

Disponibilidad y uso del fósforo en los ecosistemas terrestres mediterráneos. La inspiración de Margalef

J. Sardans, J. Peñuelas

Unitat d'Ecofisiologia. CSIC-CEAB-CREAF, CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals), Edifici C. Universitat Autònoma de Barcelona, 08913 Bellaterra (Barcelona), España.

Siguiendo el consejo repetido del profesor Margalef, estos últimos años hemos estudiado la disponibilidad y la acumulación del fósforo en los ecosistemas terrestres mediterráneos. Presentamos aquí un resumen de los resultados enmarcados en las ideas y consejos del profesor. En ellos hemos comprobado que algunos cambios ambientales actuales, como el calentamiento y la sequía, acentúan la limitación por fósforo; pero, por otra parte, que las especies arbóreas y arbustivas mediterráneas más comunes muestran una gran capacidad de retención de este nutriente cuando está disponible, como, por ejemplo, tras pulsos provocados por incendios o por eutrofización.

1. El P en la biosfera

Margalef continuamente nos recordaba que la vida en la Tierra tiene al fósforo como elemento químico absolutamente necesario, y mientras que en ecología acuática esta limitación había sido apreciada muy pronto, en ecología terrestre sigue habiendo una gran escasez de información sobre las disponibilidades de fósforo en los diversos suelos y sobre su circulación en los ecosistemas terrestres. Por esta razón, estos últimos años, decidimos estudiar la disponibilidad y circulación del fósforo en los bosques y matorrales mediterráneos y sus cambios en respuesta al cambio ambiental global que ahora vivimos. Estamos viendo que, tanto el progresivo calentamiento, como la mayor sequía actuales acentúan esta limitación, lo cual hace más viva la necesidad de estudio de este elemento y su papel en la naturaleza. Aquí resumimos algunos de estos estudios recientes.

2. Cambio climático y fósforo: estudios experimentales

2.1. Calentamiento y sequía disminuyen la disponibilidad y el contenido total de P en sistemas arbustivos europeos

Con la finalidad de estudiar las respuestas de los ecosistemas arbustivos europeos al calentamiento y a la sequía en un gradiente climático latitudinal desde España a Dinamarca establecimos un novedoso sistema experimental no intrusivo (Beier et al. 2004, Peñuelas et al. 2004). Tanto los efectos directos como los indirectos del calentamiento (aproximadamente 1° C), tales como el alargamiento de la estación de crecimiento y el incremento de la disponibilidad de nutrientes, han sido especialmente importantes en las localidades más nórdicas, que tienden a presentar limitaciones en la producción debidas a las temperaturas bajas. En cambio, en el ambiente Mediterráneo, limitado por la disponibilidad de agua, el calentamiento no ha incrementado la producción, debido al aumento de las pérdidas de agua y a que la temperatura en circunstancias normales ya está rondando los óptimos para la actividad biológica. Pero, por otra parte, este ambiente Mediterráneo cambió las respuestas más negativas a la sequía experimental (aproximadamente un 20% de reducción en la humedad del suelo), reduciéndose la producción primaria en un 14%.

En cuanto a los nutrientes, no hubo efectos significativos ni del calentamiento ni de la sequía sobre las concentraciones foliares de N. En cambio, el tratamiento de calentamiento redujo las concentraciones foliares de P de *Deschampsia flexuosa* en Dinamarca (15 %) y de *Globularia alypum* en España (11 %) (Figura. 1 A). El tratamiento de sequía redujo

significativamente las concentraciones foliares de P en *Calluna vulgaris* en Dinamarca (10 %) y en los Países Bajos (27 %), y en *Erica multiflora* en España (16 %) (Figura. 1 B). Como consecuencia de estos efectos del calentamiento y de la sequía, la relación N:P tendía a incrementar en el tratamiento de calentamiento en todas las especies y en todas las estaciones experimentales (aproximadamente 5%-15%), y debido al tratamiento de sequía en todos los sitios y especies (10%-22%), exceptuando la localidad galesa, que no está limitada por P, y donde la relación N:P disminuyó entre 5%-10% dependiendo de la especie.

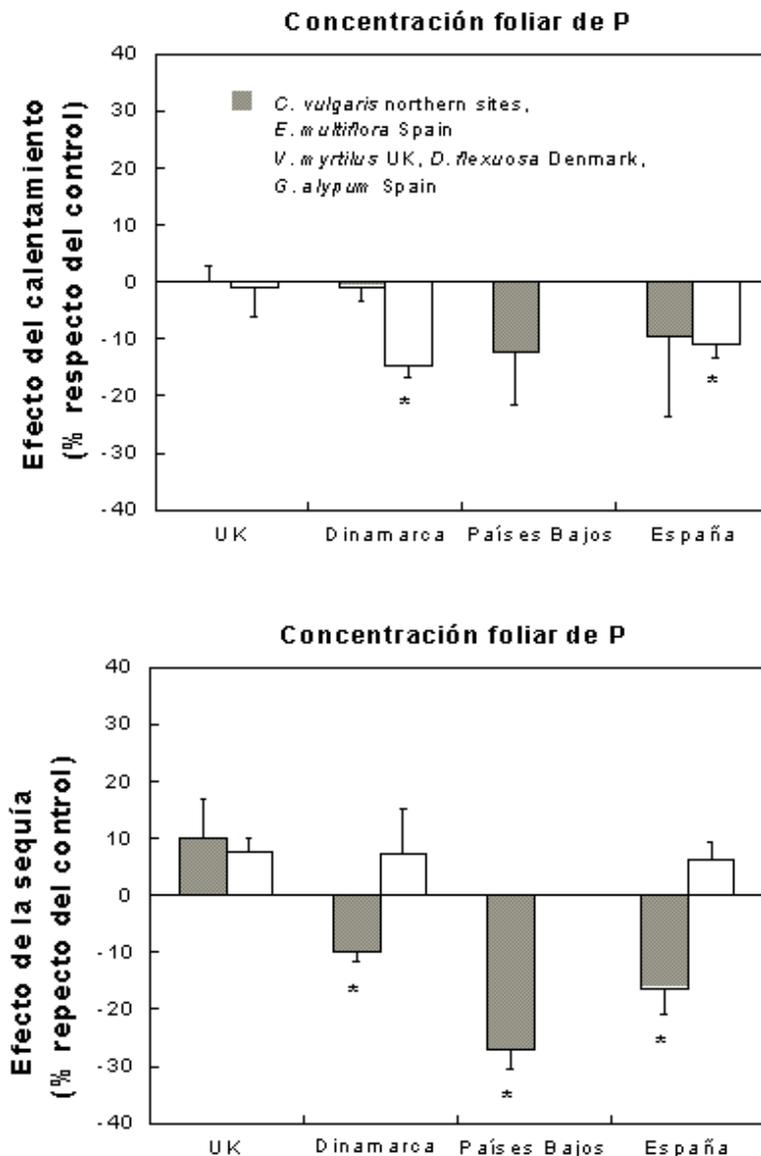


Figura 1. Cambios en las concentraciones de P foliares en distintas especies arbustivas europeas como consecuencia de un tratamiento de calentamiento de ca. 1^o C durante dos años. Los cambios registrados en los tratamientos están expresados en % de cambio respecto a los correspondientes controles. Las barras de errores representan el error estándar de la media (n=3). *p<0.05 en las ANOVAS de una vía de comparación entre los resultados obtenidos en los controles respecto a los obtenidos en el tratamiento de calentamiento. Las especies estudiadas fueron *Calluna vulgaris*, *Erica multiflora*, *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* y *Globularia alypum*.

Así pues, las concentraciones de P en los tejidos foliares generalmente disminuían con el calentamiento, indicando un aumento proporcionalmente superior de biomasa que de P asimilado. Estos resultados son paralelos a los observados por Jonasson et al. (1999a), quienes en muchos casos observaron una disminución de las concentraciones de P con el

calentamiento en latitudes altas, debido a un efecto de dilución del P (y de N) causado por el incremento del crecimiento resultado del calentamiento. De hecho, la limitación por nutrientes sería una de las causas que frenaría el incremento de fijación de carbono por parte de la vegetación en respuesta al calentamiento (Chapin et al. 1995). Puesto que las concentraciones foliares de P también disminuyeron en respuesta a la sequía en todas las estaciones experimentales, excepto en el Reino Unido (Figura. 1 B), los incrementos en la relación N:P en los restantes sitios y tratamientos ponen de manifiesto el incremento progresivo de la importancia de la limitación por P como consecuencia del calentamiento y de la sequía (Peñuelas et al. 2004).

2.2. La sequía disminuye la disponibilidad de P en el bosque Mediterráneo

Nos propusimos también investigar los efectos de un incremento de la sequía, como el previsto por los modelos de circulación global y por los ecofisiológicos para las próximas décadas (Sabaté et al. 2002), sobre el ciclo del fósforo y su disponibilidad en los bosques mediterráneos. Hemos llevado a cabo un experimento de campo en un encinar maduro de Prades (Tarragona), estableciendo parcelas sequía y control de 150 m² cada una. Durante los últimos 6 años, la exclusión de la escorrentía con rasas en la parte superior de las parcelas conjuntamente con la exclusión parcial de la lluvia mediante tiras de plástico ha reducido la humedad del suelo un 22% como media. Después de cuatro años, medimos los contenidos de fósforo de distintas fracciones del ecosistema y comprobamos que el contenido total de P aéreo aumentó 100 mg m⁻² en las parcelas control mientras que disminuyó 40 mg m⁻² en las parcelas sequía. La fracción de P orgánico lábil (Po-NaHCO₃) aumentó un 25% en las parcelas de sequía, en consonancia con el incremento de hojarasca, mientras que la fracción inorgánica lábil de P disminuyó en relación con la orgánica lábil un 48% (Figura 2), indicando una disminución de la actividad microbiana. Así pues, tan sólo 4 años de tratamiento de sequía suave indujeron una acumulación de P en el suelo y una disminución de P en las partes aéreas. Pero el acúmulo de P en el suelo fue mayoritariamente en formas no directamente utilizables por las plantas. Esta disminución de la disponibilidad de P para la planta, pueden producir serios problemas para el crecimiento vegetal y por tanto para el funcionamiento del ecosistema (Sardans & Peñuelas 2005a).

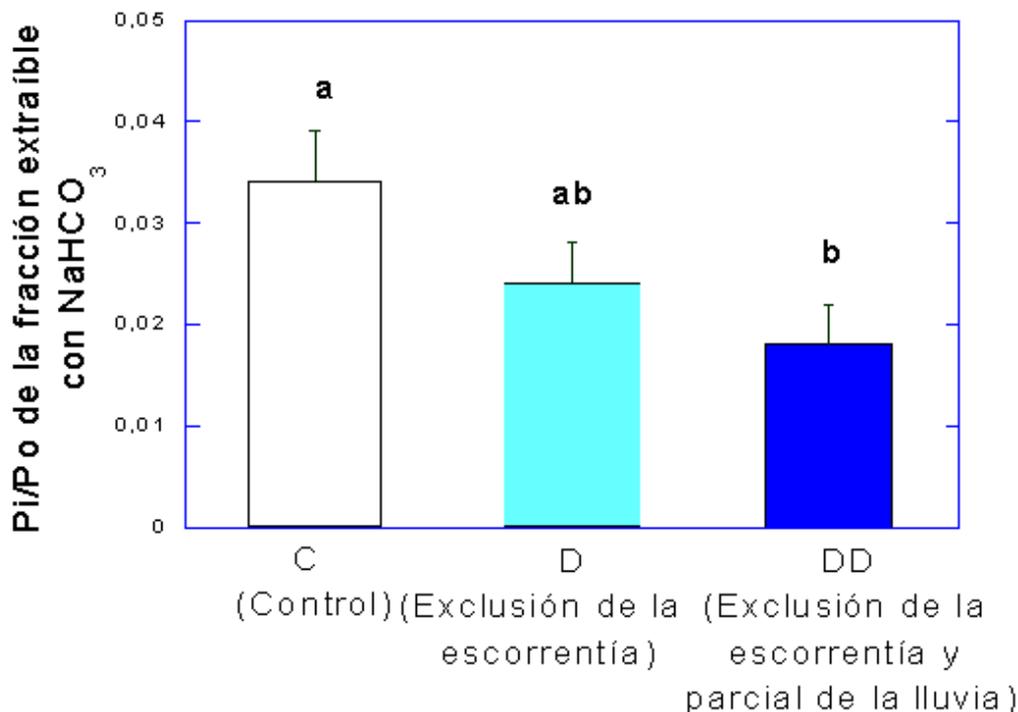


Figura 2. Relación Pi/Po de la fracción lábil de P en el suelo (extraíble con NaHCO₃) en las parcelas control (C) y en las parcelas con tratamiento de sequía. En estas parcelas se diferencia entre los suelos situados entre las cubiertas de plástico (D) (afectadas por exclusión de la escorrentía superficial y sub-superficial que representa un 10 % de disminución del agua disponible) y los suelos situados debajo de dichas cubiertas (DD) (afectadas por la reducción de la escorrentía superficial y sub-superficial y de la lluvia, representando un 22 % de disminución del agua disponible). Las barras de errores representan el error estándar (n = 4 medias obtenidas cada una a partir de 4 muestras por parcela). Las diferencias significativas al nivel de P < 0.05 se indican mediante diferentes letras.

También analizamos las actividades de los principales enzimas del suelo de este sistema forestal de Prades (Tarragona). Estos enzimas juegan un papel esencial en la mineralización del P y de los demás nutrientes, y su actividad es un sensor excepcional para predecir la capacidad de provisión de nutrientes a las plantas. La reducción de 22% de la humedad del suelo por la exclusión de escorrentía y de lluvia redujo la actividad ureasa en 42-60%, la de la proteasa en 35-45%, la de la β -glucosidasas 35-83% y la de la fosfatasa ácida en un 31-40% (Tabla 1) (Sardans & Peñuelas 2005b). Estos resultados muestran, una vez más, la relación entre la sequía y un reciclado más lento de nutrientes, que reduce la provisión de nutrientes a las plantas.

Tabla 1. Actividad de la fosfatasa ácida del suelo (mg p-NP g^{-1} suelo h^{-1}) en primavera y otoño del 2003 en el horizonte A_1 (0-15 cm) y en el horizonte A_2 (15-30 cm). Letras diferentes representan diferencias significativas al nivel $P < 0.05$ entre los tratamientos. La exclusión de escorrentía disminuyó la humedad del suelo un 10% y la de escorrentía y lluvia 22%.

Estación	Profundidad del suelo (cm)	Actividad de los tratamientos (mg p-NP Kg^{-1} suelo \cdot h^{-1})		
		Control	Exclusión de escorrentía	Exclusión de escorrentía y de lluvia
Primavera	0-15	13.9 \pm 0.7 ^a	13.7 \pm 0.7 ^a	14.3 \pm 0.8 ^a
	15-30	6.45 \pm 0.62 ^a	6.42 \pm 0.43 ^a	7.41 \pm 0.61 ^a
Otoño	0-15	7.54 \pm 0.72 ^a	6.30 \pm 0.43 ^{ab}	5.25 \pm 0.48 ^b
	15-30	4.93 \pm 0.50 ^a	4.37 \pm 0.34 ^a	3.09 \pm 0.42 ^b

3. Uso de los pulsos de P tras los incendios forestales en distintos suelos y situaciones competitivas en bosques y matorrales Mediterráneos

Los incendios forestales frecuentes producen una pérdida acumulativa de nutrientes y reducen, por tanto, su disponibilidad en los bosques y matorrales mediterráneos, especialmente en los que crecen sobre suelos calizos (Serrasolses y Vallejo 1999). El incremento de las lluvias torrenciales previstas por los modelos de circulación global (IPCC 2001) puede incrementar esas pérdidas de P en un futuro próximo y aumentar la limitación por P de nuestros ecosistemas terrestres disminuyendo así aún más los procesos de regeneración de estos bosques y matorrales mediterráneos, que ya están comprometidos por la baja disponibilidad de agua. Por otra parte, la gran variabilidad natural en la disponibilidad de nutrientes está aumentando debido a esos incendios frecuentes, pero también a la contaminación, a la eutrofización, y a los cambios climáticos.

3.1. Respuestas de las especies arbóreas *Quercus ilex* y *Pinus halepensis*

Nos propusimos estimar el efecto de estos cambios en la disponibilidad de fósforo sobre el crecimiento de especies tan comunes como el pino carrasco (*Pinus halepensis*) y la encina (*Quercus ilex*) durante la recuperación post-incendio. Para ello, llevamos a cabo experimentos de fertilización y competencia entre individuos vecinos en zonas calizas del Bages (Barcelona), cinco años después de un incendio forestal. Así como la fertilización por nitrógeno no tuvo ningún efecto, la fertilización puntual con 250 Kg P ha^{-1} incrementó el crecimiento en altura de los pinos en un 60% y el de las encinas un 30% al cabo de tres años (Fig. 3). La presencia de vecinos competidores atenuó los efectos positivos de la fertilización, y en muchos casos el efecto negativo de la competencia fue mayor cuando la disponibilidad de P aumentó por fertilización. Los efectos del fósforo sobre el crecimiento y las relaciones competitivas de estas dos especies difirieron, dependiendo de tipo de suelo, disminuyendo el efecto positivo del P en respuesta a la competencia más en suelos calizos que en suelos silíceos, y en ambos casos más aún cuando la especie competidora era un pino. El efecto del P sobre el crecimiento dependía, asimismo, del sistema de regeneración (por germinación o por rebrote) y de la situación competitiva, número y estado de los vecinos (Sardans et al. 2004). En el campo, las encinas de rebrote mostraron una mayor habilidad competitiva para la captura de P que los pinos, mientras que en condiciones de invernadero y con individuos germinados a partir de semillas, ambas especies

mostraban habilidades competitivas parecidas en suelo silíceo, mientras que en suelo calizo los pinos mostraban una habilidad competitiva ligeramente mayor que las encinas.

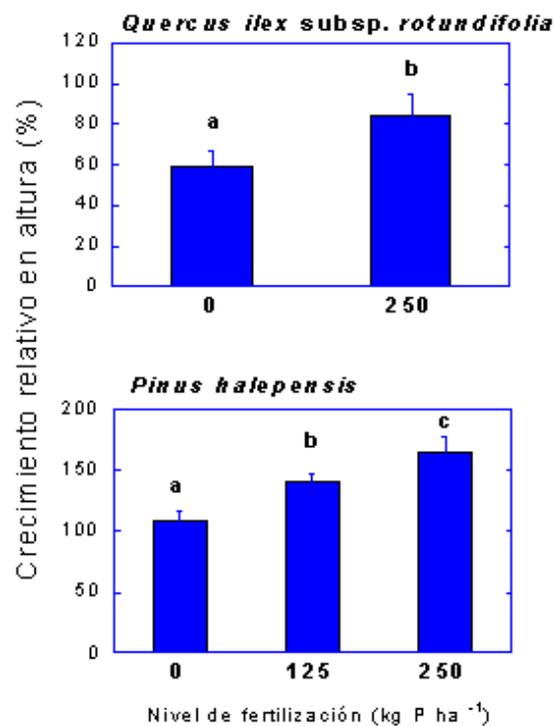


Figura 3. Efectos de distintos niveles de fertilización con P sobre los crecimientos relativos de altura en individuos de 5 años de *Pinus halepensis* procedentes de germinación post-incendio y de individuos de rebrote de *Quercus ilex* subs. *rotundifolia* en una matorral post-incendio naturalmente regenerado. Los resultados representan los crecimientos acumulados de los tres años post-fertilización. Las letras diferentes nos indican diferencias significativas al nivel de $P < 0.05$ en el test de Duncan de contraste entre medias.

En estos mismos experimentos del Bages (Barcelona), así como bajo condiciones de invernadero en los que se evaluó la respuesta de plántulas de estas dos especies introducidas en diferentes suelos y bajo condiciones competitivas contrastadas, la fertilización con P incrementó el contenido de P, pero también el de Mg, S, Fe, K y Ca en las diferentes fracciones de la biomasa de ambas especies, tanto al año como a los tres años de la fertilización (Fig. 4 y 5). En los experimentos de campo, *Quercus ilex* mostró una mayor habilidad competitiva por el P que la especie más pionera, *Pinus halepensis*, pero en general ambas especies mostraron una gran capacidad de incrementar su absorción de nutrientes cuando la disponibilidad de estos aumenta por fertilización, asegurando así una gran reserva para el crecimiento futuro y contribuyendo así a la retención de nutrientes en el ecosistema.

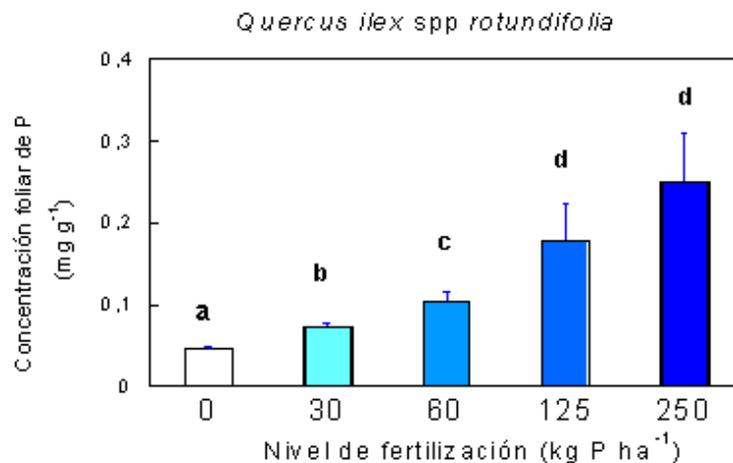


Figura 4. Concentraciones de P de hojas individuales de encina de la cohorte de 1995 muestreadas en Septiembre del mismo año en encinas crecidas bajo diferentes niveles de fertilización con P, en condiciones controladas de invernadero. (Las letras diferentes indican diferencias significativas al nivel de $P < 0.05$ en el test de Duncan de contraste entre medias).

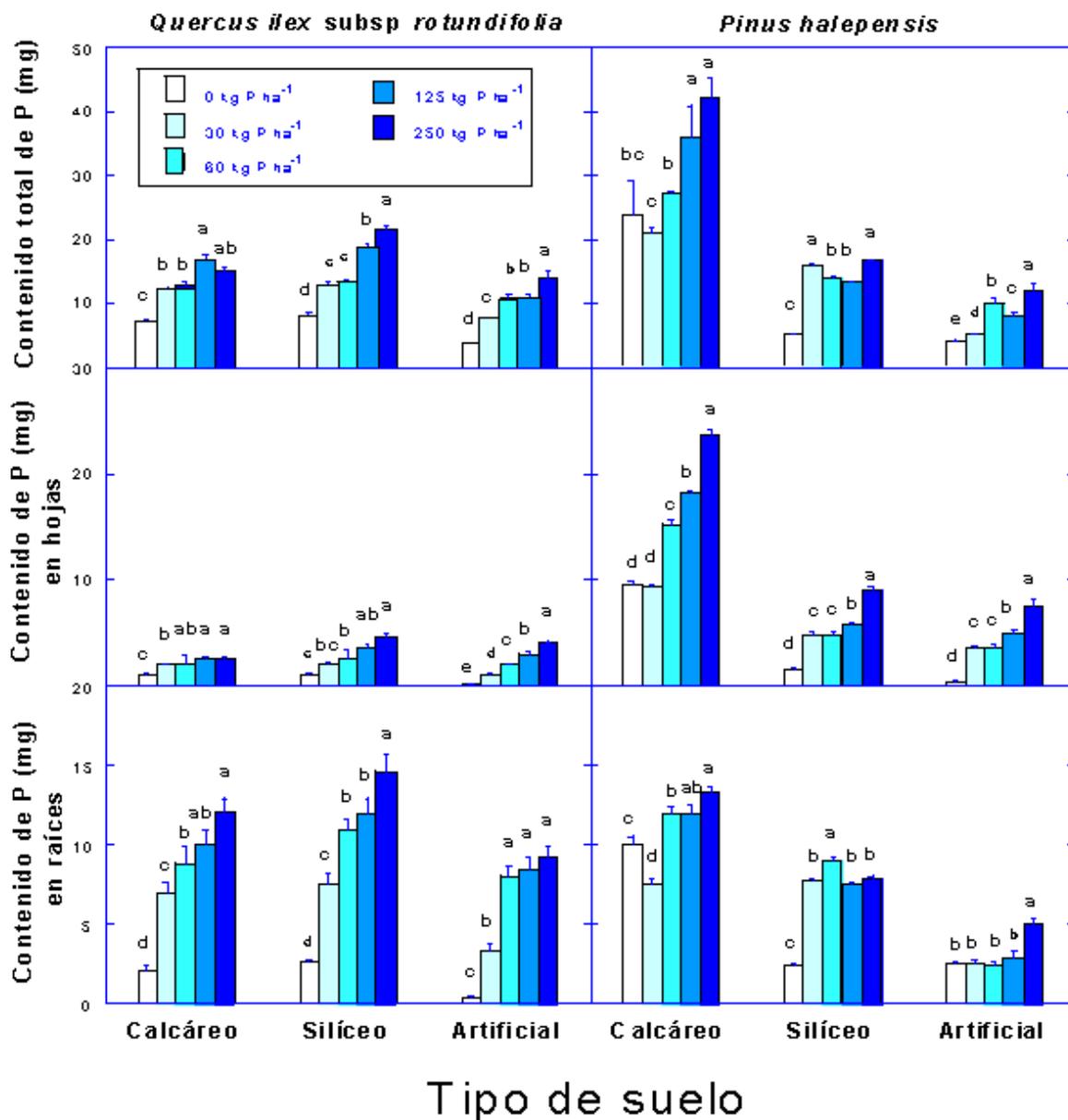


Figura 5. Contenidos de P (mg) en biomasa aérea total, en hojas y en raíces en los pinos y las encinas crecidas en distintos suelos y disponibilidades de P en condiciones controladas (campos experimentales) (a-f). Las letras diferentes indican diferencias significativas al nivel de $P < 0.05$ entre los diferentes niveles de fertilización con P en el test post-hoc de Duncan de contrastes entre medias.

La fertilización con P disminuyó 25-30% el cociente LMA (masa por unidad de superficie foliar) de las hojas de encina (las de pino no fueron estudiadas) a los tres años de la fertilización, más por un aumento del área y una disminución del grosor que por una disminución de la masa foliar (Figura 6). Los resultados muestran una gran capacidad de cambio del área, del grosor, de la masa y de la LMA foliares, y en menor grado de la densidad foliar en respuesta al suministro de P y a la situación competitiva durante el periodo de vida individual de la hoja (Sardans et al 2005a). Esta flexibilidad de los caracteres foliares frente a los pulsos de nutrientes es otro factor que refleja la adecuación de *Quercus ilex* a los cambios actuales y futuros, de clima y de ámbito más general, en la región mediterránea.

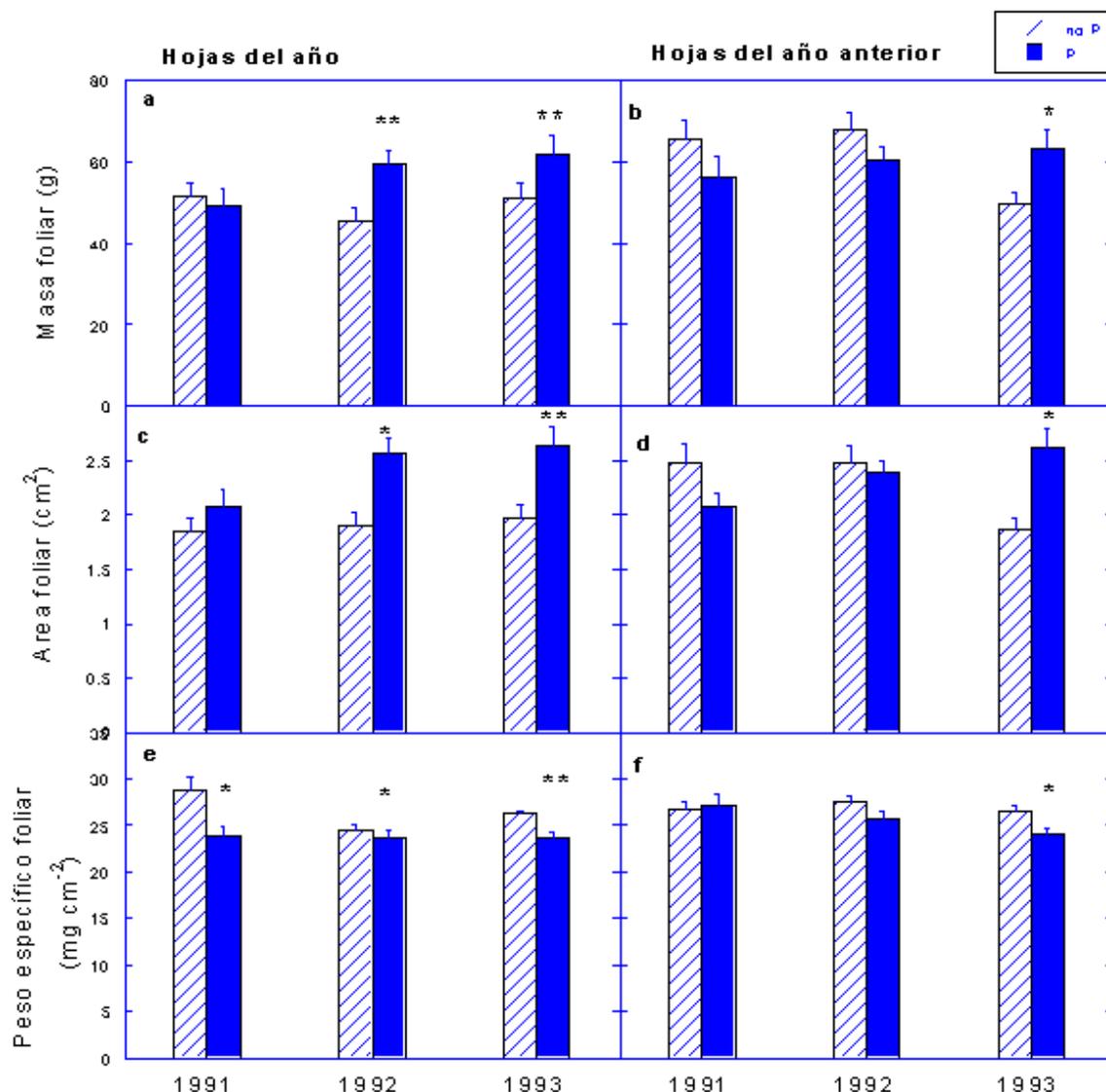


Figura 6. Media \pm error estándar de los pesos foliares (mg), las áreas foliares (cm²) y las masas por unidad de superficie foliar (mg cm⁻²) en encinas fertilizadas y no fertilizadas con P en los bosques del Bages (Barcelona). La fertilización se realizó en el verano de 1990 y los muestreos en Septiembre de los años consecutivos hasta 1993. (* $p < 0.05$).

En esta misma maquia caliza del Bages, y aprovechando estos mismos experimentos, se estudió la retranslocación, las concentraciones foliares y la eficiencia en el uso de los principales nutrientes (NUE), incluyendo al P, en *Pinus halepensis*. La fertilización con P provocó un incremento de las concentraciones de este elemento en las acículas, potenciando su retranslocación, y aumentando la NUE calculada como producción de biomasa por unidad de nutriente perdido en la hojarasca tres años después de la aplicación del fertilizante. Estas respuestas fueron acentuadas por la eliminación de la vegetación competitiva. El aumento de la disponibilidad de P disminuyó, sin embargo, la eficiencia en el uso del P, y aumentó la del N, cuando estas variables fueron calculadas como biomasa aérea producida por unidad de P o de N presente en la biomasa, lo que muestra la importancia de la forma de cálculo de la NUE. Todos estos resultados (Sardans et al. 2005b) muestran, una vez más, una alta capacidad de *Pinus halepensis* de responder rápidamente a un nutriente limitante como el P en las fases críticas de la regeneración post-incendio. El incremento de la disponibilidad de P tuvo un efecto positivo sobre el crecimiento y las concentraciones de P y contenidos totales en la parte aérea, aumentando así la capacidad de crecimiento en períodos futuros y evitando las pérdidas inmediatas por escorrentía o lixiviación.

3.2. Respuestas de los arbustos *Rosmarinus officinalis* y *Erica multiflora*

Nos propusimos también estudiar la capacidad de los arbustos adultos de *Rosmarinus officinalis*, especie dominante en los matorrales calizos, que ha incrementado su presencia, distribución y abundancia en amplias áreas como consecuencia de los incendios reiterados y el abandono de muchas zonas de cultivo de secano. En un matorral de la zona mencionada del Bages,

evaluamos su respuesta a la irrigación y a la fertilización con N y P. Durante los 3 años que siguieron a la aplicación de los tratamientos, la fertilización con P potenció el crecimiento de las plantas y la mineralomasa de P, y produjo un incremento de la concentración de P en hojas y tallos, teniendo un ligero efecto positivo sobre el esfuerzo reproductivo, estimado en términos de floración. Los resultados de este estudio mostraron que los individuos adultos de *Rosmarinus officinalis* tienen una capacidad notable de responder en crecimiento y estado nutricional a incrementos bruscos del nutriente limitante P. Esta capacidad, como la de *Quercus ilex* y *Pinus halepensis*, puede ser importante ante las condiciones menos predecibles de disponibilidad hídrica y nutricional esperadas en las próximas décadas, al permitir usar con mayor eficacia los pulsos de mayor disponibilidad hídrica y nutricional en medio de periodos secos, y al incrementar así la capacidad de la comunidad para mejorar la retención del nutriente en el ecosistema (Sardans et al. 2004c).

En estudios similares hemos comprobado que la competencia vecinal y la disponibilidad de fósforo también afectan la capacidad rebrotadora, la biomasa y la acumulación de nutrientes en otro abundante arbusto Mediterráneo, *Erica multiflora*. Así lo apreciamos en un estudio donde cortamos la biomasa aérea y seguimos la evolución de los rebrotes durante el año siguiente (Sardans et al. 2005d) La fertilización con P incrementó ligeramente el vigor de rebrotada y afectó significativamente el contenido de P mientras que la eliminación de vecinos incrementó el ratio entre la biomasa foliar y la de los tallos, la expansión lateral de los rebrotes, la jerarquía de sus ramas (Tabla 2) y el contenido de P de los tallos, especialmente cuando se fertilizaba con este elemento (Tabla 3). Los resultados muestran una gran capacidad de modificar las asignaciones relativas a los diferentes órganos aéreos de la población de rebrotes, y una alta capacidad de acumular nutrientes en respuesta a una disminución de la presión vecinal y a un súbito suministro de nutrientes. Estas características muestran la adecuación de *Erica multiflora* a persistir en las variables condiciones de los ecosistemas mediterráneos, y a contribuir a retener nutrientes en los ecosistemas durante las fases tempranas de rebrote (Sardans et al. 2005d).

Tabla 2. Media (\pm Error estándar) de los coeficientes de variación (CV, %), del coeficiente de asimetría (?skewness?, g) y del coeficiente de jerarquía o de Gini (G) del número de ramificaciones por rebrote en la población de rebrotes de cada individuo genético. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre los diferentes tratamientos experimentales en el test de Duncan de contraste entre medias. Se da, para cada variable analizada, los niveles de significación, p de cada factor del diseño (Vecinos: presencia o ausencia de vecinos, Fósforo: fertilización con P), además de la significación estadística de la interacción entre ambos factores.

	0 kg P ha ⁻¹		250 kg P ha ⁻¹		ANOVA (p)		
	Con Vecinos	Sin Vecinos	Con vecinos	Sin vecinos	Vecinos	Fósforo	Interacción
CV	140 \pm 6 ^a	159 \pm 10 ^{ab}	146 \pm 12 ^{ab}	172 \pm 11 ^b	0.03	0.34	0.53
g	1.48 \pm 0.12 ^a	1.65 \pm 0.18 ^{ab}	1.57 \pm 0.20 ^{ab}	1.88 \pm 0.17 ^b	0.02	0.3	0.4
G	0.667 \pm 0.018 ^a	0.693 \pm 0.028 ^a	0.626 \pm 0.044 ^a	0.726 \pm 0.023 ^a	0.04	0.98	0.04

Tabla 3. Concentraciones de P y N (mg g⁻¹) (media \pm error estándar) en las hojas de los rebrotes y en los tallos de los individuos de *Erica multiflora* en función de la fertilización con P y la presencia de plantas vecinas competidoras. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre los diferentes tratamientos experimentales mediante el test de Duncan de contraste entre medias. Se da, para cada variable analizada, los niveles de significación, p de cada factor del diseño (Vecinos: presencia o ausencia de vecinos, Fósforo: fertilización con P), además de la significación estadística de la interacción entre ambos factores.

	0 kg P ha ⁻¹		250 kg P ha ⁻¹		ANOVA (p)		
	Con vecinos	Sin vecinos	Con vecinos	Sin vecinos	Vecinos	Fósforo	Interacción
N hojas	9.01±0.57 ^a	9.60±0.22 ^a	9.78±0.14 ^a	9.60±0.19 ^a	0.73	0.51	0.28
N tallos	5.54±0.17 ^a	5.25±0.11 ^a	5.07±0.07 ^a	4.81±0.14 ^a	0.24	0.55	0.76
P hojas	0.38±0.01 ^a	0.36±0.01 ^a	0.47±0.01 ^b	0.58±0.03 ^c	0.2	0.0003	0.08
P tallos	0.65±0.02 ^a	0.74±0.02 ^b	0.64±0.01 ^a	0.83±0.04 ^b	0.02	0.38	0.34

4. Algunas reflexiones finales

De hecho, la evolución de la vida, empezando por la vegetal, ha ido muy ligada a superar las posibles carencias de fósforo. Cuando se acaba el fósforo, la fotosíntesis continúa, proporcionando poder reductor a la célula, del mismo modo, como nos recordaba Margalef en sus clases, que la dinamo de un automóvil continúa generando corriente aún después de que la batería esté ya totalmente cargada. Si la síntesis de la materia viva más noble y genuina no es posible por carencia de fósforo, no se interrumpe la síntesis de mucilagos, vainas, pigmentos, etc. Margalef había estudiado como esto permitió a muchos organismos acuáticos sencillos fijarse sobre apoyos sólidos, cerca de los cuales, al menos en teoría, se encuentra siempre una concentración aumentada de materiales disueltos, entre los cuales, si hay suerte, puede haber compuestos de fósforo y de otros elementos secundarios. Nos hablaba a menudo de un ejemplo muy bonito, en su complejidad, el de los cianófitos del género *Calothrix* y próximos, que en condiciones de carencia de fósforo multiplican los estratos de las vainas de mucílago. Estos últimos años y meses había inspirado y colaborado en nuestros trabajos sobre lo que ocurre en este sentido a los vegetales terrestres. En estos trabajos buscamos una mejor comprensión de las emisiones de compuestos volátiles por las plantas (Peñuelas & Llusià 2004) o estudiamos los aumentos de compuestos secundarios de base carbónica, compuestos fenólicos, isoprenoides,? que se producen al aumentar la concentración de CO₂ atmosférico (Peñuelas et al. 2001) sin que lo haga también el fósforo, con todas las importantes posibles implicaciones que esto tiene en las relaciones con herbívoros y descomponedores, y por lo tanto en la biogeoquímica planetaria (Peñuelas & Estiarte 1998).

También relacionada con el papel limitante del P encontramos otra de las geniales obsesiones de Margalef, el cual a menudo nos decía que le parecía evidente que el invento de la madera, consecutiva a la síntesis de sus componentes principales, que de una manera elemental clasificamos en los grupos de las celulosas y de las ligninas, es una consecuencia de la carencia local de fósforo y de la capacidad del sistema fotosintético, que no deja de comunicar poder reductor a la célula mientras ésta recibe luz.

Margalef nos recordaba que estos productos secundarios, como la madera, todos frutos de la capacidad reductora del sistema fotosintético, tienen analogías innegables con el barro y otros materiales sin fósforo empleados por los insectos sociales o las avispas solitarias y con los productos que utiliza la civilización humana. La fabricación de cemento entraría en este esquema. ¡Cuán grande es el estímulo creador de aquello que nos parecen limitaciones! nos decía a menudo el profesor Margalef. Evidentemente, los humanos sobresalimos en esta estrategia, y la sabemos aplicar con tanto éxito que se ha convertido en un factor muy importante de competencia incluso dentro de la misma especie humana, en estos momentos embarcada en el uso exponencial del poder reductor almacenado en combustibles fósiles.

Aquí no nos queda más que acabar con un par de los muchos y sabios consejos que Margalef nos daba a los ecólogos terrestres, el primero, y a toda la comunidad científica, el segundo. Para los ecólogos terrestres: Que, sin olvidar nunca el nivel molecular, vayamos, de vez en cuando, a dar golpes con la frente al tronco de un árbol y le pidamos que nos inspire para entender mejor lo que pasa en el mundo. Para la comunidad científica, en general: que observemos la naturaleza y nuestro mundo con ojos de niño, inquisitivos, escrutadores, que no den por hecho nada y que lo cuestionen todo, y no sólo para mejorar nuestra investigación y nuestro conocimiento sino porque sólo jugando somos felices. La investigación tiene que ser un juego... ¡juguemos pues! es el mejor homenaje que le podemos hacer.

Agradecimientos

Estos estudios han sido financiados parcialmente por el proyecto europeo ALARM (contract 506675, EU sixth framework programme) y por los proyectos del MEC REN2003-04871 y CGL2004-01402/BOS.

Referencias

- Beier, C., Emmett, B., Gundersen, P., Tietema, A., Peñuelas, J., Estiarte, M., Gordon, C., Gorissen, A., Llorens, L., Roda, F., Williams, D. 2004. Novel approaches to study Climate Change effects on terrestrial ecosystems in the field: drought and passive nighttime warming. *Ecosystems* 7: 583-597.
- Chapin, F. S., Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J., Laundre, J. A. 1999. Responses of Arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76: 694-711.
- IPCC 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I. *Third Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change*. Houghton, J. T., Dung, Y., Griggs, D.J., Noguera, M., Van der Linden, P. J., Dui, X., Maskell, K., Johnson, C. A. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Jonasson, S., Havström, M., Jensen, M., Callaghan, T. V. 1993 In situ mineralization of nitrogen and phosphorus of Arctic soils after perturbations simulating climate change. *Oecologia* 93: 179-186.
- Peñuelas, J., Estiarte, M. 1998. Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem functioning?. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 20-24.
- Peñuelas, J., Castells, E., Joffre, R., Tognetti, R. 2002. Carbon-based secondary and structural compounds in Mediterranean shrubs growing near a natural CO₂ spring. *Global Change Biology* 8 (3): 281-288.
- Peñuelas, J., Llusà, J. 2004. Plant VOC emissions: making use of the unavoidable. *Trends in Ecology and Evolution* 19 (8): 402-404.
- Peñuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M., Gorissen, A. 2004. Noninvasive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons and species in a North-South European gradient. *Ecosystems* 7: 598-612.
- Sabaté, S., Gracia, C., Sánchez, A. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162: 23-37.
- Sardans, J., Rodà, F., Peñuelas, J. 2004. Phosphorus limitation and competitive capacities of *Pinus halepensis* and *Quercus ilex rotundifolia* on different soils. *Plant Ecology* 174: 307-319.
- Sardans, J., Peñuelas, J. 2005a. The effects of rainfall decrease on P cycle and P availability in an evergreen oak Mediterranean forest. A long term implications. *Plant and Soil*. En prensa.
- Sardans, J., Peñuelas, J. 2005b. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean holm oak forest. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 455-461.
- Sardans, J., Peñuelas, J., Rodà, F. 2005a. Plasticity in leaf morphological traits and leaf nutrient content in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex* subsp. *rotundifolia* in response to fertilisation and changes in competitive conditions. *International Journal of Plant Sciences*. Presentado.
- Sardans, J., Peñuelas, J., Rodà, F. 2005b. Changes in nutrient status, retranslocation and use efficiency in *Pinus halepensis* in response to N and P fertilisation, irrigation and removal of competing vegetation. *Trees*. En prensa.
- Sardans, J., Rodà, F., Peñuelas, J. 2005c. Effects of water and nutrient supply on *Rosmarinus officinalis* flowering, growth and nutrient content in the field. *Environmental and Experimental Botany* 53: 1-11.
- Sardans, J., Peñuelas, J., Rodà, F. 2005d. Nutrient availability and neighbour removal effects on resprouter capacity and the nutrient accumulation of the Shrub *Erica multiflora*. *Environmental and Experimental Botany*. Presentado.
- Serrasolses, I., Vallejo, R. 1999. Soil Fertility After Fire and Clear-Cutting. In: Rodà F., Retana, J., Gracia, C. A. And Bellot, J. (eds), *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forest*. Springer. Berlín. Alemania. pp. 315-328.