

Efecto de la deposición de N y P atmosférico en la microfauna edáfica de sistemas de alta montaña de la red de Parques Nacionales

Sara Sánchez-Moreno^{1*} , Miguel Iglesias^{1,2}, Francisco M. Usero³, Christian Kindler³, Cristina Armas³

(1) Departamento de Medio Ambiente y Agronomía. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA). Carretera de la Coruña km 7.5. 28040 Madrid, España

(2) Máster Universitario en Restauración de Ecosistemas. Universidades de Alcalá (coordinación), Complutense, Politécnica y Rey Juan Carlos. Madrid

(3) Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva. Estación Experimental de Zonas Áridas. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (EEZA-CSIC). Carretera de Sacramento s/n. 04120 La Cañada de San Urbano. Almería, España.

* Autora de correspondencia: S. Sánchez-Moreno [sarasm@inia.es]

> Recibido el 20 de enero de 2021 - Aceptado el 17 de febrero de 2021

Cómo citar: Sánchez-Moreno, S., Iglesias, M., Usero, F.M., Kindler, C., Armas, C. . 2021. Efecto de la deposición de N y P atmosférico en la microfauna edáfica de sistemas de alta montaña de la red de Parques Nacionales. *Ecosistemas* 30(1): 2142. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2142>

Efecto de la deposición de N y P atmosférico en la microfauna edáfica de sistemas de alta montaña de la red de Parques Nacionales

Resumen: Los impulsores de Cambio Global con mayor impacto en los ecosistemas de alta montaña son los cambios climático y de uso del suelo y la deposición de nitrógeno (N). En España, un factor adicional es la deposición de fósforo (P) proveniente del polvo sahariano. La deposición atmosférica de N y P puede tener un gran impacto en el ciclado de nutrientes y en la biota edáfica. Durante tres años hemos simulado deposición atmosférica de N y P en cuatro ecosistemas alpinos de la red de Parques Nacionales siguiendo un gradiente latitudinal de aridez y analizado sus efectos sobre las comunidades de nematodos, hongos y bacterias. La microbiota redujo su presencia con la aridez, pero solo los hongos respondieron a la deposición de N. La abundancia de nematodos también disminuyó con la aridez, y, mientras que la deposición de N aumentó su biomasa debido al incremento de la abundancia de nematodos bacterívoros, el P incrementó la contribución porcentual de bacterívoros y fungívoros simplificando las redes tróficas edáficas. Los nematodos fungívoros fueron más sensibles que los bacterívoros a los desbalances estequiométricos y, en general, las comunidades de sistemas áridos se caracterizaron por una prevalencia del canal bacterívoro de descomposición de la materia orgánica y una menor importancia de la herbivoría subterránea. El incremento de la aridez, la deposición de N atmosférico y potencial aumento de la deposición de P sahariano podrían tener efectos a largo plazo en la composición y funciones ecosistémicas de las redes tróficas edáficas de alta montaña.

Palabras clave: cambio global; ecología de suelos; ecosistemas alpinos y subalpinos; nematodos; red trófica edáfica

Impact of N and P deposition on soil microfauna of high mountain systems of the Spanish National Parks network

Abstract: The main Global Change factors with larger impacts on high mountain ecosystems include climate change, land use change and nitrogen (N) deposition. In Spain, phosphorus (P) deposition coming from Saharian dust has also an impact in these ecosystems. Atmospheric deposition of these compounds can have large effects on nutrient cycling and soil biota. Nematodes are a key group of such biota, since they occupy multiple positions in the soil food web, play key roles in the ecosystem and are good indicators of soil condition. For three years, we have simulated N and P deposition in four alpine and sub-alpine systems along an aridity gradient and analyzed their effects on soil nematode communities and microorganisms. Fungi and bacteria communities reduced their presence with aridity but only fungi responded to N deposition. Nematode communities also reduced their abundances with aridity, while N deposition increased nematode biomass due to the increase in bacterivore nematodes, and P deposition increased the contribution of fungivores simplifying the soil food webs. Fungivore nematodes were less sensitive than bacterivores to stoichiometric unbalances, and, in general, communities in arid sites were characterized by a prevalence of the bacterivore decomposition channel and a lower relevance of belowground herbivory. Global Change factors such as the increases in aridity and atmospheric N deposition, together with the potential increase in the deposition of Saharian P, could have long-term effects on the composition and structure of the Spanish high mountain soil food webs and on the ecosystem functions they provide.

Keywords: alpine and subalpine ecosystems; global change; nematodes; soil ecology; soil food webs

Introducción

Las montañas ocupan alrededor del 25% de la superficie mundial, siendo importantes puntos calientes de biodiversidad (Körner 2017). Debido a su inaccesibilidad, los ecosistemas alpinos representan algunas de las últimas áreas silvestres prístinas en la Tierra (Körner 2017). Sin embargo, su biodiversidad y funcionamiento están seriamente amenazados por el impacto de distintos impul-

sos de Cambio Global, entre los que destacan los efectos del calentamiento global (Steinbauer et al. 2018; y, en España, Escudero et al. 2015), los cambios de uso de suelo (Nagy y Grabherr 2009) y la deposición de N atmosférico proveniente de actividades antrópicas (Walker et al. 2001; Körner 2017).

Aunque el N es un elemento imprescindible para la vida en la tierra, este elemento se encuentra principalmente en formas no disponibles para los seres vivos. En los ecosistemas naturales, la baja

disponibilidad de formas químicas reactivas del N (Nr) limita y regula la producción primaria de la vegetación (Sutton et al. 2011; García-Gómez et al. 2017). Sin embargo, en el último siglo se ha producido un fuerte incremento en la elaboración de nitrógeno reactivo (Nr) que se emplea como fertilizante en actividades agrícolas, siendo también un subproducto del uso y refinamiento de combustibles fósiles. La cantidad de Nr depositado en los ecosistemas terrestres se ha incrementado entre 5 a 10 órdenes de magnitud a lo largo del siglo XX, alterando el ciclado natural de N, la composición de la biota y afectando negativamente al clima, a la salud humana y la seguridad alimentaria y energética (Galloway et al. 2008; Bobbink et al. 2010). Así, la deposición de Nr puede ocasionar la eutrofización y acidificación de los ecosistemas edáficos, reducir la diversidad de especies vegetales nativas e inhibir la descomposición de la materia orgánica y el ciclado de nutrientes (Bobbink et al. 2010; Erisman et al. 2013). Los estudios sobre deposición de N realizados en España han sido revisados en un reciente monográfico en *Ecosistemas* (2017, Vol. 1), donde se destaca que: (i) los niveles de deposición regional de las distintas formas de Nr son variables (Fig. 1), aunque estos niveles se están estabilizando o reduciendo respecto de los máximos medidos a finales del siglo XX (Ávila y Aguilauume 2017; MAPAMA 2017); (ii) los ecosistemas con más riesgo de verse afectados por estos contaminantes son los sistemas montañosos y ecosistemas alpinos de la península ibérica (García-Gómez et al. 2017) y; (iii) es importante analizar el creciente aporte de Nr debido a las tormentas de polvo mineral sahariano, que, pese a no contener Nr, constituye un vector de captación, transporte y deposición de contaminantes nitrogenados emitidos en el noroeste de África debido a su reciente industrialización (Rodríguez et al. 2011; Ávila y Aguilauume 2017).

Tanto la península ibérica como el archipiélago canario se ven sometidos a frecuentes eventos de deposición de polvo sahariano.

Este polvo es rico en diversos nutrientes limitantes para el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y terrestres, principalmente el fósforo, el calcio y el hierro (Morales-Baquero et al. 2013; Aciego et al. 2017). El transporte, suspensión en la atmósfera y posterior deposición del polvo sahariano juegan también un importante papel en el clima global, en los ciclos biogeoquímicos y la productividad de los ecosistemas (Mahowald et al. 2010). Se considera que casi un 50% de todo el polvo mineral que es emitido a la troposfera (ca. 0.8×10^9 T año⁻¹) procede del Sahara y el Sahel (Querol et al. 2019), habiéndose incrementado sustancialmente en las últimas décadas debido al aumento de las sequías en el Norte de África (Prospero y Lamb 2003) y a la desertificación (Moulin y Chiapello 2006). En España, entre el 10% (noroeste) y 31% (Canarias y sureste peninsular) de los días, hay entradas significativas de polvo sahariano (Querol et al. 2019) lo que supone una deposición de P en los ecosistemas en torno a los 0.1-2 kg ha⁻¹ año⁻¹, con picos puntuales de hasta 27 kg ha⁻¹ año⁻¹ en el archipiélago canario y Sierra Nevada (Querol et al. 2019; Pérez-Martínez et al. 2020).

Los organismos del suelo son una parte crucial de la biota terrestre. De todos los metazoos edáficos, los nematodos (Fig. 2) son particularmente numerosos, con abundancias de entre varios cientos y varios miles de individuos por 100 g de suelo, cuatro de cada cinco metazoos de la Tierra son nematodos (van den Hoogen et al. 2019). Estas comunidades son ricas taxonómicamente y funcionalmente, y los nematodos ocupan numerosas posiciones en la red trófica del suelo. Existen especies bacterívoras y fungívoras, herbívoras de raíces de plantas, omnívoras y depredadoras (de otros nematodos y organismos de la micro-mesofauna), y patógenos de plantas y animales (van den Hoogen et al. 2019). Dada su abundancia, riqueza y diversidad funcional, las comunidades de nematodos son elementos clave en numerosas funciones ecosistémicas de los suelos (Scow y Bardgett 2020), entre los que destacan su

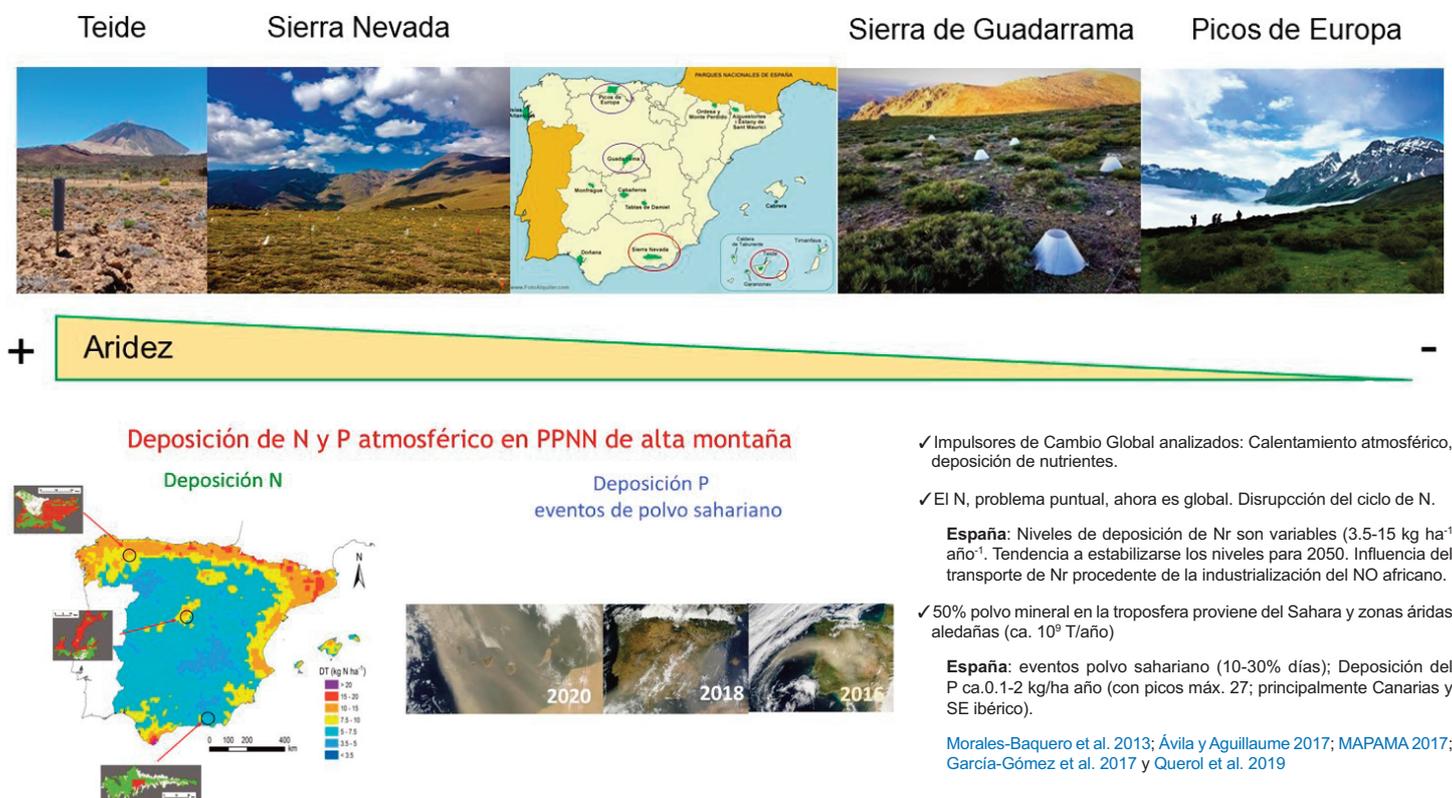


Figura 1. A) Atlas Climático Digital de la península ibérica (Ninyerola et al. 2005) y panorámicas de las parcelas de experimentación en los distintos parques nacionales (PPNN; de izquierda a derecha: Teide, Sierra Nevada, Sierra de Guadarrama y Picos de Europa). Crédito de las fotos: Cristina Armas. **B)** Diagrama compuesto sobre la importancia de la deposición de N y P atmosférico en España y fuentes documentales. La imagen de deposición de Nr procede de García-Gómez et al (2017) y las imágenes satelitales de tormentas de polvo sahariano son de la NASA.

Figure 1. A) Digital Iberian Peninsula Climatic Atlas (Ninyerola et al. 2005) and photos of the experimental plots in the different national parks (from left to right: Teide, Sierra Nevada, Sierra de Guadarrama and Picos de Europa). Photo credit: Cristina Armas. **B)** Composite diagram describing the importance of atmospheric N and P deposition in Spain and bibliography. Nr deposition map comes from García-Gómez et al (2017), and Saharan dust storms are NASA satellite images.

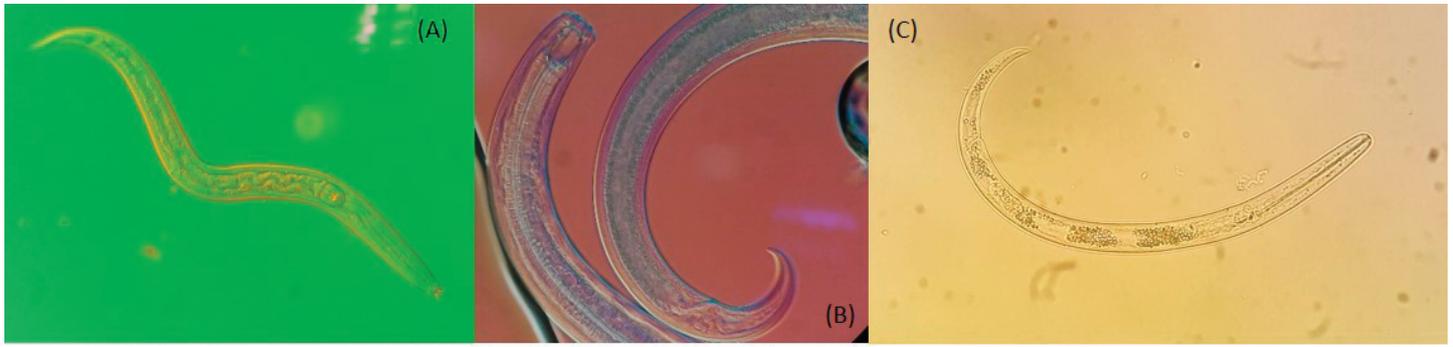


Figura 2. Ejemplos de nematodos que muestran características típicas de sus grupos tróficos: **A)** *Acrobeles*, nematodo bacterívoro con labios modificados para dirigir las bacterias de las que se alimentan hacia la boca, **B)** nematodo predador de la familia Mononchidae, mostrando una cavidad bucal con dientes para rasgar la cutícula de sus presas, y **C)** *Gracilacus*, herbívoro semiendoparásito con un largo estilete que le permite atravesar la pared celular vegetal y succionar el contenido de la célula vegetal. (Fotografías: S. Sánchez-Moreno).

Figure 2. Example of nematodes showing typical characteristics of their trophic groups: **A)** *Acrobeles*, a bacterivore nematode with modified lips to direct their bacterial prey to their mouth, **B)** predatory nematode of the family Mononchidae, showing teeth in its mouth used to tear the cuticle of their prey, and **C)** *Gracilacus*, semiendoparasite herbivore with a long stylet used to pierce the wall of the root cells and suck its internal content. (Photographs: S. Sánchez-Moreno).

participación en los ciclos de C y N (de Vries et al. 2013; van den Hoogen et al. 2019) y el control de plagas, patógenos y especies vegetales y animales (Ingham et al. 1985; Ferris 2010). En los últimos 30 años, se han propuesto varias familias de indicadores ecológicos de la salud del suelo y el estado de las redes tróficas edáficas basados en la comunidad de nematodos, que han demostrado su eficacia como bioindicadores (Neher 2001; Sieriebriennikov et al. 2014).

A escala global, las abundancias de nematodos edáficos son muy dependientes de la cantidad de C orgánico en el suelo (SOC), un importante determinante del tamaño de las redes tróficas edáficas (van den Hoogen et al. 2019). Por ello, dado que las bajas temperaturas ralentizan la descomposición de la materia orgánica y favorecen la acumulación de SOC, los nematodos son particularmente abundantes en los bosques boreales, tundra y sistemas alpinos productivos (van den Hoogen et al. 2019). El grado de aridez es otro gran determinante de las abundancias de la microfauna en el suelo, y estudios previos han mostrado una mayor sensibilidad de los fungívoros que de los bacterívoros a la aridez ambiental en sistemas xéricos y méxicos (Xiong et al. 2020). Así, se han encontrado picos de abundancia de nematodos en los sistemas alpinos y a altitudes de 2700 msnm en los Alpes (Kergunteuil et al. 2016) y a más de 5000 msnm en el Himalaya (Devetter et al. 2017).

La mayoría de estudios sobre el efecto de la deposición de N sobre las comunidades del suelo (especialmente sobre hongos y bacterias) se han realizado en zonas de climas fríos y apenas existe información para ecosistemas de nuestra latitud (Calvo et al. 2002; pero ver García-Palacios et al. 2015; Ochoa-Hueso y Manrique 2013). La limitada información previa muestra que, en bosques templados, una deposición experimental de N puede incrementar las abundancias de algunos nematodos fungívoros y bacterívoros (Liu et al. 2020), aunque sus efectos son muy dependientes de la existencia de vegetación arbórea y del tipo de bioma afectado (Liu et al. 2021). A largo plazo, la adición de N en un bosque subalpino aumentó las abundancias de nematodos, pero redujo su riqueza, diversidad y madurez (Shaw et al. 2019), mientras que la adición de P redujo las abundancias de predadores y omnívoros (Yang et al. 2019). Otros estudios, sin embargo, no han encontrado efectos significativos de la deposición experimental de N en los nematodos del suelo, pese a encontrar efectos negativos de la deposición sobre las abundancias de bacterias, más sensibles a la deposición que los hongos (Shao et al. 2018).

El presente estudio plantea dos objetivos principales (i) caracterizar las comunidades de nematodos de cuatro áreas de alta montaña de la red de Parques Nacionales (PPNN) españoles que siguen un marcado gradiente de aridez de norte a sur, desde el Parque más húmedo (Picos de Europa) hasta el Parque más árido

(Teide) y (ii) analizar el potencial efecto de la deposición atmosférica de N (contaminante) y P (origen natural) en la composición y estructura de las comunidades de nematodos. Hipotetizamos que: a) Los PPNN más áridos, con valores más bajos de SOC, presentan unas abundancias de nematodos más bajas que los parques más húmedos, b) La deposición experimental de N y P afecta a la comunidad de nematodos induciendo un incremento de las abundancias de la microbiota que tiene a su vez un efecto positivo sobre la abundancia de nematodos bacterívoros y fungívoros, alterando la estructura de la red trófica edáfica.

Materiales y métodos

Sitios de estudio y diseño experimental

Entre junio y julio de 2016 se seleccionó un área experimental en los sistemas alpinos de cada uno de los siguientes PPNN (de sur a norte y siguiendo un gradiente de mayor a menor aridez; **Tabla 1**): Teide, Sierra Nevada, Sierra de Guadarrama y Picos de Europa. Todas las áreas estaban por encima de los 2000 msnm de altitud, ubicadas por encima del límite de crecimiento del bosque (treeline) excepto Picos de Europa (1720 msnm; piso subalpino). La vegetación predominante en todas las áreas es un matorral de escasa cobertura y disperso en una matriz de suelo desnudo o con algunas especies perennes de muy bajo porte (pero ver Picos de Europa cuya área experimental está ubicada en un pastizal con un 100% de cobertura colonizado por arbustos, **Fig. 1**). Las especies arbustivas dominantes son: *Pterocephalus lasiospermus* Link ex Buch (Teide), *Cytisus galianoi* Talavera y P.E. Gibbs (Sierra Nevada), *Cytisus oromediterraneus* Rivas Mart. et al. (Sierra de Guadarrama) y *Genista obtusiramea* J. Gay ex Spach (Picos de Europa).

Cada área experimental tenía un tamaño aproximado de 25 x 25 m y estaba vallada para evitar la entrada de herbívoros. En su interior se establecieron parcelas (2.5 x 2.5 m) siguiendo un diseño factorial de fertilización con nitrógeno (N) y fósforo (P): P (0 y 10 kg P ha⁻¹ año⁻¹; KH₂PO₄) y N (0, 10, 20 kg N ha⁻¹ año⁻¹; en forma de NH₄NO₃), con 6 réplicas por nivel y parque. La fertilización se aplicó en dos tandas anuales: en primavera tardía (mayo-junio) y otoño (octubre-noviembre), fertilizando con solo 1 L de solución por parcela para no modificar de forma significativa la humedad del suelo.

Recogida y procesado de las muestras del suelo y extracción de los nematodos edáficos

La toma de muestras se realizó durante la estación de crecimiento vegetal en estos sistemas alpinos (finales de primavera y verano) en el año 2019, tres años más tarde del comienzo de las fertilizaciones. Se extrajeron perfiles de suelo de 10 cm de profundidad en cuatro de los 6 tratamientos de fertilización en cada Par-

Tabla 1. Características generales de las parcelas experimentales. Se indica el rango de precipitación promedio anual en el área (de esta se estima que entre un 70 a hasta un 95 % de la precipitación cae en forma de nieve); altitud de la parcela de experimentación; orientación de la ladera principal; litología predominante (lutitas y conglomerados en Picos, arenas volcánicas en Teide); el índice de aridez (modificación del índice de aridez de Martonne, siendo $la = P / (10 + T)$ donde P y T son la precipitación y temperatura medias anuales); cobertura arbustiva y; diversas características de los suelos en el año 2019 (0-5 cm; medias \pm D.E. $n = 24$): pH, y contenidos de carbono total (C), carbono orgánico (SOC), nitrógeno total (N), fósforo total (P) y potasio total (K). No hubo diferencias para los distintos tratamientos de deposición de nutrientes dentro de cada parque excepto para el contenido de P, donde la simulación de deposición P incrementó los valores de este nutriente (y del contenido de fosfato) en todos los parques.

Table 1. Characteristics of the experimental plots: precipitation range: Precip. (mean annual rainfall, between 70 to 95% of the precipitation falls in the form of snow); elevation (Altitud); aspect (Orient.); lithology (shales and conglomerates in PN Picos de Europa; volcanic sands in PN del Teide); a modification of the Martonne aridity index (Aridity; $la = P / (10 + T)$, where P and T are mean annual values of precipitation and temperature); shrub cover (cobertura arbustiva), and; several properties of soils collected in 2019 (0-5 cm; means \pm S.D., $n = 24$) as pH, total carbon (C), organic carbon (SOC), total nitrogen (N) and total phosphorus (P) and potassium (K) contents. There were no significant differences across the different simulated deposition treatments, except for P content (and phosphate content) that was greater with P deposition in all parks.

Parque	Precipitación (mm)	Altitud (m)	Orient.	Litología	Aridez (100-la)	Cobertura arbustiva (%)	pH	C (%)	SOC (%)	N (%)	P (%)	K (%)
Picos de Europa	850-1600	1720	S	Lut.-Cong.	0-10	30	4.44 \pm 0.25	8.21 \pm 1.70	8.58 \pm 2.24	0.71 \pm 0.12	0.10 \pm 0.01	1.48 \pm 0.16
S. Guadarrama	800-1200	2200	SO	Granito	30-40	40	4.48 \pm 0.21	12.31 \pm 5.15	7.40 \pm 1.80	0.79 \pm 0.31	0.05 \pm 0.01	0.49 \pm 0.10
S. Nevada	650-750	2600	SO	Esquistos	55	60	5.93 \pm 0.17	4.89 \pm 3.05	3.27 \pm 1.32	0.36 \pm 0.19	0.07 \pm 0.01	0.60 \pm 0.13
Teide	350 (100-400)	2100	NE	Arenas volc.	80	11	6.96 \pm 0.20	0.33 \pm 0.10	0.31 \pm 0.10	0.05 \pm 0.02	0.09 \pm 0.01	0.52 \pm 0.07

Varias fuentes, principalmente AEMET (<http://www.aemet.es/es/serviciosclimaticos/>) y MITECO (www.miteco.gob.es/en/red-parques-nacionales/).

que: P0-N0; P0-N20; P10-N0 y P10-N20 (tratamiento de fertilización de P-N en $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$; 24 muestras por parque; 96 parcelas en total).

Insertando en el suelo un anillo de PVC de 25 cm de diámetro, se extrajo una primera muestra (0-5 cm de profundidad) que se dividió en dos partes: unos 300 g se tamizaron a través de una malla de 2 mm de apertura para el análisis físico-químico y de abundancia de microorganismos, y 200 g de suelo intacto se mezcló con la fracción de suelo extraída entre los 5-10 cm. Estas muestras compuestas (0-10 cm de profundidad) se utilizaron para extraer los nematodos edáficos. El material para la recolección de los suelos se esterilizó con alcohol 96°C al pasar a la siguiente parcela de muestreo y a secuencia de muestreo fue por orden ascendente de fertilización.

De la muestra compuesta de suelo sin tamizar, 25 g fueron utilizados para estimar la humedad relativa del suelo mediante secado en estufa a 70°C durante 24 h. El resto se utilizó para extraer los nematodos del suelo mediante embudos de Baermann (Barker 1985).

Caracterización de la comunidad de nematodos: variables de medida

Todos los nematodos de cada muestra se contaron bajo una lupa binocular, y sus abundancias se expresaron como número de individuos/100 g de suelo seco. Después, al menos cien nematodos de cada muestra se identificaron mediante microscopía óptica a nivel de género o familia. Los taxones identificados fueron clasificados en cinco grandes grupos tróficos: herbívoros, fungívoros, bacterívoros, omnívoros y predadores (Yeates et al. 1993), y en los cinco grupos definidos por la escala colonizador-persistente (CP) (Bongers 1990). Brevemente, la escala CP clasifica las familias de nematodos en cinco grupos discretos (CP1-CP5) que cubren un gradiente desde estrategias de la r hasta estrategias de la K (Bongers 1990; Ferris et al. 2001).

Basándose en las abundancias de estos grupos funcionales, se calcularon varios índices ecológicos. El índice de madurez (MI) (Bongers 1990), basado en la proporción de nematodos en los diferentes grupos CP en la comunidad, indica el estado de sucesión ecológica en el suelo, mientras que el índice de Parasitos de Plantas (PPI) evalúa la complejidad de la comunidad de nematodos herbívoros (Bongers et al. 1997). Se calcularon también cuatro índices de la red trófica edáfica (Ferris et al 2001) basados en abundancias relativas de los grupos funcionales de nematodos. El Índice de Estructura (Structure Index, SI) basado en las abundancias de predadores y omnívoros especialmente sensibles a las perturbaciones,

es un indicador de la complejidad de la red. El Índice del Canal (CI), basado en la prevalencia de nematodos fungívoros, es un indicador de descomposición lenta de materia orgánica mediada por hongos, mientras que el índice de Enriquecimiento (EI), basado en la prevalencia de nematodos bacterívoros oportunistas, indica una rápida descomposición de la materia orgánica mediada por bacterias. Finalmente, el Índice Basal (BI), basado en la prevalencia de nematodos tolerantes a las perturbaciones, es un indicador de condiciones perturbadas de la red trófica (Ferris et al. 2001).

La última familia de índices ecológicos calculados fueron las Huellas Metabólicas (Ferris 2010). Estas se basan en la biomasa estimada de cada grupo funcional de nematodos, y calculan la cantidad de carbono utilizado por cada grupo funcional a lo largo de su ciclo de vida; por ello, se consideran indicadores de la magnitud de la participación de los nematodos en las funciones ecosistémicas. Se calcularon las Huellas Metabólicas de cada grupo trófico: Huella Metabólica de bacterívoros (*Bacterivore Footprint*, BF), de fungívoros (FF), de herbívoros (HF), de omnívoros (OF) y de predadores (PF) y las Huellas Metabólicas de los indicadores de Enriquecimiento (EF) y de Estructura (SF) y Compuesta (CF). Todos estos índices ecológicos se calcularon a través de la herramienta online NINJA (*Nematode Joint Indicator Analysis*, Sieriebriennikov et al. 2014; <https://sieriebriennikov.shinyapps.io/ninja/>).

Variables asociadas: Características físico-químicas de los suelos y abundancia de microorganismos (hongos y bacterias)

El pH de las muestras de suelo fue medido con un pH-metro (Crison, Spain) en una solución acuosa 1:2.5 (volumen) de suelo: agua. El contenido en C y N se midieron con un analizador LECO Truspec (MI, USA). El C orgánico (SOC) se analizó después de eliminar el C inorgánico con HCl 2M, y el resto de nutrientes se estimaron después de una digestión ácida por espectrometría de emisión por plasma (ICP) (ICAP 6500 DUO; Thermo Scientific, DE, USA). Los análisis se realizaron en un laboratorio de ionómica (CEBAS-CSIC, Murcia).

Se estimó la abundancia de hongos y bacterias mediante PCR cuantitativa (qPCR) de las muestras de suelo. El ADN fue extraído de 250 mg de suelo usando el kit DNeasy Powersoil® (Qiagen, Inc., Netherlands) y siguiendo los protocolos del fabricante.

Las qPCR permitieron estimar la abundancia de genes marcadores microbianos para bacterias y hongos. Los pares de primers usados para las qPCR fueron 515f (5'-GTGYCAGCMGCCG CGGTAA-3') y 806r (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3') para los

procariotas+ e ITS1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3' e ITS5.8S (5'-CGC TGC GTT CTT CAT CG-3') para hongos, respectivamente (ver referencias en Usero et al. 2021). Las amplificaciones se realizaron utilizando el método basado en SYBR® Green (Sigma-Aldrich, USA) en una máquina CFX96 TM Real-Time PCR Detection System (BioRad Laboratories, USA). Las curvas estándar (patrón) se prepararon para cada placa de muestras utilizando un patrón específico de moléculas de ADN de bacterias u hongos y haciendo una serie de muestras diluidas secuencialmente x 10. La mezcla de reactivos y las condiciones de amplificación se pueden consultar en Usero et al. (2021).

Análisis estadísticos

El análisis de las distintas variables de respuesta de la comunidad de nematodos se realizó mediante modelos lineales incluyendo como factores fijos a Parque (Teide, Sierra Nevada, Sierra de Guadarrama y Picos de Europa), fertilización con N (0, 20), fertilización con fósforo (0, 10) y las interacciones estadísticas entre ellos. Las asunciones de normalidad y homocedasticidad fueron evaluadas mediante un análisis exploratorio de los residuos. Las variables fueron transformadas al logaritmo $-\log_{10}(x + 1)$ y, por lo general, se incluyó en la modelización la función varident (Galecki y Burzykowski 2013) para Parque y la interacción entre tratamientos de fertilización. La comparación de medias entre tratamientos se realizó mediante el test post-hoc LSD de Fisher, con una significación $p < 0.05$. Para estos análisis se usaron las funciones glm y glmer en R v. 3.6.3 (R Development Core Team 2020).

Además, se realizó un análisis multivariante permutacional de varianza (PERMANOVA) con Parque, adición de N y P y sus interacciones como variables independientes y la composición de la comunidad como variable dependiente mediante la función adonis2 del paquete “vegan” (Oksanen et al. 2019) en R. Los valores de diversidad beta entre las comunidades presentes en los parques, así como sus componentes de reemplazamiento y anidamiento, se calcularon usando la función betadisper del paquete “vegan” (Oksanen et al. 2019). Para ello, se utilizó una matriz de distancias calculada con datos de presencia/ausencia usando el índice de Jaccard mediante la función beta.pair del paquete “betapart” (Baselga et al. 2020). Los resultados se graficaron en un espacio bifactorial definido por los dos primeros ejes de Coordenadas Principales extraídos en el modelo, y la significación del efecto de la identidad del parque nacional (o PN) sobre la diversidad beta y sus componentes se obtuvo mediante Análisis de Varianza. La relación entre las identidades de los PPNN, la deposición experimental de N y P, las propiedades físico-químicas del suelo, las abundancias de hongos y bacterias y las características de la comunidad de nematodos se evaluaron mediante un Análisis Canónico de Correspondencias realizado con la función rda del paquete “vegan” (Oksanen et al. 2019).

Resultados

Composición y abundancia de las comunidades de microfauna edáfica en las cumbres de los PPNN

Se identificaron 31 taxones de nematodos en las zonas de estudio. En todos los casos los nematodos bacterívoros dominaron las comunidades (Tabla 2). El bacterívoro *Acroboloides* fue el taxón más abundante en todos los parques, seguido de los fungívoros *Aphelenchoides* en Picos de Europa y *Tylenchidae* en Guadarrama y Sierra Nevada, y del herbívoro *Gracilacus* en el PN del Teide. Las abundancias totales medias oscilaron entre los $2107.0 \pm 933.5/100$ g de suelo en el PN de Picos de Europa y los 153.5 ± 178.4 nematodos/100 g de suelo en el PN del Teide.

La composición de las comunidades de microfauna fue significativamente diferente entre parques. Los resultados del análisis PERMANOVA muestran que la identidad del parque ($F=33.08$, $p < 0.05$), la interacción parque x P ($F=1.76$, $p < 0.05$) y la interacción Parque x N x P ($F=1.72$, $p < 0.05$) tuvieron una influencia significativa sobre la composición de la comunidad. El análisis de la diversidad

beta de las comunidades de nematodos mostró diferencias entre parques, debido a las diferencias en el componente de reemplazamiento de las mismas (Fig. 3). La dispersión de los valores de la diversidad beta a lo largo del eje 1 de Coordenadas Principales muestra una separación clara entre el parque de clima más árido (PN del Teide) y el más húmedo (PN de Picos de Europa; Fig. 3).

La biomasa de nematodos también difirió principalmente entre PPNN, siendo ésta dos órdenes de magnitud inferior en el PN más árido (Teide) que en el más húmedo (PN de Picos de Europa, Tabla 3; Fig. 4). Además, la fertilización con N quintuplicó la biomasa de nematodos en el PN del Teide comparado con los tratamientos sin adición de N, de forma similar a la biomasa (Tabla 3).

Grupos tróficos

Las abundancias de cada grupo trófico mostraron diferencias significativas entre PPNN (Fig. 5; Tabla 3). El grupo más abundante fue el de los nematodos bacterívoros (Fig. 5), en particular en PN del Teide, seguidos de los herbívoros (destacando los valores del PN Sierra Nevada), los fungívoros, más abundantes en los PPNN más húmedos –Guadarrama y Picos– que en los más secos –S. Nevada y Teide– y por último los omnívoros, más abundantes en los PN Sierra Nevada y Picos. Solo se identificaron nematodos predadores en el PN Picos de Europa. La abundancia de hongos y bacterias estimadas mediante qPCR siguieron el gradiente de aridez, obteniendo valores mínimos en el PN del Teide y máximos en los dos PPNN más húmedos (Fig. 5).

Los tratamientos de fertilización tuvieron unos efectos limitados sobre las abundancias de los grupos tróficos de nematodos (Tabla 3). La fertilización con P tendió a aumentar los nematodos fungívoros y bacterívoros en todos los PPNN, excepto en el PN Picos de Europa para los fungívoros y en el PN S. Guadarrama para los bacterívoros (Fig. 5). Las parcelas control (P0-N0) y con mayor fertilización (P10-N20) tendieron a albergar un mayor porcentaje de fungívoros en dos PPNN, mientras que ocurrió lo contrario para los bacterívoros (Fig. 5). Además, hubo una interacción triple Parque x P x N para los omnívoros, de carácter idiosincrático y variable entre parques. En el caso de las abundancias de los recursos basales, la abundancia de hongos tendió a aumentar en todos los PPNN con la fertilización de N (marginamente significativa $p < 0.06$) y P ($p = 0.13$), mientras que no hubo efectos significativos de los tratamientos de fertilización en la abundancia de bacterias (Fig. 5; Tabla 3).

El resto de los índices ecológicos de la comunidad de nematodos y huellas metabólicas mostraron grandes diferencias entre PPNN (Tabla 4), pero no entre tratamientos de fertilización o interacción entre factores (Tabla 3). Solo las Huellas Metabólicas Compuesta y de los nematodos bacterívoros mostraron valores más altos en los suelos tratados con N, siendo estas diferencias más acusadas en el PN del Teide. Las escasas diferencias observadas en la interacción triple entre factores no presentaron un sentido ecológico claramente interpretable.

Relación entre la comunidad de microfauna y las variables ambientales

El Análisis de Correspondencias Canónicas explicó un 59% de la variabilidad de los datos (Fig. 6), mostrando una relación estrecha entre el C y el N total, el C orgánico, y las abundancias de hongos y bacterias, que aparecen asociados a altas abundancias de nematodos fungívoros, omnívoros, y a valores altos del índice del Canal y de la Huella Metabólica de Estructura y de los nematodos herbívoros. Este conjunto de variables se asocia especialmente con el PN de Sierra Nevada y negativamente con el PN del Teide. El tratamiento con P aparece asociado a valores altos de P y de K en el PN de Picos de Europa, que se asocian con las Huellas Metabólicas de Enriquecimiento y de los nematodos bacterívoros y, de forma más laxa, con altos valores de las Huellas Metabólicas Compuesta y de los nematodos fungívoros (Fig. 6).

Tabla 2. Abundancias medias (\pm D.E.; número de individuos en 100 g suelo seco; $n=24$) de los taxones de nematodos encontrados en cada parque nacional. Se indica el grupo trófico de cada taxón (Ba = bacterívoros, Fu = Fungívoros, He = Herbívoros, Om = Omnívoros, Pred = Predadores).

Table 2. Mean abundances (\pm S.D.; number of individuals in 100 g of dry soil; $n = 24$) of the nematode taxa found in each national park. The trophic group of each taxon is indicated (Ba = Bacterívoros, Fu = Fungívoros, He = Herbívoros, Om = Omnívoros, Pred = Predators).

		Picos de Europa		Guadarrama		Sierra Nevada		Teide	
Dauer larvae*	Ba	45.95	± 79.33	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00
<i>Mesorhabditis</i>	Ba	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.12	± 0.57
<i>Panagrolaimus</i>	Ba	0.28	± 1.35	0.99	± 4.86	0.57	± 1.92	0.00	± 0.00
<i>Acrobeles</i>	Ba	0.00	± 0.00	5.86	± 28.71	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00
<i>Acroboloides</i>	Ba	1083.08	± 574.20	153.82	± 194.58	211.68	± 132.13	96.59	± 129.52
<i>Heterocephalobus</i>	Ba	13.11	± 35.93	1.07	± 3.45	0.10	± 0.51	0.00	± 0.00
<i>Cephalobus</i>	Ba	0.00	± 0.00	0.16	± 0.79	1.47	± 3.81	0.00	± 0.00
<i>Cervidellus</i>	Ba	32.21	± 69.31	1.01	± 4.70	2.22	± 4.88	2.16	± 6.63
<i>Plectus</i>	Ba	131.86	± 132.69	25.77	± 36.90	2.02	± 5.24	0.12	± 0.57
<i>Prismatolaimus</i>	Ba	14.31	± 27.63	0.56	± 1.67	0.96	± 2.95	0.00	± 0.00
<i>Eumonhystera</i>	Ba	2.77	± 11.08	0.00	± 0.00	2.33	± 5.40	0.00	± 0.00
<i>Chiloplacus</i>	Ba	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.19	± 0.95	0.00	± 0.00
Achromadoridae	Ba	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.26	± 1.27	0.00	± 0.00
<i>Teratocephalus</i>	Ba	7.06	± 17.29	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00
<i>Metateratocephalus</i>	Ba	17.32	± 31.21	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00
<i>Aphelenchus</i>	Fu	0.00	± 0.00	0.65	± 1.84	19.53	± 29.29	8.63	± 14.68
<i>Aphelenchoides</i>	Fu	306.92	± 318.89	31.34	± 56.44	17.21	± 30.16	0.14	± 0.51
<i>Diphtherophora</i>	Fu	2.06	± 7.02	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00
Tylenchidae	Fu	260.38	± 195.45	69.89	± 101.01	216.75	± 187.22	1.00	± 1.73
<i>Tylencholaimus</i>	Fu	2.06	± 5.82	18.23	± 13.77	4.45	± 8.58	0.00	± 0.00
<i>Pratylenchus</i>	He	66.88	± 113.32	4.43	± 14.52	5.49	± 20.03	0.00	± 0.00
<i>Paratylenchus</i>	He	72.51	± 95.61	0.78	± 1.89	1.54	± 2.81	16.21	± 60.21
<i>Tylenchorhynchus</i>	He	28.51	± 51.34	0.00	± 0.00	0.52	± 1.93	0.00	± 0.00
<i>Rotylenchus</i>	He	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	38.13	± 78.84	0.00	± 0.00
<i>Gracilacus**</i>	He	2.21	± 10.80	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	26.42	± 109.77
<i>Xiphinema</i>	He	0.28	± 1.35	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00
<i>Meloidogyne</i>	He	0.00	± 0.00	0.68	± 2.80	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00
<i>Eudorylaimus</i>	Om	57.57	± 54.44	2.64	± 4.15	31.41	± 37.56	1.38	± 2.77
<i>Prodorylaimus</i>	Om	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.03	± 0.16
Aporcelaimidae	Om	4.90	± 12.22	1.37	± 5.55	0.46	± 1.61	0.00	± 0.00
<i>Mesodorylaimus</i>	Om	0.00	± 0.00	0.04	± 0.22	0.00	± 0.00	0.70	± 3.44
<i>Clarkus</i>	Pred	0.78	± 2.88	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00

* Formas larvianas dispersivas de las familias de nematodos oportunistas del enriquecimiento (Rhabditidae y Panagrolaimidae). **Pese a que *Gracilacus* se considera un subgénero de *Paratylenchus* (Siddiqi 2000), se ha mantenido la clasificación en dos taxones para diferenciar las dos morfoespecies presentes.

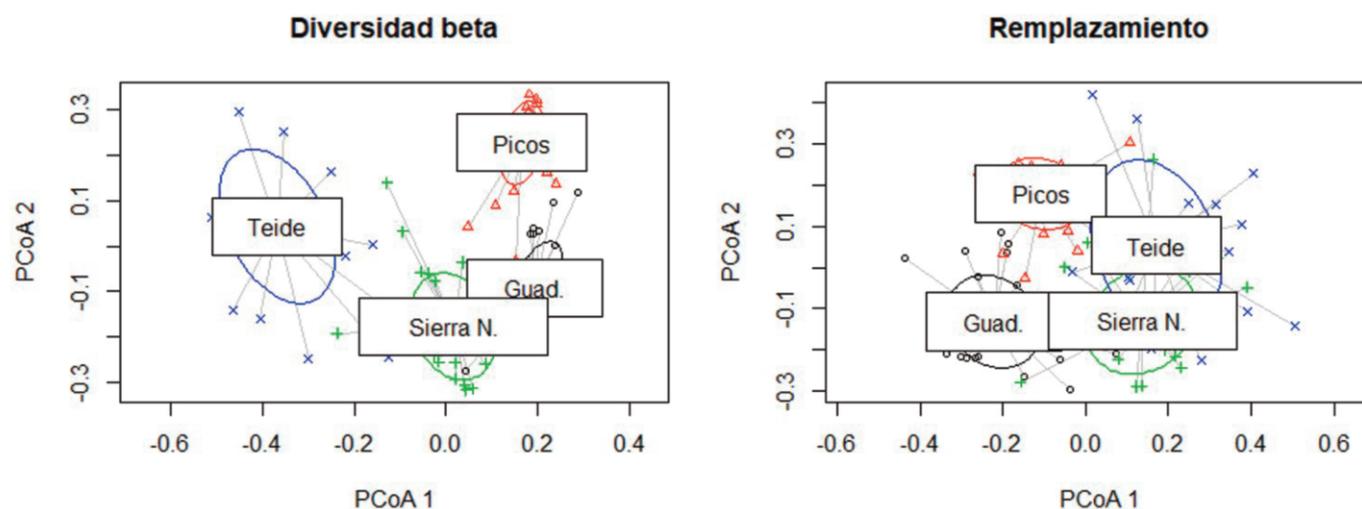


Figura 3. Representación gráfica de la dispersión multivariante de los grupos de muestras de cada Parque Nacional y sus centroides en un espacio de Coordinadas Principales mostrando diferencias significativas en los valores de diversidad beta ($F=17.27$, $p<0.001$) y su componente de remplazamiento ($F=5.08$, $p<0.001$).

Figure 3. Graphical representation of the multivariate dispersion of the sample groups from each National Park and their centroids in a Principal Coordinates biplot (PCoA) showing ths significant differences on beta diversity values ($F = 17.27$, $p < 0.001$) and the species replacement component ($F = 5.08$, $p < 0.001$).

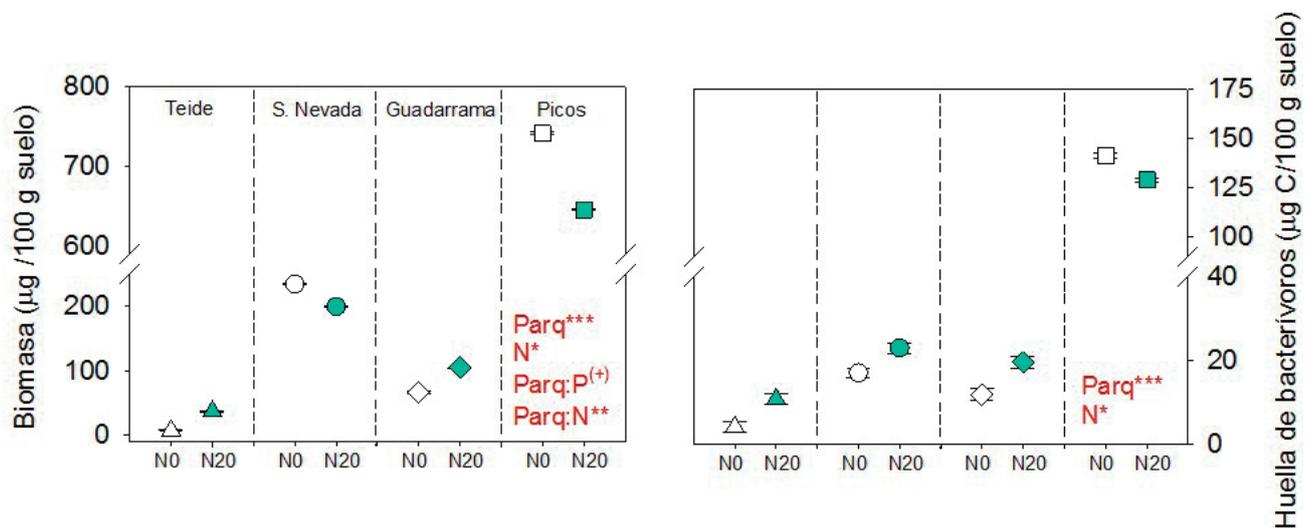


Figura 4. Biomasa total de nematodos y huella metabólica de los bacterívoros (medias \pm D. E., $n=12$) en los distintos PPNN y tratamientos de deposición de N (N tr). Las letras en rojo indican que factores fijos tuvieron efectos significativos (ver resultados en [Tabla 3](#)).

Figure 4. Total biomass of the nematode communities and metabolic footprint of bacterívoros (means \pm S.D., $n = 12$) across the different national parks and N deposition treatments (N tr). Letters in red indicate that the fixed factors had significant effects on the response variable (see results in [Table 3](#)).

Tabla 3. Resultados (F-Fisher) de los Modelos lineales de distintas características de las comunidades de nematodos en función del parque (Parq), tratamiento de nitrógeno (N) y de fósforo (P) e interacción entre estos factores fijos. **A)** Biomasa, abundancia general y específica de cada grupo trófico y abundancia de hongos y bacterias; **B)** Huella Metabólica de distintos grupos tróficos y funcionales. **C)** Índices ecológicos específicos. $n=6$; 4 tratamientos de fertilización y 4 parques; total, 96 parcelas. Los efectos significativos se presentan en **negrita** (*, **, *** para p -valores < 0.05 , 0.01 , 0.001 , respectivamente; (+) $p < 0.1$). El sentido del efecto del factor Parq se puede consultar en la [Tabla 4](#) y los efectos de los distintos tratamientos en la biomasa y abundancias porcentuales de los distintos grupos tróficos, en las [Figuras 4](#) y [5](#).

Table 3. Linear models results (F-Fisher) analyzing the differences among several characteristics of the nematode community as a function of the park (Parq), nitrogen deposition (N) and phosphorus deposition (P) treatments and the interaction among these fixed factors. **A)** Biomass, general and specific abundances of each trophic group and abundances of fungi and bacteria; **B)** Metabolic footprint of different trophic and functional groups. **C)** Specific ecological indices. $n = 6$; 4 fertilization treatments and 4 parks; total, 96 plots. Significant fixed effects are highlighted in **bold** (*, **, *** for p -values < 0.05 , 0.01 , 0.001 , respectively; (+) $p < 0.1$). The direction of the effect of the park identity on these variables can be found in [Table 4](#), and the effects of the different treatments on the biomass and percentage abundance of the different trophic groups, in [Figures 4](#) and [5](#).

(A) Biomasa	gl	Biomasa	Abundancia	Omnívoros	Herbívoros	Fungívoros	Bacterívoros	Hongos	Bacterias
Parq	3	67.71***	31.18***	9.66***	13.00***	13.03***	6.93***	134.63***	214.44***
P	1	3.50E-04	4.80E-03	0.54	0.19	0.07	0.6	2.33	1.83
N	1	5.66*	6.13*	0.09	0.3	0.13	0.43	3.38 (+)	1.40E-03
Parq:P	3	2.19 (+)	0.7	0.76	1.12	1.77 (+)	2.66 (+)	1.11	0.51
Parq:N	3	4.96**	3.03*	0.11	0.67	2.00	0.29	1.32	1.25
P:N	1	0.05	0.15	0.07	0.03	5.1*	3.95*	0.26	0.55
Parq:P:N	3	0.73	1.38	3.17*	1.61	0.65	1.21	1.6	0.54

(B) Huella de	gl	Omnívoros	Herbívoros	Fungívoros	Bacterívoros	Enriquecimiento	Estructura	Compuesta
Parq	3	31.98***	77.88***	38.87***	75.1***	34.8***	49.44***	98.85***
P	1	0.37	1.72	0.02	0.23	0.28	0.13	0.09
N	1	0.79	0.05	0.54	5.78**	0.85	2.01	4.38*
Parq:P	3	1.05	1.54	1.78	0.21	0.99	1.55	1.42
Parq:N	3	0.32	0.74	0.95	1.91	1.14	0.19	3.65*
P:N	1	0.09	0.01	1.84	1.23	0.37	0.68	0.24
Parq:P:N	3	3.09*	0.68	0.12	0.5	0.44	2.60(+)	1.27

(C) Índices	gl	Madurez (MI)	Parásitos de Plantas (PPI)	Estructura (SI)	Enriquecimiento (EI)	Canal (CI)	Basal (BI)
Parq	3	7.25***	9.86***	17.77***	7.31***	13.27***	7.27***
P	1	2.60E-04	4.80E-03	9.10E-01	1.30E-01	1.10E-01	1.30E-01
N	1	1.73	0.02	0.96	0.12	0.01	1.36
Parq:P	3	1.11	0.45	2.1	1.27	0.44	1.37
Parq:N	3	1.02	1.24	1.82	1.2	0.64	0.23
P:N	1	5.76*	0.01	3.00(+)	2.44	0.47	6.71*
Parq:P:N	3	0.6	0.38	1.46	1.23	1.75	0.89

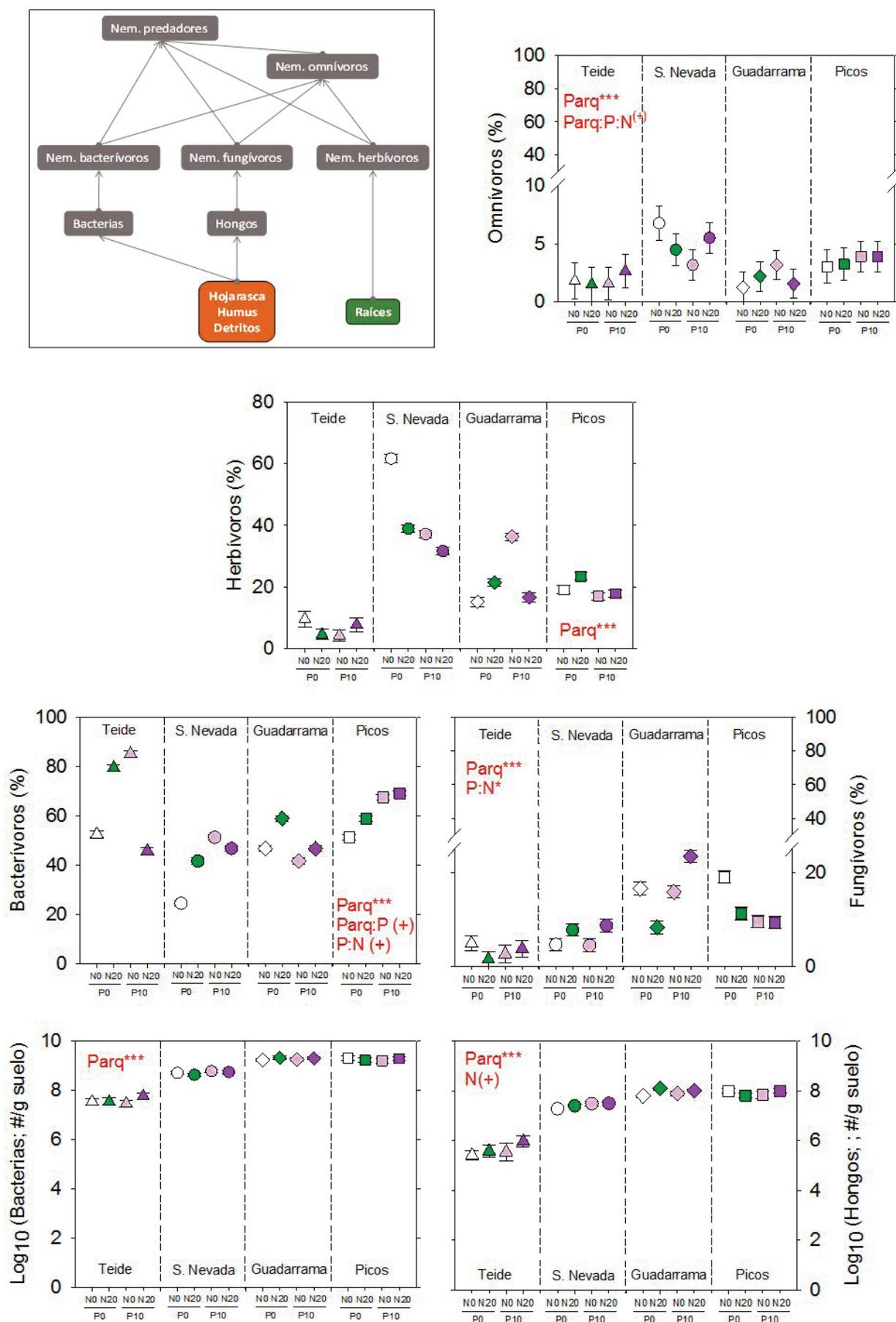


Figura 5. Representación esquemática del flujo de materia y energía entre los diferentes componentes de la red trófica edáfica, abundancias relativas de cada grupo trófico de nematodos y abundancias de hongos y bacterias (estimados mediante qPCR) en los suelos de los distintos PPNN y tratamientos de deposición de nutrientes (N y P). Los símbolos y barras son medias \pm D. E., $n=6$. Las letras acompañadas de símbolos en rojo indican que factores fijos tuvieron efectos significativos (ver resultados en [Tabla 3](#)).

Figure 5. Representation of the energy flux among different soil food web components, relative abundance of nematode trophic groups, and abundance of fungi and bacteria (estimated by qPCR) in soils of different national parks and nutrient deposition treatments (N and P). Symbols and bars are means \pm S. D., $n=6$. Letters and symbols in red indicate significant effects of fixed factors on the response variable (see results in [Table 3](#)).

Tabla 4. Valores medios y D.E. de distintos parámetros medidos en la comunidad de nematodos en los cuatro PPNN bajo estudio. Se incluye el símbolo (-) cuando no hubo presencia de ese grupo trófico en el sitio experimental. Valores medios acompañados de distintas letras en una misma fila indican diferencias significativas entre PPNN ($p < 0.05$, $n = 24$ por PPNN; los valores son medias \pm D.E.).

Table 4. Mean values and S.D. of different parameters measured in the nematode community in the four national parks under study. The symbol (-) is included when that specific trophic group was not present in the site. Values with different letters in the same row indicate significant differences among national parks ($p < 0.05$, $n = 24$ for PPNN; values are means \pm S.D.).

	Picos de Europa	S. Guadarrama	S. Nevada	Teide
Biomasa (mg / 100 g suelo)	0.78 \pm 0.43 a	0.14 \pm 0.23 b	0.34 \pm 0.36 c	0.03 \pm 0.04 d
Abundancia (# / 100 g suelo)	2107.0 \pm 933.5 a	319.3 \pm 298.1 bc	557.3 \pm 326.6 ab	153.5 \pm 178.5 c
Índices ecológicos (%)				
Índice de Madurez (MI)	2.13 \pm 0.10 b	2.31 \pm 0.25 a	2.25 \pm 0.24 a	2.08 \pm 0.18 b
Índice de Parásitos de Plantas (PPI)	2.21 \pm 0.14 a	2.05 \pm 0.09 b	2.13 \pm 0.19 ab	1.33 \pm 96 c
Índice del Canal (CI)	99.02 \pm 4.80 a	83.60 \pm 37.48 b	91.99 \pm 23.95 ab	38.89 \pm 48.82 c
Índice Basal (BI)	70.29 \pm 12.48 b	55.67 \pm 18.72 c	62.46 \pm 18.91 bc	84.88 \pm 19.64 a
Índice de Enriquecimiento (EI)	14.49 \pm 9.28 a	12.57 \pm 13.35 a	11.24 \pm 8.02 a	7.15 \pm 10.31 b
Índice de Estructura (SI)	20.01 \pm 13.30 b	38.72 \pm 20.36 a	32.04 \pm 20.43 ab	9.65 \pm 19.53 c
Huellas metabólicas (μg C / 100 g suelo)				
Depredadores (PF)	0.73 \pm 2.70	(-)	(-)	(-)
Omnívoros (OF)	57.22 \pm 64.90 a	6.43 \pm 19.07 b	23.94 \pm 29.42 a	1.28 \pm 2.21 b
Herbívoros (HF)	29.76 \pm 21.69 a	8.28 \pm 13.98 b	48.66 \pm 71.04 a	1.22 \pm 3.08 c
Fungívoros (FF)	22.66 \pm 23.24 a	5.36 \pm 4.79 b	3.97 \pm 3.93 b	0.89 \pm 1.50 c
Bacterívoros (BF)	156.48 \pm 81.44 a	25.05 \pm 27.94 b	22.89 \pm 13.93 b	9.98 \pm 13.21 c
Enriquecimiento (EF)	22.02 \pm 22.76 a	2.56 \pm 4.09 bc	3.37 \pm 3.60 b	0.92 \pm 1.50 c
Estructura (SF)	61.89 \pm 66.12 a	9.57 \pm 20.60 c	24.83 \pm 30.09 b	1.28 \pm 2.21 d
Compuesta (CF)	266.86 \pm 117.43 a	45.12 \pm 51.08 c	99.47 \pm 90.18 b	13.37 \pm 15.70 d

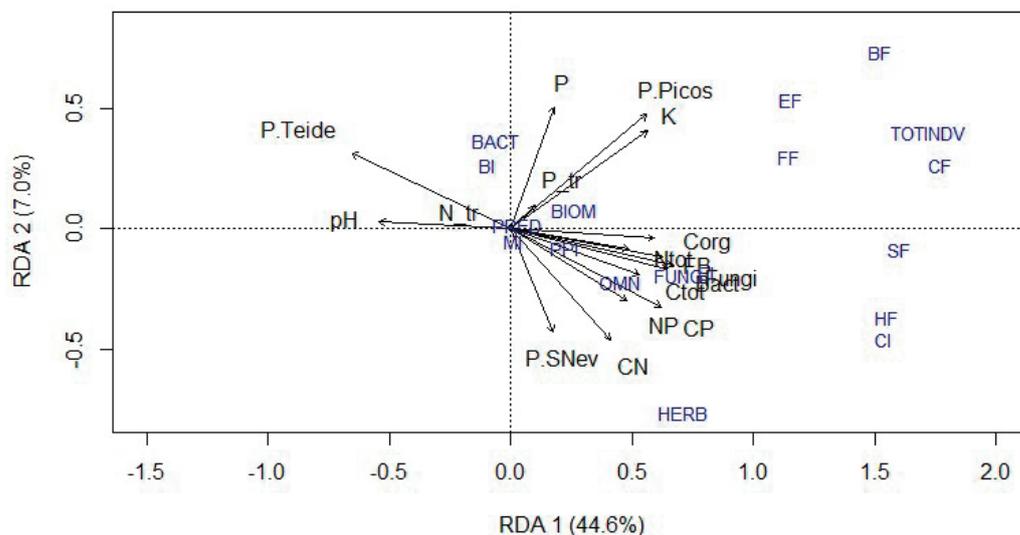


Figura 6. Resultados de la ordenación obtenida mediante Análisis Canónico de Correspondencias mostrando la relación entre las características de la comunidad de microfauna y las variables ambientales. Las variables que caracterizan la comunidad de microfauna son: BACT= % bacterívoros, FUNG= % fungívoros, HERB= % herbívoros, OMN= % omnívoros, PRED= % predadores, BIOM= biomasa de nematodos, TOTIND= n° indiv. /100 g de suelo; para resto de índices, consultar [Tabla 3](#). Las variables ambientales son: identidad de los PPNN, tratamientos con N (N_tr) y P (P_tr), Corg= C orgánico, Ctot= C total, Ntot= N total, Fungi= abundancia de hongos, Bact= abundancia de bacteria, CN= ratio C/N, CP= ratio C/P, NP= ratio N/P en los suelos estudiados.

Figure 6. Results of the ordination obtained by Canonical Correspondence Analysis showing the relationships among microfaunal community characteristics and environmental variables. Legend of microfaunal community characteristics: BACT= % bacterivores, FUNG= % fungivores, HERB= % herbivores, OMN= % omnivores, PRED= % predators, BIOM= nematode biomass, TOTIND= no. indiv. /100 g soil; for other indices see [Table 3](#). Legend of environmental variables: identity of the National Parks, treatment with N (N_tr) and P (P_tr), Corg= organic C, Ctot= total C, Ntot= total N, Fungi= fungi abundance, Bact= bacterial abundance, CN= ratio C/N, CP= ratio C/P, NP= ratio N/P in the studied soils.

Discusión

En general, y en concordancia con los resultados esperados, las abundancias de nematodos fueron más altas en los PPNN con una menor aridez y un mayor contenido de carbono orgánico en el suelo, con valores máximos en el PN Picos de Europa y mínimos en el PN del Teide, y valores intermedios en los PPNN de Guadarrama y Sierra Nevada. En todos ellos, el taxón más abundante fue *Acrobeloides*, un bacterívoro ubicuo resistente a las perturbaciones ambientales y común en numerosos tipos de ecosistemas (Hu et al. 2015; Treonis et al. 2019). En los tres PPNN peninsulares, los siguientes taxones más abundantes se correspondieron con organismos fungívoros, mientras que el herbívoro *Gracilacus* fue muy abundante en el PN del Teide, con unas abundancias muy variables. Las altas abundancias de dos taxones herbívoros (*Gracilacus* y *Paratylenchus*) en los suelos del PN del Teide pone de manifiesto la importancia del mantenimiento de la escasa cobertura vegetal como reservorio de diversidad animal en estos ambientes áridos. El omnívoro más abundante en los PPNN fue *Eudorylaimus* que puede actuar como oportunista en ambientes con escasez de recursos (McSorley 2012). Esto, unido a la ausencia de depredadores en tres PPNN revela cómo las duras condiciones ambientales de los sistemas alpinos y subalpinos actúan como un filtro ambiental que impide el mantenimiento de comunidades ricas y bien estructuradas. En el PN del Teide, sólo seis taxones de nematodos presentaron abundancias superiores a 1 individuo / 100 g de suelo, lo que supone una riqueza extraordinariamente baja. Este estudio es el primero, en nuestro conocimiento, que analiza la diversidad de la microfauna en los suelos de este PN.

El estudio de la diversidad beta mostró claras diferencias en la composición de las comunidades de nematodos entre los PPNN debidas al reemplazamiento de especies, es decir, a las diferencias en la composición de las comunidades en los diferentes sitios de muestreo (Baselga 2010). Estudios previos han mostrado que la diversidad beta de las comunidades de microfauna edáfica responden a variables como la edad del ecosistema, el C del suelo, la productividad primaria neta y el ratio N:P (Jonsson et al. 2016). En nuestro estudio, parece haber una relación entre la diversidad beta y el gradiente de aridez, de forma que las comunidades son más distintas cuanto más distinto es el régimen climático, en consonancia con estudios previos (Li et al. 2020). La respuesta de los componentes de la diversidad beta de las comunidades de nematodos edáficos no han sido, en nuestro conocimiento, estudiados previamente, pero estudios previos en comunidades de nematodos del bentos marino (Hauquier et al. 2018) mostraron que las diferencias entre comunidades de regiones diferentes derivaron del reemplazamiento de especies entre unas comunidades y otras. Otros estudios en alta montaña han mostrado que la riqueza de la comunidad de nematodos en sistemas alpinos responde a variaciones en las temperaturas medias anuales y de los meses más fríos (Hoschitz y Kaufmann 2004).

La biomasa total de la comunidad de nematodos respondió a las diferencias climáticas y edáficas, con valores mucho más altos en el PN con mayor precipitación y carbono orgánico del suelo, dos determinantes relevantes de la biomasa de organismos edáficos a nivel global (Andriuzzi et al. 2020; van den Hoogen et al. 2019). Nuestros resultados, además, indican que la deposición de N atmosférico también tuvo efectos en la biomasa y abundancia de la comunidad de nematodos. En el PN del Teide, claramente deficitario en N, especialmente comparado con el P de origen sahariano que enriquece sus suelos (Querol et al. 2019), la biomasa de nematodos se incrementó de forma muy notable al añadir N al suelo, tendencia que también se observó en el resto de los PPNN excepto en Picos de Europa, debido a una mayor biomasa de los nematodos bacterívoros, como sugieren los resultados de la huella metabólica de este grupo trófico. Pese a que esta disponibilidad de recursos se refleja solamente en el incremento de la abundancia de hongos (que no en la de bacterias), especialmente en el PN del Teide, la disponibilidad de N creó una abundancia de recursos disponibles para la microfauna que les permitió incrementar notable-

mente su abundancia. Estudios previos en praderas alpinas han encontrado una llamativa resiliencia de la actividad de la microbiota del suelo a la deposición de N y de P (Jing et al. 2018), pero, en sistemas agrarios, la incorporación de N al suelo parece tener un efecto positivo sobre las abundancias de nematodos bacterívoros (Song et al. 2016).

Nuestro estudio no muestra patrones coincidentes entre las abundancias de hongos y nematodos fungívoros y entre bacterias y nematodos bacterívoros. En ocasiones, se ha encontrado que los nematodos bacterívoros pueden reducir las abundancias de las poblaciones de bacterias (Neilson et al. 2020), aunque, si hay recursos abundantes, las abundancias de bacterias y hongos y de nematodos bacterívoros y fungívoros pueden aparecer positivamente relacionados (Kou et al. 2020). En ecosistemas antárticos el calentamiento del clima produjo un desacople entre las abundancias de bacterias y los nematodos que se alimentan de ellas (Knox et al. 2017). En las cumbres de los PPNN estudiados, este desacoplamiento también parece estar presente. Sin embargo, sí se encontró una asociación entre la abundancia de la microbiota, el nitrógeno total, y la abundancia relativa de nematodos fungívoros, y el contenido de C y N se relacionó con la prevalencia de nematodos omnívoros y la actividad y biomasa de nematodos herbívoros. En las cumbres de los PPNN estudiados, la prevalencia de bacterívoros fue más constante que la de fungívoros, que se mostró más variable y con contribuciones crecientes desde el parque más árido (Teide), a los PPNN más húmedos (Guadarrama y Picos de Europa). Se ha mostrado en trabajos previos que otras propiedades físico-químicas del suelo, como el pH, tienen una influencia importante sobre la microfauna edáfica (Mulder et al. 2005). En nuestro caso, el gradiente de pH del suelo en los Parques es coincidente tanto con el gradiente de aridez como el de C orgánico, por lo que resulta difícil extraer su efecto sobre las comunidades edáficas independiente de estos otros factores.

En general, la deposición experimental de P tendió a incrementar la contribución de nematodos bacterívoros y fungívoros a las comunidades, simplificando la estructura de las redes tróficas. En cambio, el N tuvo un efecto limitado o inapreciable en la contribución porcentual a la comunidad de los distintos grupos tróficos, pero produjo un incremento de la biomasa de la comunidad de nematodos. Se ha demostrado que la deposición de N induce un enriquecimiento orgánico en el suelo que incrementa la presencia de nematodos bacterívoros oportunistas y herbívoros, reduciendo la complejidad de la comunidad (Shaw et al. 2019), pero, en nuestro caso, el efecto positivo de los tratamientos con nitrógeno sobre la Huella Metabólica de los bacterívoros no se vio acompañada por un cambio estructural en la comunidad. En otros tipos de ecosistemas la deposición de N puede ejercer una influencia directa y positiva sobre los nematodos fungívoros y bacterívoros (Liu et al. 2020), mientras que, en los bosques subalpinos, la adición de P al suelo tuvo un efecto claramente negativo sobre la comunidad (Yang et al. 2019). En mayor consonancia con nuestros resultados, otros trabajos previos sólo han encontrado respuestas indirectas de la fauna edáfica a la deposición de nutrientes, mediadas por las alteraciones producidas por la deposición de nutrientes en la estructura de la vegetación (Mitchell et al. 2016). Tras tres años de fertilización, nosotros no hemos observado cambios en la estructura de la vegetación de las parcelas experimentales (datos no presentados); de existir, éstos no han tenido un efecto relevante sobre las abundancias de los grupos tróficos de nematodos. Los resultados muestran, sin embargo, que los nematodos herbívoros sí presentaron abundancias relativas progresivamente más altas cuanto mayor fue la cobertura arbustiva del PN.

En los PPNN Teide y Guadarrama la abundancia relativa de nematodos fungívoros se vio incrementada y la de bacterívoros reducida en los tratamientos con mejor balance estequiométrico (P0-N0 y P10-N20). Aunque la importancia de los ratios C:N:P en los organismos edáficos ha sido estudiada de forma muy limitada (Maaroufi y De Long 2020), estos resultados podrían indicar una mayor sensibilidad de los organismos fungívoros a estos desbalances, debido

a mecanismos no explorados aquí. Estudios recientes sobre las consecuencias de los desbalances estequiométricos en la microbiota edáfica parecen confirmar esta sensibilidad de los hongos (Zhong et al. 2020). Además, los índices ecológicos basados en la comunidad de nematodos mostraron que la aridez redujo la relevancia de los canales de descomposición fúngicos y los procesos de herbivoría subterránea. De forma concordante, en los desiertos de las estepas mongolas se ha demostrado que el incremento en la precipitación reduce el canal de descomposición bacterívoro, y aumenta la relevancia de la herbivoría favoreciendo a nematodos herbívoros como *Pratylenchus* y *Helicotylenchus* (Zhang et al. 2020).

Conclusiones

Las comunidades de microfauna en las cumbres de los PPNN estudiados fueron más abundantes y funcionales en el parque más húmedo y con más carbono orgánico en el suelo. Tanto la composición como la estructura trófica de la comunidad de nematodos respondieron al gradiente de aridez, con redes tróficas simplificadas y una baja participación de los canales fúngico y herbívoro en el flujo de nutrientes en el suelo en los PPNN más áridos. La deposición experimental de N y P tuvo un efecto limitado sobre la estructura de la comunidad de nematodos, pero la deposición de N incrementó la biomasa de nematodos y la huella metabólica de bacterívoros; en cambio, la deposición de P aumentó la prevalencia de microvívoro, simplificando las redes tróficas. Se observó también un gran desacoplamiento entre las abundancias de bacterias y hongos y sus consumidores bacterívoros y fungívoros. Nuestros resultados indican que los impulsores de Cambio Global como la tendencia a una mayor aridez en España y la deposición de N atmosférico, unido al potencial aumento de la deposición de P de origen sahariano, podrían tener efectos a largo plazo en la composición, estructura y funciones ecosistémicas de las redes tróficas edáficas de alta montaña españolas.

Contribución de los autores

Sara Sánchez-Moreno: Investigación, Metodología, Redacción – Revisión y edición, Visualización. Miguel Iglesias: Investigación. Francisco M. Usero: Investigación, Metodología; Christian Kindler: Investigación, Metodología. Cristina Armas: Administración del proyecto y adquisición de fondos, conceptualización, Investigación, Metodología, Redacción, Visualización.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible realizarlo en el marco de un proyecto concedido por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (OAPN 1578/2015).

Referencias

Aciego, S.M., Riebe, C.S., Hart, S.C., Blakowski, M.A., Carey, C.J., Aarons, S.M., Dove, N.C. et al. 2017. Dust outpaces bedrock in nutrient supply to montane forest ecosystems. *Nature Communications* 8: 14800.

Andriuzzi, W.S., Franco, A.L.C., Ankrom, K.E., Cui, S., de Tomasel, C.M., Guan, P., Gherardi, L.A. et al. 2020. Body size structure of soil fauna along geographic and temporal gradients of precipitation in grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 140: 107638.

Avila, A., Aguilera, L. 2017. Monitorización y tendencias de la deposición de N en España, incluyendo polvo sahariano. *Ecosistemas* 26: 16-24.

Barker, K.R. 1985. Nematode extraction and bioassays. En: Barker, K.R., Carter, C.C., Sasser, J.N. (eds.), *An Advanced Treatise on Meloidogyne, vol. II. Methodology*, pp. 19-35. United States Agency for International Development. Washington D.C., Estados Unidos.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.

Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieux, F., Logez, M. 2020. betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.2. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>

Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Emmett, B. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30-59.

Bongers, T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83: 14-19.

Bongers, T., van der Meulen, H., Korthals, G. 1997. Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology* 6: 195-199.

Calvo, A.I., Pont, V., Olmo, F.J., Castro, A., Alados-Arboledas, L., Vicente, A.M., et al. 2012. Air masses and weather types: a useful tool for characterizing precipitation chemistry and wet deposition. *Aerosol and Air Quality Research* 12, 856-878

De Vries, F.T., Thébault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M.A., Bjørnlund, L., Bracht, H., et al. 2013. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 14296-14301.

Devetter, M., Hanel, L., Rehakova, K., Dolezal, J. 2017. Diversity and feeding strategies of soil microfauna along elevation gradients in Himalayan cold deserts. *PLOS ONE* 12(11): e0187646.

Erismann, J.W., Galloway, J.N., Seitzinger, S., Bleeker, A., Dise, N.B., Petrescu, A.M.R., Leach, A.M., de Vries, W. 2013. Consequences of human modification of the global nitrogen cycle. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368: 20130116.

Escudero, A., García-Camacho, R., García-Fernández, A., Giménez-Benavides, L., Iriando, J. M., Lara-Romero, C., Pescador, D.S. 2015. Vulnerabilidad al cambio climático de las plantas de alta montaña mediterránea. *Ecosistemas* 24(3): 107-113.

Ferris, H. 2010. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *Journal of Nematology* 42: 63-67.

Ferris, H., Bongers, T., de Goede, R.G.M. 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18: 13-29.

Galecki, A., Burzykowski, T. 2013. Linear Mixed-Effects Models Using R: a Step-by-Step Approach. Springer-Verlag New York.

Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erismann, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R. et al. 2008. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320(5878): 889-892.

García-Gómez H., González-Fernández I., Vivanco M.G., Calvete-Sogo H., Bermejo-Bermejo V., Valiño F., Rábago I., Alonso R. 2017. Depósito atmosférico de nitrógeno en España y evaluación del riesgo de efectos en los hábitats terrestres de la Red de Parques Nacionales. *Ecosistemas* 26(1): 55-65.

García-Palacios, P., Vandegehuchte, M.L., Shaw, E.A., Dam, M., Post, K.H., Ramirez, K.S., Sylvain, Z.A., Tomasel, C., Wall, D.H. 2015. Are there links between responses of soil microbes and ecosystem functioning to elevated CO₂, N deposition and warming? A global perspective. *Global Change Biology* 21: 1590-1600.

Hauquier, F., Verleyen, E., Tytgat, B., Vanreusel, A. 2018. Regional-scale drivers of marine nematode distribution in Southern Ocean continental shelf sediments. *Progress in Oceanography* 165: 1-10.

Hoschitz, M., Kaufmann, R. 2004. Soil nematode communities of Alpine summits—site differentiation and microclimatic influences. *Pedobiologia* 48: 313-320.

Hu, J., Wu, J.H., Ma, M.J., Nielsen, U.N., Wang, J., Du, G.Z. 2015. Nematode communities' response to long-term grazing disturbance on Tibetan plateau. *European Journal of Soil Biology* 69: 24-32

Ingham, R.E., Trofymow, J.A., Ingham, E.R., Coleman, D.C. 1985. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs* 55: 119-140.

Jing, X., Chen, X., Xiao, W., Lin, L., Wang, C., He, J.S., Zhu, B. 2018. Soil enzymatic responses to multiple environmental drivers in the Tibetan grasslands: Insights from two manipulative field experiments and a meta-analysis. *Pedobiologia* 71: 50-58.

- Jonsson, M., Snäll, T., Asplund, J., Clemmensen, K.E., Dahlberg, A., Kummordzi, B.B., Lindahl, B.D., Oksanen, J., Wardle, D.A. 2016. Divergent responses of beta-diversity among organism groups to a strong environmental gradient. *Ecosphere* 7(10): e01535.
- Kergunteuil, A., Campos-Herrera, R., Sánchez-Moreno, S., Vittoz, P., Rasmann, S. 2016. The abundance, diversity, and Metabolic Footprint of soil nematodes is highest in high elevation alpine grasslands. *Frontiers in Ecology and Evolution* 4:84. doi: 10.3389/fevo.2016.00084.
- Knox, M.A., Andriuzzi, W.S., Buelow, H.N., Takacs-Vesbach, C., Adams, B.J., Wall, D.H. 2017. Decoupled responses of soil bacteria and their invertebrate consumer to warming, but not freeze-thaw cycles, in the Antarctic Dry Valleys. *Ecology Letters* 20: 1242-1249.
- Körner, C. 2017. Alpine Ecosystems. *Encyclopedia of Biodiversity* 2: 148-157.
- Kou, X.C., Ma, N.N., Zhang, X.K., Xie, H.T., Zhang, X.D., Wu, Z.F., Liang, W.J., Li, Q., Ferris, H. 2020. Frequency of stover mulching but not amount regulates the decomposition pathways of soil micro-food webs in a no-tillage system. *Soil Biology and Biochemistry* 144: 107789.
- Li, X.P., Zhu, H.M., Geisen, S., Bellard, C., Hu, F., Li, H.X., Chen, X.Y., Liu, M.Q. 2020. Agriculture erases climate constraints on soil nematode communities across large spatial scales. *Global Change Biology* 26(2): 919-930.
- Liu, S.J., Behm, J.E., Wan, S.Q., Yan, J.H., Ye, Q., Zhang, W., Yang, X.D., Fu, S.L. 2021. Effects of canopy nitrogen addition on soil fauna and litter decomposition rate in a temperate forest and a subtropical forest. *Geoderma* 382: 114703.
- Liu, T., Mao, P., Sh, L., Wang, Z., Wang, X., He, X., Tao, L., Liu, Z., Zhou, L., Shao, Y., Fu, S. 2020. Contrasting effects of nitrogen deposition and increased precipitation on soil nematode communities in a temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry* 148: 107869.
- Maaroufi, N.I., De Long, J.R. 2020. Global change impacts on forest soils: linkage between soil biota and carbon-nitrogen-phosphorus stoichiometry. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11: 587231. doi: 10.3389/fecol.2020.587231.
- Mahowald, N.M., S. Kloster, S. Engelstaedter, J.K. Moore, S. Mukhopadhyay, J.R. McConnell, S. et al. 2010. Observed 20th century desert dust variability: impact on climate and biogeochemistry. *Atmospheric Chemistry and Physics* 10:10875-10893. doi: 10.5194/acp-10-10875-2010.
- MAPAMA 2017. Proyecciones de emisiones de gases a la atmósfera. Edición 2015-2050. Sumario de resultados. Disponible en: https://www.miteco.gob.es/es/calidad-y-evaluacion-ambiental/temas/sistema-espanol-de-inventario-sei-espana-2017-proyecciones-informeresumen-corregido-junio2017_tcm30-378888.pdf
- McSorley, R. 2012. Ecology of the dorylaimid omnivore genera *Aporcylaimellus*, *Eudorylaimus* and *Mesodorylaimus*. *Nematology* 14(6): 645-663.
- Mitchell, R.J., Urpeth, H.M., Britton, A.J., Black, H., Taylor, A.R. 2016. Relative importance of local -and large-scale drivers of alpine soil microarthropod communities. *Oecologia* 182:913-924.
- Morales-Baquero, R., Pulido-Villena, E., Reche, I. 2013. Chemical signature of Saharan dust on dry and wet atmospheric deposition in the south-western Mediterranean region. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology* 65, 18720.
- Moulin, C., Chiapello, I. 2006. Impact of human-induced desertification on the intensification of Sahel dust emission and export over the last decades. *Geophysical Research Letters* 33(18): L18808.
- Mulder, C., Van Wijnen, H.J., Van Wezel, A.P. 2005. Numerical abundance and biodiversity of below-ground taxocenes along a pH gradient across the Netherlands. *Journal of Biogeography* 32(10): 1775-1790.
- Nagy, L., Grabherr, G. 2009. *The Biology of Alpine Habitats*. Oxford University Press. pp 388..
- Neilson, R., Caul, S., Fraser, F.C., King, D., Mitchell, S.M., Roberts, D.M., Giles, M.E. 2020. Microbial community size is a potential predictor of nematode functional group in limed grasslands. *Applied Soil Ecology* 156: 103702.
- Neher, D.A. 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of Nematology* 33: 161-168.
- Ninyerola, M., Pons X., Roure, J.M. 2005. *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. ISBN 932860-8-7. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra, España. Disponible en: <http://opengis.uab.es/wms/iberia/index.htm>.
- Ochoa-Hueso, R., Manrique, E. 2013. Effects of nitrogen deposition on growth and physiology of *Pleurochaete squarrosa* (brid.) lindb., a terricolous moss from mediterranean ecosystems. *Water Air and Soil Pollution* 224(4): 1492.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, et al. 2019. *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6*. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pérez-Martínez, C., Rühland, K.M., Smol, J.P., Jones, V.J., Conde-Porcuna, J.M. 2020. Long-term ecological changes in Mediterranean mountain lakes linked to recent climate change and Saharan dust deposition revealed by diatom analyses. *Science of the Total Environment* 727: 138519.
- Prospero, J.M., Lamb, P.J. 2003. African droughts and dust transport to the Caribbean: climate change implications. *Science* 302(5647): 1024-1027.
- Querol, X., Pérez, N., Reche, C., Ealo, M., Ripoll, A., Tur, J., Pandolfi, M. et al. 2019. African dust and air quality over Spain: is it only dust that matters? *The Science of Total Environment* 686: 737-752.
- R Core Team 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>
- Rodríguez, S., Alastuey, A., Alonso-Pérez, S., Querol, X., Cuevas, E., Abreu-Afonso, J., Viana, M., et al. 2011. Transport of desert dust mixed with North African industrial pollutants in the subtropical Saharan Air Layer. *Atmospheric Chemistry and Physics* 11: 6663-6685.
- Scow, K., Bardgett, R.D. 2020. Chapter 1. Introduction. En: FAO 2020. *State of knowledge of soil biodiversity. Status, challenges and potentialities*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italia. Disponible en: <http://www.fao.org/3/cb1928en/CB1928EN.pdf>
- Shao, Y., Tao, L., Eisenhauer, N., Zhang, W., Wang, X., Xiong, Y., Liang, C., Shenglei, F. 2018. Plants mitigate detrimental nitrogen deposition effects on soil biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 127: 178-186.
- Shaw, E.A., Boot, C.M., Moore, J.C., Wall, D.H., Baron, J.S. 2019. Long-term nitrogen addition shifts the soil nematode community to bacterivore-dominated and reduces its ecological maturity in a subalpine forest. *Soil Biology and Biochemistry* 130: 177-184.
- Sidiqqi, M.R. 2000. *Tylenchida: Parasites of Plants and Insects*. CABI Biosciences, Egham, Reino Unido.
- Sieriebriennikov, B., Ferris, H. and de Goede, R.G.M. 2014. NINJA: An automated calculation system for nematode-based biological monitoring. *European Journal of Soil Biology* 61: 90-93.
- Song, M., Li, X., Jing, S., Lei, L., Wang, J., Wan, S. 2016. Responses of soil nematodes to water and nitrogen additions in an old-field grassland. *Applied Soil Ecology* 102: 53-60.
- Steinbauer, M.J., Grytnes, J.A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., et al. 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* 556: 231-234.
- Sutton, M.A. et al. (eds) 2011. *The European Nitrogen Assessment. Sources, Effects and Policy Perspectives*. Cambridge University Press. Disponible en: <http://go.nature.com/5n9lsq>
- Treonis, A.M., Sutton, K.A., Unangst, S.K., Wren, J.E., Dragan, E.S., Mcqueen, J.P. 2019. Soil organic matter determines the distribution and abundance of nematodes on alluvial fans in Death Valley, California. *Ecosphere* 10(4):e02659. doi: 10.1002/ecs2.2659.
- Usero, F. M., Armas, C., Morillo, J. A., Gallardo, M., Rodney Thompson, R. Pugnare, F. I. 2021. Effects of soil microbial communities associated to different soil fertilization practices on tomato growth in intensive greenhouse agriculture. *Applied Soil Ecology*, in press.
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D.A., de Goede, R.J.M., et al. 2019. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* 572: 194-198.
- Walker M.D., Gould W.A., Chapin F.S. 2001. Scenarios of Biodiversity Changes in Arctic and Alpine Tundra. En: Chapin F.S., Sala O.E., Huber-Sannwald E. (eds) *Global Biodiversity in a Changing Environment. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 152. Springer, New York, NY. Estados Unidos. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0157-8_5

- Xiong, D., Wei, C., Wubs, J., Veen, G.F., Liang, W., Wang, W., Li, Q., et al. 2020. Nonlinear responses of soil nematode community composition to increasing aridity. *Global Ecology and Biogeography* 29:117-126.
- Yang, B., Zhang, T., Huang, J.S., Bhusal, D.R., Pang, X.Y. 2019. Response of soil nematode community to phosphorous amendment in a subalpine spruce plantation. *Clan Soil Air Water* 47(12): 1970103.
- Yeates, G.W., Bongers, T., de Goede, R.G.M., Freckman, D.W., Georgieva, S.S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera- an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25: 315-331.
- Zhang, G., Sui, X., Li, Y., Jia, M., Wang, Z., Han, G., Wang, L. 2020. The response of soil nematode fauna to climate drying and warming in *Stipa breviflora* desert steppe in Inner Mongolia, China. *Journal of Soils and Sediments* 20:2166-2180.
- Zhong, Z.K., Li, W.J., Lu, X.Q., Gu, Y.Q., Wu, S.J., Shen, Z.Y., Han, X.H., Yang, G.H., Ren, C.J. 2020. Adaptive pathways of soil microorganisms to stoichiometric imbalances regulate microbial respiration following afforestation in the Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry* 151: 108048.