

Isótopos estables en el estudio de transferencias de elementos en sistemas ave-suelo-planta

LUIS-VENTURA GARCÍA FERNÁNDEZ.

Departamento de Geoecología. Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología, Sevilla (CSIC).

Avda. Reina Mercedes 10, 41007-Sevilla

Teléfono: +34 95 4624711 ext.166

e-mail: ventura@cica.es

Introducción

Las aves, por su alta movilidad, se encuentran entre los agentes animales que más activamente propician el flujo de materia y energía entre ecosistemas. En el caso de las aves marinas gregarias dichos flujos pueden ser de gran magnitud y concentrarse en áreas reducidas, con lo que llegan afectar de forma significativa a características básicas de los ecosistemas receptores. En muchos casos, las aves actúan como auténticos “ingenieros de ecosistemas” por lo que su influencia ha de ser necesariamente tenida en cuenta a la hora de explicar las características actuales del suelo, cubierta vegetal (Gillham, 1956; Hogg & Morton, 1983; Furness, 1991; Erskine *et al.* 1998; Otero, 1998; Wainright *et al.*, 1998; Hobara *et al.* 2001, 2005; García *et al.* 2002a, 2002b, 2005; Bancroft *et al.*, 2005; Osono *et al.*, 2005; Wait *et al.*, 2005) e, incluso, el desarrollo, estado nutricional o el éxito reproductor de los consumidores (Iason *et al.*, 1986; Polis & Hurd, 1996; Anderson & Polis, 1999; Stapp & Polis 2003; Barret *et al.*, 2005).

Uno de los problemas que surge al estudiar la influencia de las aves marinas en los ecosistemas terrestres es que, en muchos casos, sus efectos son poco aparentes a simple vista, por tratarse de una influencia moderada, intermitente o residual. Con frecuencia es muy difícil precisar el alcance cualitativo (qué parámetros del medio físico y biótico están siendo afectados por las aves) y cuantitativo (en qué medida los cambios observados son debidos a las aves) de tales influencias, particularmente cuando se trata de efectos indirectos, mediados por el suelo.

En tales casos, el análisis del enriquecimiento natural de los materiales ecológicos implicados (edáficos, vegetales o animales) en isótopos estables puede ser la técnica de elección para estudiar la naturaleza y alcance de las influencias aviares en el ecosistema. Sin embargo, para que ello sea posible, deben satisfacerse una serie de condiciones.

En primer lugar, se requiere que la composición isotópica del elemento u elementos considerados en el producto aviar cuya influencia se estudia (por ejemplo, las heces) sea lo suficientemente contrastada con relación a la de los demás materiales ecológicos implicados en el proceso (“efecto fuente”). En segundo lugar, es necesario que se preserve el carácter diferenciado, o “marcador”, de la fuente

isotópica aviar a lo largo de toda la cadena de transferencia del elemento trazador que se estudia. Ello implica, por un lado, que la abundancia del elemento en el producto aviar ha de ser lo suficientemente elevada como para que su firma isotópica sea detectable tras su eventual mezcla con otras fuentes del mismo elemento. Por otro lado, se requiere un conocimiento suficiente de los procesos físicos o químicos que pudieran producir un fraccionamiento isotópico significativo del elemento en el sistema estudiado. La falta de consideración de estos procesos puede llegar a comprometer, o a invalidar totalmente, la interpretación de los resultados. (Robinson, 2001).

Enriquecimiento isotópico e influencia aviar.

Las aves marinas, al concentrarse en sus áreas de cría o reposo, tienden a depositar grandes cantidades de materiales de naturaleza orgánica (heces, plumas, cadáveres, restos de alimentos) en el suelo, siendo las heces (que representan, por lo general, más de un 85% del peso seco de los aportes) los más importantes. Dado que el producto principal de la excreción en las aves es el ácido úrico, rico en carbono y nitrógeno (Hutchinson, 1950), los suelos afectados por colonias de aves marinas suelen exhibir un importante incremento en los contenidos de materia orgánica y nitrógeno con relación a otros similares no afectados (Otero, 1998b; García *et al.* 2002a, 2002b; Wait *et al.* 2005).

Puesto que tanto el carbono como el nitrógeno incorporados en los productos aviares lo han sido en un medio (marino) y en unas condiciones muy diferentes a las que imperan en el medio de deposición (terrestre), su composición isotópica tiende a contrastar con la de los materiales orgánicos devorigen terrestre (Mizutani & Wada, 1988), que suelen estar empobrecidos en el isótopo pesado de ambos elementos (^{13}C y ^{15}N). De ahí que durante las últimas dos décadas se haya multiplicado el número de trabajos orientados a estudiar los valores de enriquecimiento isotópico de los ecosistemas terrestres que han recibido aportes aviares y a utilizar dichos valores como indicadores de la presencia (actual o pretérita) de productos derivados de aves marinas en el ecosistema (Mizutani *et al.*, 1986; Mizutani & Wada, 1988; Moors *et al.*, 1988; Wada *et al.*, 1991; Erskine *et al.* 1998; Anderson & Polis, 1999; Stapp & Polis 2003; Hawke *et al.* 1999; García *et al.* 2002b; Markwell & Daugherty, 2003; Blais *et al.*, 2005; García, 2005).

Sistema $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ que se alcanzan en las cadenas tróficas basadas en el fitoplancton marino son significativamente mayores que los de las que se basan en plantas terrestres C_3 (Rounick & Winterbourn, 1986), si bien el fraccionamiento isotópico entre niveles tróficos sucesivos es pequeño ($\sim 1\%$, Michener & Schell, 1994; Stapp *et al.*, 1999) y los valores se ven muy afectados por el contenido de lípidos (que se hallan empobrecidos en ^{13}C con respecto al cuerpo en su conjunto y, en un 2-5 %, con relación a las proteínas y carbohidratos, Rounick & Winterbourn, 1986; Wada *et al.*, 1987).

A la vista de las diferencias de enriquecimiento natural encontradas en los materiales terrestres y aviares informados en la literatura (Tabla 1), únicamente puede esperarse que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ global del suelo llegue a ser un indicador fiable de la intensidad de la influencia aviar en el suelo en zonas en las que los aportes de carbono de origen aviar al suelo supongan, al menos, una fracción comparable a la representada por los aportes vegetales derivados de especies C_3 .

Tabla 1. Valores aproximados del parámetro $\delta^{13}\text{C}$ en distintos materiales y referencias útiles para interpretar la influencia potencial del carbono aviar (gaviotas) en ecosistemas terrestres de latitudes medias. Puesto que los rangos de variación son, en algunos casos, muy amplios, se muestran valores de tendencia central extraídos de la bibliografía, a efectos ilustrativos. CID = carbono inorgánico disuelto.

Material carbonado	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
CO ₂ atmosférico	-7
DIC marino	0
Carbonato PDB	0
Carbonatos edafogénicos	
CO ₂ derivado de M.O. C_3 (-26)	-11
CO ₂ derivado de M.O. C_4 (-13)	2
Fitoplancton marino (C_3)	-21
Plantas terrestres (~ 35% C)	
C_3	-26
C_4	-13
Presas de gaviotas (peces, cefalop.)	-20
Tejidos de gaviota (plumas)	-17
Heces de gaviota (~ 25% C)	-19
Carbonatos cáscara de huevos gaviota	-5
Heces de passeriformes (dieta C_3)	-26

Además, si la composición isotópica del suelo se refiere a la del carbono que resulta de la combustión global de la muestra, debe tenerse muy presente la existencia de cantidades significativas de carbonatos en la fase sólida del suelo, dado que éstos se descomponen a las temperaturas de trabajo, generando CO₂ que se mezcla con el derivado de la oxidación de los materiales orgánicos. Puesto que los carbonatos suelen estar enriquecidos en el isótopo pesado, tanto con respecto a los materiales vegetales como a los de origen aviar (Tabla 1), condicionarán de forma significativa la composición isotópica global del carbono edáfico (Figura 1).

En suelos calcáreos influidos por las aves marinas que hemos estudiado en las islas Chafarinas, por ejemplo, basta con que un 12 % del carbono total corresponda a carbonatos inorgánicos para que el valor $\delta^{13}\text{C}$ descienda un 2.5 ‰ (en promedio) con respecto a un suelo con el mismo contenido de carbono totalmente orgánico (C_3). En este último, sin embargo, se requeriría que la mitad del carbono orgánico presente fuese de origen aviar para producir un descenso similar. Como se aprecia en la Figura 1, una gran parte de la variación (93 %) de los valores $\delta^{13}\text{C}$ en dichos suelos que hemos estudiado en las Chafarinas puede explicarse, mediante un modelo lineal simple, a partir de los porcentajes de carbono orgánico e inorgánico del suelo, considerando sólo dos fuentes diferenciadas de C: una empobrecida ($\delta^{13}\text{C} \approx -23$), que se corresponde casi exactamente con los valores medios medidos en la

especie dominante en la vegetación herbácea de la zona, y otra enriquecida ($\delta^{13}\text{C}=-6$), cuyo valor coincide con el valor medido en horizontes calcáreos prácticamente desprovistos de C orgánico ($\delta^{13}\text{C}$ entre -5 y -8). Estos últimos valores pueden relacionarse con los de carbonatos pedogénicos (Tabla 1) que, por derivar de procesos de carbonatación con alto fraccionamiento, aparecen enriquecidos un hasta un 15 % con respecto al CO_2 de partida (Cerling & Quade, 1993).

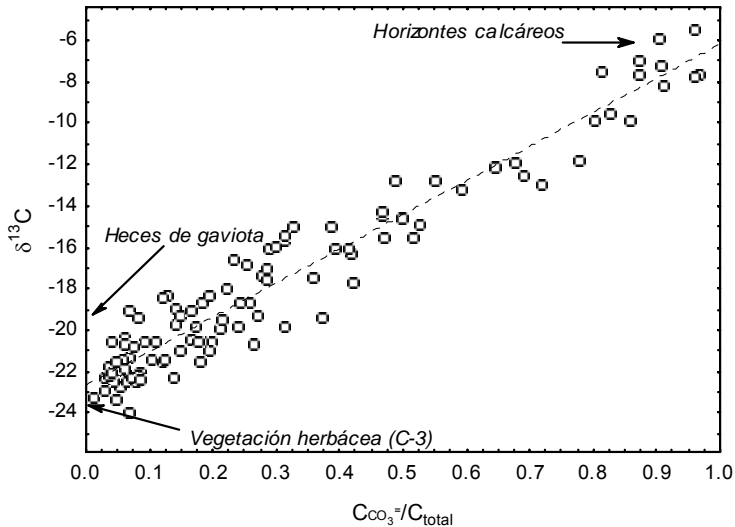


Figura 1. Variación del valor $\delta^{13}\text{C}$ en 106 muestras de horizontes edáficos de las islas Chafarinas, en función de la proporción del carbono inorgánico ($\text{C}_{\text{CO}_3}/\text{C}_{\text{total}}$). Se señalan los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ medidos en las dos fuentes principales de C orgánico (plantas C-3 y heces aviares), así como en horizontes calcáreos subsuperficiales, en los que la proporción de carbono inorgánico se acerca a 1. La tendencia lineal presenta un $R^2=0.93$ y un término independiente próximo a -23 ‰.

Cuando se intenta mejorar el modelo de la Figura 1 incorporando variables relacionadas con la proporción de carbono orgánico proveniente de fuentes distintas a la mayoritaria (plantas C_3), tales como la intensidad de la presencia aviar o la proporción de especies C_4 en la cubierta vegetal, se llega a la conclusión de que ninguna de ellas da cuenta de una fracción significativa del 7 % de varianza residual. O sea, que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del suelo parecen explicarse únicamente en función de dos de las cuatro fuentes de carbono isotópicamente bien diferenciadas detectadas en las islas. De todo ello se concluye que los aportes de carbono aviar a los suelos de la zona no lo suficientemente significativos, con relación a los vegetales, como para condicionar la composición isotópica del carbono edáfico, incluso removiendo (estadísticamente) el efecto de los carbonatos.

En suma, sólo en situaciones en las que una fracción importante de la materia orgánica del suelo derive de productos aviares, en un contexto de aportes vegetales isotópicamente homogéneos (tipo C_3) y en ausencia de carbonatos precipitados cabe esperar un enriquecimiento detectable en C^{13} del suelo en su conjunto, asociado a la intensidad de la deposición aviar (Figura 2).

En este contexto, no es extraño que el incremento de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del suelo sólo haya podido ser utilizado con éxito como indicador de intensidad de la influencia aviar en el suelo, en situaciones de aportes masivos (de hasta 10 $\text{Kg/m}^2/\text{año}$), como los que tienen lugar en las colonias de pingüinos en las que, además, los aportes vegetales son escasos y el clima es propicio para que perduren productos aviares poco descompuestos (Mizutani *et al.*, 1986; Moors *et al.*, 1988). Sin embargo, en sitios sometidos a influencia aviar pre-colonial en Australia, el pretendido carácter indicador del aumento del valor $\delta^{13}\text{C}$ encontrado del suelo se puso en cuestión al detectarse la presencia de carbonatos precipitados en el mismo (Hawke *et al.* 1999).

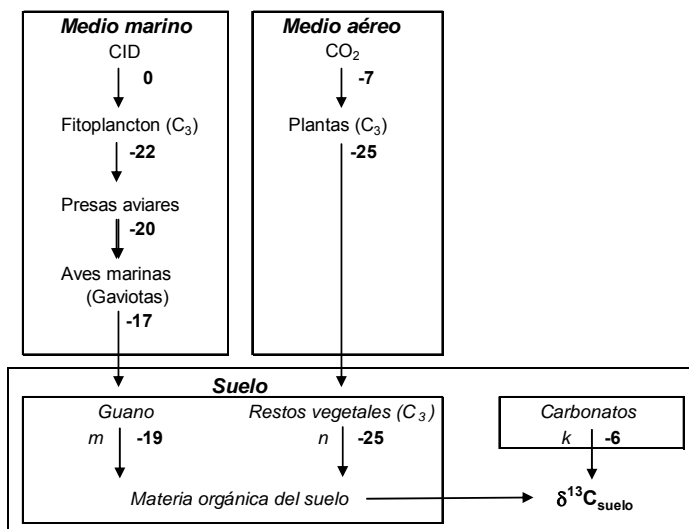


Figura 2. Principales contribuciones al valor $\delta^{13}\text{C}$ global del horizonte superficial, en un suelo de latitud media con vegetación dominante C_3 , afectado por deposiciones de aves marinas (gaviotas). En dos localidades japonesas Mizutani & Wada (1988) encontraron que $n > m$ (Kabushima) y que $n \sim m$ (Okihebishima), contribuyendo los aportes aviares, en ambos casos, a incrementar el valor $\delta^{13}\text{C}$ global del suelo. En Chafarinas, sin embargo, la presencia de carbonatos precipitados en la fase sólida del suelo y la alta proporción de carbono orgánico vegetal determinan que $(k+n) \gg m$, y que la contribución directa del carbono aviar al valor $\delta^{13}\text{C}$ global del suelo sea poco significativa, lo que impide utilizar el valor de dicho parámetro como indicador directo de la intensidad de la influencia aviar.

Tal como constataron Mizutani *et al.* (1986) en colonias de gaviotas situadas en latitud similar a la nuestra, el carbono del suelo tiende a presentar una firma isotópica mucho más próxima a la de la especie vegetal dominante, no sólo porque las entradas de carbono debidas a la vegetación suelen ser superiores, sino también porque los compuestos carbonados de origen aviar parecen descomponerse a una tasa mayor que los vegetales, razón por la cual su influencia en la composición isotópica del carbono orgánico del suelo tiende a quedar enmascarada por aquéllos (Mizutani *et al.*, 1986; Hawke *et al.*, 1999). Véase, no obstante, el trabajo reciente de Markwell & Daugherty (2003) en el que detectan un incremento (de 2-3 ‰) en el

valor $\delta^{13}\text{C}$ del suelo por efecto de los aportes aviáres, en islas con una vegetación C_3 relativamente productiva.

A pesar de lo dicho anteriormente, hemos encontrado (García *et al.*, datos no publicados) una relación estadísticamente significativa *pero negativa* entre la intensidad de la presencia aviárica y el valor $\delta^{13}\text{C}$ global medida en el horizonte superficial de los suelos carbonatados de las Chafarinas, en los que las condiciones imperantes invalidan el uso de dicho parámetro como indicador directo de la influencia aviárica en el suelo. La explicación que subyace tras esta relación es que, en este caso, el valor de $\delta^{13}\text{C}$ global del suelo actúa como un *indicador indirecto de otras influencias aviáricas en el suelo* y no como un indicador directo de la presencia detectable de carbono de origen aviárico isotópicamente diferenciado.

Tal como se muestra en la Figura 3, los productos aviáricos (las heces, en particular) tienen la capacidad de alterar sustancialmente dos características que inciden en el valor de $\delta^{13}\text{C}$ del suelo.

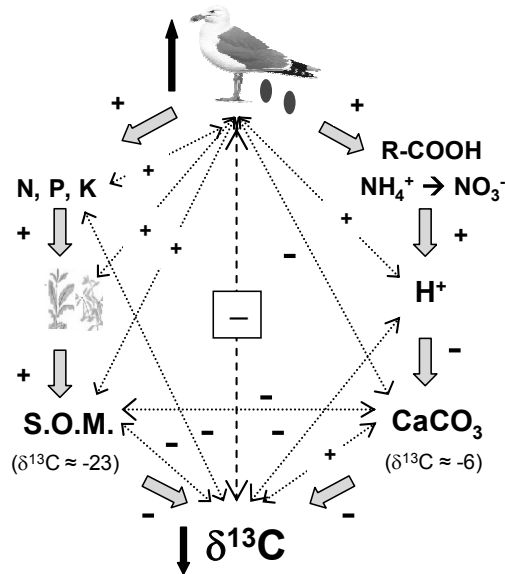


Figura 3. Modelo de relación indirecta entre la intensidad de la influencia aviárica en el suelo y el valor del parámetro $\delta^{13}\text{C}$ en el suelo (*flechas gruesas periféricas*) que conduce a la relación significativa, pero negativa, observada entre ambos. Las flechas discontinuas centrales indican las correlaciones significativas encontradas entre diversas variables edáficas e indicadores de influencia aviárica, todas ellas compatibles con el modelo propuesto.

Por un lado, los ácidos orgánicos derivados de las heces (úrico, oxálico) y, sobre todo, los protones que se liberan durante la completa oxidación del N aviárico en medio aeróbico (nitrificación), a razón de dos moles de protones por mol de N oxidado, propician la acidificación del medio y la disolución de los carbonatos (enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$) precipitados en el suelo. Por otro lado, aunque los aportes

aviaries sean insuficientes para dejar directamente una impronta perdurable en el carbono edáfico, propician un *aumento de la productividad vegetal*, asociado a la fertilización del sustrato por el guano, rico en N y P. Tal incremento de productividad se traduce en mayores aportes de carbono orgánico isotópicamente ligero (C_3) al suelo. Dado que ambas influencias son sinérgicas, el incremento de la influencia aviar termina produciendo un descenso detectable de los valores de $\delta^{13}C$ en el horizonte superficial del suelo (Figura 3).

La relación significativa y negativa encontrada entre los valores globales de $\delta^{13}C$ del suelo y los de acidificación (H^+), fertilización (N, P) y contenido total de materia orgánica del horizonte superficial del suelo (S.O.M.), así como con dos indicadores independientes que estiman la influencia aviar en los sitios de muestreo ($\delta^{15}N$ y *Seabird*, véanse Tabla 2 y el apartado siguiente), junto a la relación positiva con el contenido de carbonatos del suelo, apoyan el modelo de la Figura 3.

El anterior ejemplo ilustra el modo en que un efecto indirecto de los productos aviares en el medio puede condicionar la composición isotópica del mismo en sentido contrario al que cabría esperar considerando únicamente los efectos directos potenciales contrastados en la literatura. También contribuye a explicar el motivo por el cual la consideración de otros indicadores de la intensidad de la deposición aviar al suelo no mejora la capacidad predictiva del modelo representado en la Figura 1: la deposición de carbono aviar, relativamente enriquecido en C^{13} , se correlaciona con la de N y P, que estimulan sensiblemente la productividad vegetal en las zonas afectadas y, con ello, la deposición de carbono vegetal C_3 , más duradero y empobrecido en ^{13}C , al suelo, lo que termina enmascarando el incremento del carbono de origen aviar.

Sistema $^{15}N / ^{14}N$

En principio, se espera un enriquecimiento en ^{15}N de los suelos que reciben productos aviares, por varios motivos diferentes (Tabla 2, Figura 4):

Enriquecimiento relativo del medio marino. Al igual que ocurría en el caso del carbono, los materiales procedentes de los sistemas marinos tienden a ser algo más ricos en el isótopo pesado que los procedentes de sistemas terrestres, un 2 ‰, en promedio (Owens, 1987; Ehrlinger *et al.*, 1987).

Efecto trófico. Desde hace más de dos décadas ha quedado bien establecido que existe un enriquecimiento significativo en el isótopo pesado a medida que se asciende en las cadenas tróficas marinas (a razón de 3-5 ‰ de incremento en el parámetro $\delta^{15}N$ por nivel trófico, Minagawa & Wada, 1984), cerca de cuyo vértice cabe situar a las gaviotas (Mizutani *et al.*, 1986). Aunque las causas de este enriquecimiento siguen siendo estudiadas, se relacionan con la mayor energía asociada a los enlaces que establece el isótopo pesado, que le hacen menos susceptible de intervenir en reacciones químicas, particularmente en las mediadas por transaminasas (Adams & Sterner 2000). De ello resulta una discriminación en contra del isótopo pesado y la excreción preferente del isótopo ligero, lo que determina que las excretas nitrogenadas resulten deprimidas en el isótopo pesado con respecto a los tejidos.

Puesto que las excretas constituyen el principal aporte aviar al suelo, el contraste entre su nivel de enriquecimiento ($\delta^{15}\text{N}$) y el de los de los materiales terrestres será menos pronunciado que cuando se trata de depósitos de tejidos (cadáveres, plumas, huevos), dado que éstos últimos suelen estar enriquecidos un 3 ‰ o más con respecto a las heces. Sin embargo, estas últimas no muestran un descenso significativo en el valor $\delta^{15}\text{N}$ con respecto a la dieta, por ser la tasa de acumulación del ^{15}N en los tejidos muy baja (Mizutani & Wada, 1988).

Tabla 2. Valores aproximados del parámetro $\delta^{15}\text{N}$ en distintos materiales y referencias nitrogenadas, útiles para interpretar la influencia potencial del nitrógeno aviar (gaviotas) en ecosistemas terrestres de latitudes medias. Puesto que los rangos de variación son, en algunos casos, muy amplios, se muestran valores de tendencia central seleccionados de la bibliografía, a efectos de comparación.

Material nitrogenado	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
N_2 atmosférico	0
NH_4 , NO_3 de origen atmosférico	0
NO_3 disuelto (agua marina)	+ 6
Fitoplancton marino	+ 5
Presas de gaviotas (peces, cefalopodos)	+ 9
Tejidos de gaviota (plumas)	+12
Heces de gaviota (~ 15% N)	+ 9
NH_3 volatilizado de colonias aviares	
latitudes medias	+ 3
zonas polares	- 5
Suelos, N-Kjeldahl (orgánico+amonio)	
- zonas no influidas por gaviotas (~ 0.1% N)	+ 7
- zonas fuertemente influidas por gaviotas (~ 1% N)	+19
Suelos, N-amoniaco	
- zonas no influidas por gaviotas (~ 0.03% N-NH_4^+)	+ 7
- zonas fuertemente influidas por gaviotas (~ 0.15% N-NH_4^+)	+29
Plantas terrestres (N-Kjeldahl)	
- zonas no influidas por gaviotas (~1.5% N)	+ 6
- zonas fuertemente influidas por gaviotas (~ 3.5% N)	+16

Volatilización del amoníaco. La mineralización de los compuestos orgánicos nitrogenados contenidos en las deposiciones aviares da lugar a la producción de grandes cantidades de amonio que, en muchos casos, generan un fuerte olor amoniacal en el entorno de las colonias. La intensidad con que se volatiliza el amoníaco depende de las características de suelo, clima y latitud (Mizutani *et al.*, 1986; Mizutani y Wada, 1988; Mizutani *et al.* 1991b; Hawke *et al.*, 1999; Stapp *et al.*, 1999; Markwell y Daugherty, 2003), creciendo –en general– con la latitud (Wada *et al.*, 1981; Mizutani *et al.*, 1991b), con la temperatura ambiental y el pH del suelo (Ernst & Massey, 1960; Sherlock & Goh, 1984). El proceso de volatilización conlleva un intenso fraccionamiento isotópico del N que, en muchos casos, llega a ser cuantitativamente más relevante para el enriquecimiento del suelo en ^{15}N que los efectos *de fuente* descritos en los apartados anteriores. En nuestras latitudes puede representar incrementos de entre el 8 y el 15 ‰ del valor $\delta^{15}\text{N}$ en el suelo con respecto a las heces, mientras que en zonas polares el enriquecimiento debido a la

volatilización puede superar el 25 % (Mizutani *et al.*, 1991b). De hecho, se trata del proceso del ciclo del N que mayor fraccionamiento asociado conlleva de todos los recopilados por Robinson (2001).

Puesto que la volatilización del amoniaco se produce con posterioridad a la deposición de las heces en el medio terrestre, su efecto se acumula al enriquecimiento que previamente ha tenido lugar en el medio marino, actuando como ‘impulsor’ del mismo (Wada *et al.* 1981).

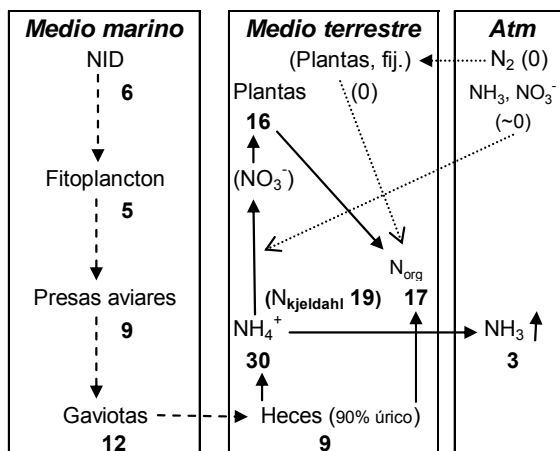


Figura 4. Relaciones entre los valores del parámetro $\delta^{15}\text{N}$ en distintos compartimentos relacionados con las transferencias de elementos al suelo y a las plantas. Los valores tomados de la bibliografía se han seleccionado de modo que complementen a los disponibles sobre productos aviarios y suelos de las Chafarinas, especialmente procedentes zonas de latitud parecida y con valores próximos a los medidos por nosotros en los mismos materiales. NID es el nitrógeno inorgánico disuelto (NH_4^+ y NO_3^- , principalmente).

Existen dos características diferenciales del sistema $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, con relación al sistema $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, que hacen su uso más provechoso como indicador directo de la influencia aviar en el suelo:

a. *Contraste en la composición isotópica y elemental con el medio terrestre.* Como se desprende de los datos indicativos mostrados en la Tabla 2, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los productos aviarios son excepcionales, por elevados, entre los materiales terrestres. En el caso de los valores de $\delta^{13}\text{C}$, sin embargo, existe un notable solapamiento entre los rangos característicos de los productos aviarios y el de los materiales terrestres, tan pronto como se presenten en el suelo materiales relativamente enriquecidos en ^{13}C (como carbonatos o materiales derivados de especies C_4), lo que ocurre con bastante frecuencia.

Los valores $\delta^{15}\text{N}$ del nitrógeno orgánico, amonio y nitrato característicos de suelos fuertemente afectados por productos aviarios pueden, con facilidad, diferenciarse en 10, o más, unidades δ de los medidos en zonas aledañas no (o poco) influidas por las aves marinas; frente a las exiguas 2-3 unidades δ de diferencia que

llegan a encontrarse cuando los valores de $\delta^{13}\text{C}$ pueden emplearse con fiabilidad (Mizutani *et al.* 1986; Moors *et al.* 1988; Markwell & Daugherty, 2003)

Además de las características diferenciales anteriormente señaladas (mayor enriquecimiento relativo de la fuente marina, volatilización del amoníaco), hay que considerar también la mayor riqueza en N de los productos aviarios con relación a la de los aportes vegetales con los que se mezclan en el suelo, frente a la superior riqueza en C de los restos vegetales (Tablas 1 y 2). Ello determina que, al contrario de lo que ocurre con el carbono del suelo, que en las colonias de nuestras latitudes es predominantemente autóctono, gran parte del nitrógeno presente en los ecosistemas influidos por aves marinas es de carácter alóctono. De ahí que la firma isotópica del N aviar en el suelo sea más nítida y duradera que la del C, habiéndose descrito casos en los que dicha firma sigue detectándose en el suelo de antiguas colonias, tras décadas de abandono (Mizutani *et al.* 1991a; Hawke *et al.* 1999; García *et al.* 2002a).

b. *incorporación por las plantas.* El hecho de que la mayoría de las plantas terrestres sean capaces de fijar el C de la atmósfera, pero no el N, introduce una diferencia sustancial en las rutas que seguirán los aportes aviarios de ambos elementos en los ecosistemas terrestres. El carbono derivado de los productos aviarios se incorpora de forma directa a las cadenas tróficas terrestres por carroñeros y descomponedores, mientras que el nitrógeno aviar, además de ser ingerido por éstos, es incorporado en forma mineral por las plantas terrestres. Por esta última vía, el N de origen marino llega a ejercer un efecto indirecto –mediado por el suelo– muy relevante en las cadenas tróficas terrestres.

Tal efecto puede ser detectado y seguido mediante la determinación del valor del parámetro $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos vegetales, el cual dependerá en gran medida del enriquecimiento en ^{15}N de las sustancias minerales nitrogenadas absorbidas (Cocks *et al.* 1998; Anderson & Polis, 1998, 1999; Stapp *et al.*, 1999; Dawson *et al.*, 2002; Markwell & Daugherty, 2003).

Transferencia de elementos al suelo: un caso de estudio.

Indicadores de influencia aviar. En el estudio que llevamos a cabo en las islas Chafarinas (García *et al.* 2002a, 2002b), orientado a elucidar los efectos de las poblaciones de gaviotas en los suelos de las islas, intentamos contrastar en primer lugar la utilidad del parámetro $\delta^{15}\text{N}$, medido en el horizonte superficial del suelo, como indicador de la influencia aviar acumulada en los sitios de muestreo, dado que se carecía de antecedentes de su uso exitoso para tal fin en el contexto europeo.

Aprovechando que existen diferencias contrastadas en la intensidad de la influencia aviar media que reciben los suelos de las tres islas que constituyen el archipiélago (véase una descripción resumida en García 2005), se procedió a muestrear la superficie del suelo de las mismas y a comparar el promedio de los valores del parámetro $\delta^{15}\text{N}$ con la densidad aviar promedio de las 15 temporadas de nidificación previas a la de muestreo, obteniéndose un resultado muy satisfactorio (proporcionalidad casi perfecta entre ambos parámetros: Figura 5).

En un estudio más detallado, se integró información derivada de cartografías previas de nidos de gaviota, con la obtenida ‘in situ’ durante el muestreo y con la resultante de escrutar las muestras disgregadas y tamizadas del horizonte superficial del suelo, en busca de restos aviares. De este modo se llegó a asignar una puntuación ordinal única a cada sitio (en la escala 0-3) relacionada con la intensidad de la influencia aviar apreciada en cada sitio de muestreo (variable *Seabird*, cuyos grados se definen en García *et al.* 2002b). Tal como se aprecia en la Figura 6, los valores de dicha variable presentan una relación altamente significativa con los valores del parámetro $\delta^{15}\text{N}$, lo que confirma a este último como buen indicador de la influencia aviar acumulada en el primer decímetro del suelo de las islas.

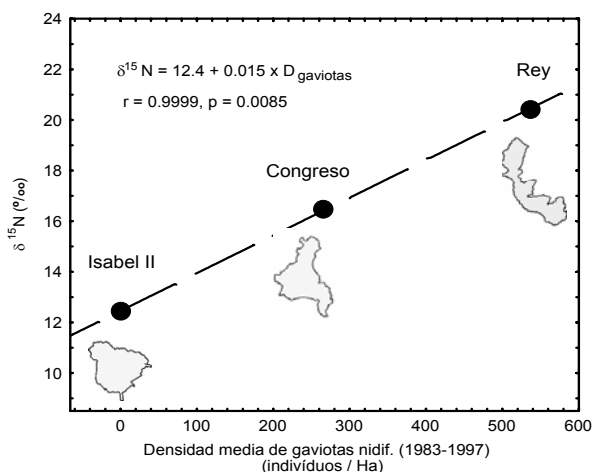


Figura 5. Relación entre la densidad media anual de gaviotas en los 15 años previos al inicio del estudio y el enriquecimiento isotópico medio ($\delta^{15}\text{N}$), medido en el horizonte superficial del suelo en las tres islas (Isabel II, Congreso y Rey Francisco I) que constituyen el archipiélago de las Chafarinas.

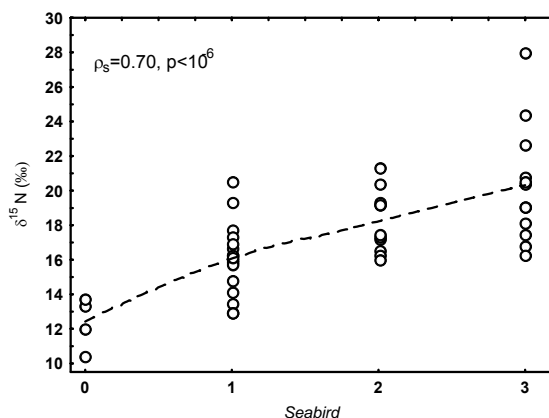


Figura 6. Relación entre el indicador de influencia aviar *Seabird* y el valor del parámetro ($\delta^{15}\text{N}$) medido del horizonte superficial del suelo, en 44 sitios del archipiélago de las Chafarinas. ρ_s es el coeficiente de correlación por rangos de Spearman.

Por último, el análisis de la variabilidad espacial de diversas propiedades del suelo menos específicas –como los contenidos de N y P superficiales– tradicionalmente utilizadas como indicadores de la influencia aviar, confirma los resultados previos de Mizutani *et al.* (1986), en el sentido de que el valor de $\delta^{15}\text{N}$ correspondiente al $\text{N}_{\text{kjeldahl}}$ del suelo (orgánico en un 85-95 %) es, con diferencia, el mejor integrador espacial de información por presentar un coeficiente de variación (CV) muy inferior a los de todas las propiedades citadas (en las Chafarinas los CV de N y P_{olsen} fueron del 57 y 60 %, respectivamente, frente al 12 % del parámetro $\delta^{15}\text{N}$). Teniendo en cuenta que el esfuerzo de muestreo, para un error relativo dado, es proporcional a CV^2 , el esfuerzo de muestreo resulta 2.5 veces menor en el caso del parámetro $\delta^{15}\text{N}$. De acuerdo con los resultados de Mizutani *et al.* 1986, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos a partir cilindros de 20 mm de diámetro representaban adecuadamente el valor medio de, al menos, varios m^2 de entorno en las colonias de gaviotas de Kabushima (Japón).

Influencia en el suelo. En un paso posterior, se estudiaron un total de 19 propiedades superficiales del suelo, que se consideraron importantes para desarrollo de la vegetación (reacción, disponibilidad de macro y micronutrientes, salinidad, retención de humedad). Dicho análisis puso de manifiesto una información edáfica fuertemente estructurada, detectándose únicamente dos gradientes subyacentes significativos, que dan cuenta de casi dos tercios de la varianza global de la matriz de propiedades edáficas (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de la aplicación del análisis factorial de componentes principales (PCA) a 19 variables edáficas medidas en el horizonte superficial del suelo en 44 estaciones de las islas Chafarinas. Se muestran las cargas de las distintas variables en los tres primeros ejes, los autovalores observados y los esperables por mero azar, conforme al criterio del *Broken-Stick* (“*Br.-st.*”). Sólo los valores destacados en negrita, correspondientes a variables que comparten al menos 1/3 de su varianza con factores significativos, son objeto de interpretación.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
pH	-0.8	0.1	0.0
C	0.7	-0.3	-0.4
CO_3^-	-0.4	0.0	-0.8
N	0.8	-0.2	-0.4
P	0.8	-0.1	-0.3
Cl^-	0.3	0.9	0.0
SO_4^-	0.3	0.9	0.1
NO_3^-	0.7	0.4	0.0
Ca^{++}	0.6	0.5	0.2
Mg^{++}	0.7	0.5	0.0
Na^+	0.3	0.9	0.0
K^+	0.7	0.4	-0.2
Cd	0.6	-0.5	-0.1
Cr	0.7	-0.4	0.0
Cu	0.5	-0.3	-0.1
Fe	0.8	-0.2	0.3
Mn	0.5	-0.1	0.7
Pb	0.4	-0.4	0.3
Zn	0.8	-0.4	-0.2
<i>Autoval. obs.</i>	7.6	4.1	2.0
<i>Autoval. Br.-st.</i>	3.6	3.5	3.4
<i>%Varianza</i>	40%	22%	10%

El gradiente principal de variación, que recoge el 40% de la varianza total, viene definido fundamentalmente por la acidificación, melanización e incremento en la disponibilidad de macro (N, P, K, Mg, Ca) y micronutrientes (Fe, Zn) en el suelo, así como de otros microelementos no esenciales como Cd y Cr (Tabla 3).

Con objeto de identificar el factor subyacente tras esta tendencia principal de variación del conjunto de propiedades edáficas estudiadas, se relacionaron las puntuaciones de las misma en los 44 sitios de muestreo con los valores de distintas variables ambientales medidas en los mismos sitios. Se encontraron entonces relaciones estadísticamente significativas con la capacidad de retención de humedad del suelo, la relación C/N y la salinidad global del suelo, variables con las que dicha tendencia llega a compartir (en la relación bivalente) entre un 15 y el 30% de la varianza. Sin embargo, esta proporción de varianza compartida alcanza el 50% cuando la relación se establece con la variable *Seabird* o con el indicador isotópico de la intensidad de la influencia aviar en el suelo ($\delta^{15}\text{N}$, Figura 7, arriba).

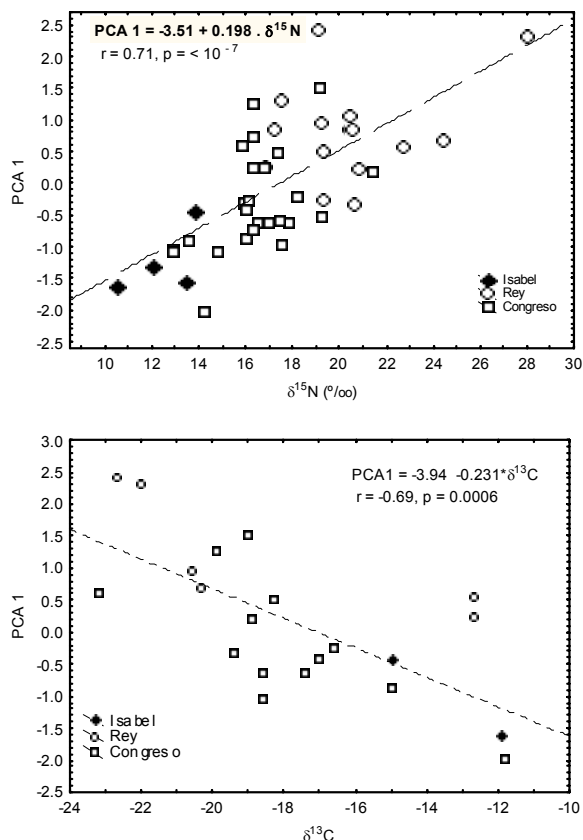


Figura 7. Arriba. Relación entre las puntuaciones del gradiente principal de variación de las propiedades superficiales del suelo (PCA 1) y los valores del indicador isotópico de influencia aviar ($\delta^{15}\text{N}$) medidos en 44 puntos de las islas Chafarinas. Debajo. Relación entre las puntuaciones del mismo gradiente y los valores del parámetro $\delta^{13}\text{C}$ medidos en la mitad (21) de los puntos de muestreo.

Esta relación altamente significativa entre el gradiente principal de variación de las propiedades del suelo y dos indicadores fiables de la influencia aviar en los sitios de muestreo viene a reforzar, mediante indicadores externos al análisis, la interpretación que se deriva del conjunto de las cargas de las variables edáficas en el primer factor, a la luz de la literatura previa sobre la materia, que ha relacionado frecuentemente la presencia de aves marinas con el aumento de los niveles de C, N, P o NO_3^- en el suelo (Tabla 3).

Dicha relación lleva, asimismo, a la conclusión de que la influencia aviar es el principal condicionante de la variación observada en las propiedades químicas superficiales de los suelos de las islas, seguido —a mucha distancia— del *spray* marino (o maresía, que identificamos con el PCA2) que se relaciona, sobre todo, con los cambios observados en el nivel de salinidad clorurada-sódica del suelo.

Por otro lado y aunque sólo se dispone de información sobre valor del indicador $\delta^{13}\text{C}$ en la mitad de los puntos de muestro, su relación con el gradiente principal resulta altamente significativa, pero negativa, (Figura 7, debajo). Dada su moderada correlación con el indicador directo $\delta^{15}\text{N}$, su uso conjunto con este último contribuye a incrementar de forma muy notable la fracción de varianza que se explica del gradiente edáfico principal (del 50 al 66 %).

En conclusión, el empleo de indicadores isotópicos nos ha permitido poner de manifiesto (García *et al.* 2002a, 2002b; García 2005); 1º) el papel de las aves marinas como principales responsables de la variación en las propiedades superficiales del suelo; 2º) que los aportes aviares no sólo eutrofizan el suelo aportando carbono, nitrógeno, fósforo y potasio al mismo, sino también afectan a otras propiedades químicas (salinidad, pH) y físicas (capacidad de retención de humedad) relevantes para el desarrollo de las plantas; 3º) que los aportes aviares transfieren al medio terrestre e incrementan la disponibilidad en el mismo de micronutrientes esenciales (especialmente Cu y Zn, pero también Fe y Mn), que son muchas veces limitantes del desarrollo vegetal en suelos de zonas áridas y 4º) que este mismo efecto se detecta en el caso de metales no esenciales potencialmente tóxicos como el Cd.

Estos resultados permiten contrastar, con apoyo isotópico, interpretaciones previas de aumentos en los niveles de metales pesados en el suelo que fueron atribuidas a la influencia aviar en el suelo (Headley, 1995; Otero, 1998). Más recientemente, Dowdall *et al.* (2005) y Blais *et al.* (2005) han mostrado que el fenómeno de *transferencia inversa*, desde los sumideros marinos al medio terrestre, de sustancias antropogénicas, potencialmente tóxicas, que son devueltas al suelo en concentraciones hasta varios órdenes de magnitud superiores a las halladas en el agua marina, puede ser de enorme importancia ecológica e, incluso, desde el punto de vista de la salud pública (Blais *et al.* 2005). En este último estudio, llevado a cabo en zonas árticas que se sabían periódicamente frecuentadas por aves marinas, la fuerte correlación encontrada entre el enriquecimiento en ^{15}N de los sedimentos y las concentraciones de pesticidas y mercurio medidas en los mismos —muy superiores a las normales en los suelos que no recibían productos aviares— se consideró una sólida evidencia de este preocupante ‘efecto boomerang’ mediado por las aves.

Transferencias de elementos a las cadenas tróficas terrestres.

Numerosos estudios llevados en la última década han destacado la importancia que tienen los subsidios marinos mediados por las aves en la configuración de muchos ecosistemas terrestres (véanse, entre otros, los de Polis & Hurd, 1996; Anderson & Polis, 1999; Stapp & Polis, 2003; Barret *et al.* 2005), al transmitirse sus efectos a toda la cadena trófica. El alcance de estos efectos sólo ha podido atisbarse cuando se han podido relacionar con el incremento en la intensidad de la firma isotópica aviar en los diferentes eslabones de la cadena de transferencia (suelo, planta, consumidores). Hasta el momento, la práctica totalidad de los estudios se ha centrado en la transferencia de macronutrientes esenciales (N, P) aportados por las aves marinas, mientras que la de otros elementos el interés ha quedado limitado, hasta el momento, a suelos y sedimentos.

Sin embargo, dado que las plantas terrestres representan un primer eslabón esencial en la transferencia de los elementos de origen marino aportados al suelo por las aves a las cadenas tróficas terrestres, se plantea la cuestión de si otros elementos, distintos de los macronutrientes ampliamente contemplados en la literatura reciente, evolucionan también de forma paralela con la intensidad de la firma isotópica aviar en tejidos vegetales susceptibles de ser frecuentemente consumidos por los herbívoros.

A tal efecto, en el contexto del estudio descrito en el apartado anterior, planteamos la hipótesis de que la relación observada entre las concentraciones disponibles de algunos metales pesados y el gradiente principal de influencia aviar pudiera guardar relación con eventuales transferencias de elementos traza de origen marino a las cadenas tróficas terrestres mediada por los productos aviares y el suelo. Con objeto de intentar responder a esta cuestión muestreamos y determinamos, en 16 sitios diferentes de las tres islas, los niveles de 8 elementos traza, tanto en el suelo como en las hojas, de un arbusto xerófilo muy abundante en la zona de estudio (*Salsola oppositifolia* Desf.). Los conjuntos de datos edáficos y foliares así obtenidos se sometieron, separadamente, a análisis de componentes principales (PCA), estudiándose la significación y relación entre los gradientes extraídos.

Los resultados obtenidos (García, 2005) muestran que en el conjunto de datos edáficos existe un único factor subyacente significativo, que recoge el 68 % de la varianza total de los ocho metales en el suelo (Tabla 4). En el caso de las concentraciones foliares de los mismos elementos traza, se detectaron dos tendencias significativas de variación, la primera de las cuales recogía el 44 % de la varianza de la matriz foliar. Los dos gradientes principales de composición elemental (edáfica y foliar) obtenidos se relacionaron de forma positiva y estrecha (>33% de varianza compartida) con la concentración de todos los elementos traza medidos en hojas y suelos (a excepción del Pb foliar, Tabla 4).

Al relacionar ambos gradientes principales de variación entre sí y con otras variables externas significativas, encontramos: 1º) una relación altamente significativa entre ambos gradientes de composición elemental ($r=0.70$, $p < 0.001$); 2º) una relación, tanto directa como cruzada, de ambos gradientes de composición con la intensidad de la firma isotópica aviar ($\delta^{15}\text{N}$), determinada independientemente en suelos y hojas; 3º) una relación altamente significativa entre los valores del

parámetro $\delta^{15}\text{N}$ determinado en suelos y hojas ($r=0.75$, $p < 0.001$). Todo ello apoya la idea de un factor común, ligado a la firma isotópica aviar en suelos y tejidos foliares, que promueve la transferencia de metales pesados, tanto esenciales como potencialmente tóxicos, al suelo y las hojas.

Finalmente, para evaluar cuantitativamente la conclusión del estudio correlacional, segmentamos el conjunto de los sitios de muestreo conforme a los cuartiles extremos de la firma isotópica aviar ($\delta^{15}\text{N}$). Al comparar estadísticamente los valores de las diversas variables en dichos cuartiles (resultados no mostrados) se concluyó que las concentraciones de elementos traza medidas en los suelos y en las hojas de *Salsola* son significativamente superiores en los sitios situados el cuartil superior de valores de $\delta^{15}\text{N}$ que en los situados en el primer cuartil, si bien en el caso de las hojas las diferencias tienden a atenuarse con respecto a los suelos. Los elementos traza más claramente influidos por la presencia aviar, tanto en el suelo como en la hoja, resultaron ser el Zn (x10 en suelo y x3 en hoja), el Cd (x5 en suelos y x 2 en hojas) y el Cu (x 7 en suelo y x 2 en hojas).

Tabla 4. Resultados del análisis de componentes principales de las concentraciones de 8 elementos traza en suelos y hojas de *Salsola oppositifolia* Desf en 16 estaciones de las islas Chafarinas. Se muestran las cargas de las variables en los ejes significativos extraídos de los conjuntos de datos edáficos y foliares, así como las correlaciones con otras variables externas.

	Hojas <i>Salsola</i>		Suelos
	<i>hPCA1</i>	<i>hPCA2</i>	<i>sPCA1</i>
Cd	0.7	0.5	0.9
Cr	0.6	-0.8	0.7
Cu	0.7	0.2	0.7
Fe	0.6	-0.7	1.0
Mn	0.7	0.2	0.8
Ni	0.6	-0.7	0.7
Pb	0.6	0.6	0.5
Zn	0.8	0.3	0.9
<i>Autov. observados</i>	<i>3.51</i>	<i>2.36</i>	<i>4.90</i>
<i>Autov. 'Broken stick'</i>	<i>2.71</i>	<i>1.71</i>	<i>2.71</i>
<i>% de varianza explicada</i>	43.9	29.6	61.3
<i>Variables foliares</i>			
N	0.67	-0.26	0.76
P	0.82	-0.03	0.80
K	0.67	0.32	0.72
$\delta^{15}\text{N}$	0.76	-0.16	0.71
<i>Variables edáficas</i>			
N	0.62	-0.08	0.77
P	0.57	-0.14	0.70
$\delta^{15}\text{N}$	0.69	0.09	0.76
NO_3^-	0.82	-0.14	0.77
Seabird	0.77	-0.04	0.77
K_s	0.71	-0.01	0.75
HCO_3^-	0.02	-0.71	-0.30
<i>sPCA1</i>	0.70	0.26	-

Referencias

- Adams, T. S. & R.W. Sterner. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ^{15}N enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 45: 601-607.
- Anderson, W.B & G.A. Polis. 1998. Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. *Oikos* 81: 75-80.
- Anderson, W.B. and G.A. Polis. 1999. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia* 118: 324-332.
- Bancroft, W. J., M. J. Garkaklis and J.D. Roberts 2005. Burrow building in seabird colonies: a soil-forming process in island ecosystems. *Pedobiologia* 49: 149-165.
- Blais, J.M. Kimpe, L.E. ; McMahon, D. ; Bronwyn, E.K.; Mallory, M.L.; Douglas, M.S.V. & J.P. Smol. 2005. Marine Arctic Seabirds Transport Marine-Derived Contaminants. *Science* 309: 445.
- Barrett, K.; Anderson, W.B.; Wait, D.A.; Grismer, L.L.; Polis, G.A. & M. D. Rose 2005. Marine subsidies alter the diet and abundance of insular and coastal lizard populations. *Oikos* 105: 145-153.
- Cerling, T. E. & J. Quade, 1993, Stable carbon and oxygen isotopes in soil carbonates, in (P. Swart, J. A. McKenzie, K. C. Lohman Eds.), *Continental Indicators of Climate, Proceedings of Chapman Conference*, Jackson Hole, Wyoming, American Geophysical Union Monograph 78: 217-231.
- Cocks, M. P.; Balfour, D.A. & W.D. Stock. 1998a. On the uptake of ornithogenic products by plants on the inland mountains of Dronning Maud Land, Antarctica, using stable isotopes. *Polar Biology* 20: 107-111.
- Dawson, T.E.; Mambelli, S.; Plamboeck, A.H.; Templer, P.H. & K.P. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 507-559.
- Dowdall, M.; Gwynn. JP; Gabrielsen, GW and B. Lind. 2005. Assessment of elevated radionuclide levels in soils associated with an avian colony in a high arctic environment. *Soil & Sediment contamination* 14: 1-11.
- Ehleringer, J.R.; Rundel, P.W. & K.A. Nagy. 1986. Stable isotopes in physiological ecology and food web research. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 42-45.
- Ernst, J.W. and F.H. Massey. 1960. The effects of several factors on volatilization of ammonia formed from urea in the soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 24: 87-90.
- Erskine, P.D.; Bergstrom, D.M.; Schmidt, S.; Stewart, G.R.; Tweedie, C.E. & J.D. Shaw. 1998. Subantarctic Macquarie Island - a Model Ecosystem for Studying Animal-Derived Nitrogen Sources Using ^{15}N Natural Abundance. *Oecologia* 117: 187-193.
- Furness, R.W. 1991. The occurrence of burrow-nesting among birds and its influence on soil fertility and stability. In: Meadows, P.S. & Meadows, A. Ed. *The environmental impact of burrowing animals and animal burrows*. Oxford University Press. Oxford.

- García, L.V. 2005. Suelos de las islas Chafarinas y sus relaciones ecológicas. *Ecosistemas* 14 (3): <http://www.revistaecosistemas.net/>
- García, L.V.; Marañón T & L. Clemente. 2002a . Animal influences on soil properties and plant cover in the Chafarinas Islands NW Africa. In: J.L. Rubio, R.P.C. Morgan and S. Asins Ed. *Man and soil at the third millennium*. Vol. 1: 705-712. Geoforma Ediciones, Logroño.
- García, L.V.; Marañón T.; Ojeda, F.; Clemente, L. and R. Redondo. 2002b. Seagull influence on soil properties, chenopod shrub distribution, and leaf nutrient status in semi-arid Mediterranean islands. *Oikos* 98: 75-86.
- Gillham, M.E. 1956. Ecology of the Pembrokeshire Islands. V. Manuring by the colonial seabirds and mammals, with a note on seed distribution by gulls. *Journal of Ecology* 44: 429-454.
- Harding J.S.; Hawke D.J.; Holdaway R.N. and M.J. Winterbourn. 2004. Incorporation of marine-derived nutrients from petrel breeding colonies into stream food webs. *Freshwater Biology*, 49: 576-586.
- Hawke, D.J.; Holdaway, R.N., Causer, J.E. & S. Ogden. 1999. Soil indicators of pre-european seabird breeding in New Zealand at sites identified by predator deposits. *Aust. J. Soil Res.* 37:103-113.
- Headley, A.D.1996. Heavy metal concentrations in peat profiles from the high Arctic. *The Science of the Total Environment* 177: 105-111.
- Hobara, S.; Osono, T.; Koba, K.; Tokuchi, N.; Fujiwara, S. & K. Kameda. 2001. Forest floor quality and N transformations in a temperate forest affected by avian-derived N deposition. *Water, Air, and Soil Pollution* 130: 685-690.
- Hobara, S.; Koba, K.; Osono, T.; Tokuchi, N.; Ishida, A. & K. Kameda. 2005. Nitrogen and phosphorus enrichment and balance in forests colonized by cormorants: implications of the influence of soil adsorption. *Plant and Soil* 268: 89-101.
- Hogg, E.H. & J.K. Morton. 1983. The effects of nesting gulls on the vegetation and soil of islands in the Great Lakes. *Can. J. Bot.* 61: 3240-3254.
- Hutchinson, G.E. 1950. The biogeochemistry of vertebrate excretion. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 96: 1-554.
- Iason, G.R.; Duck, C.D. & T.H.Clutton-Brock, 1986. Grazing and reproductive success of Red Deer: the effect of local enrichment by gull colonies. *Journal of Animal Ecology* 55: 507-515.
- Markwell, T.J. & C.H. Daugherty. 2003. Variability in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and Kjeldahl nitrogen of soils from islands with and without seabirds in the Marlborough Sounds, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 27: 25-30.
- Michener, R.H. & D.M. Schell. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. En: Lajtha & Michener (Ed.) *Stable isotopes in ecology and environmental sciences*. Blackwell. London.
- Minagawa, M. & E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.

- Mizutani, H.; Hasegawa, H. & E. Wada. 1986. High nitrogen isotope ratio for soils of seabird rookeries. *Biogeochemistry* 2: 221-247.
- Mizutani, H.; Kabaya, Y., Moors, P.J. & T.W. Speir. 1991a. Nitrogen isotope ratios identify deserted seabird colonies. *Auk* 108: 960-963.
- Mizutani, H.; Kabaya, Y. & E. Wada. 1991b. Linear correlation between latitude and soil ^{15}N enrichment at seabird rookeries. *Naturwissenschaften* 78: 34-36.
- Mizutani, H. & E. Wada. 1988. Nitrogen and carbon isotope ratios in seabird Rookeries and Their Ecological Implications. *Ecology* 69: 340-349
- Moors, P.J.; Speir, T.W. & G.L. Lyon. 1988. Soil Analyses and $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ Identify Sites of Deserted Rockhopper Penguin Colonies. *Awk* 105: 796-799.
- Osono, T.; Hobara, S.; Fujiwara, S.; Koba, K. & K. Kameda. 2002. Abundance, diversity, and species composition of fungal communities in a temperate forest affected by the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1537-1547.
- Otero, X.L. 1998. Effects of nesting yellow-legged gulls *Larus cachinnans* Pallas on the heavy-metal content of soils in the Cies Islands Galicia, north-west Spain. *Marine Pollution Bulletin* 36: 267-272.
- Owens, N. J. 1987. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology* 24: 389-451.
- Polis, G.A. & S.D. Hurd. 1996. Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the Ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist* 147: 396-423.
- Robinson, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an Integrator of the Nitrogen cycle. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 153-162.
- Sherlock, R.R. & K. M. Goh 1984. Dynamics of ammonia volatilization from simulated urine patches and aqueous to pasture I. Field experiments. *Fertilizer Research* 5: 181-197.
- Stapp, P. & G.A. Polis 2003. Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations. *Oikos* 102: 111-123.
- Stapp, P.; Polis, G.A. & F. Sánchez. 1999. Stable Isotopes Reveal Strong Marine and El Niño Effects on Island Food Webs. *Nature* 401: 467-469.
- Wada, E.; Mizutani, H. & M. Minagawa. 1991. The Use of Stable Isotopes for Food Web Analysis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 30: 361-371.
- Wada, E.; Shibata, R. & T. Torii. 1981. ^{15}N abundance in Antarctica: origin of soil nitrogen and ecological implications. *Nature* 292: 327-329.
- Wainright, S.C.; Haney, J.C.; Kerr, C.; Golovkin, A.N. & M.V. Flint. 1998. Utilization of nitrogen derived from seabird guano by terrestrial and marine plants at St. Paul, Pribilof Islands, Bering Sea, Alaska. *Marine Biology* 131: 63-71.

Wait, D.A.; Aubrey, D.P. & W.B. Anderson. 2005. Seabird guano influences on desert islands: soil chemistry and herbaceous species richness and productivity. *Journal of Arid Environments* 60: 681-695.