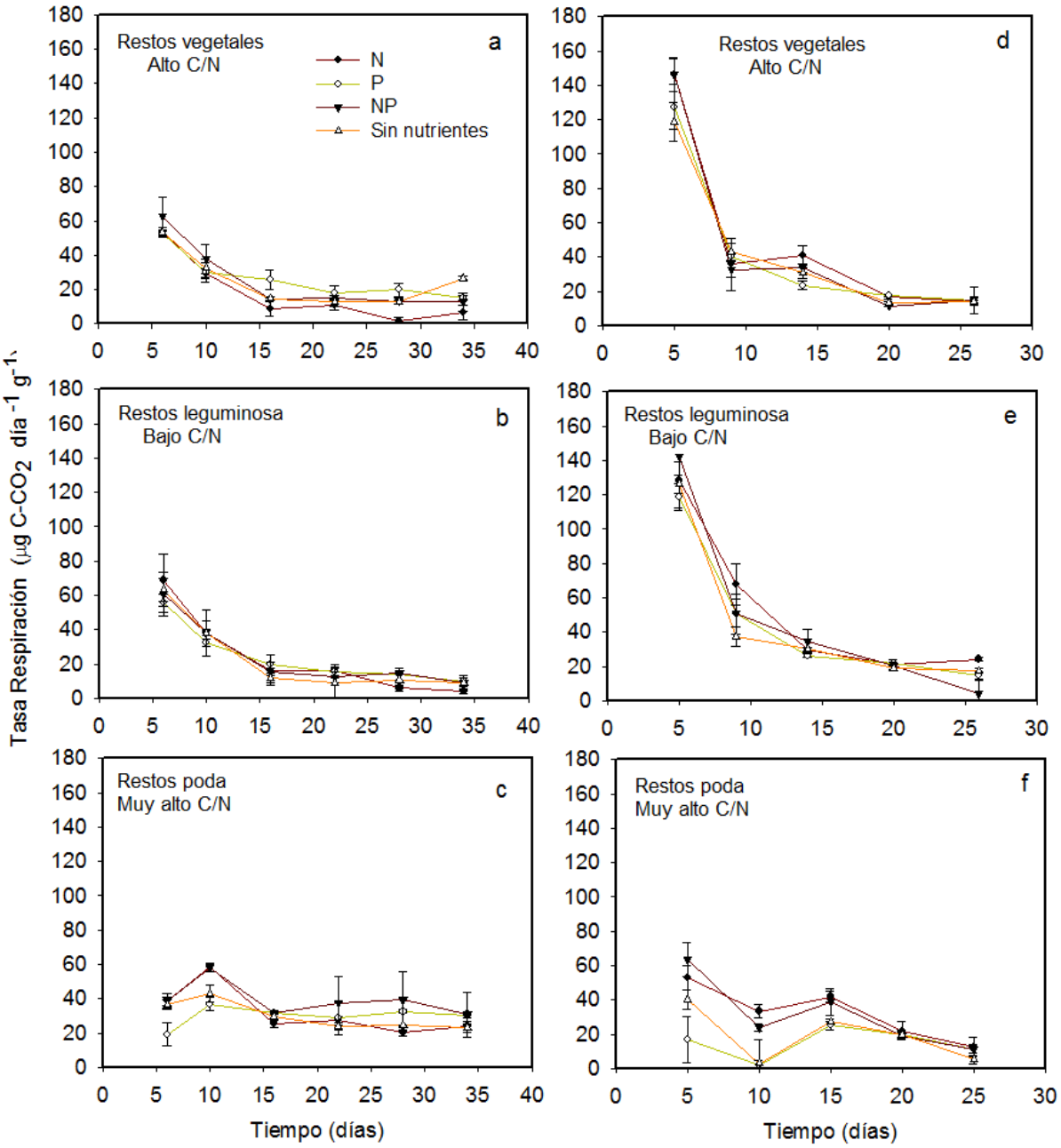


Figura 12. Dinámica de la tasa de respiración (µg C-CO_2 $g^{-1}d^{-1}$) del suelo con bajo (a, b y c) y alto (d, e y f) contenido en carbono orgánico con diferentes combinaciones de nutrientes añadidos (sin añadir nutrientes, añadiendo 50µg de N g^{-1}, añadiendo 25µg de P g^{-1} o añadiendo 50µg de N g^{-1}y 25µg de P g^{-1}) y fuentes de Corg con distinta relación C/N; leguminosas (a y d), restos de poda (b y e) y restos de vegetación arvense (c y f).

Los valores de respiración diaria decrecieron hasta alcanzar valores estables en las unidades experimentales en las que se añadieron restos de leguminosa y de vegetales arvense, mientras que cuándo se aplicó restos de poda los valores fue mucho más irregulares y con un decrecimiento mucho menos acusado a lo largo del tiempo.

Los patrones fueron en el SOC distintos a los del SAC y, por tanto, el contenido en Corg en el suelo fue responsable de parte de la variabilidad encontrada en los datos. La respuesta también dependió del tipo de fuente de Corg. Las tasas de respiración en el suelo SOC fueron muy superiores que las correspondientes al suelo SAC para los restos vegetales y restos de leguminosa.

Para el suelo con bajo contenido en carbono orgánico cuando se añadió restos de vegetación arvense, la tasa de respiración del suelo fue relativamente baja (12 µg C-CO_2 día^{-1} g^{-1}) al final del período de estudio para las distintas combinaciones de adición de nutrientes. No se apreciaron diferencias significativas, aunque en días previos se detectaron valores significativamente más bajos del NP y el N con el fósforo y el control. En SAC estas diferencias fueron más notorias dando el día 26 de incubación valores significativamente inferiores del N (5 µg C-CO_2 día^{-1} g^{-1}) frente al P (20 µg C-CO_2 día^{-1} g^{-1}) y entre cualquier tipo de adición de nutriente (N, P o NP) y el control (15 µg C-CO_2 día^{-1} g^{-1}).

Un patrón similar, pero con diferencias mucho menos acusadas, se observó cuándo se aplicó restos de leguminosas (baja relación C/N). Sólo se dieron diferencias significativas el último día de incubación donde, tanto en SOC como en SAC, la adición de NP y P originó tasas de respiración significativamente más bajas que la adición de N.

Podemos concluir que para el conjunto de gráficas, a excepción de los restos de vegetación arvense (donde se aprecia el efecto contrario), se puede apreciar que la adición de N o NP al suelo dan mayores tasas de respiración que el control y el P, no apreciándose diferencias entre estos.

5.6 Sentido y magnitud del *Priming effect* según nutrientes y fuentes de carbono orgánico de calidad contrastada.

5.6.1 *Valores esperados y observados de respiración según nutrientes.*

La comparativa entre los valores absolutos y relativos de respiración observada y esperada (µg C-CO_2 g^{-1}d^{-1}) permite cuantificar la magnitud de PE (diferencia entre valores observados y esperados) a lo largo del período de estudio. Dicha comparativa se ha realizado entre suelos con diferente contenido en Corg, la

adición de diferentes nutrientes y una fuente de carbono orgánico de alta calidad (los restos de *Vicia sativa*, leguminosa con baja relación C/N). No se pudo hacer la comparativa con las otras dos fuentes de carbono orgánico de mayor relación C/N (restos de poda y restos de vegetación arvense) debido a fallos en la fase experimental. Se espera que pudiesen existir diferencias significativas con estas fuentes de variación tal y como demuestra los resultados obtenidos al comparar la figura 9b y 11e donde la adición de N a los restos de poda producía un efecto sinérgico de la respiración (de 458μg C-CO_2 g^{-1} a 720-870μg C-CO_2 g^{-1} en promedio) por lo que sería interesante para futuros experimentos incluir esta fuente de variación.

Los patrones en SOC fueron distintos a aquellos observados en SAC y, por tanto, el contenido en Corg en el suelo fue responsable de parte de la variabilidad encontrada en los datos. La respuesta también dependió del tipo de nutriente añadido.

El test estadístico (ANOVA de 1 vía y $P<0,05$) ha encontrado diferencia significativas entre los valores observados y esperados al comienzo y al final de todas las figuras, únicamente al final de las figuras 13f y 13g no se han apreciado diferencias significativas entre los valores observados y esperados.

Aunque existen diferencias en la magnitud entre SOC y SAC y el tipo de nutrientes añadidos al suelo, en general, todos los estudios mostraron el mismo patrón. Al comienzo de la incubación los valores de respiración observada siempre superaban los valores de respiración esperada. Sin embargo, conforme avanzaba el experimento estos resultados se invertían dando valores de respiración observada más bajos que los de respiración esperada.

Durante los primeros días de incubación la respiración observada en SAC fue significativamente superior a la respiración observada en SOC (970-1020μg C-CO_2 g^{-1} en SAC y 770-830 μg C-CO_2 g^{-1} en SOC) independientemente del tipo de nutriente añadido. A partir de este día la respiración observada desciende bruscamente hasta el día 10 donde el descenso se hace más suave. Al final del período de incubación tampoco se aprecian diferencias significativas entre el tipo de

nutrientes aunque sí entre la fuente de Corg (80-140 μg C-CO_2 g^{-1} en SOC y 260-300 μg C-CO_2 g^{-1} en SAC).

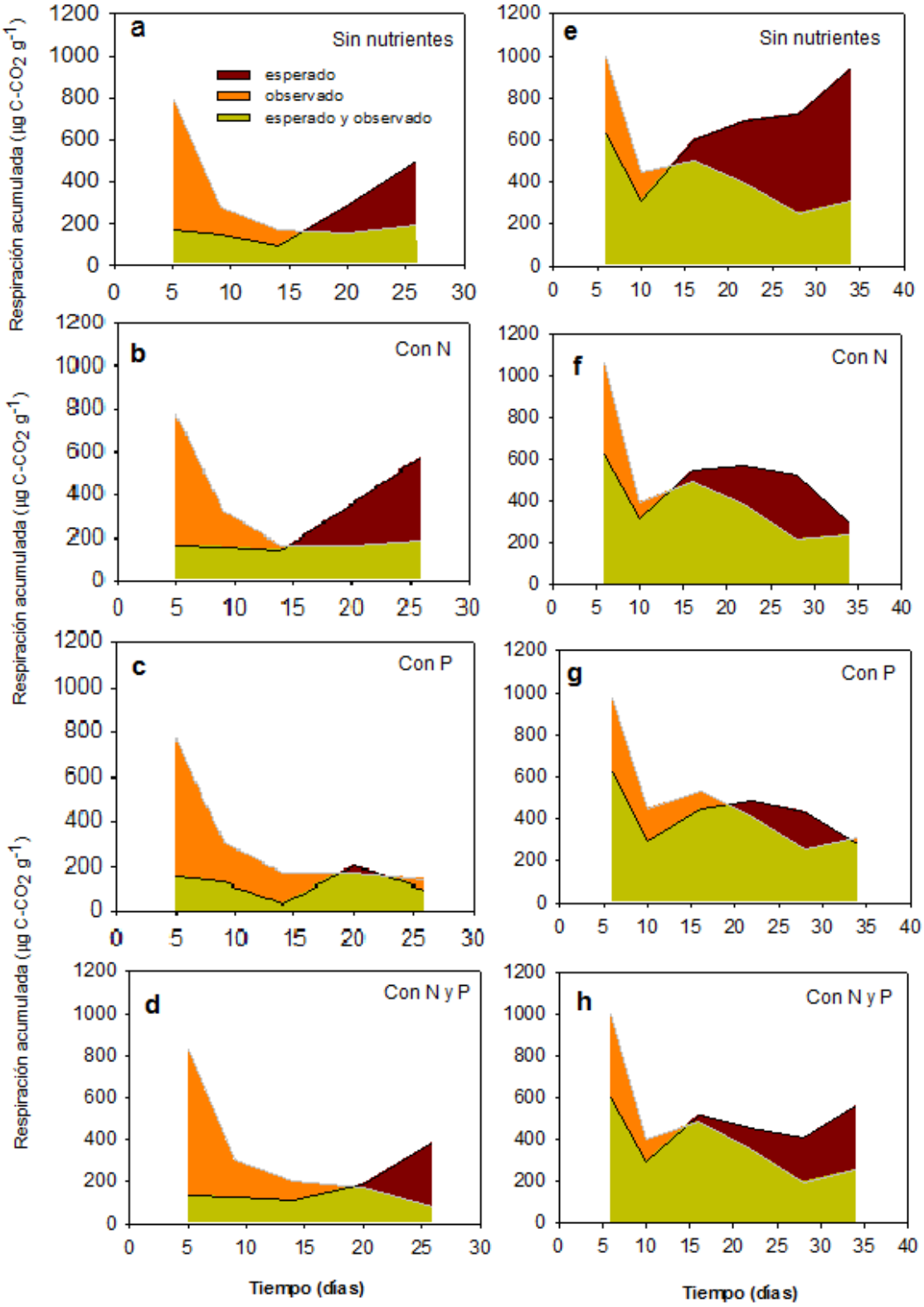


Figura 13. Comparativa entre los valores de respiración observada y esperada (μg C-CO_2 $g^{-1}d^{-1}$) del suelo con bajo (b) y alto (a) contenido en carbono orgánico tras la adición de leguminosa (fuente de carbono orgánico de

alta calidad, baja relación C/N) con diferentes combinaciones de nutrientes añadidos (sin añadir nutrientes, añadiendo 50µg de N g^{-1}, añadiendo 25µg de P g^{-1} o añadiendo 50µg de N g^{-1}y 25µg de P g^{-1}). El color rojo hace referencia a los valores de PE negativos, el color naranja hace referencia a valores de PE positivos. El color amarillo indica que los valores observados han sido iguales a los esperados y por tanto, no existe PE.

Durante los primeros días de incubación la respiración esperada en SAC fue significativamente superior a la respiración observada en SOC (135-175 µg C-CO_2 g^{-1} en SOC y 600-630 µg C-CO_2 g^{-1}) en SAC independientemente del tipo de nutriente añadido. A partir de este día la respiración desciende bruscamente hasta el día 10 en SAC y de forma mucho menos acusada hasta el día 15 en SOC; desde donde vuelven a aumentar. A partir de aquí estos valores varían mucho según el tipo de nutriente añadido. Los valores más altos se dan en los suelos a los que sólo se les añadieron restos de leguminosa y los más bajos corresponden a los suelos a los que se le añadió fósforo. Los valores rondan entre 98µg C-CO_2 g^{-1} en SOC con adición de P hasta 720 µg C-CO_2 g^{-1} en SAC con adición de sólo restos de leguminosa.

5.6.2 *Sentido y magnitud del PE según nutrientes.*

La figura 14 es una simplificación de los resultados de la figura anterior. Para el cálculo del PE no se realizó ningún tipo de test estadístico porque en muchos casos se perdieron algunas replicas.

Cuándo a los suelos con bajo y alto contenido en Corg se añadió restos de leguminosa (baja relación C/N), y con independencia del nivel de la fuentes de variación de nutrientes el patrón temporal del sentido del *priming effect* fue similar. Durante los primeros 13-15 días (SAC y SOC respectivamente) el PE fue positivo y a partir de este el PE fue negativo. Los valores de PE más altos se obtuvieron en SOC (700 µg C-CO_2 g^{-1} en SOC y 430 µg C-CO_2 g^{-1} en SAC) y los valores más altos de PE negativo se obtuvieron en SAC (hasta -420 µg C-CO_2 g^{-1}).

Los distintos niveles de aplicación de nutrientes (control, con N, con P y con N y P) no tuvieron ningún efecto significativo en el SOC y en el SAC en la magnitud del *priming effect* durante los primeros 10 (SOC) o 15 (SAC) días de incubación.

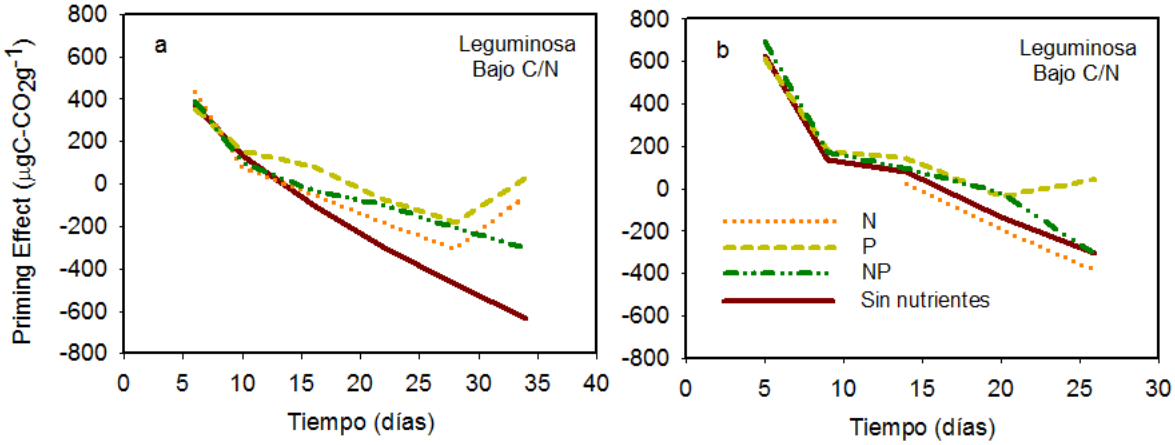


Figura 14. Variación absoluta entre la respiración observada y la esperada (µg C-CO_2 $g^{-1}d^{-1}$) del suelo con bajo (b) y alto (a) contenido en carbono orgánico con diferentes combinaciones de nutrientes añadidos (sin añadir nutrientes, añadiendo 50µg de N g^{-1}, añadiendo 25µg de P g^{-1} o añadiendo 50µg de N g^{-1}y 25µg de P g^{-1}).

Sin embargo, en el SAC la aplicación de nutrientes redujo de forma considerable la magnitud negativa del *priming effect* observado en aquellas unidades experimentales que sólo recibió los restos de leguminosa. Para el SOC, y exceptuando el caso del fósforo, la magnitud negativa del *priming effect* tras los 15 días de incubación en las unidades experimentales que recibieron N o N y P fue similar a aquellas observadas cuándo a los restos de leguminosas no se añadieron nutrientes. Al final del periodo de estudio y para ambos suelos, sólo el P tenía valores de PE positivos.

5.6.3 *Valores esperados y observados de respiración según adición de fuentes de carbono de calidad contrastada.*

El sentido y la magnitud del priming effect mostró cambios de significación en función del tipo de fuentes de Corg y el contenido en carbono orgánico del suelo.

El test estadístico (ANOVA de 1 vía y P<0,05) ha encontrado diferencia significativas entre los valores observados y esperados al comienzo y al final de todas las figuras, únicamente el comienzo de la figura 15f no se han apreciado diferencias significativas entre los valores observados y esperados.

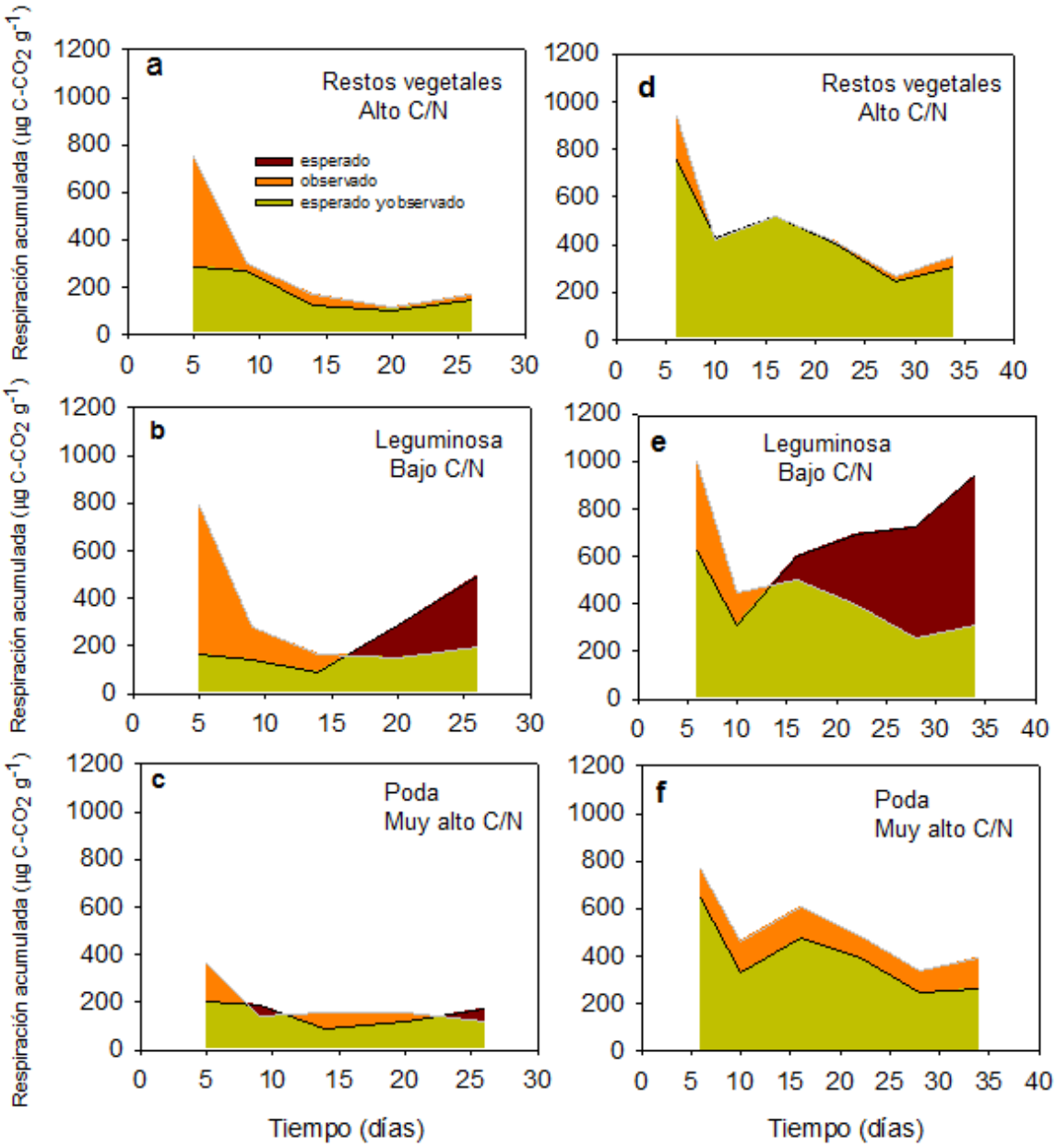


Figura 15. Comparativa entre los valores de respiración observada y esperada (µg C-CO_2 $g^{-1}d^{-1}$) del suelo con bajo (b) y alto (a) contenido en carbono orgánico tras la adición de fuentes de Corg con distinta relación C/N; leguminosas (b y e), restos de poda (c y f) y restos de vegetación arvense (a y d). El color rojo hace referencia a los valores de PE negativos, el color naranja hace referencia a valores de PE positivos. El color amarillo indica que los valores observados han sido iguales a los esperados y por tanto, no existe PE.

Al comienzo de la incubación los valores de respiración observada siempre superaban los valores de respiración esperada (patrón que se observó también en la figura 13). En SOC la adición de restos vegetales o restos de leguminosa daban valores similares de respiración observada (750 µg C-CO_2 g^{-1} y 790 µg C-CO_2 g^{-1} respectivamente), sin embargo para la poda la respiración observada fue mucho menor (360 µg C-CO_2 g^{-1}) y más estable en el tiempo. En SAC estas diferencias se

hicieron menos evidentes (940 μg C-CO_2 g^{-1} en los restos vegetales, 1000 μg C-CO_2 g^{-1} y 780 μg C-CO_2 g^{-1} en los restos de poda). Para todos los casos la respiración observada disminuyó bruscamente hasta el día 10 donde la respiración empezó a estabilizarse. Al final del período de incubación no se apreciaron diferencias significativas entre el tipo de nutrientes aunque sí entre la fuente de Corg (110-190 μg C-CO_2 g^{-1} en SOC y 280-320 μg C-CO_2 g^{-1} en SAC).

Un patrón similar, pero con diferencias mucho más acusadas, se observaron en la respiración esperada. Durante los primeros días de incubación la respiración esperada en SAC fue significativamente superior a la respiración observada en SOC (160-190 μg C-CO_2 g^{-1} en SOC y 630-750 μg C-CO_2 g^{-1}) en SAC, siendo mayores en los restos vegetales. A partir de este día la respiración desciende bruscamente hasta el día 10 en SAC y de forma mucho menos acusada hasta el día 15 en SOC (patrón que se observó también en la figura 13); desde donde vuelven a aumentar. A partir de aquí estos valores varían mucho según el tipo de nutriente añadido. En general, los valores de respiración observada y esperada, aunque significativamente diferentes, acaban siendo muy parecidos (los valores rondan entre 140 μg C-CO_2 g^{-1} en SOC tras añadirle restos vegetales y en torno a 310 μg C-CO_2 g^{-1} en SAC tras añadir restos vegetales). Sin embargo, a los suelos a los que se les añadió restos de leguminosa, la respiración esperada sube bruscamente siendo más acusada en SAC (700 μg C-CO_2 g^{-1}y 500 μg C-CO_2 g^{-1}).

5.6.4 *Sentido y magnitud del PE según adición de fuentes de carbono de calidad contrastada.*

La figura 16 es una simplificación de los resultados de la figura anterior. Para el cálculo del PE no se realizó ningún tipo de test estadístico.

Cuándo a los suelos con bajo y alto contenido en Corg se añadió restos de leguminosa (baja relación C/N) y restos vegetales (alta relación C/N) el patrón temporal del sentido del *priming effect* fue similar. El PE fue positivo durante los primeros 9 (suelo con bajo contenido en Corg) o 10 (suelo con alto contenido en Corg) días de incubación y a partir de éstos el PE fue cercano a cero (entre 150 µg C-CO_2 g^{-1} y -55 µg C-CO_2 g^{-1} en los suelos a los que se les adicionó restos de poda) (patrón que se repite en la figura 13). Hubo un claro descenso del PE hacía valores

negativos en los suelos a los que se les adicionó restos de leguminosa. Estos valores de respiración fueron mucho más acusados en SAC que en SOC (-420 µg C-CO_2 g^{-1} y -304 µg C-CO_2 g^{-1} respectivamente). Los valores de PE más altos se obtuvieron en SOC (620 µg C-CO_2 g^{-1} en SOC y 370 µg C-CO_2 en SAC).

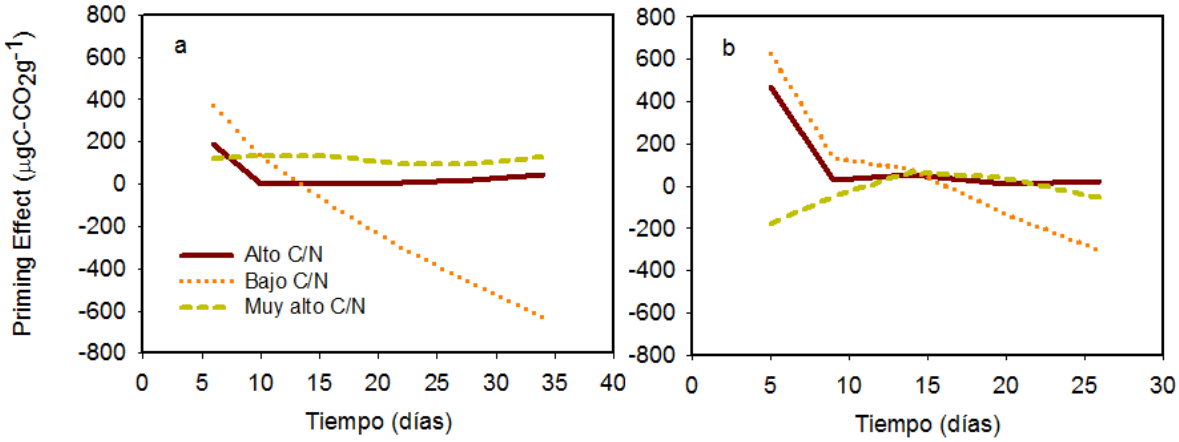


Figura 16. Variación absoluta entre la respiración observada y la esperada (µg C-CO_2 $g^{-1}d^{-1}$) del suelo con bajo (b) y alto (a) contenido en carbono orgánico con diferentes fuentes de Corg con distinta relación C/N (leguminosas, restos de poda y restos de vegetación arvense).

6 DISCUSIÓN

En general tanto para la respiración acumulada del suelo como para la tasa de respiración los patrones de respiración fueron distintos en SOC y SAC, según el tipo de fuente de carbono orgánico añadida y según el tipo de nutriente añadido, así como la combinación de estos.

6.1 Efecto del contenido en C orgánico del suelo, de la adición de nutrientes (N y P en distintas condiciones) y/o fuentes de materia orgánica de diferentes calidades (relación C/N) sobre la actividad microbiana del suelo en términos de tasa de respiración del suelo.

Las tasas de respiración constatan que los mayores valores de respiración se dan al principio del período de incubación y que esta desciende hasta hacerse constante, es decir, la entrada de material y/o nutrientes en el suelo tiene como

respuesta un incremento de la respiración que va disminuyendo con el tiempo hasta alcanzar valores constantes hasta que un nuevo input de materia orgánica o un cambio beneficioso o perjudicial en las condiciones ambientales vuelven a provocar variaciones en la respiración. Esto indica que los mayores cambios en la estructura y biomasa microbiana se dan al principio como consecuencia de la adición de una fuente de materia orgánica que sirve como fuente de energía y carbono, sin que ello conlleve otros cambios a largo plazo que no han sido identificados ni estudiados en este estudio. Esto ocurre para cualquier tipo de adición de materia orgánica que permita la creación de puntos calientes de actividad microbiana (*hotspots*). El período de vida de estos *hotspots* sólo es de unos pocos días (Dalenberg and Jager, 1981, 1989; Pascual et al. 1998) siendo después sustituidos por organismos especialistas (Fontaine et al. 2003; Landi et al. 2006), que estaban latentes o inactivos y que empiezan a degradar la materia orgánica que queda (más refractaria y por tanto más difícil de descomponer) pudiendo llegar a convertirse en los grupos dominantes del suelo y manteniendo la respiración en niveles estables durante los últimos días del periodo de incubación. Estos cambios en la dinámica de las comunidades microbianas explican el comportamiento de la tasa de respiración de los suelos, siendo esta la razón por la que la tasa de respiración sube tanto al principio y luego desciende bruscamente hasta hacerse más o menos suave.

Las tasas de respiración siempre fueron, en general, mayores en SAC que en SOC exceptuando las figuras 10 y 12 donde la adición cualquiera de las distintas fuentes de Corg daban valores de respiración diaria mucho mayores en SOC que en SAC. Como ya se comentará más adelante, ésto es debido a la forma de calcular la figura ya que los valores obtenidos de respiración se les restan los valores considerados control (figura 8) para conocer el efecto de la adición de fuentes de carbono orgánico diferentes y/o nutrientes en la respiración del suelo. Si cada uno de estos valores los dividiésemos por el contenido en carbono orgánico de cada suelo veríamos que siempre el suelo SAC respira más que el suelo SOC. Por ejemplo, la respiración acumulada en la figura 11a y 11d en SAC es 730 μg C-CO_2 g^{-1} y la respiración acumulada para el suelo SOC durante el mismo período de estudio es de 1330 μg C-CO_2 g^{-1}, Si el contenido en Corg en SOC es 1,376% y en SAC es 7,028% (tabla 1), en realidad el suelo SAC ha respirado 18,3 µg C-CO_2 g^{-1} y

el suelo SOC 51,30 µg C-CO_2 g^{-1}, es decir, SAC es suelo que más respira por unidad de carbono orgánico del suelo.

Las tasas de respiración mostraron cambios ante la adición de diferentes fuentes de Corg de distinta calidad. Si añadimos a los suelos una fuente de Corg con un gran contenido en C lábil (alta calidad) esta actividad será mucho más intensa y corta, que si tiene un alto contenido en carbono orgánico recalcitrante donde el sustrato metabolizado se usa mucho más lentamente y durante más tiempo debido a que la falta de sustrato impide la explosión microbiana. Esto lo hemos podido comprobar en las figuras 10 y 12 donde la tasa de respiración de los restos de poda (muy alta relación C/N y por lo tanto baja calidad) era mucho más pequeña al principio del período de estudio y más constante a lo largo del tiempo (descenso mucho menos brusco) que la tasa de respiración de los suelos a los que se les adicionó restos de leguminosas o vegetales.

Entre adicionar al suelo restos vegetales o restos de leguminosa apenas hubo diferencias y es porque la diferencia de las relaciones C/N es mucho menos acusada en estas dos fuentes de Corg que con respecto a la poda (apenas de 3 unidades sin que sean significativas la diferencia) y por tanto sus efectos sobre la actividad microbiana del suelo han sido menores.

No se apreciaron diferencias significativas dignas de ser reseñadas tras la adición de las distintas combinaciones de nutrientes los suelos a lo largo del periodo de incubación. Respecto a las variaciones de la tasa de respiración en la adición de nutrientes además de fuentes de carbono orgánico diferentes no se notaron apenas diferencias para los restos vegetales o para los restos de leguminosa. Se puedo apreciar que la adición de N o NP al suelo dio mayores tasas de respiración que el control y el P, no apreciándose diferencias entre estos. El efecto que estos nutrientes tienen sobre el suelo será explicado más adelante.

6.2 Efecto del contenido en C orgánico del suelo, de la adición de nutrientes (N y P en distintas condiciones) y/o fuentes de materia orgánica de diferentes calidades (relación C/N) sobre la actividad microbiana del suelo en términos de respiración acumulada del suelo.

Cuando medimos la respiración del suelo control (figura 6a) pudimos comprobar que una variación de 6 puntos en el % de Corg de un suelo producía diferencias de hasta un 400% en la respiración, siendo mayor la respiración en SAC que en SOC. Estos resultados son los esperables ya que está bien descrito que, en términos generales, cuanto mayor es el contenido en Corg de un suelo mayor es la disponibilidad de éste para el desarrollo de la actividad microbiana que descompone dicho carbono oxidándolo y emitiendo CO2 a la atmósfera (Schimel, 1995).

Sin embargo, a lo largo del experimento vimos situaciones (figuras 9,10, 11 y 12) en las que SOC respiraba más que SAC. Esto es debido a la forma de calcular la figura ya que los valores obtenidos de respiración se les restan los valores considerados control (figura 7). Esto permite conocer el efecto de la adición de fuentes de carbono orgánico diferentes y/o nutrientes en la respiración del suelo. Si no se les hubiese restado los controles y hubiésemos puesto los datos reales obtenidos hubiésemos visto que SAC respiraba 3 veces más que SOC.

Para explicar las situaciones en las que SOC respira más que SAC en vez de las tasas de respiración vamos a fijarnos en las figuras 6a, 9a y 11 de respiración acumulada. Tanto los restos vegetales como los restos de leguminosa (en la figura 9a) llegaron a respirar hasta 1170 y 1235 μg C-CO_2 g^{-1} mientras que el suelo control (figura 6a) y para el mismo periodo sólo respiró 460 μg C-CO_2 g^{-1} (tres veces menos). En la figura 11, donde además de fuentes de materia orgánica diferente a los suelos se les añadió nutrientes, estas diferencias en la respiración fueron mucho más acusadas y esta vez la poda también mostró cambios en la respiración. Aunque ante la adición de P la respiración no tuvo ningún efecto distinto al observado en el control (Figura 6a), cuando se añadió N o NP está alcanzó valores de hasta 1500 µg C-CO_2 g^{-1} (tres veces más) en los restos de leguminosa, 860 µg C-CO_2 g^{-1} en la poda (dos veces más) y 1370 µg C-CO_2 g^{-1} en los restos vegetales (tres veces más) en SOC, siendo mayores para el N que para el NP. Los cambios en la respiración son debidos a la falta de nutrientes y/o Corg lábil que hace que al añadirlos al suelo se active la actividad microbiana. El input de una fuente de alimentación al medio acelera el proceso de descomposición y aumenta las emisiones de CO_2 al medio.

El hecho de que ante la adición de una fuente de materia orgánica (acompañada o no de nutrientes) la respiración sea mucho más acusada en SOC

que en SAC posiblemente se deba a a la menor riqueza en nutrientes y la falta de Corg de éste suelo (menor contenido en N, P olsen y otros nutrientes; tabla 2) que limitaba el crecimiento microbiana en mayor medida que lo hacía en SAC. Para el caso de SAC los microorganismos toman mucho menos Corg de los restos vegetales y los restos de leguminosa puesto que ya lo adquieren del propio suelo, mientras que en SOC como hay carencia de Corg, al adicionar una fuente de Corg adicional la actividad se incrementa enormemente para tomar el Corg de las nuevas fuentes de Corg añadidas al suelo antes de que lo hagan sus competidores. Haciendo un símil entre la actividad microbiana y la forma de alimentarse una persona podemos decir que: "Un hambriento al que le das comida come más y mucho más rápido que lo que lo hace un gordo ante la misma cantidad de comida".

El efecto sinérgico en la respiración que produjo la adición de N o NP en los suelos a los que se les había añadido fuentes de Corg de diferentes calidades (figura 11) es debido a que los microorganismos tomaron el N inorgánico incorporado al suelo para reducir la relación C/N de los restos de leguminosa, vegetales y poda (43,9 relación C/N de la poda, 12 relación C/N de los restos de leguminosa, 15 relación C/N de los restos de vegetación arvense) y así poder degradarlos más fácilmente. Si tenemos en cuenta que la relación C/N de la comunidad microbiana está en torno a 8-12 (Dempster et al. 2011) la descomposición de las fuentes de Corg añadidas suministra energía y C para el desarrollo de la comunidad microbiana pero no el suficiente nitrógeno para satisfacer su relación C/N por lo que lo toman del N inorgánico que se incorpora al suelo. Este incremento de la respiración es especialmente acusado con los restos de poda (Figura 11e) puesto que es la fuente de Corg con la mayor relación C/N y por tanto con menos N para abastecer a la comunidad. Este fenómeno está bien descrito y suele tener lugar durante la descomposición de fuentes de N con una relación C/N mayor a 20 (Palm y Rowland, 1997).

Si analizamos la respiración acumulada en las incubaciones en las que sólo se añadió nutrientes o fuentes de Corg de calidad variable a los suelos podemos ver algunos comportamientos en la respiración que no se dan cuando se combinan ambos tipos de aportes de material al suelo. Por ejemplo, en la figura 7, aunque hubo pocas significaciones en los resultados se pudo apreciar que lo suelos que más respiraron fueron aquellos a los que recibieron P o los controles y que las

incubaciones a las que se les añadió N o la combinación N y P respiraron menos. Probablemente esto se deba a que la adición de N sin una adición extra de C no implica un aumento de la respiración debido a que con el reservorio de N del suelo las bacterias pueden degradar el propio Corg sin necesidad de ningún aporte. Sin embargo, es probable que el P sea un nutriente limitante y que la adición de este aumentara la respiración. No hemos sabido dar explicación al porqué la adición de N o N y P daban valores de respiración inferiores al control (sin nutrientes). Estos efectos han sido más notorio en SOC seguramente debido a la menor riqueza en nutrientes del suelo (menor contenido en N, P *olsen* y otros nutrientes; tabla 2). Como ya se ha comprobado estos resultados son muy diferentes a los de la figura 11 donde ocurre todo lo contrario, ya que ante un aporte de C extra, los microorganismos necesitan un aporte de N adicional que toman del N inorgánico añadido al suelo.

También podemos comprobar un patrón de respiración diferente en las incubaciones en las que sólo se añadió fuentes de Corg de calidad variable a los suelos (figura 9) con respecto a los resultados observados cuando también se añadieron nutrientes al suelo (figura 11). El efecto más acusado se puede apreciar en la adición de poda al suelo. Desde el principio hasta el final del período de incubación en SOC la respiración de los suelos a los que se les adicionó poda fue la mitad que la respiración en los suelos a los que se les adicionó restos vegetales o restos de leguminosa. Sin embargo, en SAC los valores de respiración fueron bastante más parecidos entre las distintas fuentes de Corg añadidas al suelo. Esto es debido al bajo contenido en Corg y nutrientes en SOC. Al tener un *pool* de N menor, apenas puede bajar la relación C/N de los restos de poda y sólo puede degradar una pequeña fracción alargando la degradación de la poda en el tiempo mientras que en SAC, donde el *pool* de N es mayor (en la tabla 2 se puede ver que el porcentaje de nitrógeno total de SAC es de 0,4% y en SOC de 0,08%), la degradación es mayor. No se apreciaron diferencias entre los valores de respiración entre los restos vegetales y los restos de leguminosa debido a lo parecidas que son sus relaciones C/N con respecto a la poda. Una vez más estos resultados son muy distintos a los obtenidos en la figura 11 donde la respiración de los suelos a los que se les añadió diferentes combinaciones de nutrientes y poda fue más parecida entre SAC y SOC debido al efecto potenciador del N en la respiración de SOC, aunque

siguió siendo de la mitad que para las incubaciones de SOC en las que además de nutrientes se añadió restos vegetales o restos de leguminosa.

6.3 *Priming effect* producido según contenido en C orgánico del suelo, adición de nutrientes (N y P en distintas condiciones) y/o fuentes de materia orgánica de diferentes calidades (relación C/N) sobre la actividad microbiana del suelo.

Tanto para la adición de nutrientes al medio como fuentes de Corg de distintas calidades (en SAC y en SOC) el efecto del PE fue positivo durante los primeros días de incubación hasta hacerse negativo o cercano a la neutralidad con el paso de los días. Este comportamiento es propio de la formación de *hotspots* de actividad microbiana.

Para saber si el PE es aparente o real (si el aumento de la actividad microbiana ha sido debido únicamente a la activación microbiana por el aporte de material orgánico y nutrientes o si es debido a la descomposición de la SOM) habría que estimar la cantidad de carbono lábil y refractario mineralizado a lo largo de la incubación. Por ejemplo, si el CO_2 liberado superase al C de la biomasa microbiana es evidente que este C extra tendría su origen en la descomposición del SOM. Aunque en este experimento no se ha calculado dichos parámetros sería interesante aplicarlo en nuevas experiencias relacionadas.

A pesar de ello por el tipo de actividad producida y basándonos en experiencias anteriores lo más probable es que los valores de PE detectados se hayan debido únicamente al APE, especialmente en los casos en los que el PE haya resultado negativo al final del período de incubación (como es el caso de los restos de leguminosas en SAC, en la figura 16, y la no adición de nutrientes en SAC, en la figura 14) y que en los casos en que este haya resultado cercano a la neutralidad al final del período de incubación en vez de seguir con el descenso brusco del PE se haya debido al comienzo de la degradación de la materia orgánica (RPE) que neutralizaría los valores negativos del APE dando un TPE cercano a cero y que se mantendrá constante durante un tiempo prolongado. Este comportamiento permanecería estable hasta que el agotamiento de los recursos o un nuevo input de

materia orgánica o nutrientes generase otro brusco incremento de la actividad microbiana (nuevo *hotspot*). Dichas conclusiones las extraemos a partir del brusco descenso del PE durante los primeros días de incubación, de la estabilidad del PE alcanzada después de este descenso y del hecho de que el RPE nunca alcanza valores negativos.

Por tanto, lo que tendríamos en estos suelos tras la entrada de una fuente de materia orgánica o nutriente sería un incremento brusco de la tasa de renovación microbiana (APE) que empezarían a degradar la fracción orgánica más lábil (RPE). Cuando esta se agota se produce la muerte en masa de los microorganismos oportunistas (APE negativo) y los microorganismos más especialistas, que hasta entonces estaban latentes o inactivos, empiezan a degradar la materia orgánica que queda (más refractaria y por tanto más difícil de descomponer).

En general el RPE aparece a las pocas horas de la adición del sustrato aunque en algunas experiencias se ha demostrado un retraso en esta de días o semanas. En este sentido lo único que podemos decir es que el descenso del PE se hace mucho menos acusado a partir de los días 9 días en SOC y 10 días en SAC posiblemente debido a un aumento del RPE por lo que su origen podría situarse unas horas antes.

Basándonos en las tendencias encontradas en la magnitud del PE probablemente la aparición del APE, la aparición del RPE y sus intensidades varíen dependiendo del contenido en Corg del suelo, tipo de nutriente añadido y/o tipo de fuente de Corg añadida. Los valores de PE más altos se obtuvieron en SOC y los valores de PE más bajos se obtuvieron en SAC. Hubo un claro descenso del PE hacía valores negativos en los suelos a los que se les adicionó restos de leguminosa así como en los suelos a los que no se le adicionaron nutrientes.

Para ninguna de las experiencias de este trabajo hemos constatado la aparición de una fase *lag* de actividad microbiana (Kuzyakov, 2000).

Por último hay que indicar que aunque en este trabajo no se ha estudiado el efecto del cambio de las condiciones ambientales (más adversas o más favorables) en la actividad microbiana, éstas también influyen en la actividad microbiana de un suelo y puede alterar los resultados obtenidos.

6.4 Efecto de las diferentes formas de gestión del olivar en la actividad microbiana del suelo.

Como hemos visto a lo largo de este trabajo las fuentes de Corg que más efectos tienen en la respiración de los suelos son los restos de leguminosa y los restos vegetales (debido a su baja relación C/N). Para todas las fuentes de Corg, y especialmente para la poda, la adición de N incrementaba considerablemente la respiración ya que disminuían la relación C/N, especialmente en suelos con bajo contenido en Corg.

El empleo de cualquier tipo de cubierta vivas (restos vegetales o restos de leguminosas) o inertes (*mulches* de poda) además de la reducción de las necesidades de nutrientes y Corg del medio, y el consiguiente incremento de la actividad microbiana del suelo, permiten una mejor regulación del contenido de agua del suelo y un control de la erosión. Además el empleo de especies como *Vicia sativa* mejoran la infiltración del agua y ayudan en el control integrado de plagas. Las leguminosas presentan también como ventaja la fijación del nitrógeno atmosférico. (Proyecto olivar sostenible, 2007).

El empleo de cubiertas inertes como los restos de poda son las alternativas más viables. A lo largo de este trabajo hemos visto que la poda es la fuente de Corg que más variaciones presenta en la respiración al alterar las fuentes de variación debido a su elevada relación C/N. Los patrones de respiración cuando se añadió N y N y P fueron de 720-870μg C-CO_2 g^{-1} frente a los 458μg C-CO_2 g^{-1} del suelo control. Debido a su baja calidad, estos materiales deberían de añadirse al suelo picados. La poda tiene además un efecto herbicida muy interesante reduciendo la germinación de las malas hierbas (Proyecto olivar sostenible, 2007).

Mantener un alto contenido en Corg en los suelos también es importante, ya que en todos los casos la respiración acumulada y la tasa de respiración fue mayor en SAC que en SOC. Mantener aquellas prácticas agrícolas que reduzcan la erosión del suelo (con la consiguiente pérdida de materia orgánica) permitirá tener una buena salud en los suelos.

Los experimentos no mostraron incrementos de la respiración muy acusados ante la adición de P al medio que se la había añadido fuentes de Corg contrastado

(estos valores fueron similares al control para todas las fuentes de variación). Estos valores también se esperan que pudiesen ocurrir en la realidad, pues, el olivar no suele tener carencias de este elemento (las extracciones en la recolección se cifran sólo en 0,7gP/kg de aceituna, las extracciones de N se cifran en torno a 3-4gN/kg de aceituna).

Cuantificar la respiración de los suelos también podría servir para por lo que aquellas prácticas agrícolas que generasen una mayor actividad microbiana fuesen las más recompensadas. En el mercado del CO_2 la tonelada de CO_2 ha llegado a alcanzar valores de 30€/tm. Con los precios de 2013 (8€/tm), si se triturasen y aplicasen al suelo todos los restos de poda de los olivares de Jaén los beneficios económicos podrían rondar los 14 millones de euros (TFM Valero Valenzuela, 2013).

7 CONCLUSIONES

En general se encontraron diferencias significativas para todas las fuentes de variación. Los mayores valores de respiración acumulada y tasa de respiración diaria los encontrábamos en SAC. Para los suelos control, la adición de P y la no adición de nutrientes producían una mayor respiración acumulada. Respecto a las distintas fuentes de Corg, los mayores incrementos en la respiración los producían la adición de leguminosa y restos vegetales. Los restos de poda produjeron un efecto mucho más bajo en la respiración debido a su elevada relación C/N (especialmente en SOC). Las tasas de respiración coincidían con estos resultados. Aunque la adición de nutrientes a los suelos no aumentó mucho la respiración acumulada de los suelos control, la adición de estos junto a las fuentes de Corg de calidades contrastadas aumentó considerablemente la emisión de CO_2, especialmente en SOC. Para estos casos eran el N y el NP los nutrientes que incrementaban considerablemente la respiración, debido a que disminuían la relación C/N de las fuentes de materia orgánica añadidas a los suelos hasta valores asimilables por las bacterias. Este efecto fue mucho más acusado en la poda debido a su elevada relación C/N.

Finalmente para todos los casos, el PE obtenido fue positivo al principio de la incubación y decreciente con el tiempo hasta alcanzar valores negativos o cercanos a cero. La existencia del PE positivo durante los primeros días de incubación (APE)

evidencia la formación de puntos calientes de actividad microbiana que son activos sólo durante unos pocos días. Aunque no se ha evidenciado la presencia de RPE, el brusco descenso de la magnitud del PE y la permanencia de este en valores cercanos a cero en la mayoría de los casos permite deducir su aparición, suavizando los efectos negativos del APE una vez cesada la actividad de los *hotspots* y permitiendo la obtención de valores de PE estables a partir del 9º día en SOC y el 10º en SAC.

8 BIBLIOGRAFÍA

Asmar, F., Eiland, F., Nielsen, N.E., 1994. Effect of extracellular-enzyme activities on solubilization rate of soil organic nitrogen. Biology and Fertility of Soils 17, 32±38.

Anderson, J.P.E., 1982. Soil respiration. Methods of soil analysis. Chemical and Microbiological Properties. American Society of Agronomy soil science Society of America.

Bell JM, Smith JL, Bailey VL, Bolton H (2003) Priming effect and C storage in semi-arid no-till spring crop rotations. Biol Fertil Soils 37:237–244

Blagodatsky, S.A., Richter, O., 1998. Microbial growth in soil and nitrogen turnover: a theoretical model considering the activity state of microorganisms. Soil Biology & Biochemistry 30, 1743±1755.

Blagodatsky S., Blagodatskaya E., Yuyukina T., Kuzyakov Y. (2010) Model of apparent and real priming effects: Linking microbial activity with soil organic matter decomposition. Soil Biol Biochem 42 1275-1283

Blagodatskaya EV, Anderson T-H (1998) Interactive effects of pH and substrate quality on the fungal-to-bacteria ratio and QCO2 of microbial communities in forest soils. Soil Biol Biochem 30:1269–1274

Blagodatskaya EV, Blagodatsky SA, Anderson T-H, Kuzyakov Y (2007) Priming effects in Chernozem induced by glucose and N in relation to microbial growth strategies. Appl Soil Ecol 37:95–105

Blagodatskaya E. & Kuzyakov Y. (2008) Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. Biol Fertil Soils 45:115–131

Blagodatskaya, E.V., Blagodatsky, S.A., Anderson, T.-H., Kuzyakov, Y., 2009. Contrasting effects of glucose, living roots and maize straw on microbial growth kinetics and substrate availability in soil. European Journal of Soil Science 60, 186e197.

Brant JB, Sulzman EW, Myrold DD (2006) Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation. Soil Biol Biochem 38:2219–2232

Broadbent, F.E., Norman, A.G., 1946. Some factors affecting the availability of the organic nitrogen in soil. Soil Science Society of America Proceedings 11, 264±267.

Broadbent, F.E., 1947. Nitrogen release and carbon loss from soil organic matter during decomposition of added plant residues. Soil Science Society of America Proceedings 12, 246e249.

Broadbent, F.E., Bartholomew, W.V., 1948. The effect of quantity of plant material added to soil on its rate of decomposition. Soil Science Society of America Proceedings 13, 271±274.

Broadbent, F.E., 1956. Tracer investigations of plant residue decomposition in soil. Conference of Radioactive Isotopes in Agriculture. In: Proceedings of the Conference on Radioactive Isotopes in Agriculture, 12±14 January 1956. US Atomic Energy Commission, Washington, pp. 371±380.

Brown, G.G., 1995. How do earthworms affect microflorial and faunal community diversity. Plant and Soil 170, 209e231.

Cabrera, M.L., 1993. Modeling the flush of nitrogen mineralization caused by drying and rewetting soils. Soil Science Society of America Journal 57, 63±66.

Chapman, S.J., 1997. Carbon substrate mineralization and sulphur limitation. Soil Biology & Biochemistry 29, 115±122.

Chander K, Goyal S, Mundra MC, Kapoor KK (1997) Organic matter, microbial biomass and enzyme activity of soils under different crop rotations in the tropics. Biol Fertil Soils 24:306–310.

Cheng WX (1999) Rhizosphere feedbacks in elevated CO_2. Tree Physiology 19:313–320

Cheng, W.,2009.Rhizosphere priming effect: its functional relationships with microbial turnover,evapotranspiration,and C e N budgets. Soil Biology& Biochemistry 41,1795e1801.

Dalenberg JW, Jager G (1981) Priming effect of small glucose additions to 14C-labeled soil. Soil Biol Biochem 13:219–223

Dalenberg, J.W., Jager, G., 1989. Priming effect of some organic additions to 14 C-labeled soil. Soil Biology & Biochemistry 21, 443±448.

Denef K, Six J, Bossuyt H, Frey S, Elliott E, Merckx R, Paustian K (2001) Influence of dry–wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics. Soil Biol Biochem 33:1599–1611

De Nobili M, Contin M, Mondini C, Brookes PC (2001) Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. Soil Biol Biochem 33:1163–1170

Derrien, D., Marol, C., Balesdent, J., 2004. The dynamics of neutral sugars in the rhizosphere of wheat. An approach by 13C pulse-labelling and GC/C/IRMS. Plant and Soil 267, 243e253.

Derrien, D., Marol, C., Balesdent, J., 2007. Microbial biosyntheses of individual neutral sugars among sets of substrates and soils. Geoderma 139, 190e198.

Fokin, A.D., Radzhabova, P.A., 1996. Availability of phosphates in soils as a function of the state and transformation of organic matter. Eurasian Soil Science 29, 1216±1221.

Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L (2003) The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? Soil Biol Biochem 35:837–843

Fontaine S, Barot S, Barre P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. Nature 450:277–280

Gómez-Rey MX, Couto-Vázquez A, García-Marco S, González-Prieto SJ (2013) Impact of fire and post-fire management techniques on soil chemical properties. Geoderma 195-196: 155-164. doi: 10.1016/j.geoderma.2012.12.005

Hamer U, Marschner B (2005) Priming effects in different soil types induced by fructose, alanine, oxalic acid and catechol additions. Soil Biol Biochem 37:445–454

Hart, P.B.S., Rayner, J.H., Jenkinson, D.S., 1986. Influence of pool substitution on the interpretation of fertilizer experiments with 15N. Journal of Soil Science 37, 389±403.

Helal, H.M., Sauerbeck, D., 1986. E€ect of plant roots on carbon metabolism of soil microbial biomass. Zeitschrift fuÈ r PfranzenernaÈ hrung und Bodenkunde 149, 181±188.

Hejnak, V., Jefimov, V.N., Osipov, A.I., 1996. The use of fertilizerand soil nitrogen by spring barley. Rostlina Vyroba 42, 67±72.

Hoosbeek, M.R., Lukac, M., van Dam, D., Godbold, D.L., Velthorst, E.J., Biondi, F.A., Peressotti, A., Cotrufo, M.F., de Angelis, P., Scarascia-Mugnozza, G., 2004. More new carbon in the mineral soil of a poplar plantation under free air carbon enrichment (POPFACE): cause of increased priming effect? Global Biogeochemical Cycles 18. doi:10.1029/2003GB002127.

Jenkinson,D.S.,Fox,R.H.,Rayner,J.H.,1985.Interactions between fertilizer nitrogen and soil nitrogen e the so called 'priming effect'. Journal of Soil Science 36,425e445.

Jansson, S.L., 1958. Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralisation immobilisation re lationship. Annals of the Royal Agricultural College of Sweden 24, 101±361.

IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535

Jenkinson, D.S., Fox, R.H., Rayner, J.H., 1985. Interactions between fertilizer nitrogen and soil nitrogen Ð the so-called `priming' effect. Journal of Soil Science 36, 425±444.

Kawaguchi, S., Kai, H., Aibe, T., 1986. Nitrogen dynamics in soils following the addition of 15N-labelled rice straw. Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University 30, 247±252.

Kuzyakov Y, Friedel JK, Stahr K (2000) Review of mechanisms and quantification of priming effects. Soil Biol Biochem 32:1485–1498

Kuzyakov Y (2002) Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. J Plant Nutr Soil Sci 165:382–396

Kuzyakov, Y., Bol, R., 2006. Sources and mechanisms of priming effect induced in two grassland soils amended with slurry and sugar. Soil Biology & Biochemistry 38, 747e758.

Kuzyakov, Y., Hill, P.W., Jones, D.L., 2007. Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. Plant and Soil 290, 293e305.

Kuzyakov Y (2010) Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. Soil Biol Biochem 42 1363-1371

Landi L, Valori F, Ascher J, Renella G, Falchini L, Nannipieri P (2006) Root exudate effects on the bacterial communities, CO2 evolution, nitrogen transformations and ATP content of rhizosphere and bulk soils. Soil Biol Biochem 38:509–516

Laura, R.D., Parshad, M., 1992. Transformation of urea in sodic soils. Part 3. Internal nitrogen cycle-immobilization and priming effect. International Journal of Tropical Agriculture 10, 31±37.

Lavelle, P., Gilot, C., 1994. Priming effect of macroorganisms on microflora: a key process of soil function? In: Ritz, K.J., Dighton, J., Giller, K.E. (Eds.), Beyond the Biomass: Compositional and Functional Analysis of Soil Microbial Communities. Wiley, Chichester, pp. 173±180.

Lavelle, P., Lattaud, D., Trogo, D., Barois, I., 1995. Mutualism and biodiversity in soils. Plant and Soil 170, 23±33.

Löhnis, F., 1926. Nitrogen availability of green manures. Soil Science 22, 253e290.

Lundquist E, Jackson L, Scow K, Hsu C (1999) Changes in microbial biomass and community composition, and soil carbon and nitrogen pools after incorporation of rye into three California agricultural soils. Soil Biol Biochem 31:221–236

Marinari S, Masciandaro G, Ceccanti B, Grego S (2000) Influence of organic and mineral fertilisers on soil biological and physical properties. Bioresource Technol 72:9–17

Molina, J.A.E., Hadas, A., Clapp, C.E., 1990. Computer simulation of nitrogen turnover in soil and priming e€ect. Soil Biol Biochem 22, 349±353

Molina, J.A.E., Smith, P., 1998. Modeling carbon and nitrogen processes in soils. Advances in Agronomy 62, 253e298.

Mondini, C., Cayuela, M.L., Sanchez-Monedero, M.A., Roig, A., Brookes, P.C., 2006. Soil microbial biomass activation by trace amounts of readily available substrate. Biology and Fertility of Soils 42, 542e549.

Nicolardot, B., Guiraud, G., Chaussod, R., Catroux, G., 1986. Mineralization in soil of microbial material labelled with carbon 14 and nitrogen 15: quantification of the microbial biomass of nitrogen. Soil Biology & Biochemistry 18, 263±273.

Nottingham, A.T., Griffiths, H., Chamberlain, P.M., Stott, A.W., Tanner, E.V.J., 2009. Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: a link to microbial groups. Applied Soil Ecology 42, 183e190.

Novotec Consultores S.A. 2007 Proyecto olivar sostenible. Diagnóstico sobre el sector de la olivicultura en la provincia de Jaén. Ed. Diputación provincial de Jaén. 164pp

O'Donnell, A.G., Wu, J., Syers, J.K., 1994. Sulfate S amendements in soil and their e ects on the transformation of soil sulfur. Soil Biology & Biochemistry 26, 1507±1514.

Palm, C.A., Rowland A.P., 1997. A minimum data set for characterization of plant quality for decomposition. In: G. Cadisch and K.E. Giller, Editors, Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition, CAB International, Wallingford, 379-392.

Paterson, E., Hall, J.M., Rattray, E.A.S., Grif fi ths, B.S., Ritz, K., Killham, K., 1997. Effect of elevated CO2 on rhizosphere carbon fl ow and soil microbial processes. Global Change Biology 3, 363e377.

Pascual, J., Hernandez, T., Garcia, C., Garcia, A., 1998. Changes in the organic matter mineralization rates of an arid soil after amendment with organic wastes. Arid Soil Research and Rehabilitation 12, 63±72.

Perelo LW, Munch JC (2005) Microbial immobilisation and turnover of C-13 labelled substrates in two arable soils under field and laboratory conditions. Soil Biol Biochem 37:2263–2272

Rennie, R.J., Rennie, D.A., 1973. Standard isotope versus nitrogen balance criteria for assessing the effciency of nitrogen source for barley. Canadian Journal of Soil Science 53, 73±77.

Schimel, J. P.,Weintraub,M. N.,2003.The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. Soil Biology &Biochemistry35,549e563.

Schimel, D.S. 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. Global Change Biology 1:77-91

Schmitt, L., Ahrens, E., 1990. Experiments to determine the mobilization of biomass-N in relation to mineral-N addition, 30. Verband Deutscher Landwirtschaftlicher Untersuchungsund Forschungsanstalten, Reihe Kongressberichte, pp. 503±508.

Schmitt, L., Muller, K., Ahrens, E., 1991. Chemical and microbiological changes in a Regosol after mineral fertilization in long-term field experiments and short-term aerobic incubation trials. Zeitschrift fuÈ r PffanzenernaÈhrung und Bodenkunde 154, 189±194.

Schneckenberger K, Demin D, Stahr K, Kuzyakov Y (2008) Microbial utilization and mineralization of [14C]glucose added in six orders of concentration to soil. Soil Biol Biochem 40:1981–1988

Smith, P., Andren, O., Brussaard, L., Dangerfield, M., Ekschmitt, K., Lavelle, P., Tate, K., 1998. Soil biota and global change at the ecosystem level: describing soil biota in mathematical models. Global Change Biology 4, 773e784.

Six J, Jastrow J (2002) Organic matter turnover. Marcel Dekker, NewYork

Stout, W.L., 1995. Evaluating the added nitrogen interaction effect in forage grasses. Communications in Soil Science and Plant Analysis 26, 2829±2841.

Valero Valenzuela J. D. Trabajo fin de máster. Potencial de secuestro de carbono en el Curso 2012/2013

Vigil, M.F., Kissel, D.E., 1991. Equitations for estimating the amount of nitrogen mineralized from crop residues. Soil Science Society of America Journal 55, 757±761.

Westcott, M.P., Mikkelsen, D.S., 1985. Comparative effects of an organic and inorganic nitrogen source in flooded soils. Soil Science Society of America Journal 49, 1470±1475.

Walkley, A. 1947. A Critical Examination of a Rapid Method for Determination of Organic Carbon in Soils - Effect of Variations in Digestion Conditions and of Inorganic Soil Constituents. Soil Sci. 63:251-257.