



**UNIVERSIDAD DE SONORA**

**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES  
CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS**

**POSGRADO EN BIOCENCIAS**

**CAMBIOS EN LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE  
LA VEGETACIÓN EN LA REGIÓN CENTRO DE  
SONORA Y SU EFECTO EN LA DINÁMICA DE  
NITRÓGENO Y RESPIRACIÓN DEL SUELO**

**T E S I S**

para obtener el grado de

**MAESTRO EN BIOCENCIAS**

presenta:

**HERNÁN CELAYA MICHEL**

Hermosillo, Sonora.

Agosto del 2010.

# Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos  
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

Cambios en la Diversidad Funcional de la Vegetación en la Región Centro de Sonora y su  
Efecto en la Dinámica de Nitrógeno y Respiración del Suelo

T E S I S

para obtener el grado de  
MAESTRO EN BIOCENCIAS

presenta:

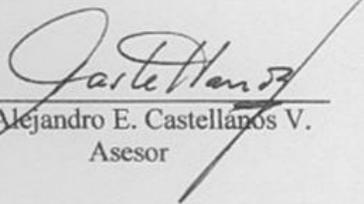
Hernán Celaya Michel

Hermosillo, Sonora.

Agosto del 201

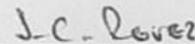
## APROBACIÓN

Los miembros del Comité designado para revisar la tesis intitulada Cambios en la Diversidad Funcional de la Vegetación en la Región Centro de Sonora y su Efecto en la Dinámica de Nitrógeno y Respiración del Suelo, presentada por el Ing. Hernán Celaya Michel, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Biociencias.



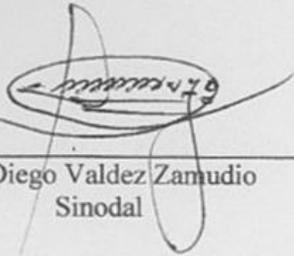
---

Dr. Alejandro E. Castellanos V.  
Asesor



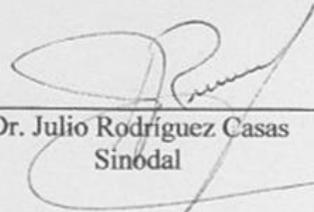
---

Dr. Julio César Rodríguez  
Sinodal



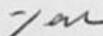
---

Dr. Diego Valdez Zamudio  
Sinodal



---

Dr. Julio Rodríguez Casas  
Sinodal



---

Dr. Felipe García Oliva  
Sinodal

## **DEDICATORIA**

Dedico este trabajo a mi padre, con quien he recorrido muchos kilómetros en varios ranchos de la región de Caborca, desde muy temprana edad, donde me llamó la atención que existiera vida tan diversa de plantas y animales, ante condiciones extremas de temperatura y precipitaciones escasas e impredecibles; la belleza de paisajes impresionantes, muy cambiantes en gradientes de humedad y elevación como cambiante el mismo lugar en las diferentes estaciones del año principalmente por fenología de las plantas. Esto despertó mi interés en estudiar e investigar los recursos naturales del desierto sonorense.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por financiar mis estudios de maestría y apoyo al proyecto CB06-61865.

A la Universidad de Sonora, a la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas y al Posgrado en Biociencias por permitirme realizar mis estudios de maestría.

A mi director de tesis el Dr. Alejandro E. Castellanos V., por su confianza, apoyo y dirección para ingresar, plantear y desarrollar cada etapa de la maestría en Biociencias.

A mi sinodal el Dr. Felipe García Oliva y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la Universidad Nacional Autónoma de México, en Morelia, Michoacán, por capacitarme y permitir que realizara los análisis de nitrógeno en sus instalaciones.

A la M.C. Maribel Nava Mendoza y al M.C. Rodrigo Velásquez Duran por el apoyo en la determinación de amonio y nitrato.

A la Bióloga Cristina Montiel González por su apoyo para realizar los análisis de nitrógeno.

A mis sinodales Dr. Julio César Rodríguez, Dr. Diego Valdez Zamudio y Dr. Julio Rodríguez Casas, por sus enseñanzas, comentarios, aportaciones y apoyo en esta tesis.

También quiero agradecer al Ing. Luis Sierra propietario del rancho El Churi, donde se llevó a cabo esta investigación, por permitirnos utilizar su excelente rancho en este trabajo.

Muchas gracias a mi madre por decirme mil veces cuando niño, que yo tenía la capacidad para lograr grandes cosas.

Muchas gracias a mis preciosas hijas y maravillosa esposa por ayudarme y darme de su tiempo para llevar a cabo mis estudios de maestría.

Gracias a todos por hacer posible la realización de este trabajo.

## ÍNDICE GENERAL

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABLAS	ix
RESUMEN	x
ABSTRACT	xi
<b>I. INTRODUCCION</b>	1
<b>II. ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS</b>	4
2.1. Ciclo del Nitrógeno y fijación biológica	4
2.2. Descomposición	6
2.3. Microorganismos del suelo	7
2.4. Mineralización de Nitrógeno y su medición	8
2.5. Condiciones que afectan la mineralización	12
2.6. Tipos funcionales y Nitrógeno	13
2.7. Islas de Fertilidad	14
2.8. Perturbación de la cubierta vegetal	17
2.9. Aportes de la hoja y Reabsorción de Nutrientes	18
2.10. Perdidas de nitrógeno del ecosistema	19
2.11. Respiración total del suelo	19
2.12. Establecimiento de sabanas de zacate buffel en Sonora	22
<b>III. HIPOTESIS</b>	24
<b>IV. OBJETIVOS</b>	25
4.1. Objetivo General	25
4.1.1. Objetivos Particulares	25
<b>V. MATERIALES Y METODOS</b>	26
5.1. Área de estudio	26

5.2. Tipos funcionales	27
5.3. Mineralización de nitrógeno	28
5.4. Respiración del suelo	31
5.5. Análisis estadísticos	32
<b>VI. RESULTADOS</b>	34
6.1. Tipos Funcionales	34
6.2. Concentración de nitrógeno y procesos de mineralización	38
6.3. Respiración total del suelo	43
<b>VII DISCUSIÓN</b>	45
7.1. Tipos funcionales de plantas	45
7.2. Mineralización de nitrógeno	46
7.3. Respiración del suelo	48
7.4. Implicaciones ecológicas del cambio del uso del terreno a sabana de buffel	51
<b>VIII. CONCLUSIONES</b>	52
<b>IX. LITERATURA CITADA</b>	54

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA		PÁGINA
1	Ciclo del Nitrógeno en ecosistemas naturales.	5
2	Localización del área de estudio en el municipio de la Colorada Sonora, México.	26
3	Temperatura y Precipitación promedio anual de La Colorada Sonora.	27
4	Puntos de muestreo en vegetación natural y savana.	30
5	Equipo de flujo cerrado dinámico utilizado para medir la respiración total del suelo.	32
6	Análisis de componentes principales de las especies del sitio natural y sabana de acuerdo a los dos principales componentes.	37
7	Concentración de Amonio en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana de buffel (PFB, ISB y BB).	40
8	Concentración de Nitrato en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB).	41
9	Tasa Neta de Amonificación <i>in situ</i> en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB).	41
10	Tasa Neta de Nitrificación <i>in situ</i> en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB).	42
11	Tasa Neta de Mineralización <i>in situ</i> en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB).	42
12	Tasa de Respiración <i>in situ</i> en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB).	43
13	Porcentaje de Humedad del suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB).	44
14	Tasa de Respiración <i>in situ</i> y humedad gravimétrica en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB).	49
15	Diferencias en la tasa de Respiración <i>in situ</i> en el suelo entre ecosistemas natural y sabana.	50

## LISTA DE TABLAS

TABLA		PÁGINA
1	Valores máximos por autor de tasa de mineralización neta en diferentes biomas utilizando metodologías <i>in situ</i> y de laboratorio.	11
2	Nitrógeno total, disponible y mineralización neta bajo el dosel e interespacio.	16
3	Tasa Neta de Mineralización de nitrógeno en vegetación natural y perturbada.	17
4	Características recopiladas de las especies presentes.	28
5	Listado de especies encontradas en vegetación natural y su cobertura relativa.	35
6	Listado de especies encontradas en la sabana de buffel y su cobertura relativa.	36
7	Concentración y procesos de nitrógeno, respiración y humedad del suelo entre el ecosistema natural y sabana de buffel.	38
8	Concentración y procesos de nitrógeno, respiración y humedad del suelo por sitio de vegetación natural y sabana de buffel.	39

## RESUMEN

En el norte de México y sudoeste de Estados Unidos el zacate buffel domina ya cerca de 10 millones de hectáreas. En el estado de Sonora 1.6 millones. En la introducción de este zacate se ignoraron aspectos ecológicos y de funcionamiento del ecosistema, pudiendo ocasionar con esta perturbación, cambios irreversibles que pueden haber contribuido a que gran parte de esas sabanas inducidas se deterioraran. En esta investigación realizada en la región central del estado de Sonora, a más de dos décadas de eliminar la cubierta vegetal y sembrar zacate buffel, encontramos que la diversidad de especies en la sabana es 41 % menor que en el área natural. La diversidad funcional también se reduce al tener menos agrupaciones en base a sus características funcionales, denominadas grupos funcionales, los grupos presentes cuentan con menos especies, y las especies con menor cobertura, con la excepción del buffel, la única especie que aumenta su densidad y cobertura posterior a la transformación a sabana. En cuanto a un nutriente limitante para el crecimiento de las plantas, el nitrógeno, el suelo de la vegetación natural presenta mayor concentración de nitrato  $6.12 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g suelo}^{-1}$  que en la sabana de buffel  $3.76$  ( $p < 0.001$ ). No se encontraron diferencias significativas en la concentración de amonio, porcentaje de humedad del suelo, tasas de amonificación, nitrificación y mineralización neta de nitrógeno. La tasa de respiración del suelo fue significativamente mayor para la sabana de buffel que para la vegetación natural ( $1.23$  vs  $0.69 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $p < 0.001$ ). Con estos resultados se puede afirmar que con el cambio de cubierta vegetal a sabana de buffel se modifica el funcionamiento del ecosistema una parte importante del aumento en la respiración del suelo de la sabana podría deberse al zacate buffel. Estos resultados tienen importantes implicaciones ecológicas.

## ABSTRACT

In northern Mexico and southwestern United States buffelgrass dominates about 10 million hectares, and in the state of Sonora about 1.6 million. In the introduction of this exotic grasses were ignored ecological and ecosystem functioning, which can cause this type of disturbance, irreversible changes may have contributed to much of these savannas induced fail and deteriorate. In this research in the central region of the state of Sonora, two decades after removing plant cover and buffel grass, we found that species diversity in the savanna species is 41% less than in the natural area. Functional diversity is also reduced by having fewer groups based on their functional characteristics, called functional groups, these groups have fewer species and species with lower coverage, with the exception of buffel, which is the only species that increases density and cover after the conversion to savanna. As a limiting nutrient for plant growth, nitrogen, soil, natural vegetation of the higher concentration of nitrate  $6.12 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g soil}^{-1}$  in the savanna of buffel  $3.76$  ( $p < 0.001$ .) There were no significant differences in ammonium concentration, soil moisture content, rates of ammonification, nitrification and net mineralization of nitrogen. The soil respiration rate was significantly greater for the buffel savanna than natural vegetation ( $1.23$  vs.  $0.69 \mu\text{mols CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $p < 0.001$ ). With these results we can say that an important part of the increase in soil respiration of the savanna may be due to the roots of buffel grass. These results have important ecological implications.

## I. INTRODUCCIÓN

En el sudoeste de Estados Unidos y noroeste de México, en particular en el estado de Sonora, la actividad ganadera de bovinos ha sido por varios siglos el principal usuario de la mayor parte de la vegetación de su territorio, especialmente por el pastoreo y ramoneo de la gran diversidad de especies nativas (Hernández, 2006), modificando la vegetación natural por el ganado doméstico introducido desde entonces (Castellanos 1992, Castellanos et al., 2002; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006; Castellanos et al., 2009).

Hace aproximadamente 50 años, con el fin de aumentar la producción de forraje para alimentar el ganado e incrementar la productividad de los ranchos, se introdujo a América subtropical el zacate buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link; sin = *Cenchrus ciliaris* L.), un zacate procedente de África (Patrocipes, 1995), el cual se estima que ocupa cerca de 10 millones de hectáreas en el sudoeste de Estados Unidos y norte de México (Cox, 1991), de las cuales alrededor de 1.6 millones de hectáreas han sido desmontadas y sembradas con este zacate en el estado de Sonora (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006). En la introducción del zacate buffel se ignoraron aspectos ecológicos (Burquez-Montijo et al., 1996) y de funcionamiento del ecosistema (Castellanos et al., 2002), pudiendo ocasionar este tipo de perturbación, cambios irreversibles en el funcionamiento del ecosistema (Lovich y Brainbridge, 1999), lo cual puede haber contribuido a que gran parte de esas sabanas fracasaran y se deterioraran.

En estas aéreas desmontadas no se sabe que especies han logrado colonizar con el paso de las décadas. No se ha documentado de manera sistemática los agrupamientos de plantas en ecosistemas naturales y sabanas de buffel, de acuerdo a características funcionales semejantes, que les confieren similar capacidad de respuesta ante una perturbación (sequía, sobrepastoreo, fuego, inundación, etc.); a estas agrupaciones se les denomina grupos funcionales, a mayor presencia de grupos funcionales mayor es la diversidad funcional (Gitay y Noble, 1997). Es importante conocer la diversidad funcional para relacionar las

plantas presentes, su efecto en el funcionamiento del ecosistema completo y la expectativa de respuesta ante un evento o perturbación al que éste sea sometido.

Uno de los componentes determinantes en los cambios del funcionamiento del ecosistema, debido a la perturbación y cambio de cubierta vegetal, es la modificación de la dinámica de nutrientes. De los nutrientes del suelo, el nitrógeno es el más limitante para el crecimiento de las plantas, en especial en ecosistemas áridos y semiáridos (Schlesinger et al., 1996; Chapin et al., 2002; Whitford, 2002).

Además de Sonora, en varias zonas áridas y semiáridas del mundo, por ejemplo en Australia y en Brasil, se ha eliminado vegetación natural dominada por árboles y arbustos, varios de la familia de las leguminosas, para introducir sabanas de zacate buffel. Con el paso de las décadas se ha visto en estos ecosistemas, una disminución del contenido de nitrógeno del suelo (Menezes et al., 2002; Mathers y Dalal, 2004; Mathers et al., 2006; López-Robles, 2007) que nos indica que se han visto afectados procesos del ecosistema modificado.

La mayor parte del nitrógeno del suelo está contenido en la materia orgánica producto de desechos animales, plantas, hongos, bacterias muertas y materia orgánica humificada (Schlesinger, 1997), el cual no está disponible inmediatamente para las plantas, sino solo después de procesos de descomposición y posterior mineralización. La descomposición y mineralización son llevados a cabo por una comunidad muy dinámica de microorganismos del suelo (Huxman et al., 2004; Osler y Sommerkorn, 2007).

La tasa de respiración del suelo es un parámetro que se ha usado para estimar la actividad biológica en los ecosistemas terrestres (Lundegardh, 1927; Kucera y Kirkham, 1971), dado que provee un índice de la tasa de mineralización de la materia orgánica y de la actividad de los microorganismos del suelo (Ewel et al., 1987). Al igual que los cambios en los procesos de mineralización de nitrógeno debido a la heterogeneidad espacial que representan las islas de fertilidad, la respiración del suelo de un ecosistema desértico puede presentar una variación espaciotemporal importante. La tasa de respiración resulta de la tasa de producción de CO<sub>2</sub> por los organismos vivos del suelo y las raíces de las plantas, modificada por factores que influyen el movimiento del CO<sub>2</sub> en el suelo (Raich y

Schlesinger, 1992), y factores ambientales como la temperatura y humedad que afectan la productividad del ecosistema y los procesos de descomposición – mineralización, con los cuales existe una cierta correlación. Algunos estudios han encontrado una relación positiva entre la respiración del suelo, la temperatura (Singh y Gupta, 1977; Raich y Schlesinger 1992), la humedad y el uso de suelo (Dugas, 1993; Lloyd y Taylor 1994; Marra y Edmonds, 1996).

El conocimiento de los procesos de respiración en el suelo, en particular en zonas áridas y semiáridas, es aún incompleto (Raich y Potter, 1995), y no existe información publicada de la tasa de respiración en ecosistemas naturales modificados a sabanas de zacate buffel en Sonora, aunque algunas cuantificaciones preliminares muestran tasas de respiración elevadas en pastizales de este zacate (Castellanos y Koch, com. pers.).

La eliminación de la cubierta vegetal por perturbaciones como pastoreo del ganado (Andrioli et al., 2010), desmonte (López- Robles, 2007) o por fuego (Ford et al., 2007; Durán et al., 2009) puede afectar los procesos y el funcionamiento del ecosistema, resultando en modificaciones que pueden llevar a disminuir paulatinamente la mineralización de nitrógeno del suelo.

La dinámica del nitrógeno y la respiración, involucran importantes procesos del suelo relacionados con la descomposición y mineralización de la materia orgánica, y que cobran importancia por su efecto en la disponibilidad de nutrientes para las plantas y microorganismos (Schlesinger et al., 1996). El presente estudio se enfocó en estudiar la dinámica del nitrógeno y respiración del suelo en el matorral subtropical de la región central de Sonora, tratando de elucidar cuáles son los cambios en la concentración y dinámica de nitrógeno del suelo al modificarse la cubierta vegetal nativa a sabana de buffel y qué factores microambientales determinan los cambios estacionales en la dinámica de nitrógeno y respiración del suelo. También se estudiaron los cambios en la diversidad de especies y diversidad funcional (Gitay y Noble, 1997) del ecosistema natural y sabana en el matorral subtropical de la región central de Sonora. Es importante conocer estos cambios, debido a la gran extensión del norte de México y suroeste de Estados Unidos, que ha sido modificada a sabana y el riesgo de improductividad, erosión y degradación irreversible de su biodiversidad.

## II. ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS

### 2.1. Ciclo del Nitrógeno y fijación biológica

El nitrógeno es el elemento más limitante en los ecosistemas terrestres necesarios para el crecimiento de las plantas (Vitousek et al., 1997), en especial en los ecosistemas áridos y semiáridos (Schlesinger et al., 1996; Chapin et al., 2002; Whitford, 2002). En la Figura 1 se presentan los principales procesos involucrados en la dinámica del nitrógeno en el suelo (fijación, mineralización, inmovilización, asimilación, desnitrificación y volatilización), así como las tres principales formas de este elemento en el suelo (orgánico, inorgánico y gaseoso). El nitrógeno inorgánico está constituido por las formas nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ), nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) y amonio ( $\text{NH}_4^+$ ). El contenido de nitrógeno orgánico en el suelo incluye una gran variedad de formas (Rutherford et al., 2007), que no está disponible para las plantas, con excepción de las plantas en asociación con ectomicorrizas. La mayoría de las plantas nativas de cada región están adaptadas y su funcionamiento va de acuerdo a las concentraciones más bajas de nitrógeno disponible en sus suelos (Vitousek et al., 1997).

La atmósfera es el reservorio más grande de nitrógeno con un 79% en su forma elemental ( $\text{N}_2$ ), sin embargo, metabólicamente no está disponible para la asimilación de las plantas superiores, al no tener la posibilidad de romper el triple enlace covalente (Philipot y Germon, 2005). El nitrógeno en forma gaseosa es la principal fuente primaria de entrada de N a los ecosistemas, existen organismos de vida libre y simbioses con la capacidad de fijarlo de la atmósfera (Vitousek y Howarth 1991). Los organismos de vida libre se encuentran en el suelo y llevan a cabo su fijación de manera independiente, mientras que los simbioses establecen asociaciones con algunas plantas. Una de las familias de plantas más reconocidas como fijadoras de nitrógeno son las leguminosas, tanto árboles como arbustos, los cuáles abundan en la mayoría de las regiones áridas y semiáridas, presentando una simbiosis con bacterias del género *Rhizobium* ó *Bradyrhizobium*, formando nódulos donde la bacteria fija nitrógeno atmosférico (Whitford, 2002).

Varios tipos de bacterias y algas azul-verde poseen la enzima nitrogenasa, que convierte el  $N_2$  atmosférico a  $NH_4^+$  para utilizarlo en la síntesis de proteína bacteriana, al morir estos microorganismos aportan formas orgánicas de nitrógeno.

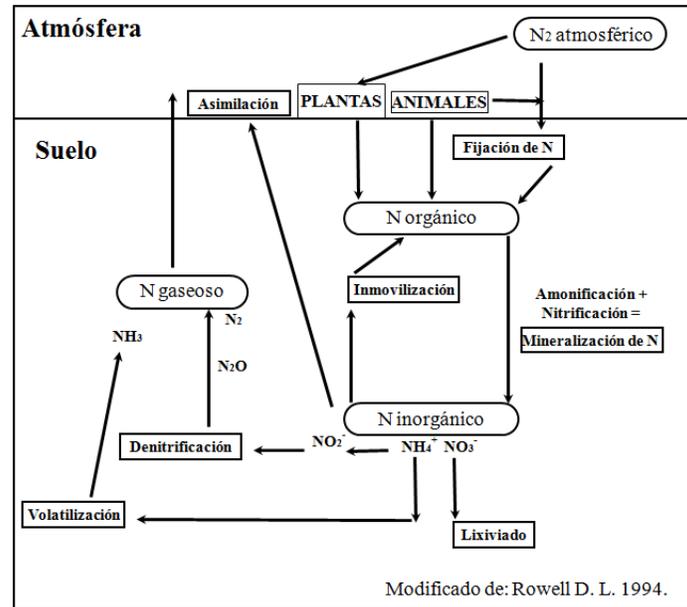


Figura 1. Ciclo del Nitrógeno en ecosistemas naturales.

En ecosistemas desérticos es de gran importancia el proceso de fijación, tanto asociado como de vida libre (Whitford, 2002), por simbiosis se beneficia la planta hospedera, posteriormente el nitrógeno entra al ecosistema cuando las hojas ricas en nitrógeno se descomponen y se estima de 25 a 30 kg por hectárea al año en los mezquiales de California dentro del Desierto Sonorense (Rundel et al., 1982), mientras que las costras microbióticas del suelo formadas por líquenes, cianobacterias, algas verdes, musgos y hongos (Evans y Belnap, 1999) se estima que aportan para el desierto Sonorense en Arizona de  $7-18 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Veluci et al., 2006). También se reportan por costras de algas azul-verde, fijación en el rango de 1 a 5 kg de nitrógeno por hectárea por año (Schlesinger, 1997).

La planta con la asociación simbiótica se beneficia y al morir sus hojas ó raíces con su posterior descomposición y mineralización, aportan nitrógeno disponible para microorganismos u otras plantas.

## 2.2. Descomposición

La mayor parte del nitrógeno del suelo está contenido en la materia orgánica de los animales, plantas, hongos, bacterias muertas y materia orgánica humificada (Schlesinger, 1997) no está disponible para las plantas y solo a través de los procesos de fragmentación, descomposición y posterior mineralización vuelve a estar disponible.

La radiación UV es importante en zonas áridas, degradando ciertos compuestos por oxidación fotoquímica, y parece ser más importante durante los períodos secos (Gallo et al., 2009). En Arizona, dentro del Desierto Sonorense se evaluó el efecto de la radiación UV en la pérdida de peso de la hojarasca de *Larrea tridentata*, encontrando que la lignina fue el elemento más afectado por dicha radiación, seguida de los lípidos, y se estimó que del 14 al 22% de la pérdida de peso podría ser atribuible a la radiación UV en un periodo de cinco meses de exposición (Day et al., 2007).

Los procesos de descomposición y mineralización son llevados a cabo por una comunidad muy dinámica de microorganismos del suelo, llamados descomponedores (Huxman et al., 2004; Osler y Sommerkorn, 2007). La descomposición depende del clima, de la composición química de los restos vegetales y de los microorganismos del suelo. En zonas áridas y semiáridas, la actividad microbiana de descomposición de la materia orgánica del suelo se limita a breves periodos cuando el suelo esta húmedo y las temperaturas del suelo son moderadas (Whitford, 2002). El inicio de la descomposición es la fragmentación que puede ser abiótica o biótica. La fragmentación y mineralización en ambientes mésicos ocurre de manera simultánea, mientras que en ecosistemas desérticos puede estar separada temporal y espacialmente. Viento, agua, calor y luz pueden interactuar fragmentando el tejido de los restos orgánicos de plantas (Whitford, 2002).

La descomposición continúa con la despolimerización de compuestos orgánicos nitrogenados, los cuales inicialmente no son biodisponibles por ser demasiado grandes (Chapin et al. 2002), sin embargo parte de ellos son separados por enzimas extracelulares a monómeros como aminoácidos, amino-azúcares, ácidos nucleicos, disponibles para los microorganismos y hongos micorrícicos (Hodge et al., 2000; Govindarajulu et al., 2005).

### **2.3. Microorganismos del suelo**

En el suelo existen una gran variedad de microorganismos, tales como: bacterias, levaduras, protozoarios, nemátodos, ácaros y hongos, que intervienen en los procesos de transformación de la materia orgánica del suelo. Adicionalmente con la depredación entre ellos, los nemátodos que se alimentan de bacterias y protistas, y microártropodos que se alimentan de hongos y lombrices juveniles (Osler y Sommerkorn, 2007), estos microorganismos son de gran importancia como almacén de nitrógeno, que eventualmente se libera con su muerte o depredación.

La temperatura y la humedad óptimas para el crecimiento bacteriano no siempre se presentan al mismo tiempo en los ecosistemas áridos y semiáridos, por lo que las tasas de descomposición y mineralización de la materia orgánica se llevan a cabo principalmente en periodos cortos de tiempo e irregulares en el año, durante los pulsos de humedad (Whitford, 2002). Los microorganismos responden rápidamente a la disponibilidad de humedad en el suelo, aún cuando sólo sea un evento pequeño que solo humedezca la parte superficial del suelo, esto lleva a que el nitrógeno disponible se acumule en la época seca cuando las plantas no pueden utilizarlo (Austin et al., 2004). Durante períodos de sequía, los microorganismos del suelo incorporan solutos para ajustarse osmóticamente a la ausencia de agua en el suelo, inmovilizando nutrientes disponibles en el medio. La capacidad de aclimatación a los pulsos de agua y pulsos de humedad–sequedad puede variar entre microorganismos, siendo mayor para bacterias gram positivas (Schimel et al., 2007).

Cuando los periodos de secado son muy prolongados, al humedecerse se presenta un estrés fisiológico para las comunidades microbianas superficiales, y pueden inducir la ruptura de la pared celular y muerte de biomasa microbiana. Al rehumerarse, se produce un shock osmótico microbiano que induce la lisis de las células con liberación de solutos intracelulares, estos sustratos lábiles de carbono y nitrógeno pueden ser mineralizados rápidamente por los microorganismos sobrevivientes (Fierer et al., 2003). Por otra parte, los pulsos de secado y humedecimiento del suelo pueden causar la ruptura de agregados, permitiendo a los descomponedores de la materia orgánica acceder a ella (Lundquist et al., 1999).

También cobra importancia en zonas áridas y semiáridas la heterogeneidad de humedad y temperatura presente bajo el dosel de árboles y arbustos en comparación con los espacios abiertos, que permite a los microorganismos bajo el dosel tener más actividad a lo largo del año.

#### **2.4. Mineralización de Nitrógeno y su medición**

El nitrógeno orgánico del suelo que es liberado a formas inorgánicas (amonio y nitrato) por los microorganismos del suelo, se denomina mineralización (Binkley y Hart, 1989). El primer producto de la mineralización es el amoniaco ( $\text{NH}_3$ ); en el suelo este producto puede adquirir un hidrogeno y formar amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) mediante el proceso de amonificación, que puede ser fijado por las arcillas del suelo o por la materia orgánica, volatilizado como amoniaco, asimilado por plantas o microorganismos (Philippot y Germon, 2005), lixiviado u oxidado por bacterias autotróficas mediante el proceso de nitrificación, en donde pierde dos átomos de hidrogeno para formar nitrito y luego nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ). Parte de estas formas inorgánicas son tomadas por los microorganismos incorporándolas a su biomasa y es llamada inmovilización. El nitrato puede pasar al proceso de desnitrificación donde se convierte a oxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) y nitrógeno ( $\text{N}_2$ ) elemental (Binkley y Vitousek, 1989).

La cantidad total de nitrógeno liberada de la materia orgánica es llamada mineralización gruesa o bruta, mientras que la cantidad resultante después de eliminar la inmovilización microbiana se denomina mineralización neta (Binkley y Vitousek, 1989), y se expresa como la tasa de cambio en un periodo de tiempo. La mineralización neta se ha utilizado para estimar el nitrógeno disponible para la planta (Hart et al., 1994; Neill et al., 1999), por lo que se han desarrollado formas *in situ* y de laboratorio para determinar dicha tasa. Algunas dificultades se presentan en su medición debido a los procesos de desnitrificación, volatilización, inmovilización, adquisición por la planta y lixiviado (Campbell et al., 1995).

En varios ecosistemas, la tasa neta de mineralización de nitrógeno y la cantidad total de nitrógeno son indicadores de fertilidad del suelo (Nadelhoffer et al. 1983; Vitousek y Matson 1985). El nitrógeno total puede usarse para clasificar sitios de acuerdo a la

disponibilidad de nitrógeno a grandes gradientes, sin embargo para pequeños gradientes no lo es, así como donde la perturbación del suelo es importante (Binkley y Vitousek, 1989).

Los métodos para evaluar la mineralización proveen un índice de la cantidad de nitrógeno orgánico que pasa a inorgánico en un periodo de tiempo, para lo cual se realizan incubaciones de muestras de suelo que permitan calcular la tasa de amonio y nitrato que se mineraliza después de la incubación (Robertson y Vitousek, 1981). Existen técnicas de laboratorio con incubaciones anaeróbicas y aeróbicas; en las primeras, a pesar que no representan condiciones normales en el suelo, se utilizan para estimar la toma de nutrientes en cultivos agrícolas. Las incubaciones aeróbicas consisten en incubaciones de 10 a 30 días, utilizando de 5 a 20 g de muestra a temperatura de 20 o 25°C (Binkley y Vitousek, 1989) donde se obtiene la mineralización neta potencial.

También se incubaba directamente en el sitio obteniendo la tasa neta de mineralización *in situ*, y se usan tres métodos principalmente: las bolsas enterradas, cilindros y trampas de resinas (Westermann y Crothers, 1980; Raison et al., 1987; Eghball, 2000). El primer método utiliza bolsas de polietileno, las cuales se llenan con suelo y durante varios días permanecen en el sitio de muestreo bajo las mismas condiciones de temperatura del suelo. Es importante considerar que las bolsas pueden presentar daño por insectos o raíces de las plantas, pudiendo contribuir a pérdidas de mineralización de nitrógeno (Eno, 1960), mientras que concentraciones elevadas de nitratos y dióxido de carbono en las bolsas pueden promover la desnitrificación (Hanselman et al., 2004). Destaca la característica impermeable de la bolsa por lo que la humedad es constante, sin tener las fluctuaciones en humedad del suelo, y si la bolsa conserva su integridad durante el periodo de incubación no existirá lixiviado de nutrientes. La mineralización neta de nitrógeno por el método de bolsas enterradas es la mineralización que excede a la inmovilización microbiana, y al estar la muestra de suelo en la bolsa se evita la toma por la planta (Schlesinger, 1997).

El método de cilindros fue desarrollado como alternativa más durable a las bolsas de plástico; se utilizan cilindros de PVC o metal para excluir la lluvia y existen metodologías con la parte superior cerrada ó abierta. Los cilindros presentan abertura en la parte inferior, lo que le confiere mayor aireación que la bolsa de plástico, inclusive se le adicionan perforaciones laterales para promover intercambio de aire con el suelo a sus lados, sin

embargo parte del nitrógeno mineralizado puede perderse a través de los orificios de aireación, o existe también la posibilidad de entrada de raíces en el cilindro, absorber nitrógeno y afectar el resultado de mineralización (Hanselman et al., 2004). En este método también se perturba el área, matando las raíces y evitando la absorción de ellas que normalmente ocurriría, por lo cual los microorganismos contarán con mayor humedad que la que tiene en el suelo.

El tercer método más citado es el de las bolsas con resinas de intercambio iónico, el cual consiste en el uso de bolsas de nylon adicionadas con resinas. La cantidad de resina adicionada debe tener suficiente capacidad de intercambio para retener todos los iones nitrógeno que alcancen la bolsa, pero los resultados son difíciles de interpretar en términos de procesos porque la captura de iones por la bolsa de resinas es afectada por la tasa de mineralización, la tasa de respuesta y la movilidad de los iones en el suelo (Binkley, 1984). Al igual que en los métodos anteriores, se excluye a la planta de la toma de agua y nutrientes. Existen combinaciones de los métodos por ejemplo el uso de cilindros con resinas en los extremos.

En la Tabla 1 se pueden apreciar algunas características de métodos para medir la mineralización neta *in situ*, donde diferentes autores han utilizado bolsas de plástico, cilindros (cerrados, abiertos y con resinas), latas y bolsas con resinas de intercambio iónico; enterrando estos recipientes a diferentes profundidades en el sitio de muestreo, generalmente en la parte superficial del suelo, de 2 a 15 cm de profundidad. Es importante considerar la profundidad de muestreo porque en la parte superficial es donde se encuentra mayor cantidad de materia orgánica para descomponer y mineralizar. El periodo de incubación más usado en la recopilación de la Tabla 1, es cercano a 30 días, sin embargo hay estudios con incubaciones de hasta 365 días, generalmente en lugares fríos. Se reporta la cantidad de amonio y nitrato incubado restando el contenido inicial, por peso (gramos de suelo) y/o superficie de suelo seco (metros cuadrados y por hectárea) en un periodo de tiempo.

Las determinaciones de laboratorio a diferencia de las *in situ*, se llevan a cabo a una temperatura ambiente o constante de 21 a 40°C y con incubaciones de 7 a 30 días (Tabla 1); y nos muestran el potencial máximo de mineralización al contar con humedad adicional y

temperatura constante. Las determinaciones *in situ* buscan que las condiciones de incubación sean más cercanas a las que tiene el suelo en fluctuación de temperatura, humedad y aireación.

Tabla 1. Valores máximos por autor de tasa de mineralización neta en diferentes biomas utilizando metodologías *in situ* y de laboratorio.

Bioma	Precipitación (mm)	Tasa neta de mineralización de nitrógeno		Incubación		Observación	Referencia
		(mg N kg suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	(g N m <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup> )	(recipiente)	(profundidad cm) (días)		
<b>Determinaciones in situ</b>							
Bosque templado	1900	1.754		cilindros	-	28 verano	Knoepp y Swank, 1998
Bosque coníferas viejo	1700	0.139		bolsas	0-7.5	300 -	Hart y Firestone, 1989
Bosque de coníferas	800		0.022	bolsas	-	150 -	Reich et al., 1997
Pastizal inducido	740	0.369		cilindros	0-15	49 bajo árbol nativo	Menezes et al., 2002
Bosque de roble	660		0.024	cilindros	0-10	35 -	Zak y Grigal, 1991
Sabana	660		0.012	cilindros	0-10	35 -	Zak y Grigal, 1991
Bosque de Alder	650		0.006	resinas	0-7.5	365 -	Hart y Gunther, 1989
Tundra hábitat húmedo	650		0.001	resinas	0-7.5	365 -	Hart y Gunther, 1989
Tundra hábitat seco	650		0.000	resinas	0-7.5	365 -	Hart y Gunther, 1989
Tundra	-	0.017		resinas	0-10	365 -	Binkley et al., 1994
Bosque de pino	600	0.747		bolsas	0-10	30 invierno	Durán et al., 2009
Sabana semiárida	600	0.293		bolsas	0-10	30 época lluvias	Mlambo et al., 2007
Matorral semidesértico	516		0.014	cilindros	0-10	42 bajo acacia	Mathers et al., 2006
Matorral semidesértico	516	0.540		bolsas	0-15	45 bajo Árbol fijador N	López- Robles, 2007
Pastizal semiárido	450	0.133		cilindros	0-15	45 -	Huang et al., 2007
Pastizal semiárido	438	1.822		bolsas	0-5	30 pastoreo moderado	Shariff et al., 1994
Matorral semidesértico	400	0.420		latas	0-13	28 bajo prosopis	Oliva et al., 1993
Matorral semidesértico	400	0.814		-	-	28 bajo prosopis	Hang et al., 1995
Pastizal semiárido	350		0.013	cilindros	0-10	30 quemado	Zhou et al., 2009
Pastizal semiárido	350	0.250		cilindros	0-10	22 sin pastoreo	Xu et al., 2007
Pastizal semiárido	-	0.411		bolsas	0-10	- bajo prosopis	Mazzarino et al., 1991
Pastizal inducido	-	0.088		-	-	- sucesión temprana	Wedin y Pastor, 1993
Desierto	200		0.022	cilindros	0-20	35 -	Adair et al., 2004
Estepa	168		0.002	cilindros	0-7.5	75 época lluvias	Yahdjian y Sala, 2008
<b>Determinaciones en Laboratorio (Temp. °C)</b>							
Selva	2200	4.320		21	0-5	30 -	Neill et al., 1997
Bosque templado	1000	0.830		ambiente	0-15	30 250 años	Robertson y Vitousek, 1981
Bosque templado	-	0.700		ambiente	0-10	10 -	Cassidy et al., 2004
Pastizal pastoreado	400	0.564		35	0-10	28 pastoreado	Andrioli et al. 2010
Matorral semidesértico	400	0.814		30	-	15 bajo prosopis	Oliva et al., 1993
Chaparral	360		0.025	28	0-10	8 -	Vourlitis et al., 2009
Pastizal semiárido	350	1.814		25	0-2	30 época lluvias	Ford et al., 2007
Desierto Chihuahuense	213	0.771		40	0-10	28 bajo Larrea	Fisher et al., 1987
Desierto Sonorense	193	0.300		25	0-2	7 bajo Larrea	Hall et al., 2009
Desierto Mojave	140		0.115	25	0-10	28 bajo Larrea	Schaeffer et al., 2003

Los valores máximos de tasa de mineralización mostrada en la Tabla 1, tanto *in situ* como potencial, se presentan en los lugares con mayor precipitación, mientras que en regiones áridas y semiáridas los resultados máximos fueron obtenidos en el suelo bajo el dosel de arbustos o árboles (principalmente de la familia de las leguminosas); otro elemento importante es el periodo de análisis de la mineralización, en algunos casos se restringe al periodo con mayor actividad microbiana, por lo que la comparación entre biomas debe de considerar la heterogeneidad espacial y temporal de las zonas áridas y semiáridas, la cual no es tan diferente en lugares con mayor precipitación y cubierta vegetal.

Ningún método provee una estimación exacta de la disponibilidad de nitrógeno; las técnicas de laboratorio no pueden considerar las variaciones en las condiciones de campo entre los sitios de muestreo. Cualquier método debe ser considerado como un índice de disponibilidad en vez de la disponibilidad actual real (Binkley y Vitousek, 1989).

## **2.5. Condiciones que afectan la mineralización**

La mineralización de nitrógeno es afectada por la disponibilidad de carbono y nitrógeno (Schaeffer et al., 2003), la calidad de la materia orgánica es tan importante como la relación carbono/nitrógeno, y la concentración de lignina regula la cantidad y velocidad de la mineralización de nitrógeno (Lajtha y Schlesinger, 1986).

La nitrificación es frecuentemente limitada por la disponibilidad de amonio, también puede ser muy baja o ausente en la presencia de especies con altas concentraciones de compuestos fenólicos. Los compuestos fenólicos pueden tener diferentes efectos sobre el ciclo del nitrógeno (Horner et al., 1988), la disminución de la tasa de nitrificación puede ser debida a la disminución en la disponibilidad de amonio impuesta por los compuestos fenólicos, o al incremento en la inmovilización microbiana de nitrógeno a través del uso de compuestos fenólicos como sustratos de carbono (Schimel et al., 1996).

En zonas áridas, la actividad microbiana es frecuentemente limitada por la humedad (Austin et al., 2004), por lo que la tasas de mineralización e inmovilización de nitrógeno están ligadas a los pulsos de precipitación (Fisher et al., 1987) y entrada de materia orgánica; las sequías periódicas resultan en biomasa muerta de microorganismos que sirve de reservorio (Whitford, 2002) y dejan disponibles nutrientes para las plantas u otros microorganismos.

Se menciona que en las zonas áridas y semiáridas donde se presentan los niveles más bajos de materia orgánica del suelo comparándolo con otros biomas (Stevenson, 1994), a lo cual contribuye la baja densidad de plantas que condiciona su aporte de materia orgánica al suelo. En el desierto de Mojave, Rundel y Gibson (1996) estimaron 6.5 kg de nitrógeno  $\text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$  mineralizado.

La tasa de mineralización no siempre cambia en gradientes de humedad, debido a que la productividad primaria neta, la materia orgánica del suelo, la biomasa microbiana y la inmovilización de nitrógeno del suelo también cambian con la precipitación (Epstein et al., 2006) por lo cual es importante considerar el nitrógeno total y disponible del suelo para comparar entre gradientes.

Los dos reservorios más importantes para el nitrógeno inorgánico son en el crecimiento nuevo de las plantas y en la biomasa de los microorganismos del suelo (Vitousek y Matson, 1985).

## **2.6. Tipos funcionales de plantas y Nitrógeno**

Los tipos funcionales de plantas se pueden definir como conjuntos de especies que muestran respuestas similares al ambiente que las rodea y efectos similares sobre el funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido, 1997). Los tipos funcionales nos pueden dar una idea de los procesos que ocurren en los ecosistemas, y su cuantificación define la diversidad funcional. La diversidad funcional afecta procesos como la productividad primaria neta aérea, ciclos del agua y nutrientes, formación y retención de suelo, etc. (Díaz et al., 2006).

Adicionalmente, las características de los tipos funcionales afectan el suministro de nutrientes a través de sus efectos en exudados de las raíces, microambiente y calidad de la hojarasca (Chapin et al., 2002). Los exudados de las raíces son compuestos que pueden propiciar o reducir la mineralización. Con la sucesión a través del tiempo, la vegetación modifica la temperatura, la humedad del suelo y la calidad y cantidad de hojarasca que entra al sistema (Lambers et al., 1998) es por eso, que la presencia de un árbol o arbusto en los desiertos favorece la acumulación de nutrientes bajo su dosel. Respecto al ciclo del nitrógeno, las plantas con características que permiten la fijación microbiana de nitrógeno atmosférico impactan el suelo (Canadell et al., 2007), favoreciendo un mayor contenido de nitrógeno en hojarasca y posteriormente su mineralización en el suelo, por lo que es de gran importancia para el nitrógeno del suelo de zonas áridas la presencia de tipos funcionales que fijan nitrógeno.

## 2.7. Islas de Fertilidad

Las islas de fertilidad en zonas áridas y semiáridas se forman bajo el dosel de árboles y arbustos, con suelos que contienen mayor humedad, nutrientes, incluyendo el nitrógeno disponible (García-Moya 1970; Stubbs y Pyke, 2005) y microclima, en comparación con los espacios abiertos o interespacios. Varios mecanismos se han propuesto para explicar la formación de islas de fertilidad en las comunidades del desierto, como la acumulación de residuos en las plantas favoreciendo las comunidades microbianas (Garner y Steinberger, 1989), la fijación de nitrógeno por simbiosis en la raíz incrementando el nitrógeno en las islas de fertilidad que se desarrollan debajo de leguminosas y el acceso a agua subterránea por plantas freatofitas (Whitford, 2002). En varios desiertos del mundo se han documentado islas de fertilidad bajo el dosel de árboles o arbustos con mayor contenido de nitrógeno: en el Sonorense (Schlesinger et al. 1996), de Mojave (Ewing et al., 2007), Chihuahuense (Kieft et al., 1998), así como en Argentina en la región del Chaco (Oliva et al., 1993) y en África en el Kalahari (Wang et al., 2009), en la Tabla 2 se presentan resultados de varios autores con el valor máximo reportado por cada uno de la tasa de mineralización entre árboles o arbustos formadores de islas de fertilidad y sus espacios abiertos adyacentes. La distribución de plantas en zonas áridas no es uniforme (Bolton et al., 1990), existe vegetación perenne que propicia un microclima y anuales que sólo prosperan en periodos favorables para su crecimiento, como es el caso en el desierto de Mojave, donde se ha estudiado como el arbusto gobernadora (*Larrea tridentata*) favorece islas de fertilidad, y acumula bajo su dosel mayor concentración de nutrientes, capacidad para retener agua y actividad microbiana. Las comunidades microbianas son más grandes, diversas y reciclan nitrógeno más eficientemente que los microorganismos de los espacios abiertos (Ewing et al., 2007).

Al norte del desierto Chihuahuense han ocurrido cambios de pastizal a matorral desértico de gobernadora, los nutrientes se han redistribuido en islas de fertilidad, comparando estos dos tipos de vegetación, en ambos, bajo pasto y bajo *Larrea* hay mayor contenido de nutrientes que en los espacios abiertos, y *Larrea* concentra aún más que los pastos, sin embargo, como el pasto tiene una mayor cobertura, los recursos disponibles por superficie son mayores en el pastizal (Kieft et al., 1998).

La presencia de leguminosas leñosas en el desierto Sonorense, favorece la formación de suelos más fértiles bajo su dosel al incrementar la cantidad de nitrógeno. En la parte de California de este desierto, se encontraron cantidades muy elevadas de nitrato bajo el dosel de mezquite por la disminución de procesos de lixiviación y desnitrificación debido a la aridez (Virginia y Jarrell, 1983). En la parte central de Arizona se encontró bajo el dosel de *Prosopis velutina* mayor contenido de materia orgánica y mineralización neta de nitrógeno (Schade y Hobbie, 2005).

Las islas de fertilidad en ecosistemas desérticos también son favorecidas por el movimiento de agua a través de procesos físicos y biológicos (Schlesinger y Pilmanis, 1998). El acceso a aguas subterráneas de plantas freatofitas como *Prosopis velutina* lleva a cambios en los procesos biogeoquímicos del suelo (Schade y Hobbie, 2005). La productividad de plantas que tienen acceso a aguas subterráneas es mucho mayor que la que se podría obtener con los niveles de precipitación de algunos desiertos, en los mezquiales de California; dentro del desierto Sonorense, la precipitación promedio anual es de 70 mm, sin embargo la biomasa aérea de los mezquiales de esa región es de 13,000 kg por hectárea con una productividad anual de 3,700 kg por hectárea. Esa gran productividad es posible gracias al acceso a aguas subterráneas, a la simbiosis con microorganismos fijadores de nitrógeno y la dinámica de los procesos de mineralización de nitrógeno (Rundel et al., 1982).

Fuera del dosel de las islas de fertilidad, los procesos de mineralización son contrastantes y propician la heterogeneidad biológica y funcional en los ecosistemas áridos y semiáridos (Tabla 2). Existe aparentemente un patrón de gran importancia en esos ecosistemas, dado que en un número importante de estudios se han determinado mayores tasas de mineralización neta de nitrógeno bajo árboles y arbustos, en particular de leguminosas, que las encontradas en el interespacio cercano desprovisto de vegetación leñosa (Tabla 2). La heterogeneidad del paisaje ocasionado por las islas de fertilidad, resulta en diferencias de nutrientes del suelo, microclima y microorganismos en las zonas áridas, y ocasiona que a lo largo del paisaje la mineralización de nitrógeno sea marcadamente diferente. La heterogeneidad espacial es una característica importante y clave para entender el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos, en particular los procesos de dinámica y mineralización neta del nitrógeno.

Tabla 2. Nitrógeno Total, Disponible y Mineralización neta bajo el dosel e interespacio.

Vegetación	Características	Nitrógeno			profundidad (cm)	Precipitación (mm)	Referencia
		Total (%)	Disponible ( $\mu\text{g g}^{-1}$ )	Tasa de mineralización ( $\text{mg N kg suelo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ )			
<b>In situ:</b>							
Sabana semiárida	Árbol grande		<b>7.150</b>	<b>0.293</b>	0-10	600	Mlambo et al., 2007
Sabana semiárida	Interspacio		3.100	0.124	0-10	600	Mlambo et al., 2007
Desierto Sonorense	Árbol Leguminosa		<b>9.760</b>	<b>0.540</b>	0-15	516	López- Robles, 2007
Desierto Sonorense	Interspacio		6.310	0.140	0-15	516	López- Robles, 2007
Semidesierto el Chaco	Árbol		<b>6.000</b>	<b>0.316</b>	0-13	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Interspacio		5.000	0.192	0-13	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Árbol Leguminosa		<b>12.000</b>	<b>0.420</b>	0-13	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Interspacio		5.000	0.220	0-13	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Árbol Leguminosa	<b>0.210</b>	<b>25.300</b>	<b>0.814</b>	-	400	Hang et al., 1995
Semidesierto el Chaco	Interspacio	0.190	9.100	0.518	-	400	Hang et al., 1995
Semidesierto el Chaco	Arbusto <i>Larrea</i>			<b>0.260</b>	0-10	-	Mazzarino et al., 1991
Semidesierto el Chaco	Interspacio			0.181	0-10	-	Mazzarino et al., 1991
<b>En Laboratorio:</b>							
Semidesierto el Chaco	Árbol			<b>0.489</b>	-	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Interspacio			0.354	-	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Árbol Leguminosa			<b>0.814</b>	-	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Interspacio			0.329	-	400	Oliva et al., 1993
Desierto Chihuahuense	Arbusto <i>Larrea</i>	<b>0.039</b>		<b>0.771</b>	0-10	213	Fisher et al., 1987
Desierto Chihuahuense	Interspacio	0.035		0.479	0-10	213	Fisher et al., 1987
Desierto Sonorense	Arbusto <i>Larrea</i>		<b>12.200</b>	0.300	0-2	193	Hall et al., 2009
Desierto Sonorense	Interspacio		4.900	0.300	0-2	193	Hall et al., 2009

La mayoría de los trabajos reportados en la Tabla 2, además de tener mayor tasa de mineralización bajo árboles ó arbustos, también mostraron valores mayores de nitrógeno disponible (la suma de amonio mas nitrato) y nitrógeno total. Algunos estudios, incluso han encontrado mayor nitrógeno disponible bajo el dosel de *Larrea* (Hall et al., 2009) aunque la tasa de mineralización potencial para *Larrea* e interespacio fue similar. Tanto los datos de evaluaciones *in situ* como potenciales mostraron las mismas tendencias. Lo anterior confirma la importancia determinante de la especie o tipo funcional presente, en el aporte de nitrógeno al suelo y mineralización de nitrógeno en los ecosistemas de zonas áridas y semiáridas. Aún los interespacios cercanos a una leguminosa mostraron más nitrógeno en el suelo que los interespacios cercanos a árboles no leguminosas (Oliva et al., 1993). Una misma tendencia se muestra previo a la lluvia y posterior a ella (Lopez-Robles, 2007; Hang et al., 1995).

La Tabla 2 muestra evidencias de que las especies de plantas presentes influyen el contenido de nitrógeno del suelo, y que la presencia de ciertos tipos de cubierta vegetal en ecosistemas de zonas áridas, favorece el contenido de nitrógeno total, disponible y la tasa

de mineralización de nitrógeno, de acuerdo a las características funcionales de las especies existentes.

## 2.8. Perturbación de la cubierta vegetal

En la Tabla 3 se muestra la tasa neta de mineralización en vegetación natural y perturbada de zonas áridas y semiáridas de varios autores. En forma general, la vegetación natural presenta mayores tasas de mineralización neta de nitrógeno, con las excepciones en el trabajo de Oliva et al. (2003) donde la perturbación era reciente y quizás el efecto sobre los procesos de mineralización aún no se mostraba, y en el trabajo de Hang (et al., 1995) donde la área desmontada presenta mayor tasa de mineralización en un año lluvioso, sin embargo en un año con lluvias por debajo del promedio, la vegetación natural presentó mayor tasa de mineralización.

En cuanto a la mineralización neta potencial, se presenta la misma tendencia de mayor mineralización en el suelo de la vegetación natural, aunque la diferencia no es tan grande, porque en esta técnica se igualan las condiciones de humedad y temperatura; lo cual explica la importancia del microclima, es decir humedad y temperatura en el suelo que favorece la vegetación presente y que se ve modificada con la perturbación.

Tabla 3. Tasa neta de mineralización de nitrógeno en vegetación natural y perturbada.

Vegetación	Características	Tasa de mineralización (mg N kg suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	Profundidad (cm)	Precipitación (mm)	Referencia
<b><u>in situ</u></b>					
Bosque de pino	Natural bajo <i>Pinus</i>	<b>0.747</b>	0-10	600	Durán et al., 2009
Bosque de pino	Quemado bajo <i>Pinus</i>	0.165	0-10	600	Durán et al., 2009
Desierto Sonorense	Natural Árbol fijador	<b>0.540</b>	0-15	516	López- Robles, 2007
Desierto Sonorense	Desmorte 20 años Árbol fijador	0.400	0-15	516	López- Robles, 2007
Pastizal de la Pampa	Excluido	<b>0.234</b>	0-10	400	Andrioli et al. 2010
Pastizal de la Pampa	Pastoreado	0.207	0-10	400	Andrioli et al. 2010
Semidesierto el Chaco	Natural <i>Prosopis</i>	0.420	0-13	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Desmorte reciente bajo <i>Prosopis</i>	<b>0.481</b>	0-13	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Natural año lluvioso bajo <i>Prosopis</i>	0.739	-	400	Hang et al., 1995
Semidesierto el Chaco	Desmorte año lluvioso bajo <i>Prosopis</i>	<b>0.857</b>	-	400	Hang et al., 1995
Semidesierto el Chaco	Natural año seco bajo <i>Prosopis</i>	<b>0.814</b>	-	400	Hang et al., 1995
Semidesierto el Chaco	Desmorte año seco bajo <i>Prosopis</i>	0.704	-	400	Hang et al., 1995
<b><u>Laboratorio</u></b>					
Semidesierto el Chaco	Natural bajo <i>Prosopis</i>	<b>0.539</b>	-	400	Oliva et al., 1993
Semidesierto el Chaco	Desmorte reciente bajo <i>Prosopis</i>	0.350	-	400	Oliva et al., 1993
Pastizal semiárido	Natural	<b>1.814</b>	0-2	350	Ford et al., 2007
Pastizal semiárido	Quemado	1.739	0-2	350	Ford et al., 2007

La eliminación de la cubierta vegetal por perturbaciones como pastoreo excesivo por el ganado, desmonte o por fuego, afecta los procesos y el funcionamiento del ecosistema, resultando en modificaciones que pueden llevar a disminuir el contenido de nitrógeno del suelo con el paso del tiempo por pérdidas de nitrógeno del ecosistema (Tabla 3).

## **2.9. Aportes de la hoja y Reabsorción de Nutrientes**

La importancia de la caída de las hojas y renovación de raíces en el ciclo de los nutrientes consiste en que retorna materia orgánica y elementos minerales, que constituye el principal proceso de transferencia de nutrientes al suelo y puede llegar a ser de más del 90% del nitrógeno absorbido por las plantas (Chapin et al., 2002). Los nutrientes que pasan al suelo desde la planta pueden reducirse por el proceso de reabsorción o retranslocación de nutrientes, lo cual consiste en la hidrólisis de los nutrientes contenidos en la hoja senescente, en la célula se desintegra el cloroplasto que contiene más de 70 % de la proteína de la hoja, metabólicamente la fotosíntesis es reemplazada por el catabolismo de cloroplastos y macromoléculas, con el posterior transporte de los productos resultantes a tejidos en crecimiento o hacia zonas perennes de la planta, donde son almacenados hasta su posterior utilización (Gan y Amasino, 1997). Las plantas reabsorben en promedio la mitad de su contenido foliar de N antes de la caída de la hoja (Aerts 1997), aunque la eficiencia en la reabsorción es muy variable.

En diferentes regiones climáticas, la descomposición de la hojarasca de árboles y arbustos siempre verdes es más lenta que de los deciduos, esto se debe a la baja concentración de nutrientes en los perennifolios y a la presencia de lignina y otros compuestos secundarios (Wedin, 1999; Aerts y Chapin III, 2000).

La producción de hojarasca en la parte central del Desierto Sonorense presenta gran variación espacial, debido a los cambios en composición y estructura de la vegetación. En los lugares más productivos, como los arroyos (región ribereña), acumularon  $357 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , mientras que las planicies solo 60 g y los matorrales de ladera 157 g (Martínez-Yrizar et al., 1999); esa producción de hojarasca que se presentó en otoño y primavera, y muestra la heterogeneidad tanto temporal como espacial del aporte de hojarasca dentro de una misma región.

## **2.10. Pérdidas de nitrógeno del ecosistema**

En los suelos de zonas áridas las pérdidas de nitrógeno hacia la atmósfera por erosión, volatilización, nitrificación y desnitrificación son altas (Peterjohn y Schlesinger, 1990). La volatilización de amonio ocurre en suelos con pH de 7 o mayores, y como la mayoría de los suelos de los desiertos son básicos (alcalinos), existe un gran potencial de volatilización de amonio en sus suelos (Whitford, 2002), aunque es controlada por la tasa de amonificación (Schlesinger y Peterjohn, 1991). La desnitrificación es un proceso anaeróbico que lo llevan a cabo bacterias, principalmente, algunos hongos y levaduras (Van Spanning et al., 2005), y que consiste en la reducción microbiana de nitrato ( $\text{NO}_3$ ) ó nitrito ( $\text{NO}_2$ ) a óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) ó nitrógeno elemental ( $\text{N}_2$ ). Este proceso es afectado por la inmovilización microbiana, al humedecerse el suelo y en presencia de carbono, los microorganismos incorporan nitrógeno a su biomasa, sin embargo, en suelos bajos en nutrientes se presentan altas tasas de desnitrificación similares a las de suelos de regiones templadas y tropicales, posiblemente debido a los pulsos de secado-humedecimiento en los desiertos (Peterjohn y Schlesinger, 1991), por lo cual cobra especial importancia la presencia de vegetación que aporten carbono al suelo y favorezcan la conservación de nitrógeno en el suelo por inmovilización en biomasa microbiana. La inmovilización microbiana de nitrógeno es un proceso importante documentado en el suelo del Desierto Chihuahuense (Fisher et al., 1987).

Otras pérdidas importantes son por lixiviación. En el subsuelo de desiertos cálidos y matorrales áridos es donde se ha acumulado más nitrógeno biodisponible, aparentemente por lixiviación, a través de miles de años (Walvoord et al., 2003).

## **2.11. Respiración total del suelo**

El suelo es el mayor reservorio de carbono de la biósfera, y está contenido principalmente en la materia orgánica del suelo (Jobbágy y Jackson, 2000). El suelo contiene el doble de carbono que la atmósfera y tres veces que la vegetación (Granier et al., 2000); del suelo surge el principal flujo de carbono de los ecosistemas terrestres a la atmósfera, siendo un componente importante en el balance global de carbono (IPCC, 1996; Schlesinger y Andrews, 2000). Con este balance se puede saber si un ecosistema está capturando carbono

o lo está emitiendo a la atmósfera (Jassal et al., 2007). El intercambio de carbono entre la biosfera terrestre y la atmósfera es uno de los procesos más importantes a ser comprendidos y cuantificados en el contexto del protocolo de Kyoto (IGBP, 1998), dado el incremento en los gases de efecto invernadero y su repercusión en el cambio climático global.

La respiración del suelo es la producción total de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) por unidad de área y de tiempo, en suelos intactos debido a la respiración de microorganismos, de raíces y de micorrizas, y en menor medida por la oxidación química de materia orgánica (Raich y Schlesinger, 1992; Lloyd y Taylor, 1994). Este flujo de  $\text{CO}_2$  es el principal componente del ciclo terrestre del carbono (Raich y Schlesinger, 1992; Raich y Potter 1995). Se estima que las emisiones de  $\text{CO}_2$  por respiración del suelo son diez veces mayores que las emisiones por combustibles fósiles (Schlesinger y Andrews, 2000).

La respiración del ecosistema determina el intercambio neto de carbono del ecosistema (Valentini et al., 2000). El intercambio neto de carbono de los ecosistemas terrestres es el resultado del equilibrio entre la captación por fotosíntesis y la pérdida por respiración. En condiciones favorables, el flujo neto de los ecosistemas está dominado por la fotosíntesis durante el día y por la respiración por la noche. La influencia del clima y la duración de la época de crecimiento puede en algunos casos cambiar el ecosistema terrestre de sumidero a una fuente de carbono (Lindroth et al., 1998; Oechel et al., 1993). La mayoría del carbono fijado en el tejido de las plantas por la actividad fotosintética, es eventualmente incorporado al suelo como materia orgánica con los aportes de hojarasca, raíces y cuando la misma planta muere. La materia orgánica es posteriormente mineralizada por los microorganismos del suelo, liberando nutrientes que quedan disponibles para ser tomados nuevamente por plantas y/o microorganismos.

Pequeños cambios en la respiración del suelo de grandes regiones puede afectar seriamente las concentraciones de  $\text{CO}_2$  atmosférico, con sus repercusiones en el calentamiento global (Schlesinger y Andrews, 2000). La respiración del suelo de un ecosistema presenta variación espaciotemporal, siendo controlada principalmente por la tasa de producción de  $\text{CO}_2$  por los organismos vivos del suelo, pero modificado por factores que influyen el movimiento del  $\text{CO}_2$  en el suelo (Raich y Schlesinger, 1992). Se considera a los factores

ambientales temperatura y humedad, los que más afectan la respiración del suelo, al afectar la productividad del ecosistema y la descomposición–mineralización.

La respiración del suelo también es afectada por el suministro de sustratos de carbono, que a su vez dependen de la fotosíntesis del dosel, traslocación, ciclos biogeoquímicos en la rizósfera y el mantillo en la superficie del suelo (Bingham y Stevenson, 1993). Se estima que las plantas envían del 35 al 80 % del carbono fijado por fotosíntesis a las raíces para su producción, las micorrizas y los exudados radicales (Raich y Nadelhoffer 1989).

La tasa de respiración del suelo es un parámetro que se ha usado para estimar la actividad biológica en el suelo de los ecosistemas terrestres (Lundegardh, 1927; Kucera y Kirkham, 1971), dado que provee un índice de la tasa de mineralización de la materia orgánica y de la actividad de los microorganismos del suelo (Ewel et al., 1987).

Algunos estudios han encontrado una relación positiva entre la respiración del suelo, la temperatura (Singh y Gupta, 1977; Raich y Schlesinger 1992), la humedad y el uso de suelo (Dugas, 1993; Lloyd y Taylor 1994; Marra y Edmonds, 1996). La vegetación tiene gran influencia en la temperatura y humedad del suelo, adicionalmente por sus aportes de materia orgánica, su cantidad y calidad, tiene también efecto directo en la respiración del suelo (Giardina y Ryan, 2000).

El cambio de vegetación arbórea debido al desmonte y siembra de zacates, puede afectar las propiedades biológicas del suelo al cambiar el microclima, la cantidad y calidad de hojarasca, afectando los microorganismos del suelo (Raich y Tufekciogul, 2000). A pesar de lo mucho que se ha hecho en cuanto a respiración, el conocimiento de sus procesos aun es incompleto (Raich y Potter, 1995).

Se han utilizado varios métodos para medir la respiración del suelo, como métodos de absorción alcalina, donde el CO<sub>2</sub> es absorbido por una solución caustica en una cámara estática cerrada; métodos de flujo abierto infrarrojo, donde el aire del ambiente fluye a la cámara y el flujo de CO<sub>2</sub> es calculado por la diferencia de concentración de entrada y de salida; el método de cámara cerrada, donde el CO<sub>2</sub> en una cámara cerrada es muestreado periódicamente y el flujo es calculado por la tasa de incremento de CO<sub>2</sub> concentrada en la

cámara; y los más utilizados son los métodos de cámara cerrada dinámica, donde el aire circula a través de la cámara y el analizador de gas regresando a la cámara (Ryan y Law, 2005).

## **2.12. Establecimiento de sabanas de zacate buffel en Sonora**

El Zacate Buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link; sin = *Cenchrus ciliaris* L.) es originario de partes cálidas de África, Madagascar e India y ha sido ampliamente utilizado en regiones semiáridas del mundo (Philips y Comus, 2000). A Norte América se introdujo como alternativa para recuperar áreas degradadas, evitar erosión y aumentar la producción de alimento para el ganado bovino, primeramente a Texas en Estados Unidos (Cox, 1991) y en 1957 se introdujo al estado de Sonora, México (Patrocipes, 1995). Se estima que el buffel ocupa cerca de 10 millones de hectáreas en el sudoeste de Estados Unidos y norte de México (Cox, 1991), de las cuales alrededor de 1.6 millones de hectáreas han sido desmontadas y sembradas con este zacate en el estado de Sonora (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006). Esta rápida expansión estuvo apoyada por subsidios gubernamentales, mediante programas de apoyo ganadero donde se otorgaba de 30 a 100% del costo de la transformación a sabana (Bravo-Peña et al., 2010), y se llevo a cabo sin investigación previa que contemplara aspectos ecológicos (Burquez-Montijo et al., 2002) y de funcionamiento del ecosistema (Castellanos et al., 2002).

Inicialmente para sembrar buffel se eliminaba toda la vegetación con un desmonte mediante maquinaria pesada, lo cual dejaba el suelo expuesto a la erosión (Johnson y Navarro, 1992). Posteriormente se estableció como medida para sembrar buffel el dejar una franja de 25 m de ancho en las orillas de los arroyos. Otra opción utilizada fue desmontar en franjas de 20 a 70m, eliminando vegetación en bloques en sentido contrario a la pendiente (Patrocipes, 1995). Hoy en día las siembras de buffel deben llevarse a cabo solo en los espacios abiertos y no eliminar la vegetación arbórea ni cactáceas columnares. Sin embargo muchas siembras se realizan de manera clandestina sin seguir la norma oficial para este fin (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006).

El establecimiento inicial de una siembra de buffel no ha sido fácil, el porcentaje de siembras establecidas exitosamente es bajo (Castellanos et al. 2002), de hecho se menciona

entre rancheros esta dificultad y se justifica con la expectativa de incrementar al triple la capacidad de carga al sembrar buffel con la frase "el buffel cuando pega pega".

Una vez establecida la sabana de buffel, con el paso de los años han presentado problemas de deterioro, disminuyendo la densidad y cobertura de plantas, lo cual resulta en la producción de forraje por hectárea muy por debajo de la expectativa inicial, lo que ha llevado a incluir en los últimos años el concepto de "rehabilitación" de las sabanas de buffel (Ibarra-Flores et al., 2004), en algunos casos consiste en volver a preparar el suelo con subsoleo y sembrar nuevamente. Ante esta situación los subsidios gubernamentales han apoyado en los últimos años cada vez más al concepto de rehabilitación de sabanas deterioradas que a la apertura de nuevas sabanas. Este deterioro de la sabana inducida algunas instancias lo atribuyen a la sobre utilización por sobre carga animal (Patrocipes, 1995), en promedio 60% de sobrecarga y en algunos casos hasta 400% (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006). Mientras que otra posibilidad es que con esa perturbación ocurrieran cambios irreversibles en el funcionamiento del ecosistema ante la sustitución de comunidades muy diversas por prácticamente un monocultivo con baja diversidad (Castellanos et al., 2002; Burquez-Montijo et al., 2002; Lovich y Brainbridge, 1999), adicionalmente los patrones de sucesión en zonas áridas y semiáridas son muy lentos o están ausentes (Shreve, 1929; Lovich y Brainbridge, 1999). Lo anterior puede haber contribuido a que gran parte de esas sabanas fracasaran y se deterioraran, resultando en una disminución en la cobertura de zacate buffel, con áreas de suelo desnudo con problemas de erosión.

La sucesión ecológica en algunas áreas sembradas con buffel ha llevado a que especies naturales regresen y colonicen con el paso de los años, han recibido el nombre de "especies invasoras" (Patrocipes, 1995), algunas de las especies mencionadas como pioneras en la sucesión son el chirahui (*Acacia cochliacantha*), la rama blanca (*Encelia farinosa*), la vinorama (*Acacia farnesiana*), la uña de gato (*Mimosa laxiflora*), el romerillo (*Baccharis sarothroides*), la gobernadora (*Larrea tridentata*), la chicura (*Ambrosia ambrosioides*), el pintapan (*Abutilon abutiloides*), la choya (*Opuntia* sp.) y el mezquite (*Prosopis juliflora*; Patrocipes, 1995; Philips y Comus, 2000).

### **III. HIPOTESIS**

La eliminación de la mayor parte de la cubierta vegetal para sembrar sabanas de buffel reduce la diversidad de especies y la diversidad funcional de las plantas, induciendo cambios en la funcionalidad del ecosistema, que impactan negativamente en el mediano plazo la fertilidad del suelo medidos como la concentración de amonio y de nitrato, así como en la tasa neta de mineralización de nitrógeno, al modificar el ciclo del nitrógeno y carbono, afectando los procesos biogeoquímicos del ecosistema y reduciendo la actividad metabólica como respiración del suelo.

## **IV. OBJETIVOS**

### **4.1. Objetivo General**

Estudiar los cambios en la diversidad funcional de las plantas en el ecosistemas con vegetación natural y sabana de zacate buffel, y cómo éstos modifican la dinámica del nitrógeno y respiración del suelo en un matorral subtropical de la región central de Sonora.

#### **4.1.1. Objetivos Particulares**

- Describir la diversidad de especies de plantas y de los grupos funcionales de vegetación en condiciones naturales y modificada a sabana de buffel.
- Cuantificar la concentración estacional de amonio y nitrato en el suelo, el comportamiento estacional de la tasa neta de amonificación, nitrificación, la mineralización de nitrógeno y la respiración del suelo asociados a los patrones de humedad, en los ecosistemas mencionados.
- Relacionar los cambios en grupos funcionales de plantas con la concentración y los procesos de mineralización del nitrógeno y respiración del suelo.

## V. MATERIALES Y METODOS

### 5.1. Área de estudio

El área de estudio se ubica en la región central de Sonora (Figura 2), en un predio privado, aproximadamente en  $28^{\circ}44'45''$  latitud Norte y  $110^{\circ}30'33''$  longitud Oeste. En el se lleva a cabo la cría de bovinos de carne. La sabana de buffel fue convertida hace 25 años aproximadamente (Juan Dueñas, capataz del rancho, com. pers.) y se puede apreciar que se empleo un desmonte selectivo donde se dejo algunos árboles en pie. Tanto la vegetación natural como la sabana se encuentran divididas en potreros, lo que permite que se lleve a cabo un pastoreo rotacional de bovinos, donde hay periodos de utilización de la vegetación y periodos de descanso.

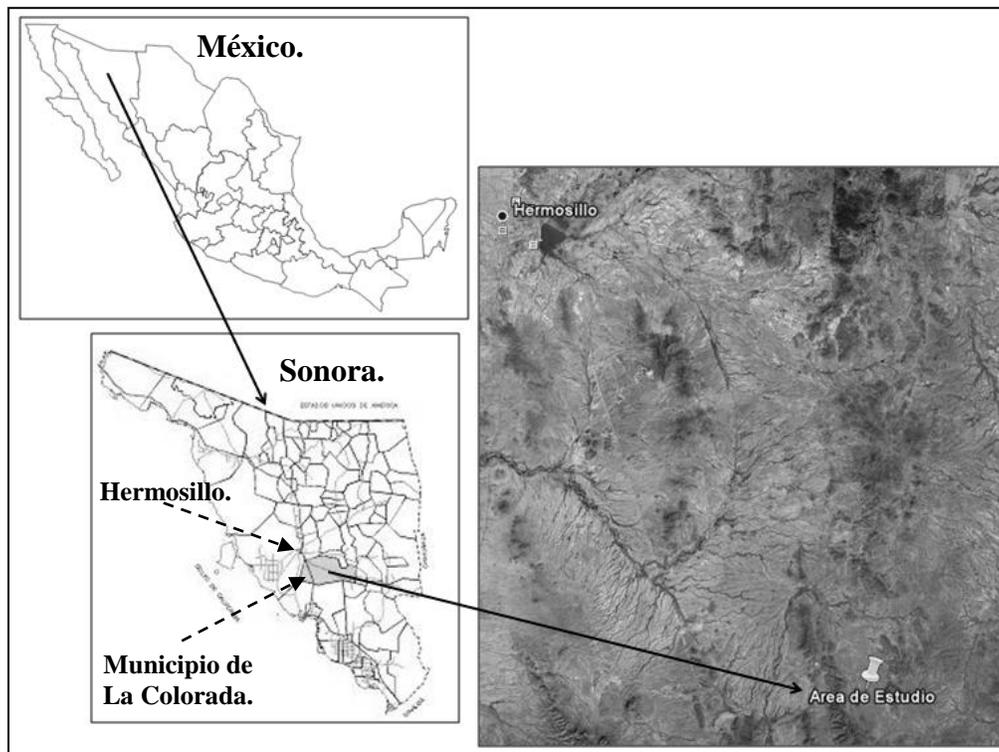


Figura 2. Localización del área de estudio en el municipio de la Colorada Sonora, México (Gobierno de Sonora, 2005; Google earth).

En esta región el clima se clasifica como seco semicálido, caracterizado por precipitación media anual de 340 mm, con periodos de precipitaciones bajas la mayor parte del año y lluvias veraniegas que excedentes en julio y agosto; temperatura media anual de 20.6°C, y máximas y mínimas anuales de 30.2 y 15.2 °C respectivamente; con una evapotranspiración potencial anual de 2360 mm, determinada mediante un tanque de evaporación A (Figura 3; Comisión Nacional del Agua, 2005).

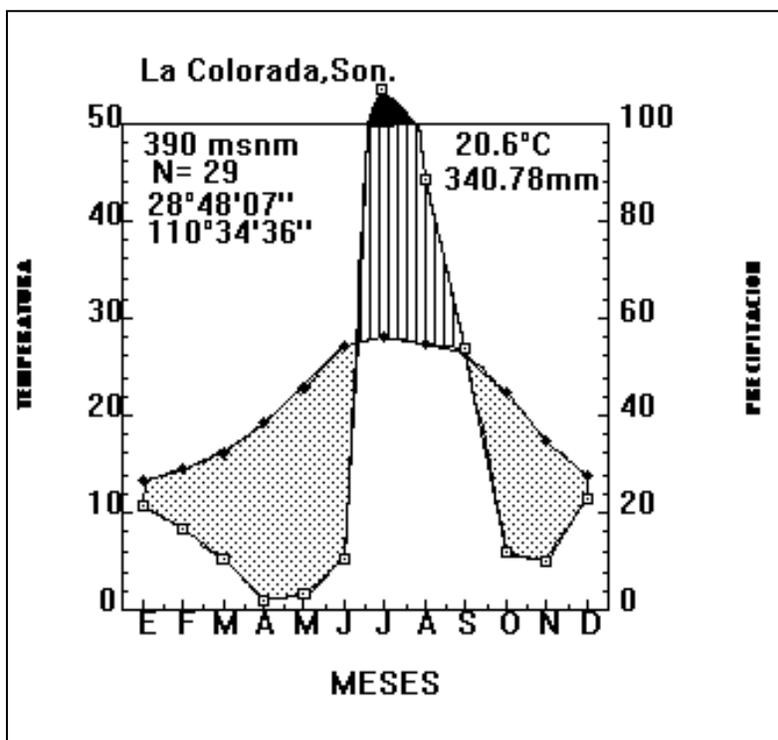


Figura 3. Temperatura y Precipitación promedio anual de La Colorada Sonora (Comisión Nacional del Agua, 2005).

En esta región existe una zona de transición entre vegetación de matorral mediano subinerme a matorral subtropical (INEGI, 1988), aunque una superficie del territorio se ha modificado a sabanas de zacate Buffel.

## 5.2. Tipos funcionales

La determinación de tipos funcionales requiere información de la diversidad de especies presentes, su cobertura e información de características de interés de las plantas presentes, que impactan el funcionamiento del ecosistema. La diversidad de especies se obtuvo

mediante el muestreo al azar de 8 relevés (cuatro para vegetación natural y cuatro para sabana de buffel), donde cada relevé consta de un rectángulo 2000m (50 por 40). Dentro de cada rectángulo se enlistó la vegetación arbórea, arbustiva y herbácea presente, y se cuantificó la cobertura de las mismas durante el verano de 2009. La estimación de cobertura realizó mediante la escala de Braun-Blanquet (Westhoff y Van der Maarel, 1978):

5 (75-100%), 4 (50-75%), 3 (25-50%), 2 (5-25%), 1 (1-5%), • (<1%), r (rara-solitaria).

De las especies presentes se obtuvo información de la literatura relacionada con varias características que están relacionadas con la ecofisiología de cada especie (Tabla 4). Con la información obtenida se realizó un análisis multivariado de componentes principales, con ayuda del software Minitab versión 15 (Minitab Inc., 2007). Con estos resultados se infirieron los grupos funcionales de plantas presentes.

Tabla 4. Características recopiladas de las especies presentes.

Característica	Variables ordinales evaluadas
Historia de vida	1 anual, 2 bianual o 3 perenne.
Forma de crecimiento	1 trepadora, 2 gramínea, 3 herbácea, 4 subarbusto, 5 arbusto o 6 árbol.
Tipo de tallo	1 con hoja, 2 estolonífero, 3 amacollado, 4 fotosintético, 5 roseta, 6 leguminosa o 7 sarcocauléscente.
Fenología	1 sin pico evidente, 2 invierno, 3 primavera o 4 verano.
Altura del dosel	1 bajo o 2 alto.
Vía fotosintética	1 C3, 2 C4 o 3 CAM.
Duración de la hoja	1 caducifolia o 2 perennifolia.
Tamaño de la hoja	1 microfila o 2 mesofila.
Grosor de la hoja	1 delgada o 2 gruesa.

### 5.3. Mineralización de nitrógeno

Se muestrearon suelos bajo dos tipos de cubierta vegetal, tanto en la comunidad natural como en la sabana de buffel. Dentro de cada tipo de cubierta vegetal, se eligieron puntos de muestreo (10 puntos en lo natural y 15 puntos en la sabana) buscando capturar la

heterogeneidad espacial de recursos en zonas áridas y semiáridas, para evaluar concentración de nitrógeno disponible y respiración total del suelo. Los puntos de muestreo se presentan en la Figura 4, en la cubierta vegetal natural fueron en el suelo bajo el dosel de palo fierro (*Olneya tesota*; PFN) e interespacios adyacentes sin vegetación arbustiva o arbórea (ISN); Los muestreos en la sabana de buffel, se hicieron también bajo palo fierro (PFB) e interespacios (ISB), pero además bajo el dosel de plantas del zacate buffel (BB). En total por mes se muestrearon 5 palo fierros y 5 interespacios en el ecosistema natural; y en la sabana 5 palo fierros, 5 interespacios y 5 puntos bajo el dosel de buffel; las 5 muestras de cada categoría se consideraron replicas (5 réplicas de PFN, 5 ISN, 5 PFB, 5 ISB y 5 BB); durante todo el periodo de muestreo se muestrearon los mismos árboles, las mismas áreas abiertas y las mismas áreas de buffel.

Las muestras de suelo para análisis de nitrógeno se obtuvieron mensualmente de junio de 2009 a marzo de 2010. El muestreo de suelo se llevo a cabo con un nucleador cilíndrico de 5cm de diámetro, se colecto todo el suelo de 0 a 10 cm de profundidad, previamente habiendo retirado el mantillo. En cada sitio y para cada réplica se obtuvieron dos submuestras homogéneas, una se llevó al laboratorio y se conservó en la oscuridad a 4°C; la segunda se enterró inmediatamente de nuevo en el sitio de muestreo, dejándola incubar por 30 días siguiendo el protocolo establecido por Eno (1960). Ambas muestras se tamizaron con una malla de 2 mm. Se determinó el porcentaje de humedad, utilizando el método gravimétrico. Se cuantificó el nitrógeno disponible, tanto en forma de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) como de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), mediante extracción con KCl 2 N, de muestras frescas de suelo. Los extractos fueron filtrados en papel Whatman no 1, tratados con hipoclorito-fenol (Robertson et al., 1999) y cuantificada la concentración de ambos componentes por colorimetría con un Auto - Analizador Bran – Luebbe III (Norderstedt, Alemania) en el Laboratorio de biogeoquímica de suelos del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM en Morelia, Michoacán, México. Los resultados se obtuvieron en partes por millón (ppm), se corrigieron a base seca y se convirtieron a  $\mu\text{g}$  de nitrógeno (amonio y nitrato, respectivamente) por gramo de suelo.

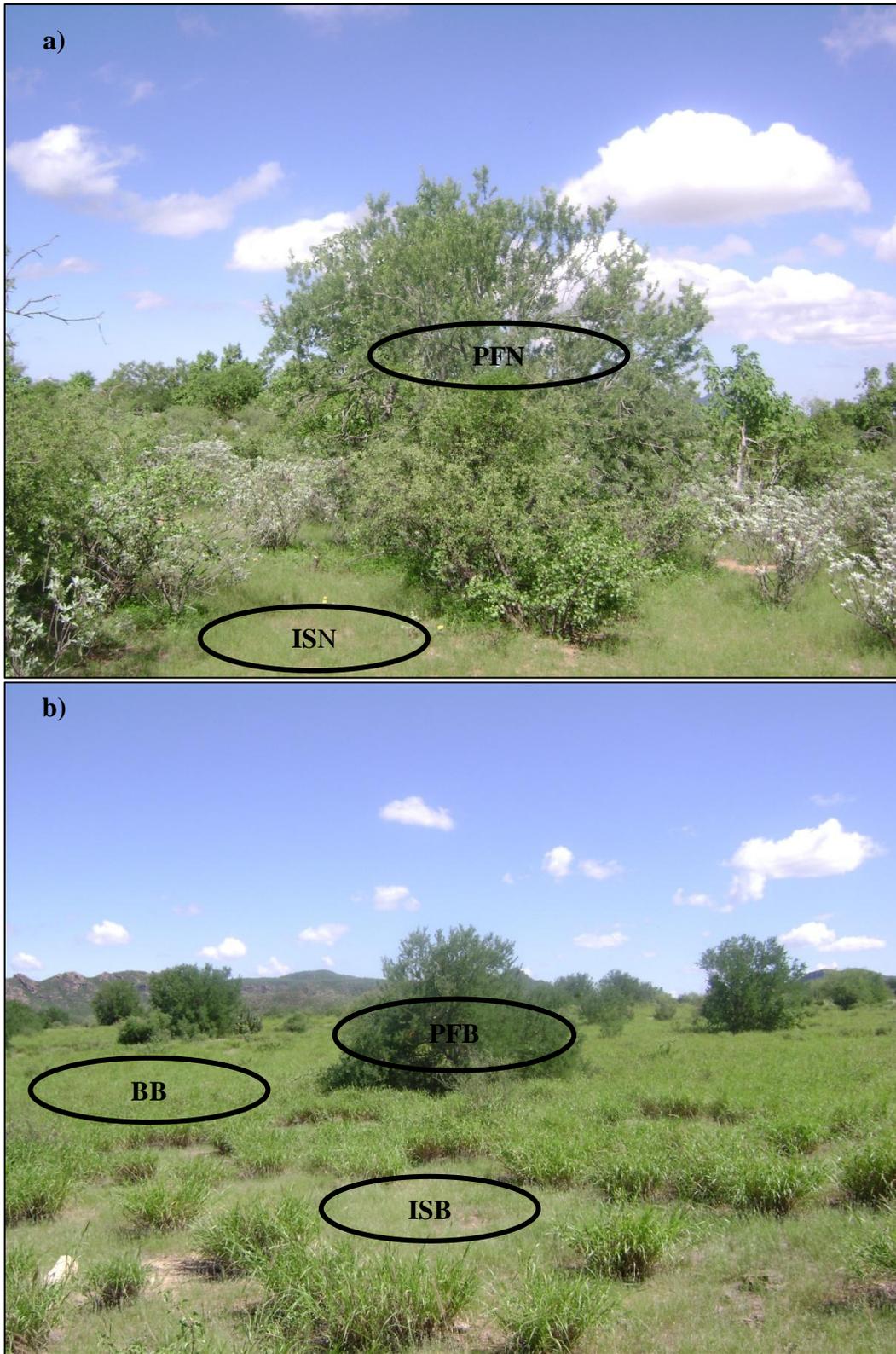


Figura 4. Puntos de muestreo en el suelo de vegetación natural (a) y sabana (b) el 5 de septiembre de 2009.

La tasa de mineralización neta (TMN) *in situ* de nitrógeno se obtuvo restando la suma de amonio y nitrato incubado a la suma de amonio y nitrato inicial y dividiendo entre el número de días de incubación (Binkley y Vitousek, 1989), como se muestra en la siguiente fórmula:

$$\text{TMN} = \frac{(\text{Amonio Incubado} + \text{Nitrato Incubado}) - (\text{Amonio Inicial} + \text{Nitrato Inicial})}{\text{Número de días de incubación}}$$

La tasa de amonificación neta *in situ* se obtuvo restando el amonio incubado al amonio inicial y dividiendo entre el número de días de incubación, lo mismo se hizo para calcular la tasa de nitrificación neta *in situ* restando el nitrato incubado al nitrato inicial y dividiendo entre el número de días de incubación.

#### **5.4. Respiración del suelo**

Las mediciones de respiración en el suelo se llevaron a cabo mensualmente de septiembre de 2009 a marzo de 2010. Para ello se construyó un equipo de flujo cerrado dinámico, que consistió en un analizador de CO<sub>2</sub> LICOR 840 (Li Cor, Lincoln, Nebraska USA) conectado a una cámara cilíndrica construida de PVC blanco opaco con un volumen total de 3 litros (Figura 5; Cable et al., 2008). La cámara se acondicionó con un tubo capilar para aliviar las diferencias de presión (Davidson et al., 2002), un pequeño abanico interno de 4.5 volts para ayudar a mezclar el aire dentro de la cámara, y un datalogger (Micrologger 21X, Campbell scientific Inc.) con dos termopares tipo T para medición de la temperatura en el lumen de la cámara y en el suelo. El flujo del aire se mantuvo constante a 0.5 LPM (litros por minuto) mediante un medidor de flujo y una bomba peristáltica sin aceite. El aire circula a través de la cámara y el analizador de gas regresando a la cámara.

Las mediciones se efectuaron colocando la cámara cilíndrica sobre aros de PVC previamente instalados de 7 cm (5cm enterrados y 2cm por encima) y permanentes en el sitio, lo que disminuyó la perturbación durante cada medición; se registraron los datos del flujo de CO<sub>2</sub> directamente del analizador a una computadora portátil durante tres minutos. El mantillo se retiró con anterioridad a las mediciones (Bowden et al., 1993; Mielnick y Dugas, 2000). Para cada muestreo se registró la pendiente del cambio en la concentración

de CO<sub>2</sub> durante tres minutos, la temperatura del aire dentro de la cámara y del suelo dentro del aro. La concentración de CO<sub>2</sub> se graficó y se obtuvo la regresión lineal contra el tiempo, obteniendo de esa manera la tasa de cambio (pendiente de la línea: ppm CO<sub>2</sub> /segundo) que fue convertida a densidad de flujo con correcciones volumen/área (Percy et al., 1990), obteniendo de esta forma, la respiración del suelo. Cuando fue necesario se eliminó los primeros 30 segundos de medición para corregir fallas iniciales de medición.

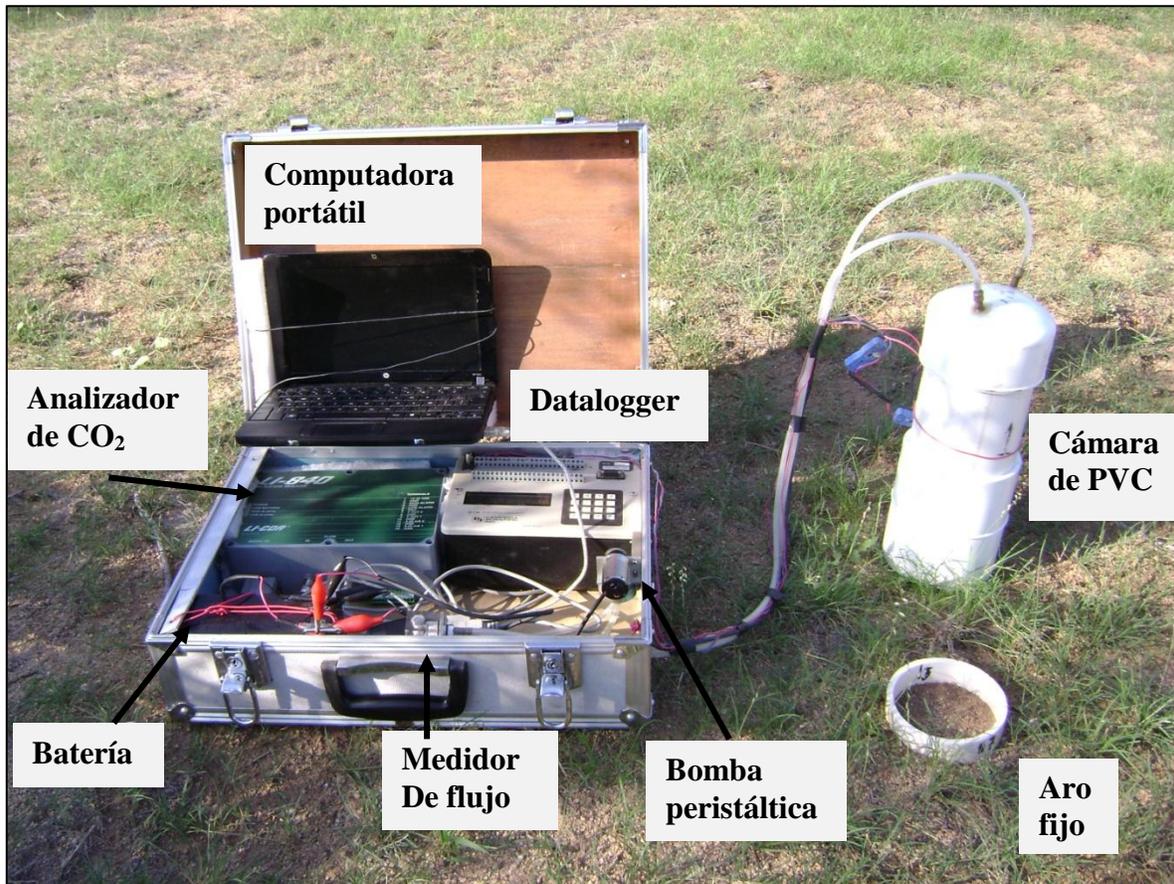


Figura 5. Equipo de flujo cerrado dinámico utilizado para medir la respiración total del suelo, en ISB (agosto de 2009).

### 5.5. Análisis estadísticos

Los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo que se procedió a realizar análisis no paramétricos, utilizándose el análisis de varianza de una vía de Van der Waerden (Conover, 1999) y la prueba *a posteriori* de Van der Waerden para los casos en que se tuvo una significancia estadística menor o igual al 5 %. Todos los

análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa estadístico JMP versión 8.0.2 (SAS Institute, 2000).

## VI. RESULTADOS

### 6.1. Tipos Funcionales

La tabla 5 y 6 muestra la diversidad de especies entre la vegetación natural y la sabana de buffel. En ellas se observa que fue menor en la sabana con 24 especies comparado con 41 del área natural. Las especies por estrato presentes en la vegetación natural fueron 9, 11 y 21 árboles, arbustos y hierbas, respectivamente, mientras que en la sabana de zacate buffel, para los mismos grupos, fueron 5, 7 y 12. Lo anterior representa 44% menos especies arbóreas, 36% menos arbustivas y 43% menos especies herbáceas en la sabana, observándose en cada estrato que es menor la diversidad de especies en la sabana.

Las principales especies arbóreas de la vegetación natural son el palo fierro (*Olneya tesota*) y el palo blanco, (*Ipomoea arborescens*), con coberturas relativas de 32 % y 18 %, respectivamente. En la sabana de buffel fueron palo fierro con cobertura de 9 % y mezquite (*Prosopis juliflora*) con 2.3 %. Los arbustos dominantes en el ecosistema natural fueron rama blanca (*Encelia farinosa*) con un 45 % de cobertura y uña de gato (*Mimosa laxiflora*) con 15 %. En la sabana sangregrado (*Jatropha cinerea*) con 9 % y uña de gato con cobertura de 1 %. En el estrato herbáceo natural aceitilla (*Bouteloua aristidoides*) con 44 % de cobertura y zacate liebrero (*Bouteloua rothrockii*) con 12 %. En la sabana el zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) 69 % de cobertura y aceitilla con 18 %. El porcentaje promedio de cobertura relativa fue mayor en cuanto a arbustos y árboles del ecosistema natural y el herbáceo fue mayor para la sabana inducida.

Tabla 5. Listado de especies encontradas en vegetación natural y su cobertura relativa.

Estrato	N. Científico	N. Común	Valor
A	<i>Olneya tesota</i>	palo fierro	3
A	<i>Ipomoea arborescens</i>	palo blanco	2
A	<i>Fouquieria macdougalii</i>	ocotillón	2
A	<i>Bursera laxiflora</i>	torote prieto	1
A	<i>Jatropha cordata</i>	torote papelillo	1
A	<i>Guaiacum coulteri</i>	guayacán	.
A	<i>Lemaireocereus thurberi</i>	pitahaya	.
A	<i>Lysiloma watsonii</i>	tepeguaje	.
A	<i>Prosopis juliflora</i>	mezquite	.
B	<i>Encelia farinosa</i>	rama blanca	3
B	<i>Mimosa laxiflora</i>	uña de gato	2
B	<i>Jatropha cinerea</i>	sangregado	2
B	<i>Lycium andersonii</i>	frutilla	1
B	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	palo dulce	1
B	<i>Celtis pallida</i>	garambullo	1
B	<i>Croton sonora</i>	vara blanca	1
B	<i>Opuntia arbuscula</i>	sibiri	1
B	<i>Opuntia fulgida</i>	choya	1
B	<i>Condalia globosa</i>	condalia amarga	.
B	<i>Tecoma stans</i>	lluvia de oro	.
H	<i>Bouteloua aristidoides</i>	aceitilla	3
H	<i>Bouteloua rothrockii</i>	liebrero	2
H	<i>Cathestecum brevifolium</i>	grama china	2
H	<i>Dicliptera resupinata</i>	alfalfilla	1
H	<i>Elytraria imbricata</i>	purpura	1
H	<i>Kallstroemia grandiflora</i>	mal de ojo	1
H	<i>Portulaca suffrutescens</i>	verdolaga arbustiva	1
H	<i>Setaria macrostachya</i>	tempranero	1
H	<i>Tridestromia lanuginosa</i>	hierba ceniza	.
H	<i>Commelina erecta</i>	mataliste	.
H	<i>Ibervillea sonora</i>	wereque	.
H	<i>Aristida adscensionis</i>	tres barbas	.
H	<i>Merremia palmeri</i>	huirote	.
H	<i>Pennisetum ciliare</i>	zacate buffel	.
H	<i>Abutilon abutiloides</i>	malva	.
H	<i>Ipomoea plummerae</i>	flor morada	.
H	<i>Mammillaria sp.</i>	mamilaria	.
H	<i>Ambrosia ambrosioides</i>	chicura	.
H	<i>Bouteloua curtipendula</i>	banderilla	.
H	<i>Nissolia wislizeni</i>	enredadera	.
H	<i>Trianthema portulacastrum</i>	verdolaga de cochi	.

5 (75-100%), 4 (50-75%), 3 (25-50%), 2 (5-25%), 1 (1-5%), • (<1%), r (rara-solitaria).

A: Árbol mayor a 5 metros de altura.

B: Arbusto entre 5 y 0.5 metros de altura.

H: Hierba menor a 0.50 metros.

Tabla 6. Listado de especies encontradas en la sabana de Buffel y su cobertura relativa.

Estrato	N. Científico	N. Común	Valor
A	<i>Olneya tesota</i>	palo fierro	2
A	<i>Prosopis juliflora</i>	mezquite	1
A	<i>Acacia occidentalis</i>	tésota	.
A	<i>Cercidium floridum</i>	palo verde azul	.
A	<i>Cercidium microphyllum</i>	palo verde	.
B	<i>Jatropha cinerea</i>	sangregado	2
B	<i>Mimosa laxiflora</i>	uña de gato	1
B	<i>Opuntia fulgida</i>	choya	.
B	<i>Opuntia arbuscula</i>	sibiri	.
B	<i>Ambrosia ambrosioides</i>	chicura	.
B	<i>Celtis pallida</i>	garambullo	.
B	<i>Lycium andersonii</i>	frutilla	.
H	<i>Pennisetum ciliare</i>	zacate buffel	4
H	<i>Bouteloua aristidoides</i>	aceitilla	2
H	<i>Cathestecum brevifolium</i>	grama china	1
H	<i>Ambrosia confertiflora</i>	estafiate	1
H	<i>Aristida adscensionis</i>	tres barbas	.
H	<i>Amaranthus palmeri</i>	quelite	.
H	<i>Bouteloua rothrockii</i>	liebrero	.
H	<i>Dicliptera resupinata</i>	alfalfilla	.
H	<i>Ipomoea plummerae</i>	flor morada	.
H	<i>Kallstroemia grandiflora</i>	mal de ojo	.
H	<i>Merremia palmeri</i>	huirote	.
H	<i>Portulaca suffrutescens</i>	verdolaga arbustiva	.

5 (75-100%), 4 (50-75%), 3 (25-50%), 2 (5-25%), 1 (1-5%), • (<1%), r (rara-solitaria).

A: Árbol mayor a 5 metros de altura.

B: Arbusto entre 5 y 0.5 metros de altura.

H: Hierba menor a 0.50 metros.

En la Figura 6 se puede apreciar la categorización de las especies del sitio natural, de acuerdo a los dos componentes principales que explican el 77 % (primer componente 52.2 y segundo 24.8) de la variabilidad total y para sabana con 75.9 % (primer componente 57.2 y segundo 18.7). En este análisis de componentes principales se aprecia que son menos especies, menos diversas, que resulta en menos agrupaciones de especies de acuerdo a las características evaluadas en la sabana. La diversidad funcional es menor en la sabana como resultado de tener menos grupos funcionales de plantas.

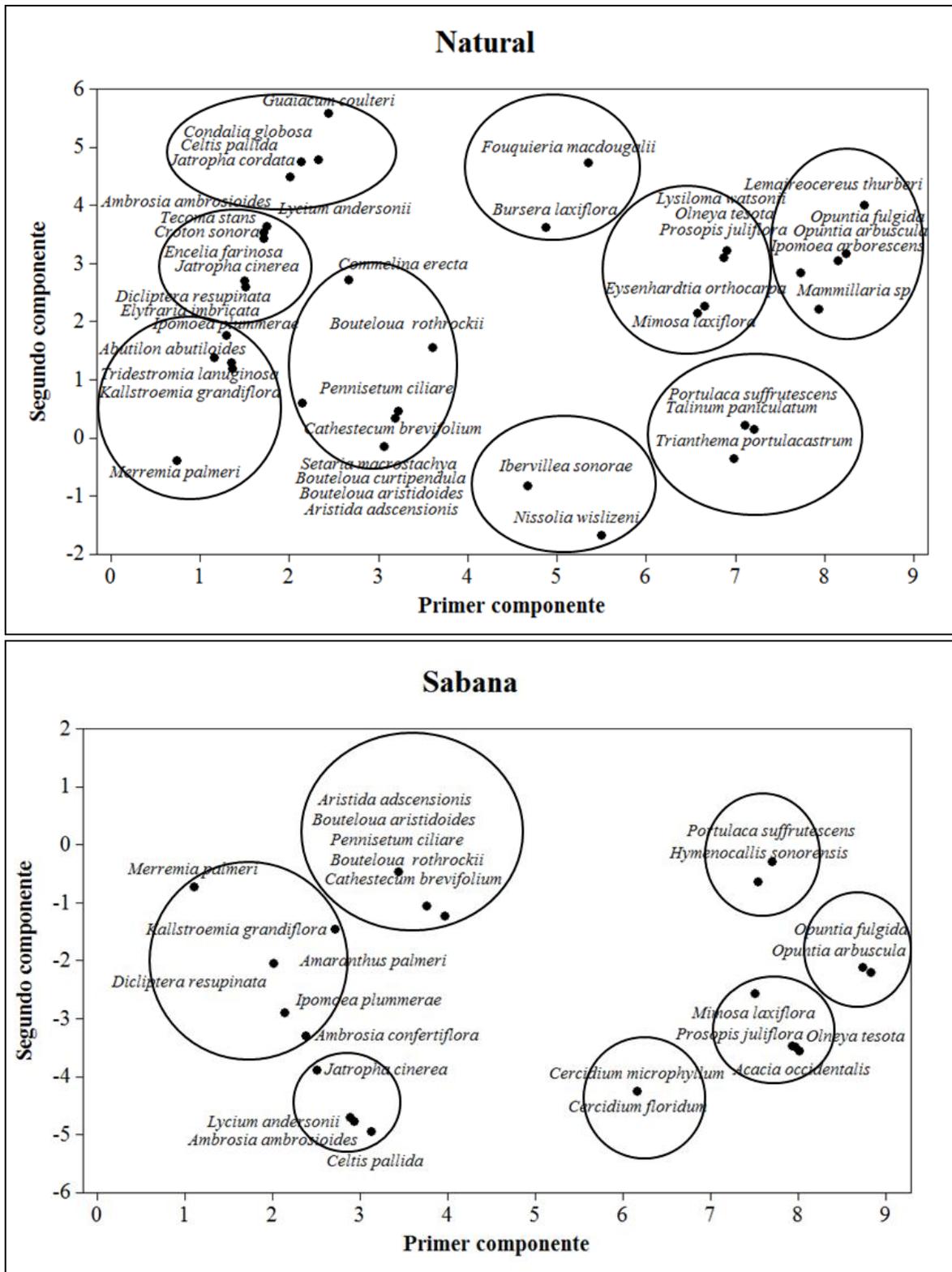


Figura 6. Análisis de componentes principales de las especies del sitio natural y sabana de acuerdo a los dos principales componentes.

## 6.2. Concentración de nitrógeno y procesos de mineralización

Al comparar lo relacionado a nitrógeno del suelo del ecosistema natural y sabana de buffel en general, se encontraron diferencias significativas solo para la concentración de nitrato, y no para la concentración de amonio, amonificación neta, nitrificación neta, ni mineralización de nitrógeno neta (Tabla 7).

Tabla 7. Concentración y procesos de nitrógeno, respiración y humedad del suelo entre los ecosistemas natural y sabana de buffel. Los valores representan la media de todas las mediciones de junio de 2009 a marzo de 2010  $\pm$  desviación estándar. Los valores en las filas con letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre ambos ecosistemas.

	Natural	Sabana	Valor p
<b>Concentración de Amonio</b> ( $\mu\text{g NH}_4^+$ g suelo <sup>-1</sup> )	<b>2.41</b> $\pm$ 4.92	<b>3.61</b> $\pm$ 7.06	0.3120
<b>Concentración de Nitrato</b> ( $\mu\text{g NO}_3^-$ g suelo <sup>-1</sup> )	<b>6.12</b> $\pm$ 6.43 a	<b>3.76</b> $\pm$ 3.36 b	0.0010
<b>Amonificación Neta</b> ( $\mu\text{g NH}_4^+$ g suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	<b>-0.01</b> $\pm$ 0.11	<b>-0.03</b> $\pm$ 0.22	0.6000
<b>Nitrificación Neta</b> ( $\mu\text{g NO}_3^-$ g suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	<b>0.01</b> $\pm$ 0.25	<b>0.04</b> $\pm$ 0.14	0.9300
<b>Mineralización Neta</b> ( $\mu\text{g NH}_4^+$ y $\text{NO}_3^-$ g suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	<b>0.00</b> $\pm$ 0.22	<b>0.01</b> $\pm$ 0.22	0.9470
<b>Tasa de Respiración</b> ( $\mu$ moles CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> seg <sup>-1</sup> )	<b>0.69</b> $\pm$ 0.44 b	<b>1.23</b> $\pm$ 0.98 a	0.0010
<b>Humedad</b> (%)	<b>2.70</b> $\pm$ 1.93	<b>2.53</b> $\pm$ 1.60	0.7059

Igualmente al analizar los diferentes puntos de muestreo por separado (Palo fierro, PFN e interespacio, ISN) de la vegetación natural y en la sabana de buffel (PFB, ISB), así como bajo el dosel de buffel en la misma sabana (BB) para todas las fechas de muestreo, sólo hubo diferencias significativas también en la concentración de nitrato, y no en los demás componentes de la dinámica del nitrógeno (Tabla 8).

Tabla 8. Concentración y procesos de nitrógeno, respiración y humedad del suelo por sitio de los ecosistemas natural y sabana de buffel. Los valores representan la media de todas las mediciones de junio de 2009 a marzo de 2010  $\pm$  desviación estándar. Los valores en las filas con letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

	Natural		Sabana			Valor p
	PFN	ISN	PFB	ISB	BB	
<b>Concentración de Amonio</b> ( $\mu\text{g NH}_4^+$ g suelo <sup>-1</sup> )	<b>3.23</b> $\pm$ 6.35	<b>1.59</b> $\pm$ 2.70	<b>2.67</b> $\pm$ 4.40	<b>2.27</b> $\pm$ 4.69	<b>5.96</b> $\pm$ 10.21	0.0656
<b>Concentración de Nitrato</b> ( $\mu\text{g NO}_3^-$ g suelo <sup>-1</sup> )	<b>10.09</b> $\pm$ 7.07 a	<b>2.15</b> $\pm$ 1.17 c	<b>5.43</b> $\pm$ 3.90 b	<b>2.72</b> $\pm$ 2.18 c	<b>3.08</b> $\pm$ 3.13 c	0.0001
<b>Amonificación Neta</b> ( $\mu\text{g NH}_4^+$ g suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	<b>0.00</b> $\pm$ 0.12	<b>-0.02</b> $\pm$ 0.08	<b>0.00</b> $\pm$ 0.16	<b>-0.01</b> $\pm$ 0.12	<b>-0.07</b> $\pm$ 0.32	0.7811
<b>Nitrificación Neta</b> ( $\mu\text{g NO}_3^-$ g suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	<b>-0.02</b> $\pm$ 0.33	<b>0.05</b> $\pm$ 0.09	<b>0.05</b> $\pm$ 0.15	<b>0.03</b> $\pm$ 0.09	<b>0.05</b> $\pm$ 0.15	0.9279
<b>Mineralización Neta</b> ( $\mu\text{g NH}_4^+$ y $\text{NO}_3^-$ g suelo <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	<b>-0.03</b> $\pm$ 0.35	<b>0.03</b> $\pm$ 0.13	<b>0.04</b> $\pm$ 0.18	<b>0.02</b> $\pm$ 0.15	<b>-0.02</b> $\pm$ 0.29	0.8431
<b>Tasa de Respiración</b> ( $\mu$ moles $\text{CO}_2$ m <sup>-2</sup> seg <sup>-1</sup> )	<b>0.76</b> $\pm$ 0.34 c	<b>0.62</b> $\pm$ 0.52 d	<b>1.47</b> $\pm$ 1.09 a,b	<b>0.92</b> $\pm$ 0.71 c	<b>1.31</b> $\pm$ 1.06 b	0.0001
<b>Humedad</b> (%)	<b>3.11</b> $\pm$ 2.29	<b>2.28</b> $\pm$ 1.39	<b>2.46</b> $\pm$ 1.61	<b>2.48</b> $\pm$ 1.48	<b>2.65</b> $\pm$ 1.73	0.1969

Comparando por mes y sitio, el amonio se presenta en la Figura 7. Solamente en el mes de agosto se encontraron diferencias significativas ( $p < 0.0114$ ) para la concentración de amonio, siendo más alto para el suelo del zacate buffel y diferenciándose con todos los demás puntos de la sabana y la vegetación natural. La dinámica estacional del amonio en la vegetación natural, muestra dos grandes picos de concentración cercanos a los periodos de lluvia de verano (junio) e invierno (marzo), y otros más pequeños en agosto (ISN), en octubre (PFN) y en diciembre (PFN e ISN). En la sabana de Buffel, además de las grandes concentraciones en junio y marzo, igual que en la vegetación natural, otros picos adicionales pero en fechas distintas comparando PFN con PFB e ISN con ISB, en julio (ISB), en agosto (PFB e ISB) y en septiembre (ISB); bajo el dosel del Buffel (BB) el patrón es similar para los picos mayores de concentración de amonio de junio y marzo, la diferencia en estriba tres picos mayores de concentración en agosto ( $p < 0.0114$ ), septiembre y diciembre, que superan a todos los demás puntos de la sabana y natural.

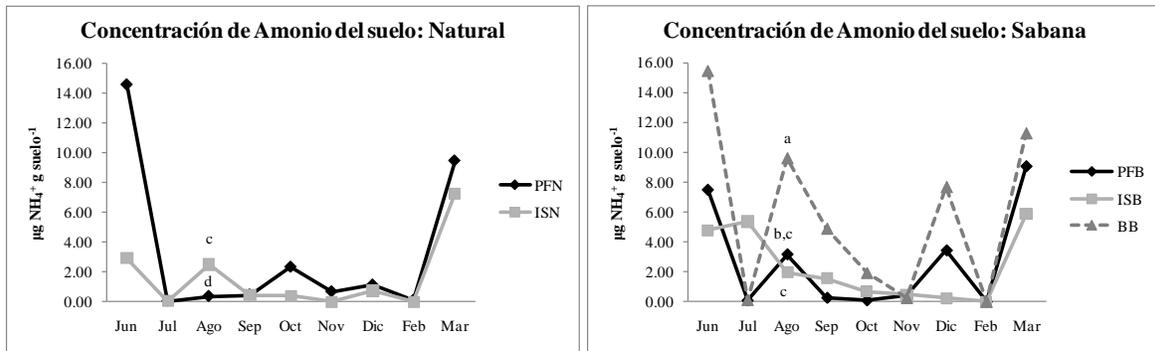


Figura 7. Concentración de amonio en el suelo de los ecosistemas natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

Se encontraron diferencias significativas para la concentración de nitrato del suelo bajo la vegetación natural,  $6.12$  vs  $3.76 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g suelo}^{-1}$  ( $p < 0.001$ ) en la sabana de buffel (Tabla 7). Las diferencias de nitrato entre sitios fue debido a su mayor concentración bajo el PFN (Figura 8), y como se puede apreciar en la Tabla 8, su mayor concentración fue en el siguiente orden  $\text{PFN} > \text{PFB} > \text{ISN}$ , ISB y BB. Excepto en septiembre, la concentración de nitrato mostró diferencias significativas en todos los meses (junio  $p < 0.0026$ , julio  $p < 0.0174$ , agosto  $p < 0.0140$ , octubre  $p < 0.0136$ , noviembre  $p < 0.0282$ , diciembre  $p < 0.0013$ , febrero  $p < 0.0054$  y marzo  $p < 0.0131$ ).

Una diferencia importante en el patrón de concentración del nitrato bajo el dosel de palo fierro, se muestra durante la época invernal (diciembre a marzo), donde la mayor concentración de nitrato se presenta bajo el palo fierro de la vegetación natural (PFN, Figura 8). En los interespacios hubo valores menores de nitrato que bajo palo fierro, sin embargo en ocho de nueve muestreos en la vegetación natural se encontró esta diferencia significativa al 5 %, mientras que en la sabana de buffel solo en cinco fechas analizadas se da esta diferencia entre PFB e ISB. El valor de nitrato bajo el zacate buffel sigue un patrón similar al del interespacio, aunque con valores significativamente mayores y es opuesto al presente bajo palo fierro durante los meses de invierno. La dinámica estacional del nitrato en la vegetación natural es siempre mostrando mayor concentración bajo PFN, mientras que en la sabana de buffel estas diferencias PFN son menos marcadas (Figura 8).

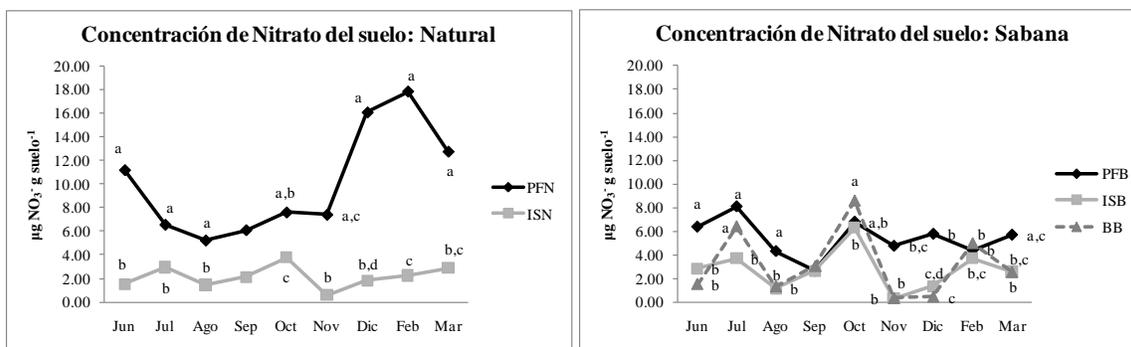


Figura 8. Concentración de Nitrato en el suelo de los ecosistemas natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

La tasa de amonificación no presentó diferencias estadísticamente significativas por sitio y por tratamiento. Sólo en el mes de febrero se encontraron diferencias significativas ( $p < 0.0247$ ) en el siguiente orden  $BB \text{ y } PFB > ISB$  e  $ISN > PFN$ . La dinámica estacional que se muestra en la Figura 9, presenta mayor actividad de amonificación en los periodos de lluvia de verano a partir de junio y las tasas más negativas en invierno en marzo. Sin embargo, la sabana en sus puntos PFB y BB sigue un patrón opuesto; en junio PFN tiene tasa positiva vs PFB y BB negativa, en julio PFN tiene tasa de cero vs PFB y BB positiva, en agosto PFN tiene tasa positiva vs PFB y BB negativa, en septiembre PFN tiene tasa positiva vs BB negativa.

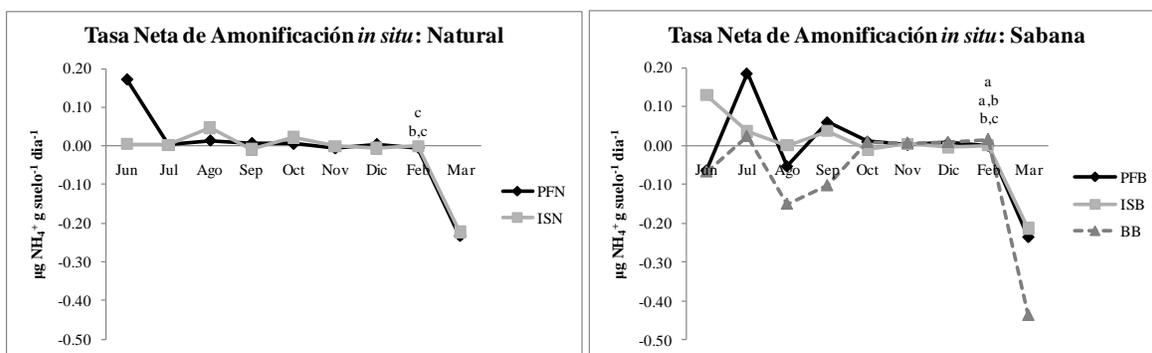


Figura 9. Tasa Neta de Amonificación *in situ* en el suelo de los ecosistemas natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

La tasa de nitrificación no presentó diferencias estadísticas por sitio ó tratamiento, y solo en febrero en PFN se encontraron tasas significativamente menores ( $p < 0.0276$ ; Figura 10). Durante la época de verano en la vegetación natural, PFN tuvo las mayores tasas de nitrificación neta, mientras que en la sabana fueron bajo buffel (BB) y en ISB.

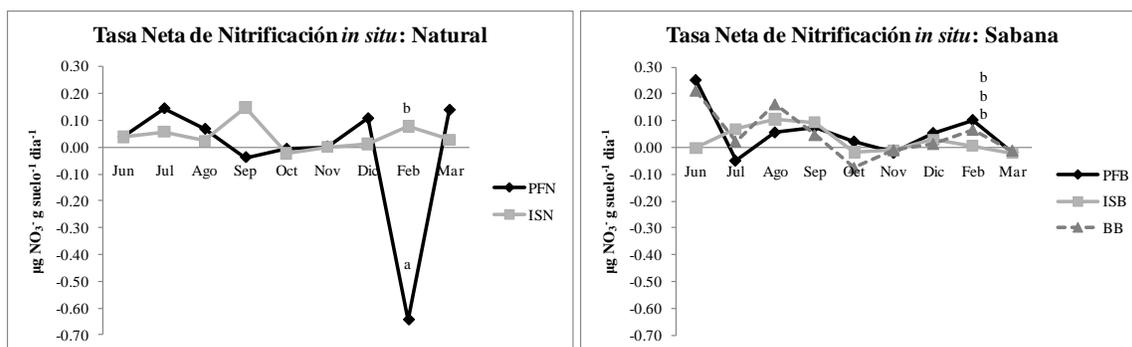


Figura 10. Tasa Neta de Nitrificación *in situ* en el suelo de los ecosistemas natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

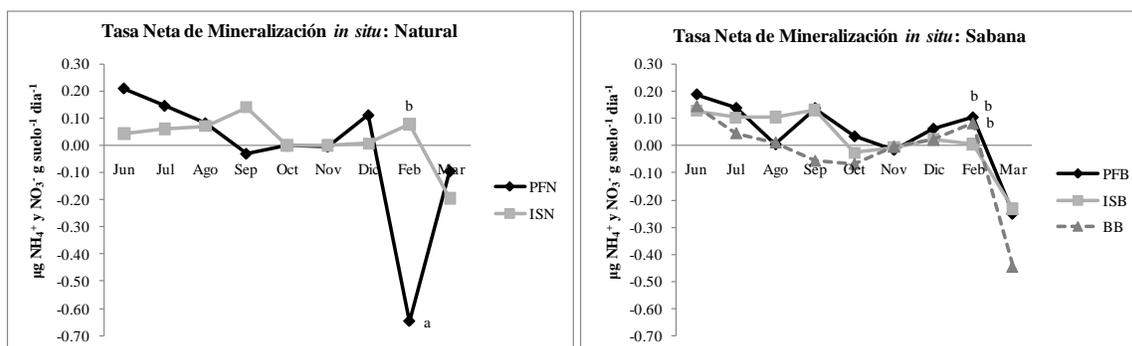


Figura 11. Tasa Neta de Mineralización *in situ* en el suelo de los ecosistemas natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

La tasa neta de mineralización de nitrógeno *in situ* solamente fue significativamente menor bajo el dosel del palo fierro natural (PFN) en el mes de febrero ( $p < 0.0261$ ). La dinámica estacional muestra las mayores tasas durante los períodos de lluvias, tanto de verano como invierno, disminuyendo posterior a ellos (septiembre - octubre y marzo, respectivamente) (Figura 11).

### 6.3. Respiración total del suelo

La tasa de respiración total del suelo fue significativamente mayor para la sabana de buffel que para la vegetación natural (1.23 vs 0.69  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ seg}^{-1}$ ,  $p < 0.001$ ; Tabla 7). Igualmente, separando por condición de muestreo para los diferentes meses, la respiración del suelo también fue significativamente diferente ( $p < 0.0001$ ) en el siguiente orden  $\text{PFB} > \text{BB} > \text{ISB} > \text{PFN} > \text{ISN}$ . La respiración del suelo durante los diferentes meses de muestreo mostró diferencias significativas en todos los meses (10 sept.  $p < 0.0291$ , 29 sept.  $p < 0.0261$ , octubre  $p < 0.0025$ , noviembre  $p < 0.0155$ , diciembre  $p < 0.0413$ , febrero  $p < 0.0044$  y marzo  $p < 0.0099$ ), siendo mayor en PFB y BB en la sabana (Figura 12). Los interespacios mostraron una tendencia a menor respiración que bajo el dosel de los individuos de palo fierro adyacentes. El suelo bajo el dosel del buffel (BB) mostró tasas de respiración similares a las de PFB, y mayores en comparación al PFN.

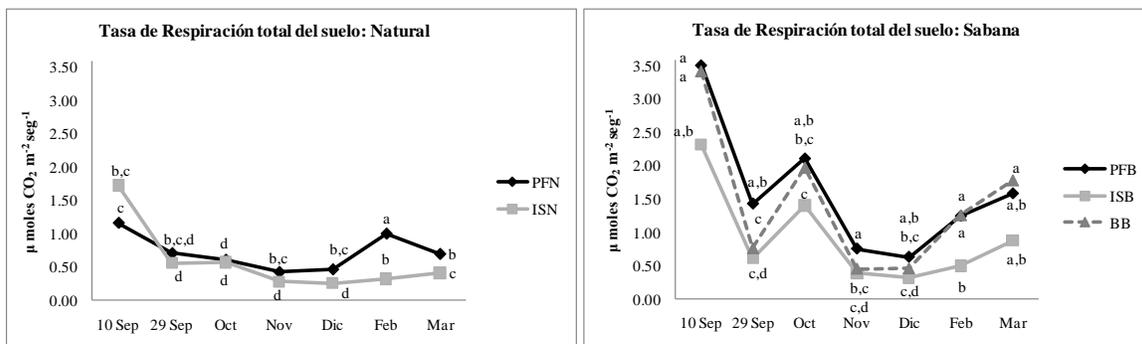


Figura 12. Tasa de Respiración *in situ* en el suelo de los ecosistemas natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) en la tasa de respiración entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

El porcentaje de humedad del suelo durante los diferentes meses de muestreo mostró diferencias significativas en julio ( $p < 0.0122$ ) con mayor porcentaje para PFN, en octubre ( $p < 0.0084$ ) siendo mayor en el suelo de BB e ISB, en noviembre ( $p < 0.0481$ ) mayor en PFN, BB y PFB; y en diciembre ( $p < 0.0332$ ) la diferencia fue menor humedad en el suelo bajo BB (Figura 13).

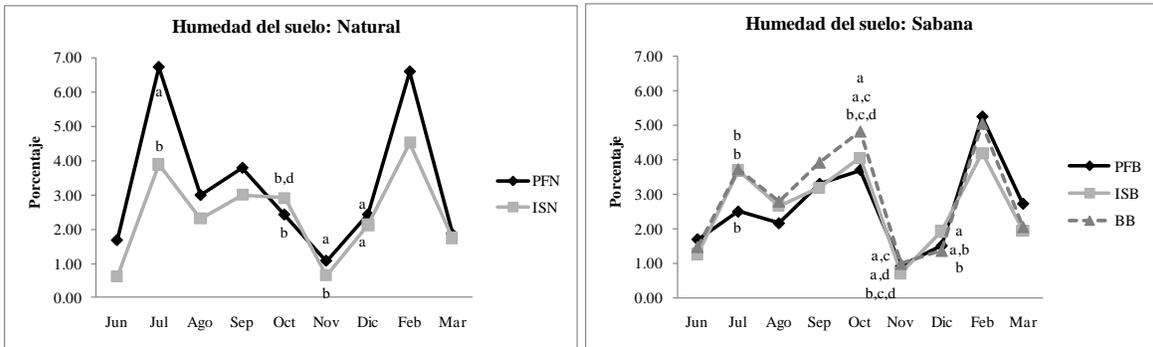


Figura 13. Porcentaje de Humedad gravimétrica del suelo de los ecosistemas natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

## VII. DISCUSIÓN

### 7.1. Tipos funcionales de plantas

La modificación de la vegetación natural a sabana de buffel afecta la riqueza de especies. La riqueza de especies es menor en la sabana de buffel después de más de dos décadas de la perturbación. En nuestra área de estudio se modificó la vegetación natural, eliminando la mayor parte de los árboles y arbustos y se convirtió a sabana de buffel con el manejo e incremento de carga animal como una perturbación adicional. A pesar de haber transcurrido 25 años (Juan Dueñas, capataz del rancho, com. pers.) del establecimiento de la sabana de zacate buffel, el 41 % de las especies presentes en el sitio natural, se encuentran ausentes en la sabana (Tablas 5 y 6), lo cual nos indica que tal como se ha planteado para regiones áridas y semiáridas, la sucesión ecológica es muy lenta (Shreve, 1929), quizás exacerbado lo anterior por las condiciones de manejo intensivo de la sabana. Las especies presentes en la vegetación natural con mayores coberturas que no se encontraron en la sabana, son los árboles: *Ipomoea arborescens*, *Fouquieria macdougalii*, *Bursera laxiflora* y *Jatropha cordata*; los arbustos: *Encelia farinosa*, *Eysenhardtia orthocarpa* y *Croton sonora*; lo anterior tiene gran importancia en términos de sucesión ecológica, muestra que en el área de estudio estas especies no han logrado establecerse nuevamente y la expectativa de recuperación de estas especies es muy lenta, pudiendo no llegar a darse ante el manejo intensivo de la sabana. En nuestro caso no solo se eliminó la mayor parte de la vegetación natural, sino que se introdujo una especie exótica que puede influir en la velocidad de sucesión y afectar el reclutamiento de nuevos individuos de las especies naturales.

En Australia Jackson (2005) también encontró menor riqueza de especies en los sitios con buffel. En la parte sur de África el zacate buffel compite por agua con *Acacia tortilis*, a 130 cm de profundidad; su densidad puede limitar el establecimiento de las semillas de *Acacia*, (Knoop y Walker 1985). Compite con las plantas vecinas por espacio, agua y nutrientes, se reporta que la producción de plantas vecinas disminuye con densidades de buffel de 6-12

plantas por metro cuadrado (Hanselka, 1988). En el centro de Sonora Morales-Romero y Molina-Freaner (2008) encontraron que la conversión a sabanas de buffel afecta la regeneración de la cactácea columnar *Pachycereus pecten-aboriginum*. La recuperación de las plantas desmontadas en una comunidad natural es lenta y puede no llegar a darse.

La modificación a sabana de buffel afecta la diversidad funcional de las plantas. La diversidad funcional de plantas es menor en la sabana. Los grupos funcionales son menos en la sabana (Figura 6), cuentan con menos diversidad de especies y las especies con menor cobertura (Tablas 5 y 6), por lo que la diversidad funcional de la vegetación natural disminuye en la sabana. De las especies presentes disminuye su cobertura en todos los grupos funcionales de la vegetación natural al compararla con la sabana, excepto en el grupo de zacates, donde se adiciona el zacate buffel y la cobertura de este zacate pasa a ser de hasta el 69 %. En algunos casos después de una perturbación la trayectoria de regreso a las condiciones previas a la perturbación puede ocurrir, sin embargo en otros casos no, debido a que ocurren cambios irreversibles en el ecosistema que afectan la estructura, interacciones bióticas entre sus componentes, su funcionamiento (Lovich y Bainbridge, 1999) y el ciclo de nutrientes del suelo, en particular el del nitrógeno, en los sitios estudiados.

## **7.2. Mineralización de nitrógeno**

La disponibilidad del nitrógeno permanece alterada aun después de dos décadas de la modificación a sabana de buffel. Los cambios en la cubierta vegetal modificaron la dinámica del nitrógeno del suelo, y como resultado, el nitrógeno disponible para las plantas es menor en la sabana. Comparando ambos ecosistemas considerando todos los sitios y muestreos, se observa que la vegetación natural tiene mayor cantidad de nitrógeno disponible, en su forma de nitrato (Tabla 7). En el suelo bajo PFN fue mayor la concentración de nitrato que PFB, y este a su vez mayor a BB, ISB e ISN (Tabla 8). López-Robles (2007) también encontró diferencia significativa en la concentración de nitrato de árboles fijadores de nitrógeno (*Cercidium*, *Prosopis* u *Olneya*) remanentes en sabanas inducidas, que bajo el buffel. Reiners et al., (1994) y Neill et al., (1999), encontraron resultados similares a los nuestros, en bosques modificados a sabanas de centro y

Sudamérica, pues mientras que en la vegetación natural el nitrato era la forma dominante de nitrógeno inorgánico, el amonio dominaba posteriormente en las sabanas inducidas.

La asimilación de nitrógeno inorgánico de la vegetación natural cambia en la sabana. Las plantas de rápido crecimiento como el buffel, consumen más nutrientes del suelo. Mientras que las leguminosas absorben principalmente amonio del suelo y favorecen la acumulación de aniones orgánicos en el suelo (Mengel y Kirkby, 1987). Esto podría explicar la mayor concentración de nitrato en el suelo bajo el PFN, así como la menor concentración de nitrato bajo PFB, pudiera atribuirse al alto consumo del zacate buffel que cubre gran parte del área bajo el dosel de este árbol.

El cambio de cubierta vegetal natural a sabana modifica los aportes orgánicos de las plantas al suelo, favoreciendo la inmovilización de nitrógeno. El zacate buffel aporta hojarasca de menor calidad (con alta relación C:N y Lignina:N) que especies como leguminosas arbóreas y arbustivas en la vegetación natural (Castellanos com. pers.). Una alta relación C:N, favorece la inmovilización de nitrógeno, lo contrario ocurre con una proporción baja que favorece una proporción mayor de nitrógeno mineralizado (Mengel y Kirkby, 1987). Una alta relación de Lignina:N disminuye la tasa de mineralización, debido a la lenta descomposición de la lignina. La biomasa de la sabana es susceptible a ser consumida por el ganado casi en su totalidad, lo que permite tener más ganado por unidad de área, sin embargo los aportes de hojarasca rica y de fácil degradación de las especies del ecosistema natural, disminuyen, cambiando a mayor aporte de heces con los productos no digeribles para el ganado. Otro aporte importante de materia orgánica es por las raíces, en la sabana al dominar el zacate buffel, el suelo tiene mayor densidad de raíces superficiales y de rápido crecimiento, que le permiten aprovechar los pulsos de precipitación. En los periodos de rápido crecimiento las raíces aportan exudados de carbohidratos que sirven de sustrato para los microorganismos del suelo (Chapin et al., 2002). El aporte de materia orgánica al suelo es muy importante en el ciclo de los nutrientes del suelo y su descomposición por los microorganismos (Chapin et al., 2002).

Las islas de fertilidad de la vegetación natural son afectadas en la sabana, en las concentraciones de nitrógeno inorgánico y en los procesos del suelo. Al tener menos árboles y arbustos (Tablas 5 y 6), la sabana tiene menos islas de fertilidad. Los pocos

árboles remanentes tienen menos nitrógeno inorgánico y humedad en el suelo que árboles de la misma especie en lo natural. La heterogeneidad de recursos como nitrógeno (Figuras 7 y 8) y humedad (Figura 13) del suelo entre la isla de fertilidad (PFN ó PFB en este estudio) y su espacio abierto (ISN ó ISB) adyacente, se mantiene en la vegetación natural, mientras que en la sabana no es tan evidente. La diferencia del nitrato en el suelo fue más frecuente para PFN vs ISN, de junio a marzo, comparándolo con PFB e ISB. La concentración de nitrato fue mayor en el suelo bajo PFN que en ISN en casi todo el año, mientras que en la sabana de buffel, PFB fue mayor ISB, aunque fueron más variables durante el año. Una diferencia importante entre los árboles evaluados, es que en el suelo bajo el dosel de PFB está cubierto de buffel quien puede estar determinando la disminución de nitrato y humedad del suelo. La humedad del suelo fue generalmente mayor bajo PFN comparado con su interespacio, y en la sabana PFB sólo tuvo una tendencia a ser mayor en algunas ocasiones a su interespacio. Davis y Mooney (1985) encontraron en California que los zacates agotan la humedad en el suelo superficial con mayor rapidez que los arbustos. Huxman et al. (2004), encontraron que un zacate invasor en una comunidad desértica, promueve una mayor evapotranspiración y respiración del suelo que un zacate nativo, por lo que la menor humedad en el suelo de la sabana de buffel, parece indicar una situación similar a la planteada por dichos autores. Nuestros datos coinciden también con Huxman et al. (2004), al presentar mayor respiración en el suelo bajo buffel que en los espacios abiertos (ISB e ISN) en los periodos de mayor humedad del suelo. Los cambios en respiración del suelo de la sabana nos indican que los procesos de los microorganismos y raíces del suelo se modifican con el cambio de cubierta vegetal.

### **7.3. Respiración del suelo**

Los cambios en cubierta vegetal afectan la respiración del suelo. En nuestro estudio la respiración del suelo de la sabana es mayor a la del suelo del ecosistema natural (Tabla 7), en los tratamientos con cubierta vegetal PFB y BB (Tabla 8). El primero (PFB), en todos los muestreos es de los elementos con mayor respiración, en el buffel (BB) solo cuando la humedad del suelo fue menor, fue menor su respiración a PFB, y ante un aumento en dicha humedad en logró nuevamente ser igual su respiración al PFB (Figura 14). En esos periodos con menor humedad en el suelo se pudo observar en campo que bajo el dosel del

PFB las plantas de buffel se encontraban más verdes mientras que en las áreas abiertas con buffel, se presentaba mayor marchitez. Comparando PFB con PFN, en algunas ocasiones hubo mayor respiración en el suelo para PFB, coincidiendo la elevación de la tasa de respiración de la sabana con la mayor humedad, mientras que en los periodos secos no hubo diferencias significativas. Entre interespacios, solo en octubre y marzo fue superior la respiración del suelo del ISB que el ISN (Figura 14). Raich y Tufekciogul (2000) compararon la respiración de varios biomas, encontraron que variaba entre ellos y sugieren que la vegetación influencía la respiración del suelo. Estos mismos autores compararon la respiración de bosques y pastizales, con datos de varios autores, en condiciones similares, encontraron que la respiración del pastizal fue superior en cerca del 20 por ciento, por lo que sugieren que la conversión de bosque a pastizal estimula las emisiones de CO<sub>2</sub>. A pesar de que no se explican las diferencias se asume que los cambios en estructura y fisiología de la vegetación pueden ser responsables del aumento en la respiración. Los zacates ante la menor producción leñosa que los árboles, asignan más fotosintatos a la biomasa subterránea de las raíces que pueden servir como fuente de energía para los microorganismos del suelo.

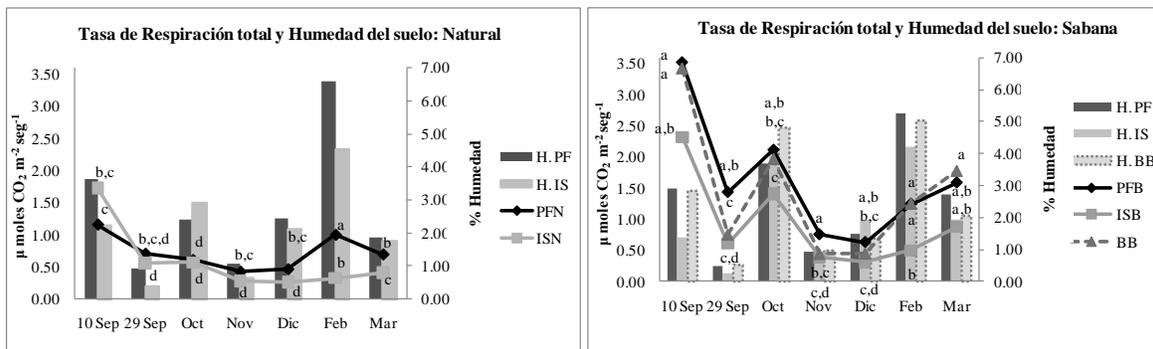


Figura 14. Tasa de Respiración *in situ* y humedad gravimétrica (H.) en el suelo de vegetación natural (PFN e ISN) y sabana (PFB, ISB y BB). Los valores representan la media de las cinco repeticiones. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) en la tasa de respiración entre todos los puntos de ambos ecosistemas.

La respiración de la raíz puede cambiar de acuerdo a la fenología de la planta, siendo mayor en periodos de crecimiento rápido (Fu et al., 2002), esto coincide con el aumento de la respiración de la sabana durante periodos de crecimiento del buffel. Hanson (et al., 2000) mencionan que la respiración de las raíces son quienes más contribuyen con la respiración total del suelo, analizaron varios trabajos y el rango de la respiración total atribuida a la raíz fue del 10 al 90 %, dependiendo la de el tipo de vegetación y época del año. Kaur (et al.,

2007) en experimentos controlados con buffel, mencionan que la respiración de la raíz se incrementa con el crecimiento de la planta, y en sus resultados la respiración del buffel en promedio contribuyó con la mitad de la respiración del suelo.

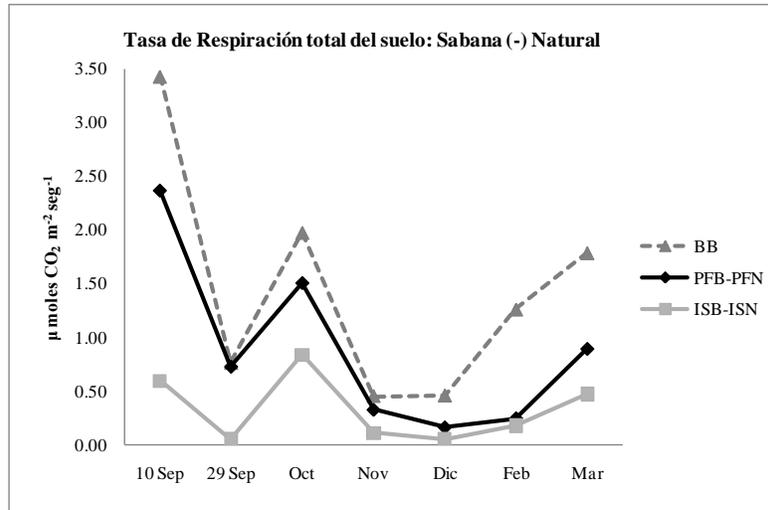


Figura 15. Diferencias en la tasa de Respiración *in situ* en el suelo entre ecosistemas natural y sabana. Se resta a la respiración obtenida del PFB la del PFN, lo mismo para ISB menos ISN. La tasa del buffel se presenta sin sustracción.

La presencia del buffel cubriendo la mayor parte del suelo de la sabana modifica la tasa de respiración de árboles remanentes y espacios abiertos adyacentes. En nuestros datos la diferencia de respiración del suelo entre hábitats de características similares (PFB y PFN; ISB e ISN) nos muestra que ambos hábitats (PFB e ISB) en la sabana tienen mayor respiración que sus respectivos hábitats en el ecosistema natural (PFN e ISN). Esta mayor respiración de los hábitats de la sabana coincide con los aumentos de respiración en el suelo bajo el buffel (Figura 15). La diferencia entre PFB y PFN, muestra una tasa similar a la del buffel solo, lo cual se explica por estar cubierto el suelo bajo su dosel con buffel, sin embargo en los espacios abiertos no hay buffel, pero aun así la modificación a sabana y estar rodeado de zacate buffel modifica la respiración del ISB, aunque en menor magnitud que la diferencia en respiración bajo el dosel de los palo fierros. La diferencia entre los hábitats con resultado cercano a cero nos indica que son muy similares las tasas de respiración entre los puntos de ambos ecosistemas, esto ocurre principalmente durante el invierno, y en menor escala al inicio del otoño. Los hábitats de ambos ecosistemas muestran menor diferencia en sus tasas de respiración del suelo cuando es menor la

actividad de respiración del buffel, lo que indica que el crecimiento rápido del buffel influye en forma determinante el funcionamiento de los ecosistemas de sabana e impacta las interacciones entre las especies.

#### **7.4. Implicaciones ecológicas del cambio del uso del terreno a sabana de buffel**

La modificación a sabana de buffel disminuye la diversidad funcional del ecosistema, cambiando su funcionamiento en cuanto al uso de nutrientes y humedad del suelo y modificando la actividad metabólica de los microorganismos y actividad de las raíces en el suelo. La respiración del suelo es mayor en la sabana sin relacionarse a mayores tasas de producción de amonio y nitrato por los microorganismos. Al cambiar la cubierta vegetal se modifican aspectos como la humedad del suelo (Figura 13), la calidad de la hojarasca (C:N, Lignina:N) que se aporta al ecosistema (Castellanos com. pers.) y aportes de exudados de las raíces (Raich y Nadelhoffer 1989; Chapin et al., 2002), que afectan la actividad de los microorganismos. Ante un pulso de humedad el buffel crece rápidamente en su parte aérea y subterránea, en su densa raíz parece exudar carbohidratos que activan a los microorganismos del suelo. Los microorganismos no mineralizan más nitrógeno ante el aumento de la respiración del suelo de la sabana, por las características del sustrato orgánico que favorece la inmovilización, y el aumento de la respiración de la sabana es resultado de la mayor actividad de la raíz por la velocidad de crecimiento del zacate buffel y mayor respiración de los microorganismos del suelo.

La modificación del uso del terreno de la vegetación natural a sabanas de buffel puede tener implicaciones importantes en la emisión de gases de efecto invernadero (GEI). El aumento en la respiración de hábitats modificados por la presencia de buffel parece resultar en una mayor emisión de CO<sub>2</sub>, aunque es necesario establecer el balance de carbono para la sabana de buffel y determinar la contribución real al incremento de este gas en la atmósfera. La actividad ganadera intensiva desarrollada en las sabanas de buffel puede resultar también en el incremento en la emisión de GEI como metano y óxido nitroso.

## VIII. CONCLUSIONES

La sabana de buffel cuenta con menor riqueza de especies aun después de más de dos décadas de la modificación donde se eliminó la mayor parte de los árboles y arbustos. Lo anterior confirma que para regiones áridas y semiáridas, la sucesión ecológica es muy lenta, por lo que la recuperación de las plantas desmontadas en una comunidad natural será lenta y puede no llegar a darse.

La modificación a sabana de buffel redujo la diversidad funcional de las plantas, al encontrarse menos grupos funcionales en la sabana, y con ello le confieren menos capacidad de respuesta ante eventos que afecten al ecosistema. Los cambios en diversidad funcional en el ecosistema sabana afectan su funcionamiento y el ciclo de nutrientes del suelo, pueden ser determinantes otorgando menor resiliencia ecológica al ecosistema modificado.

Los reservorios de nitrógeno inorgánico permanecen modificados aún dos décadas después de la conversión a sabana de buffel. Los cambios en la cubierta vegetal modifican la dinámica del nitrógeno del suelo, como resultado el nitrógeno disponible para las plantas es menor en la sabana. La vegetación natural tiene mayor cantidad de nitrógeno disponible, en su forma de nitrato. El reservorio de nitrógeno inorgánico dominante cambia en la sabana a amonio.

Las islas de fertilidad de la vegetación natural son afectadas en la sabana, en contenido de nitrógeno inorgánico y en los procesos del suelo. La sabana tiene menos islas de fertilidad al tener menos árboles y arbustos. Los árboles remanentes tienen menos nitrógeno inorgánico y humedad en el suelo que árboles de la misma especie en lo natural. Las islas de fertilidad de la sabana tienen actividad metabólica mayor de raíces y microorganismos del suelo, al tener diferente tasa de respiración total del suelo de la sabana. La presencia del buffel cubriendo la mayor parte del suelo de la sabana aumenta la tasa de respiración y de

árboles remanentes y espacios abiertos adyacentes, durante los periodos de mayor crecimiento del zacate buffel.

Los cambios en cubierta vegetal afectan la emisión de gases de efecto invernadero al aumentar la respiración del suelo. La respiración del suelo de la sabana fue mayor a la del suelo del ecosistema natural, debiéndose los cambios en estructura y fisiología de los grupos funcionales de plantas. El zacate buffel es la especie dominante en la sabana y su rápido crecimiento, estructura de raíz y asignación de fotosintatos pueden ser responsables del aumento en la respiración.

## IX. LITERATURA CITADA

- Adair, E.C., D. Binkley y D.C. Andersen. 2004. Patterns of nitrogen accumulation and cycling in riparian floodplain ecosystems along the Green and Yampa Rivers. *Oecologia*, 139: 108-116.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 79: 439-449.
- Aerts, R. y F.S. Chapin III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-67.
- Andrioli, R.J., R.A. Distel y N.G. Didoné. 2010. Influence of cattle grazing on nitrogen cycling in soils beneath *Stipa tenuis*, native to central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 74:3 419-422. doi:10.1016/j.jaridenv.2009.09.010
- Austin, A.T., L. Yahdjian, J.M. Stark, J. Belnap, A. Porporato, U. Norton, D.A. Ravetta y S.M. Schaeffer. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 141: 221-235.
- Bingham, I.J. y E.A. Stevenson. 1993. Control of root growth: effects of carbohydrates on the extension, branching and rate of respiration of different fractions of wheat roots. *Plant Physiology*, 88: 149-58.
- Binkley, D. 1984. Ion Exchange Resin Bags: Factors Affecting Estimates of Nitrogen Availability. *Soil Science Society of America Journal*, 48: 1181-1184.
- Binkley, D. y P. Vitousek. 1989. Soil nutrient availability. p. 75-96. En: Pearcy R.W., J. Ehleringer, H.A. Mooney y Rundel (eds.). *Plant physiological ecology field methods and instrumentation*. Londres. Chapman y Hall.
- Binkley, D. y S.C. Hart. 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Advances in Soil Science*, 10: 57-112.
- Binkley, D., R. Stottlemyer, F. Suarez y J. Cortina. 1994. Soil nitrogen availability in some arctic ecosystems in northwest Alaska: responses to temperature and moisture. *Ecoscience*, 1: 64-70.

- Bolton, Jr.H., J.L. Smith y R.E. Wildung. 1990. Nitrogen mineralization potentials of shrub-steppe soils with different disturbance histories. *Soil Science Society of America Journal*, 54: 887-891.
- Bowden, R.D., K.J. Nadelhoffer, R.D. Boone, J.M. Melillo y J.B. Garrison. 1993. Contributions of above ground litter, below ground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 1402-1407.
- Bravo-Peña, L.C., O.S. Doode-Matsumoto, A.E. Castellanos-Villegas, e I. Espejel-Carbajal. 2010. Políticas rurales y pérdida de cobertura vegetal. Elementos para reformular instrumentos de fomento agropecuario relacionados con la apertura de praderas ganaderas. *Región y Sociedad*. En prensa.
- Búrquez, A. Miller, M. y Martínez-Yrizar, A. 2002. Mexican Grasslands, Thornscrub and the Transformation of the Sonoran Desert by Invasive Exotic Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*). p. 126-146. En: Tellman, B. (ed.). *Invasive Species in Sonoran desert Communities*. University of Arizona Press. Tucson.
- Búrquez, A. y A. Martínez-Yrizar. 2006. Conservación, transformación del paisaje y biodiversidad en el noroeste de México. p. 85-110. En: Toledo V.M., K. Oyama y A. Castillo (eds.). *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. UNAM Centro de investigación en ecosistemas. México. Siglo XXI editores.
- Búrquez A., A. Martinez-Yrizar, M. Miller, K. Rojas, M.A. Quintanaand y D. Yetman. 1996. Mexican grasslands and the changing aridlands of Mexico: an overview and a case study in northwestern Mexico. p. 21-32. En: Tellman B., D.M. Finch, C. Edminster y R. Hamre (eds). *The Future of Arid Grasslands: Identifying Issues, Seeking Solutions*. United States. Department of Agriculture, Forest Service, Fort Collins.
- Cable J.M., K. Ogle, D.G. Williams, J.F. Weltzin y T.E. Huxman. 2008. Soil texture drives responses of soil respiration to precipitation pulses in the Sonoran Desert: Implications for climate change. *Ecosystems*, 11: 961-979.
- Campbell, C.A., Y.W. Jame, O.O. Akimremi y M.L.Cabrera. 1995. Adapting the potentially mineralizable N concept for the prediction of mineralizer N requirements. *Fertilizer Research*, 42: 1-3.
- Canadell, J.G., D.E. Pataki y L.F. Pitelka. 2007. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Verlag. Berlin-Heidelberg. 121 p.
- Castellanos, A.E. 1992. Ecología, Utilización y conservación de las comunidades vegetales en el estado de Sonora. Un análisis. p.25-37. En: J.L. Moreno (ed). *Los Recursos Naturales del Estado de Sonora*. SIUE - El Colegio de Sonora. Hermosillo Sonora, México.

- Castellanos-V., A.E., G. Yanes y D. Valdez-Zamudio. 2002. Drought - Tolerant exotic buffel - grass and desertification. p. 99-112. En: B. Tellman (ed). Weeds across borders. Proceedings of a North American Conferencen, Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, Arizona.
- Castellanos, A. E., L. C. Bravo, G. W. Koch, J. M. Llano, D. Lopez, R. Mendez, J. C. Rodriguez, J. R. Romo, T. Sisk, G. Yanes. 2009. Impactos Ecologicos por el Uso del Terreno en el Funcionamiento de Ecosistemas Aridos Semi-Aridos de Sonora. En F. Molina-Freaner, T. R. Van Devender (eds.). Diversidad Biologica del Estado de Sonora. CONABIO - UNAM., Hermosillo Sonora, México.
- Cassidy, T.M., J.H. Fownes y R.A. Harrington. 2004. Nitrogen limits an invasive perennial shrub in forest understory. *Biological Invasions*, 6: 113-121.
- Chapin, F.S., P.A. Matson y H.A. Mooney. 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York, USA. Springer. 202-211 p.
- Comisión Nacional del Agua. 2005. Datos meteorológicos del municipio de la Colorada Sonora. Gerencia regional Hermosillo, Sonora.
- Conover, W.J. 1999. Practical Nonparameteric Statistics. Third Edition ed. Wiley. 396-406 p.
- Cox, J.R. 1991. El zacate buffel: historia y establecimiento, un acercamiento internacional para seleccionar sitios de siembra e implicaciones en la agricultura del futuro. p. 60-66. En: A. Aguirre, E. Candanosa y E. Gomez (eds). Aprovechamiento integral del zacate buffel. Simposium internacional. Séptimo congreso nacional sobre manejo de pastizales. SOMMAP. Cd. Victoria Tamps. Mexico.
- Davidson, E.A., K. Savage, L.V. Verchot y R. Navarro. 2002. Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113: 21-37.
- Davis, S.D. y H.A. Mooney. 1985. Comparative water relations of adjacent California shrub and grassland communities. *Oecologia*, 66: 522-529
- Day, T., E. Zhang y C. Ruhland. 2007. Exposure to solar UV-B radiation accelerates mass and lignin loss of *Larrea tridentata* litter in the Sonoran Desert. *Plant Ecology*, 193: 185-194.
- Díaz, S. y M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463-474.
- Díaz, S., J. Fargione, F. S. Chapin III y D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4:8 1300-1305.
- Dugas, W.A. 1993. Micrometeorological and chamber measurements of CO<sub>2</sub> flux from bare soil. *Agricultural and Forest Meteorology*, 67: 115-128.

- Durán, J., A. Rodríguez, J.M. Fernández-Palacios y A. Gallardo. 2009. Changes in net N mineralization rates and soil N and P pools in a pine forest wildfire chronosequence. *Biology and Fertility of Soils*, 45: 781-788. doi:10.1007/s00374-009-0389-4.
- Eghball, B. 2000. Nitrogen mineralization from field-applied beef cattle feedlot manure or compost. *Soil Science Society of America Journal*, 64: 2024-2030.
- Eno, C.F. 1960. Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. *Soil Science Society of America Proceedings*, 24: 277-279.
- Epstein, H.E., J.M. Pareuelo, G. Piñeiro, I.C. Burke y W.K. Lauenroth. 2006. Interactions of water and nitrogen on primary productivity across spatial and temporal scales in grasslands and shrubland ecosystems. p. 201-216. En: P. D'Odorico y A. Porporato (eds.). *Dryland Ecohydrology*. Springer, Dordrecht.
- Evans, R.D. y J. Belnap. 1999. Long-term consequences of disturbance on nitrogen dynamics in an arid grassland ecosystem. *Ecology*, 80: 150-60
- Ewel, K.C., W.P. Cropper Jr. y H.L. Gholz. 1987. Soil CO<sub>2</sub> evolution in Florida slash pine plantations. I. Changes through time. *Canadian Journal of Forest Research*, 17: 325-329.
- Ewing, S.A., R.J. Southard, J.L. Macalady, A.S. Hartshorn y M.J. Johnson. 2007. Soil Microbial Fingerprints, Carbon, and Nitrogen in a Mojave Desert Creosote-Bush Ecosystem. *Soil Science Society of America Journal*, 71: 2. 469-475.
- Fierer, N., J.P. Schimel y P.A. Holden. 2003. Influence of drying–rewetting frequency on soil bacterial community structure. *Microbial Ecology*, 45: 63-71.
- Fisher, P.M., L.W. Parker, J.P. Anderson y W.G. Whitford. 1987. Nitrogen mineralization in a desert soil: Interacting effects of soil moisture and nitrogen fertilizer. *Soil Science Society of America Journal*, 51: 1033-1041.
- Ford, D.J., W.R. Cookson, M.A. Adams y P.F. Grierson. 2007. Role of soil drying in nitrogen mineralization and microbial community function in semi-arid grasslands of north-west Australia. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 1557-1569. doi:10.1016/j.soilbio.2007.01.014.
- Fu, S., W. Cheng y R. Susfalk. 2002. Rhizosphere respiration varies with plant species and phenology: A greenhouse pot experiment. *Plant Soil*, 239: 133-140.
- Gallo, M.E., A. Porras-Alfaro, K.J. Odenbach y R.L. Sinsabaugh. 2009. Photoacceleration of plant litter decomposition in an arid environment. *Soil Biology and Biochemistry*, 41: 1433-1441.
- Gan, S. y R.M. Amasino. 1997. Making sense of senescence: Molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence. *Plant Physiology*, 113: 313-319.

- García-Moya, E. y C.M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*, 51: 81-88.
- Garner, W. y Y. Steinberger. 1989. A proposed mechanism for the formation of “fertile islands” in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 16: 257-262.
- Giardina, C. y M. Ryan. 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404: 858-861.
- Gitay, H. y I.R. Noble. 1997. What are functional types and how do we seek them? p. 3-17. En: Smith T.M., H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.). *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press.
- Gobierno del Estado de Sonora. 2005. Enciclopedia de los Municipios de México. Estado de Sonora: La Colorada. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/sonora/municipios/26021a.htm>
- Govindarajulu, M., P.E. Pfeffer, H.R. Jin, J. Abubaker, D.D. Douds, J.W. Allen, H. Bucking, P.J. Lammers y Y. Shachar-Hill. 2005. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 435: 819-823
- Granier, A., E. Ceschia, C. Damesin, E. Dufrene, D. Epron, P. Gross, S. Lebaube, V. Le Dantec, N. Le Goff y D. Lemoine. 2000. The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology*, 14: 312-325.
- Hall, S.J., B. Ahmed, P. Ortiz, R. Davies, R.A. Sponseller y N.A. Grimm. 2009. Urbanization alters soil microbial functioning in the Sonoran Desert. *Ecosystems*, 12: 654- 671.
- Hang, S., M. Mazzarino, G. Núñez y L. Oliva. 1995. Influencia del desmonte selectivo sobre la disponibilidad de nitrógeno en El Chaco Árido Argentino. *Agroforestería en las Américas*, 2:2 9-14.
- Hanselka, C.W. 1988. Buffelgrass - south Texas wonder grass. *Rangelands*, 10:6 279-281.
- Hanselman, T.A., D.A. Graetz y T.A. Obreza. 2004. A comparison of *in situ* methods for measuring net nitrogen mineralization rates of organic soil amendments. *Journal of Environmental Quality*, 33: 1098-1105.
- Hanson, P.J., N.T. Edwards, C.T. Garten y J.A. Andrews. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48: 115-146.
- Hart, S.C. y A.J. Gunther. 1989. *In situ* estimates of annual net nitrogen mineralization and nitrification in a subarctic watershed. *Oecologia*, 80: 284-288.

- Hart, S.C. y M.K. Firestone. 1989. Evaluation of three *in situ* soil nitrogen availability assays. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 185-191.
- Hart, S.C., G.E. Nason, D.D. Myrold y D.A. Perry. 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology*, 75: 880-891.
- Hernández, H.M. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Fondo de Cultura Económica. México D.F. México. 63-82 p.
- Hodge, A., D. Robinson y A. Fitter. 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trends in Plant Science*, 5: 304-308.
- Horner, J.D., J.R. Gosz y R.G. Cates. 1988. The role of carbon-based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *The American Naturalist*, 132: 869-883.
- Huang X., Z. Yu, W. Qian, D. Xu y G. Ai. 2007. Effects of adding water on seasonal variation of soil nitrogen availability under sandy grasslands in semi-arid region. *Journal of Forestry Research*, 18:4 287-290. doi: 10.1007/s11676-007-0057-1.
- Huxman, T.E., K.A. Snyder, D. Tissue, A.J. Leffler, K. Ogle, W.T. Pockman, D.R. Sandquist, D.L. Potts y S. Schwinning. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 141: 254-268.
- Ibarra-Flores, F.A., M.H. Martín-Rivera y F. Ramírez-Moreno. 2004. El subsoleo como práctica de rehabilitación de praderas de zacate buffel en condición regular en la región central de Sonora, México. *Técnica Pecuaria en Mexico*, 42:1 1-16.
- IGBP. 1998. Terrestrial carbon working group. The terrestrial carbon cycle: implications for the Kyoto protocol. *Science*, 280: 1393-1394.
- INEGI. 1988. Carta de tipos de vegetación. Atlas nacional del medio físico. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F.
- IPCC. 1996. Climate Change 1995. The Science of Climate Change. Cambridge University Press. Cambridge. 572 p.
- Jackson J. 2005. Is there a relationship between herbaceous species richness and buffel grass (*Cenchrus ciliaris*)? *Austral Ecology*, 30:5 505-517. doi:10.1111/j.1442-9993.2005.01465.x
- Jassal, R.S., T.A. Black, T. Cai, K. Morgenstern, Z. Li, D. Gauymont-Guay y Z. Nestic. 2007. Components of ecosystems respiration and an estimate of net primary productivity of an intermediate-aged Douglas-Fir stand. *Agricultural and Forest Meteorology*, 144: 44-57.

- Jobbágy, E.G. y R.B. Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10: 423-436.
- Johnson, D. y A. Navarro. 1992. Zacate buffel y biodiversidad en el Desierto Sonorense. pp 117–122. En: Moreno, J. (Ed.). *Ecología, recursos naturales y medio ambiente en Sonora*. El Colegio De Sonora. Hermosillo, Mexico.
- Kaur, K., R. Jalota y D. Midmore. 2007. Impact of temperature and defoliation (simulated grazing) on soil respiration of pasture (*Cenchrus ciliaris* L.) in a controlled experiment. *Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences*, 1:1 1-9.
- Kieft, T.L., C.S. White, S.R. Loftin, R. Aguilar, JA Craig y D.A. Skaar. 1998. Temporal dynamics in soil carbon and nitrogen resources at a grassland-shrubland ecotone. *Ecology*, 79: 671-683.
- Knoepp, J.D. y W.T. Swank. 1998. Rates of nitrogen mineralization across an elevation and vegetation gradient in the southern Appalachians. *Plant Soil*, 204: 235-241.
- Knoop, W.T. y B.H. Walker. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology*, 73: 235-253.
- Kucera, C.L. y D.R. Kirkham. 1971. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. *Ecology*, 52: 912-915.
- Lajtha, K. y W.H. Schlesinger. 1986. Plant-response to variations in nitrogen availability in a desert shrubland community. *Biogeochemistry*, 2: 29-37.
- Lambers, H. F.S. Chapin III y T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer-Verlag. 505-527 p.
- Lindroth, A., A. Grelle y A.S. Morén. 1998. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 4: 443-450.
- Lloyd, J. y J.A. Taylor. 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8: 315-323.
- Lopez-Robles, D. 2007. Changes in soil carbon and nitrogen with buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) introduction in Sonora, México. Master of Science in Biology Dissertation, Northern Arizona University, Flagstaff. 9-29 p.
- Lovich, J.E. y D. Bainbridge. 1999. Anthropogenic degradation of the southern California desert ecosystem and prospects for natural recovery and restoration. *Environmental Management*, 24: 309-326.
- Lundegardh, H. 1927. Carbon dioxide evolution of soil and crop growth. *Soil Science*, 23: 253-335.

- Lundquist, E., L. Jackson y K. Scow. 1999. Wet dry cycles affect DOC in two California agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 1031-1038.
- Marra, J.L. y R.L. Edmonds. 1996. Coarse woody debris and soil respiration in a clearcut on the Olympic Peninsula, Washington, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1337-1345.
- Martínez-Yrizar, A., A. Búrquez, S. Núñez y H. Miranda. 1999. Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecology*, 145:1 37-48.
- Mathers, N. J. y R. Dalal. 2004. Predicted and actual changes in nitrogen mineralisation in the Mulga soils of southern Queensland. En: *Super Soil 2004: 3rd Australian New Zealand Soils Conference*. University of Sydney. Australia.
- Mathers, N.J., B. Harms y R.C. Dalal. 2006. Impacts of land-use change on nitrogen status and mineralization in the Mulga Lands of Southern Queensland. *Austral Ecology*, 31: 708-718. doi:10.1111/j.1442-9993.2006.01613.x.
- Mazzarino, M.J., L. Oliva, A. Abril y M. Acosta. 1991. Factors affecting nitrogen dynamics in a semiarid woodland (Dry Chaco, Argentina). *Plant and Soil*, 138: 85-98.
- Menezes, R.S.C., I.H. Salcedo y E.T. Elliott. 2002. Microclimate and nutrient dynamics in a silvopastoral system of semiarid northeastern Brazil. *Agroforestry Systems*, 56:1 27-38.
- Mengel K. y E.A. Kirkby. 1987. *Principles of Plant Nutrition*. 4th edn. International Potash Institute. Bern, Switzerland, 407-409 p.
- Mielnick, P.C., Dugas, W.A., 2000. Soil CO<sub>2</sub> flux in a tallgrass prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 32: 221-228.
- Minitab Inc. 2007. Minitab version 15 Statistical Software, State College, Pennsylvania, USA.
- Mlambo, D., E. Mwenje y P. Nyathi. 2007. Effects of tree cover and season on soil nitrogen dynamics and microbial biomass in an African savanna woodland dominated by *Colophospermum mopane*. *Journal of Tropical Ecology*, 23:4 437-448. doi:10.1017/S0266467407004233.
- Morales-Romero D. y F. Molina-Freaner. 2008. Influence of buffelgrass pasture conversion on the regeneration and reproduction of the columnar cactus, *Pachycereus pecten-aboriginum*, in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 228–237.
- Nadelhoffer, K.J., J.D. Aber y J.M. Melillo. 1983. Leaf-litter production and soil organic matter dynamics along a nitrogen-availability gradient in southern Wisconsin. USA. *Canadian Journal of Forestry Research*, 13: 12-21.

- Neill, C., M.C. Piccolo, C.C. Cerri, P.A. Steudler, J.M. Melillo y M. Brito. 1997. Net nitrogen mineralization and net nitrification rates in soils following deforestation for pasture across the southwestern Brazilian Amazon Basin landscape. *Oecologia*, 110: 243-252.
- Neill, C., M. Piccolo, J. Melillo, P. Steudler y C. Cerri. 1999. Nitrogen dynamics in Amazon forest and pasture soils measured by  $^{15}\text{N}$  pool dilution. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 567-572.
- Oechel, W.C., S.J. Hastings, G. Vourlitis, M. Jenkins, G. Riechers y N. Grulke. 1993. Recent change of arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature*, 361: 520-523.
- Oliva, L., M.J. Mazzarino, G. Nuñez, A. Abril y M. Acosta. 1993. Dinámica del nitrógeno y del agua del suelo en un desmonte selectivo en el Chaco Arido Argentino. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 28: 709-718.
- Osler, G.H.R. y M. Sommerkorn. 2007. Toward a complete soil C and N cycle: incorporating the soil fauna. *Ecology*, 88: 1611-1621.
- Patrocipies. 1995. Guía práctica para el Establecimiento, Manejo y Utilización de Zacate Buffel. Patronato de Centro de Investigaciones Pecuarias del Estado de Sonora A.C. Hermosillo, Sonora, 9 p.
- Pearcy, R.W., J.R. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel. 1990. *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. London: Chapman and Hall. 264 p.
- Peterjohn, W.T. y W.H. Schlesinger. 1990. Nitrogen loss from deserts in the southwestern United States. *Biogeochemistry*, 10: 67-79.
- Peterjohn, W.T. y Schlesinger W.H. 1991. Factors controlling denitrification in a Chihuahuan Desert ecosystem. *Soil Science Society of America Journal*, 55: 1694-1701.
- Philippot, L. y J.C. Germon. 2005. Contribution of Bacteria to Initial Input and Cycling of Nitrogen in Soils. pp. 159-176. En: Buscot F. y A. Varma (eds.). *Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*. Soil Biology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Philips, S.J. y Comus P.W. 2000. *A Natural History of the Sonoran Desert*. Arizona-Sonora Desert Press. Tucson. 277-278 p.
- Raich, J.W. y K.J. Nadelhoffer. 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70:5 1346-1354.
- Raich, J.W. y WH Schlesinger. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B: 81-99.

- Raich, J.W. y C.S. Potter. 1995. Global patterns of carbon dioxide emission from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9: 23-36.
- Raich, J.W. y A. Tufekciogul. 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48:1 71-90.
- Raison, R.J., M.J. Connell y P.K. Khanna. 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral N in situ. *Soil Biology and Biochemistry*, 19: 521-530.
- Reich, P.B., D.F. Grigal, J.D. Aber y S.T. Gower. 1997. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology*, 78:2 335-347.
- Reiners, W.A., A.F. Bouwman, W.F.J. Parsons y M. Keller. 1994. Tropical Rain Forest Conversion to Pasture: Changes in Vegetation and Soil Properties. *Ecological Applications*, 4:2 363-377. doi: 10.2307/1941940.
- Robertson, G.P. y P.M. Vitousek. 1981. Nitrification potentials in primary and secondary succession. *Ecology* 62: 376-386.
- Robertson, P.G., D.C. Coleman, C.S. Bledsoe y P. Sollins. 1999. Standard soil methods for long-term ecological research. LTER. University Press. Oxford, New York. 258-271 p.
- Rowell, D. L. 1994. Soil science: methods and applications. Longman Group UK Ltd. London, United Kingdom. 219 p.
- Rundel, P.W., E.T. Nilsen, M.R. Sharifi, R.A. Virginia, W.M. Jarrell, D.H. Kohl y G. B. Shearer. 1982. Seasonal dynamics of nitrogen cycling for a *Prosopis* woodland in the Sonoran Desert. *Plant and Soil*, 67: 343-353.
- Rundel, P.W. y A. C. Gibson. 1996. Ecological communities and processes in the Mojave Desert ecosystem: Rock Valley, Nevada. Cambridge University Press. UK. 287 p.
- Rutherford, P.M., W.B. McGill, J.M. Arocena, and C.T. Figueiredo. 2007. Total Nitrogen, p. 239-250. En: M. R. Carter and E. G. Gregorich, eds. *Soil Sampling and Method of Analysis*, Second Edition. CRC Press, Boca Raton.
- Ryan, M.G. y B.E. Law. 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 73: 3-27. DOI 10.1007/s10533-004-5167-7.
- SAS Institute. 2000. SAS Statistical software, Version 8. SAS Institute, Cary, NC.
- Schade, J.D. y S.E. Hobbie. 2005. Spatial and temporal variation in islands of fertility in the Sonoran Desert. *Biogeochemistry*, 73: 541-553.

- Schaeffer, S.M., S.A. Billings y R.D. Evans. 2003. Responses of soil nitrogen dynamics in a Mojave Desert ecosystem to manipulations in soil carbon and nitrogen availability. *Oecologia*, 134: 547-553.
- Shariff A.R., M.E. Biondini y C.E. Grygiel. 1994. Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *Journal of Range Management*, 47: 444-449.
- Schimel J., K. Van Cleve, R. Cates, T. Clausen y P. Reichardt. 1996. Effects of balsam poplar (*Populus balsamifera*) tannins and low molecular weight phenolics on microbial activity in taiga floodplain soil: implications for changes in N cycling during succession. *Canadian Journal of Botany*, 74: 84-90.
- Schimel, J.P., T.C. Balser y M. Wallenstein. 2007. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology*, 86: 1386-1394.
- Schlesinger, W. H. 1997. *Biogeochemistry: An analysis of global change*. Academic Press Inc. San Diego, Calif. 142-194 y 588 p.
- Schlesinger, W.H. y E.T. Peterjohn. 1991. Processes controlling ammonia volatilization from Chihuahuan desert soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 23: 637-642.
- Schlesinger, W.H., J.A. Raikes, A.E. Hartley y A.F. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 77: 364-74.
- Schlesinger, W.H. y A.M. Pilmanis. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry*, 42: 169-187.
- Schlesinger, W.H. y J.A. Andrews. 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48: 7-20.
- Shreve, F. 1929. Changes in desert vegetation. *Ecology*, 10: 364-373.
- Singh, J.S. y S.R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review*, 43: 449-528.
- Stevenson, F.J. 1994. *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions*. Segunda edición. John Wiley and Sons Inc. Nueva York. 8-16 p.
- Stubbs, M.M. y D.A. Pyke. 2005. Available nitrogen: a time-based study of manipulated resource islands. *Plant and Soil*, 270: 123-133.
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A.J., Schulze, E.-D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grunwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A.S., Vesala, T., Rannik, Ü., Berbigier, P., Loustau, D., Gudmundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi,

- S., Jarvis, P., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404: 861-865.
- Van Spanning, R.J.M., M.J. Delgado y D.J. Richardson. 2005. The nitrogen cycle: Denitrification and its relationship to N<sub>2</sub> fixation. p. 277-342. En: Werner D. y W.E. Newton (eds.). *Nitrogen Fixation in Agriculture, Forestry, Ecology, and the Environment*. Springer. Holand.
- Veluci, R.M., D.A. Neher y T.R. Weicht. 2006. Fixation and leaching of nitrogen by biological soil crust communities in mesic temperate soils. *Microbial Ecology*, 51:2 189-196.
- Virginia, R.A., y W.M. Jarrell. 1983. Soil properties in a mesquite dominated Sonoran Desert ecosystem. *Soil Science Society of America Journal*, 47: 138-144.
- Vitousek, P.M. y P.A. Matson. 1985. Disturbance, nitrogen availability and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology*, 66: 1360-1376.
- Vitousek, P.M. y R.W. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13: 87-115.
- Vitousek, P.M., J. Aber, R.W. Howarth, G.E. Likens, P.A. Matson, D.W. Schindler, W.H. Schlesinger y G.D. Tilman. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: causes and consequences. *Ecological Applications*, 7: 737-750.
- Vourlitis, G.L., S.C. Pasquini y R. Mustard. 2009. Effects of Dry-Season N Input on the Productivity and N Storage of Mediterranean-Type Shrublands. *Ecosystems*, 12: 473–488 doi:10.1007/s10021-009-9236-6.
- Walvoord, M.A., F.M. Phillips, D.A. Stonestrom, R.D. Evans, P.C. Hartsough, B.D. Newman y R.G. Striegl. 2003. A reservoir of nitrate beneath desert soils. *Science*, 302: 1021-1024.
- Wang, L., P. D'Odorico, S. Manzoni, A. Porporato y S.A. Macko. 2009. Soil carbon and nitrogen dynamics in southern African savannas: the effect of vegetation-induced patch-scale heterogeneities and large scale rainfall gradients. *Climatic Change*, 94: 63-76 doi:10.1007/s10584-009-9548-8
- Wedin, D.A. 1999. Nitrogen availability, plant–soil feedbacks and grassland stability. p. 193-197. En: Eldridge D. y D. Freudenberger. *People and Rangelands. Building the Future*. Proceedings of the VI International Rangeland Congress. Townsville.
- Wedin D.A. y J. Pastor. 1993. Nitrogen mineralization dynamics in grass monocultures. *Oecologia*, 96: 186-192.
- Westermann, D.T., y S.E. Crothers. 1980. Measuring soil nitrogen mineralization under field conditions. *Agronomy Journal*, 72: 1009-1012.

- Westhoff, V. y E. Van der Maarel. 1978. The Braun-Blanquet approach. p. 287-399. En: R.H. Whittaker (ed.). Classification of plant communities. Dr. W. Junk, Den Haag.
- Whitford, W. G. 2002. Ecology of desert systems. Ed Academic Press. 258-266 y 288 p.
- Xu Y., L. Li, Q. Wang, Q. Chen y W. Cheng. 2007. The pattern between nitrogen mineralization and grazing intensities in an Inner Mongolian typical steppe. *Plant and Soil* 300: 289-300.
- Yahdjian, L. y O.E. Sala. 2008. Do litter decomposition and nitrogen mineralization show the same trend in the response to dry and wet years in the Patagonian steppe?. *Journal of Arid Environments*, 72:5 687-695. doi:10.1016/j.jaridenv.2007.09.005.
- Zak, D.R. y D.F. Grigal. 1991. Nitrogen mineralization, nitrification and denitrification in upland and wetland ecosystems. *Oecologia*, 88: 189-196.
- Zhou, L., J. Huang, F. Lu y X. Han. Effects of prescribed burning and seasonal and interannual climate variation on nitrogen mineralization in a typical steppe in Inner Mongolia. *Soil Biology and Biochemistry*, 41: 796-803. doi:10.1016/j.soilbio.2009.01.019