

MINERALIZACIÓN DE NITRÓGENO EN EL SUELO DE ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS

Nitrogen Mineralization on Arid and Semi-Arid Land Soil

Hernán Celaya-Michel^{1‡} y Alejandro E. Castellanos-Villegas¹

RESUMEN

El suelo de zonas áridas y semiáridas es típicamente bajo en materia orgánica por la escasa cubierta vegetal y limitada productividad. El escaso nitrógeno contenido en la materia orgánica de zonas áridas y semiáridas se transforma a compuestos inorgánicos vía los procesos de mineralización, que lo vuelven disponible para las plantas, por lo que se reconoce al nitrógeno como limitante para la productividad de las plantas en esos ecosistemas. La transformación de nitrógeno ocurre por la descomposición y mineralización llevada a cabo por los microorganismos del suelo, sin embargo en los ambientes áridos, no tienen siempre condiciones ideales para su actividad en cuanto a temperatura y humedad. No es fácil conocer la disponibilidad real de nitrógeno por las dificultades que ocurren con los diferentes métodos para medir la mineralización, como son perturbar el suelo, eliminar raíces, limitar la aireación y el flujo del agua. A diferencia de otros ecosistemas, la mineralización de nitrógeno en ecosistemas áridos y semiáridos se da en parches, de manera heterogénea, en respuesta a condiciones de microclima y aporte de materia orgánica por la mayor riqueza y abundancia de las plantas presentes en islas de fertilidad, resultando en el mayor contenido de nitrógeno y otros nutrientes. De manera similar, los valores de mineralización de nitrógeno son mayores bajo el dosel de árboles y arbustos, especialmente leguminosas, comparado con los espacios abiertos adyacentes, lo cual es más acentuado en este tipo de ecosistemas áridos. Mayor cubierta de árboles o arbustos incrementa la presencia de islas de fertilidad,

mayor mineralización de nitrógeno, fertilidad del suelo y utilización eficiente de pulsos de lluvia, aumentando la capacidad de amortiguamiento y resiliencia del ecosistemas de zonas áridas y semiáridas.

Palabras clave: *desiertos, descomposición, islas de fertilidad.*

SUMMARY

Arid and semi-arid lands soils have low soil organic matter content because of small plant cover and limited primary productivity. Scarce nitrogen content in arid and semi-arid soil organic matter is transformed to inorganic forms through mineralization, making it available to plants, is known as a major limitation to plant productivity in these ecosystems. Nitrogen transformation through decomposition and mineralization is carried on by soil microorganisms, although in arid land environments, optimal temperature and soil moisture growing conditions are not always present, only after rainfall pulses. Nitrogen availability has been difficult to measure because different methods can result in soil disturbance, removal of roots, and limit air and water exchange. Nitrogen mineralization in arid and semi-arid ecosystems are highly heterogeneous throughout the landscape and occurs in patches or fertility islands, because of their unique microclimatic, richness and abundance of plants, as well as nitrogen content in their soil. Those conditions increase nitrogen mineralization under the canopy of trees and shrubs, particularly under nitrogen-fixing legumes, compared to open interspaces where plant cover is scarce. Increased tree and shrub plant cover promote the presence of fertile islands, larger nitrogen mineralization, soil fertility and a rainfall pulses' use, increasing buffer capacity and resilience of arid and semi-arid ecosystems.

Index words: *deserts, decomposition, islands of fertility.*

¹ Universidad de Sonora, Depto. de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Luis D. Colosio esquina con Reforma. 83000 Hermosillo, Sonora, México.

[‡] Autor responsable (kachambo@gmail.com)

Recibido: agosto de 2010. Aceptado: marzo de 2011.

Publicado como ensayo en

Terra Latinoamericana 29: 343-356.

INTRODUCCIÓN

El nitrógeno es, después del agua, el nutriente más limitante para la productividad de las plantas de zonas áridas y semiáridas. En forma natural, el nitrógeno se encuentra en la atmósfera como gas, en un reservorio no disponible para las plantas, por lo que para poder utilizarlo, las plantas requieren establecer simbiosis con algunas especies de bacterias, lo que sucede por ejemplo en diversas especies de la familia de las leguminosas entre otras, lo que les permite aportar materia orgánica rica en nitrógeno al suelo de zonas áridas. La poca materia orgánica del suelo no puede ser utilizada por las plantas directamente, y para ello debe descomponerse y mineralizarse, procesos que son llevados a cabo principalmente por microorganismos del suelo, los cuales a su vez en ambientes áridos, no tienen siempre condiciones ideales para su actividad en cuanto a temperatura y humedad, por lo que los procesos de mineralización de nitrógeno en zonas áridas se dan por periodos breves de tiempo generalmente posteriores a pulsos de precipitación. En periodos secos es importante la fragmentación abiótica de la materia orgánica por el intemperismo, en especial por la radiación UV sobre compuestos como lignina, de difícil degradación. En la mineralización de nitrógeno en zonas áridas son de gran importancia las altas temperatura, la humedad variable e impredecible y las especies de plantas presentes, como determinantes de su gran heterogeneidad temporal y espacial. La utilización de los ecosistemas áridos por el hombre puede ocasionar perturbaciones que rompen el equilibrio en los procesos del suelo, su capacidad auto reguladora y el reciclaje de materia orgánica y nutrientes, pudiendo favorecer pérdidas de nitrógeno del sistema y de fertilidad del suelo, como es el caso de los desmontes y siembras de especies exóticas, el sobrepastoreo del ganado y el fuego.

Ciclo del Nitrógeno y Fijación Biológica

El nitrógeno es el elemento más limitante en los ecosistemas terrestres, de todos los nutrientes del suelo necesarios para el crecimiento de las plantas (Vitousek *et al.*, 1997), en especial en ecosistemas áridos y semiáridos (Schlesinger *et al.*, 1996; Chapin *et al.*, 2002; Whitford, 2002). El nitrógeno inorgánico está constituido por las formas solubles como nitrito (NO_2^-) y nitrato (NO_3^-), amonio (NH_4^+) intercambiable y no intercambiable fijado en las arcillas (Rutherford *et al.*,

2007). El contenido de nitrógeno orgánico en el suelo incluye una gran variedad de formas (Binkley y Vitousek, 1989), puede no estar disponible para las plantas en moléculas complejas o perderse por denitrificación, erosión del suelo, lixiviado, volatilización (Philippot y Germon, 2005), y desempeña un papel importante en la composición y diversidad de las especies, y en la dinámica y funcionamiento de la mayoría de los ecosistemas. La mayoría de las plantas nativas de cada región están adaptadas y su funcionamiento óptimo 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 (N_2), sin embargo metabólicamente no está disponible para su asimilación por las plantas superiores que no poseen mecanismos para romper el triple enlace covalente (Philippot y Germon, 2005). El nitrógeno en forma gaseosa es la principal fuente primaria de entrada para los ecosistemas, existen organismos simbiotes y de vida libre con la capacidad de fijarlo de la atmósfera (Vitousek y Howarth, 1991). El proceso de fijación de nitrógeno es complejo y envuelve a una variedad de microorganismos, microfauna del suelo, plantas y animales, representa una entrada al ciclo terrestre del nitrógeno de gran importancia para ecosistemas áridos. Una de las familias de plantas más reconocidas como fijadoras de nitrógeno son las Leguminosas, tanto árboles como arbustos abundan en la mayoría de las regiones áridas y semiáridas, presentando una simbiosis con bacterias del género *Rhizobium* o *Bradyrhizobium*, formando nódulos donde la bacteria fija nitrógeno (Whitford, 2002).

Varios tipos de bacterias y algas azul-verde poseen la enzima nitrogenasa, que convierte el N_2 atmosférico a amonio (NH_4^+). Algunas de ellas como *Rhizobium* y actinomicetos del género *Frankia* existen en asociaciones simbióticas con plantas, pero otras como *Azobacter* ocurren en forma de vida libre en los suelos. En los ecosistemas desérticos son de gran importancia ambos procesos de fijación (Whitford, 2002), por simbiosis se beneficia la planta hospedera, posteriormente el nitrógeno entra al ecosistema cuando las hojas con alto contenido de nitrógeno se descomponen estimándose un aporte entre de 25 a 30 kg por hectárea al año en los mezquiales de California dentro del Desierto Sonorense (Rundel *et al.*, 1982), mientras que en costras microbióticas del suelo formadas por líquenes, cianobacterias, algas verdes, musgos y hongos (Evans

y Belnap, 1999) se ha estimado que aportan de 7 a 18 kg por hectárea por año en el desierto Sonorense en Arizona (Veluci *et al.*, 2006). En costras de algas azul-verde también se reportan entre 1 y 5 kg de nitrógeno por hectárea por año (Schlesinger, 1997).

La fijación biológica de nitrógeno con microorganismos de vida libre y simbiótica con algunas plantas, representa una importante entrada de nitrógeno al suelo, lo cual cobra especial importancia en ecosistemas limitados por nitrógeno, como son las zonas áridas y semiáridas. La planta se beneficia con la asociación simbiótica y al morir, sus hojas o raíces aportan nitrógeno disponible tanto a microorganismos como a otras plantas.

Descomposición

La mayor parte del nitrógeno del suelo está contenido en la materia orgánica de los animales, plantas, hongos y bacterias muertos (Schlesinger, 1997), pero en el corto plazo no es disponible para las plantas y solo mediante los procesos de descomposición y posterior mineralización vuelve a estar disponible. Las principales formas biológicas de nitrógeno activas para las plantas son inorgánicas: amonio y nitrato (Vitousek y Matson, 1985).

Los procesos de descomposición y mineralización son llevados a cabo por una comunidad muy dinámica de fauna y microorganismos 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 los desdoblamientos microbianos de la materia orgánica de la superficie es limitada a breves periodos cuando el mantillo y el suelo están húmedos 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 con la descomposición de algunos compuestos de las plantas (Chapin *et al.*, 2002).

El clima mediante la temperatura y la humedad, es el principal predictor global de la descomposición, la evapotranspiración actual es un índice del efecto del clima en la descomposición, dentro de una región climática el contenido químico como la relación lignina - nitrógeno

de la hojarasca, pueden predecir su descomposición, principalmente en regiones tropicales y mediterráneas (Aerts, 1997).

La radiación UV es importante en zonas áridas ya que degrada ciertos compuestos por oxidación fotoquímica, la cual parece ser más importante durante los períodos secos (Gallo *et al.*, 2009), y otros procesos descomponen la materia orgánica en periodos lluviosos. 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, estimándose que entre el 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).

La descomposición continúa con la despolimerización de compuestos orgánicos nitrogenados, inicialmente no son biodisponibles por ser demasiado grandes (Chapin *et al.*, 2002), sin embargo son separados por enzimas extracelulares a monómeros como aminoácidos, amino-azúcares, ácidos nucleicos, que se denominan nitrógeno orgánico disuelto y está disponible para los microorganismos, hongos micorrízicos (Govindarajulu *et al.*, 2005) y plantas en ecosistemas limitados en nitrógeno, aunque aún no está bien clara la proporción adquirida por las plantas (Hodge *et al.*, 2000).

La descomposición de la materia orgánica permite reciclar nutrientes no disponibles para las plantas y volverlos a hacer disponibles, en mayor proporción los microorganismos del suelo son los responsables de esta tarea.

Microorganismos del Suelo

En el suelo existen una gran variedad de microorganismos como bacterias y protozoarios, así como nemátodos, ácaros y hongos, que intervienen en los procesos de transformación de la materia orgánica del suelo. Adicionalmente con la depredación entre ellos, por ejemplo los nemátodos que se alimentan de bacterias y protistas, y microártropodos que se alimentan de hongos y lombrices juveniles (Osler y Sommerkorn, 2007), liberan nutrientes que son reutilizados en descomposición y mineralización. Estos microorganismos son de gran importancia actuando como descomponedores y como reservorio 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. Los microorganismos responden rápidamente a la disponibilidad de humedad en el suelo, aún cuando solo sea un evento pequeño que solo humedezca la parte superficial, esto lleva a que el nitrógeno disponible se acumule en la época seca cuando las plantas no pueden utilizarlo (Austin *et al.*, 2004). Los microbios presentes en suelos semiáridos están adaptados a utilizar incrementos pequeños de humedad (Huxman *et al.*, 2004). Durante periodos 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 rehumedecer, se produce un choque 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). En el Desierto Chihuahuense se encontró que con los periodos de sequía se aumentaba la disponibilidad de nitrógeno, sugiriendo que diversos procesos son afectados resultando en dicho aumento de nitrógeno (Fisher *et al.*, 1987).

Los microorganismos del suelo son de gran importancia al transformar compuestos orgánicos a inorgánicos disponibles para las plantas, con su actividad de descomposición y mineralización de nitrógeno. 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 (Whitford, 2002).

Mineralización de Nitrógeno y su Medición

Se denomina mineralización al proceso mediante el cual el nitrógeno orgánico del suelo es transformado por los microorganismos del suelo a formas inorgánicas (amonio y nitrato; Binkley y Hart, 1989). El primer producto de la mineralización es el amoniaco (NH_3) el cual puede adquirir un hidrógeno y formar amonio (NH_4^+), 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 hidrógeno para formar nitrito (NO_2^-) y luego nitrato (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 denitrificación donde se convierte a óxido nitroso (N_2O) y nitrógeno elemental (N_2 ; 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 denitrificación, 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 en grandes extensiones, sin embargo para sitios y hábitats específicos no lo es, así como donde la perturbación del suelo es importante (Binkley y Vitousek, 1989).

Los métodos para evaluar la mineralización son un indicador 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 permiten 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 incuba 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, se llenan con suelo y sellan, 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, existen metodologías con la parte superior cerrada o 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 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 son las bolsas con resinas de intercambio iónico, 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 de amonio y nitrato 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 el Cuadro 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 del Cuadro 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) o superficie de suelo seco (metros cuadrados y por hectárea) en un determinado periodo.

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 (Cuadro 1). Las incubaciones en laboratorio 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.

Los valores máximos de tasa de mineralización mostrada en el Cuadro 1, tanto *in situ* como potencial

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

Bioma	Pp [‡] mm	Tasa neta de mineralización de nitrógeno		Incubación			Observación	Referencia
		mg kg ⁻¹ día ⁻¹	g m ⁻² día ⁻¹	R [†]	P [§]	Días		
Determinación <i>in situ</i>								
Bosque templado	1900	1.754		cilindros		28	verano	Knoepp y Swuank, 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 <i>et al.</i> , 1997
Pastizal inducido	740	0.369		cilindros	0-15	49	bajo árbol nativo	Menezes <i>et al.</i> , 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 Gunther, 1989
Tundra hábitat húmedo	650		0.001	resinas	0-7.5	365		Hart Gunther, 1989
Tundra hábitat seco	650		0.000	resinas	0-7.5	365		Hart Gunther, 1989
Tundra		0.017		resinas	0-10	365		Binkley <i>et al.</i> , 1994
Bosque de pino	600	0.747		bolsas	0-10	30	invierno	Duran <i>et al.</i> , 2009
Sabana semiárida	600	0.293		bolsas	0-10	30	época lluvias	Mlambo <i>et al.</i> , 2007
Matorral semidesértico	516		0.014	cilindros	0-10	42	bajo acacia	Mlambo <i>et al.</i> , 2006
Pastizal semiárido	450	0.133		cilindros	0-15	45		Huang <i>et al.</i> , 2007
Pastizal semiárido	438	1.822		bolsas	0-5	30	pastoreo moderado	Shariff <i>et al.</i> , 1994
Matorral semidesértico	400	0.420		latas	0-13	28	bajo <i>Prosopis</i>	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Matorral semidesértico	400	0.814				28	bajo <i>Prosopis</i>	Hang <i>et al.</i> , 1995
Pastizal semiárido	350		0.013	cilindros	0-10	30	quemado	Zhou <i>et al.</i> , 2009
Pastizal semiárido	350	0.250		cilindros	0-10	22	sin pastoreo	Xu <i>et al.</i> , 2007
Pastizal semiárido		0.411		bolsas	0-10		bajo <i>Prosopis</i>	Mazzarino <i>et al.</i> , 1991
Pastizal inducido		0.088					sucesión temprana	Wedin y Pastor, 1993
Desierto	200		0.022	cilindros	0-20	35		Adair <i>et al.</i> , 2004
Estepa	168		0.002	cilindros	0-7.5	75	época lluvias	Yahdjian y Sala, 2008
Determinación en laboratorio								
Selva	220	4.320		21	0-5	30		Neill <i>et al.</i> , 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 <i>et al.</i> , 2004
Pastizal pastoreado	400	0.564		35	0-10	28	pastoreo	Andrioli <i>et al.</i> , 2010
Matorral semidesértico	400	0.814		30		15	bajo <i>Prosopis</i>	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Chaparral	360		0.025	28	0-10	8		Vourlitis <i>et al.</i> , 2009
Pastizal semiárido	350	1.814		25	0-2	30	época lluvia	Ford <i>et al.</i> , 2007
Desierto Chihuahua	213	0.771		40	0-10	28	bajo <i>Larrea</i>	Fisher <i>et al.</i> , 1987
Desierto Sonorese	193	0.300		25	0-2	7	bajo <i>Larrea</i>	Hall <i>et al.</i> , 2009
Desierto Mojave	140		0.115	25	0-10	28	bajo <i>Larrea</i>	Schaeffer <i>et al.</i> , 2003

[‡] Pp = precipitación pluvial; [†] R = recipiente utilizado para medir la mineralización neta *in situ*; [§] P = profundidad.

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.

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 indicador de disponibilidad en vez de la disponibilidad actual real (Binkley y Vitousek, 1989).

Condiciones que Afectan la Mineralización en Zonas Áridas

La mineralización de nitrógeno es afectada por factores ambientales físicos como temperatura, humedad y aireación, por el contenido de nitrógeno del sustrato, tipo de compuestos orgánicos y por los microorganismos del suelo (Binkley y Hart, 1989).

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, por lo que la inmovilización microbiana puede reducir pérdidas de nitrógeno del ecosistema.

Como resultado de las condiciones ambientales en la tundra casi solo se encuentra amonio mientras que en los desiertos el nitrato es más importante como elemento presente disponible para las plantas (Schlesinger, 1997). En el Cuadro 1 el valor más bajo de mineralización corresponde a este bioma. Se menciona que en las zonas áridas y semiáridas donde se presentan los niveles más bajos de materia orgánica del suelo (Stevenson, 1994), debido a la densidad baja de plantas que condiciona su aporte de materia orgánica al suelo.

También la mineralización de nitrógeno en zonas áridas 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). En el desierto de Mojave Rundel y Gibson (1996) estimaron la tasa de mineralización en 6.5 kg de nitrógeno ha⁻¹ año⁻¹.

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.

Tipos Funcionales 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 pueden dar una idea de los procesos que ocurren en los ecosistemas, y su cuantificación nos 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. 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 mayor contenido de nitrógeno en hojarasca y posteriormente su mineralizado 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.

Estructura de la Vegetación

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 y McKell, 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 por el aumento del 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 (Cuadro 2) 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). La distribución de plantas en zonas áridas no es uniforme (Bolton *et al.*, 1990), existe vegetación perenne que propicia un microclima y anuales que solo prosperan en periodos favorables para su crecimiento, como es el caso en el desierto de Mojave donde se ha estudiado cómo el arbusto *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 donde han ocurrido cambios de pastizal a matorral desértico de *Larrea*, los nutrientes se han redistribuido en islas de fertilidad. Comparando el contenido de nutrientes bajo pasto y bajo *Larrea*, en estos dos tipos de vegetación, *Larrea*

concentra mayor cantidad de nutrientes que bajo los pastos, sin embargo como el pasto tiene una mayor cobertura, al convertir a área los recursos disponibles 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 denitrificación debido a la aridez (Virginia y Jarrell, 1983). En la parte central de Arizona se encontró también que bajo el dosel de *Prosopis velutina* existe 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 tiene acceso a aguas subterráneas es mucho mayor que la que se podría obtener con los niveles de precipitación de algunos

Cuadro 2. Nitrógeno total, disponible y mineralización neta bajo el dosel e interespacio.

Vegetación	Características	Nitrógeno			P [‡]	Pp [†]	Referencia
		Total	Disponible	Tasa de mineralización			
	<i>In situ</i>	%	µg g ⁻¹	mg kg ⁻¹ día ⁻¹	cm	mm	
Sabana semiárida	Árbol grande		7.150	0.293	0-10	600	Mlambo <i>et al.</i> , 2007
Sabana semiárida	Interespacio		3.100	0.124	0-10	600	Mlambo <i>et al.</i> , 2007
Desierto el Chaco	Árbol		6.000	0.316	0-13	400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Desierto el Chaco	Interespacio		5.000	0.192	0-13	400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Desierto el Chaco	Arbol leguminosa		12.000	0.420	0-13	400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Desierto el Chaco	Interespacio		5.000	0.220		400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Desierto el Chaco	Árbol leguminosa	0.210	25.300	0.814		400	Hang <i>et al.</i> , 1995
Desierto el Chaco	Interespacio	0.190	9.100	0.518	0-10	400	Hang <i>et al.</i> , 1995
Desierto el Chaco	Arbusto <i>Larrea</i>			0.260	0-10		Mazzarino <i>et al.</i> , 1991
Desierto el Chaco	Interespacio			0.181			Mazzarino <i>et al.</i> , 1991
	Laboratorio						
Semidesierto el Chaco	Árbol			0.489		400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Semidesierto el Chaco	Interespacio			0.354		400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Semidesierto el Chaco	Árbol leguminosa			0.814		400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Semidesierto el Chaco	Interespacio			0.329		400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Desierto Chihuahuense	Abusto <i>Larrea</i>	0.039		0.771	0-10	213	Fisher <i>et al.</i> , 1987
Desierto Chihuahuense	Interespacio	0.035		0.479	0-10	213	Fisher <i>et al.</i> , 1987
Desierto Sonorense	Arbusto <i>Larrea</i>		12.200	0.300	0-2	193	Hall <i>et al.</i> , 2009
Desierto Sonorense	Interespacio		4.900	0.300	0-2	193	Hall <i>et al.</i> , 2009

‡ P = profundidad; † Pp = precipitación pluvial.

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 (Cuadro 2). Existe un patrón recurrente en esos ecosistemas, dado que en un número significativo 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 (Cuadro 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.

En la mayoría de los trabajos reportados en el Cuadro 2, además de mostrar mayor tasa de mineralización bajo árboles ó arbustos, también presentan valores mayores de nitrógeno disponible (la suma de amonio más 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 ha encontrado previo a la lluvia y posterior a ella (Hang *et al.*, 1995).

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

Perturbación de la cubierta vegetal. En el Cuadro 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 de trabajos donde la perturbación era reciente y quizás el efecto sobre los procesos de mineralización aún no se mostraba (Oliva *et al.*, 1993), y donde el área desmontada presentaba mayor tasa de mineralización en un año lluvioso (Hang *et al.*, 1995), 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 nos explica la importancia del microclima, es decir, humedad y temperatura que favorece la vegetación presente y que se ve modificada con la perturbación.

La eliminación de la cubierta vegetal por perturbaciones como: pastoreo excesivo del ganado, desmonte con maquinaria 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 (Cuadro 3) con el paso del tiempo por pérdidas de nitrógeno del ecosistema.

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 de 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, que consiste en la hidrólisis de los nutrientes contenidos en la hoja senescente, y sucede cuando la célula se desintegra junto con el cloroplasto donde se contiene más de 70% de la proteína

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

Vegetación	Características	Tasa de mineralización mg kg ⁻¹ día ⁻¹	Profundidad cm	Precipitación mm	Referencia
		<i>In situ</i>			
Bosque de pino	Natural bajo <i>Pinus</i>	0.747	0-10	600	Duran <i>et al.</i> , 2009
Bosque de pino	Quemado bajo <i>Pinus</i>	0.165	0-10	600	Duran <i>et al.</i> , 2009
Pastizal de la Pampa	Excluido	0.234	0-10	400	Andrioli <i>et al.</i> , 2010
Pastizal de la Pampa	Pastoreo	0.207	0-10	400	Andrioli <i>et al.</i> , 2010
Desierto el Chaco	Natural <i>Prosopis</i>	0.420	0-13	400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Semidesierto el Chaco	Desmonte reciente bajo <i>Prosopis</i>	0.481	0-13	400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Semidesierto el Chaco	Natural año lluvioso bajo <i>Prosopis</i>	0.739		400	Hang <i>et al.</i> , 1995
Semidesierto el Chaco	Desmonte año lluvioso bajo <i>Prosopis</i>	0.857		400	Hang <i>et al.</i> , 1995
Semidesierto el Chaco	Natural año seco bajo <i>Prosopis</i>	0.814		400	Hang <i>et al.</i> , 1995
Semidesierto el Chaco	Desmonte año seco bajo <i>Prosopis</i>	0.704		400	Hang <i>et al.</i> , 1995
		Laboratorio			
Semidesierto el Chaco	Natural bajo <i>Prosopis</i>	0.539		400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Semidesierto el Chaco	Desmonte reciente bajo <i>Prosopis</i>	0.350		400	Oliva <i>et al.</i> , 1993
Pastizal semiárido	Natural	1.814	0-2	350	Ford <i>et al.</i> , 2007
Pastizal semiárido	Quemado	1.739	0-2	350	Ford <i>et al.</i> , 2007

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 nitrógeno 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, 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, siendo los arroyos los lugares más productivos, acumulando 357 g m⁻² año⁻¹, mientras que las planicies solo 60 g m⁻² año⁻¹ y los matorrales de ladera 157 g m⁻² año⁻¹ (Martínez-Yrizar *et al.*, 1999), presentándose esa producción de hojarasca en otoño y primavera, mostrando la heterogeneidad tanto temporal

como espacial del aporte de hojarasca dentro de una misma región.

Pérdidas de Nitrógeno del Ecosistema

En suelos de zonas áridas las pérdidas hacia la atmósfera por erosión, volatilización, nitrificación y denitrificación 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, 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 denitrificación es un proceso anaeróbico que lo llevan a cabo bacterias principalmente, algunos hongos y levaduras (Van Spanning *et al.*, 2005), consiste en la reducción microbiana de nitrato o nitrito a óxido nitroso (N₂O) o nitrógeno elemental. 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 denitrificación similares a las de suelos de regiones templadas y tropicales posiblemente debido a los pulsos de secado-

humedecimiento de los desiertos (Peterjohn y Schlesinger, 1991), por lo cual cobra especial importancia la presencia de plantas 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).

CONCLUSIONES

- La mineralización neta de nitrógeno es un indicador de la disponibilidad de este nutriente, sin ser la disponibilidad real actual. En su interpretación se debe tomar en cuenta la metodología utilizada al comparar los resultados de diferentes autores, así como el nitrógeno disponible y total del suelo. La mineralización neta potencial nos muestra el valor máximo al eliminar la limitante de humedad y temperatura pero bajo condiciones artificiales, mientras que las determinaciones *in situ* siguen de manera más cercana las condiciones de campo.
- Los tipos funcionales de plantas con capacidad de establecer fijación por simbiosis con bacterias son una importante fuente de aporte de nitrógeno orgánico al suelo de zonas áridas y semiáridas, por ser ecosistemas limitados por nitrógeno. La materia orgánica del suelo es transformada por los microorganismos con su actividad de descomposición y mineralización, vuelven a hacer disponible nitrógeno para las plantas, además son un reservorio de nutrientes en su biomasa, que inmoviliza elementos y los conserva en el suelo evitando que pasen a procesos de pérdida de nitrógeno del ecosistema.
- La mineralización de nitrógeno en zonas áridas y semiáridas se da en parches de manera heterogénea, condicionada a condiciones de microclima y aporte de materia orgánica por las plantas presentes en las islas de fertilidad por lo que presenta valores mayores bajo el dosel de árboles y arbustos, especialmente leguminosas, comparado con los espacios abiertos adyacentes.
- La perturbación de la cubierta vegetal mediante la eliminación de las islas de fertilidad, afecta muy fuertemente los procesos y el funcionamiento del

ecosistema, en particular la dinámica del nitrógeno, resultando en modificaciones que pueden llevar a disminuir su contenido en el suelo, y con el paso del tiempo acentuar las pérdidas de nitrógeno del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al CONACYT por su apoyo al proyecto CB06-61865 (AECV) y en la forma de beca de maestría (HCM) al Posgrado en Biociencias, Universidad de Sonora.

LITERATURA CITADA

- Adair, E. C., D. Binkley, and 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. and F. S. Chapin III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30: 1-67.
- Andrioli, R. J., R. A. Distel, and N. G. Didoné. 2010. Influence of cattle grazing on nitrogen cycling in soils beneath *Stipa tenuis*, native to central Argentina. *J. Arid Environ.* 74: 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, and S. M. Schaeffer. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141: 221-235.
- Binkley, D. 1984. Ion exchange resin bags: Factors affecting estimates of nitrogen availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48: 1181-1184.
- Binkley, D. and P. Vitousek. 1989. Soil nutrient availability. pp. 75-96. *In*: R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, and P. W. Rundel (eds.). *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation.* Chapman and Hall. London.
- Binkley, D. and S. C. Hart. 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Adv. Soil Sci.* 10: 57-112.
- Binkley, D., R. Stottlemyer, F. Suarez, and J. Cortina. 1994. Soil nitrogen availability in some arctic ecosystems in northwest Alaska: Responses to temperature and moisture. *Ecoscience* 1: 64-70.
- Bolton, H., J. L. Smith, and R. E. Wildung. 1990. Nitrogen mineralization potentials of shrub-steppe soils with different disturbance histories. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54: 887-891.
- Campbell, C. A., Y. W. Jame, O. O. Akimremi, and M. L. Cabrera. 1995. Adapting the potentially mineralizable N concept for the prediction of mineralizer N requirements. *Fert. Res.* 42: 1-3.
- Canadell, J. G., D. E. Pataki, and L. F. Pitelka. 2007. *Terrestrial ecosystems in a Changing World.* Springer Verlag. Berlin, Germany.
- Cassidy, T. M., J. H. Fownes, and R. A. Harrington. 2004. Nitrogen limits an invasive perennial shrub in forest understory. *Biol. Invas.* 6: 113-121.

- Chapin, F. S., P. A. Matson, and H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer. New York, NY, USA.
- Day, T. A., E. T. Zhang, and C. T. Ruhland. 2007. Exposure to solar UV-B radiation accelerates mass and lignin loss of *Larrea tridentata* litter in the Sonoran Desert. *Plant Ecol.* 193: 185-194.
- Diaz, S. and M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* 8: 463-474.
- Diaz, S., J. Fargione, T. Chapin, and D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4: 1300-1305.
- Durán, J., A. Rodríguez, J. M. Fernández-Palacios, and A. Gallardo. 2009. Changes in net N mineralization rates and soil N and P pools in a pine forest wildfire chronosequence. *Biol. Fert. 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 Sci. Soc. Am. J.* 64: 2024-2030.
- Eno, C. F. 1960. Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 24: 277-279.
- Epstein, H. E., J. M. Pareuelo, G. Piñeiro, I. C. Burke, and W.K. Lauenroth. 2006. Interactions of water and nitrogen on primary productivity across spatial and temporal scales in grasslands and shrubland ecosystems. pp. 201-216. *In: P. D'Odorico and A. Porporato (eds.). Dryland ecohydrology.* Springer. Dordrecht, The Netherlands.
- Evans, R. D. and J. Belnap. 1999. Long-term consequences of disturbance on nitrogen dynamics in an arid grassland ecosystem. *Ecology* 80: 150-60.
- Ewing, S. A., R. J. Southard, J. L. Macalady, A. S. Hartshorn, and M.J. Johnson. 2007. Soil microbial fingerprints, carbon, and nitrogen in a Mojave Desert creosote-bush ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 71: 469-475.
- Fierer, N., J. P. Schimel, and P. A. Holden. 2003. Influence of drying-rewetting frequency on soil bacterial community structure. *Microb. Ecol.* 45: 63-71.
- Fisher, F. M., L. W. Parker, J. P. Anderson, and W. G. Whitford. 1987. Nitrogen mineralization in a desert soil: Interacting effects of soil moisture and nitrogen fertilizer. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51: 1033-1041.
- Ford, D. J., W. R. Cookson, M. A. Adams, and P. F. Grierson. 2007. Role of soil drying in nitrogen mineralization and microbial community function in semi-arid grasslands of north-west Australia. *Soil Biol. Biochem.* 39: 1557-1569. doi:10.1016/j.soilbio.2007.01.014.
- Gallo, M. E., A. Porras-Alfaro, K. J. Odenbach, and R. L. Sinsabaugh. 2009. Photo-acceleration of plant litter decomposition in an arid environment. *Soil Biol. Biochem.* 41: 1433-1441.
- Gan, S. and R. M. Amasino. 1997. Making sense of senescence (Molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence). *Plant Physiol.* 113: 313-319.
- García-Moya, E. and C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- Garner, W. and Y. Steinberger. 1989. A proposed mechanism for the formation of "fertile islands" in the desert ecosystem. *J. Arid Environ.* 16: 257-262.
- Govindarajulu, M., P. E. Pfeffer, H. Jin, J. Abubaker, D. D. Douds, J. W. Allen, H. Bucking, P. J. Lammers, and Y. Shachar-Hill. 2005. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* 435: 819-823.
- Hall, S. J., B. Ahmed, P. Ortiz, R. Davies, R. A. Sponseller, and N. B. Grimm. 2009. Urbanization alters soil microbial functioning in the Sonoran Desert. *Ecosystems* 12: 654-671.
- Hang, S., M. Mazzarino, G. Núñez, and L. Oliva. 1995. Influencia del desmonte selectivo sobre la disponibilidad de nitrógeno en El Chaco Árido Argentino. *Rev. Agroforest. Amér.* 2: 9-14.
- Hanselman, T. A., D. A. Graetz, and T. A. Obreza. 2004. A comparison of *in situ* methods for measuring net nitrogen mineralization rates of organic soil amendments. *J. Environ. Qual.* 33: 1098-1105.
- Hart, S. C. and 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. and M. K. Firestone. 1989. Evaluation of three *in situ* soil nitrogen availability assays. *Can. J. For. Res.* 19: 185-191.
- Hart, S. C., G. E. Nason, D. D. Myrold, and D. A. Perry. 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75: 880-891.
- Hodge, A., D. Robinson, and A. Fitter. 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen?. *Trends Plant Sci.* 5: 304-308.
- Huang, X., Z. Yu, W. Qian, D. Xu, and G. Ai. 2007. Effects of adding water on seasonal variation of soil nitrogen availability under sandy grasslands in semi-arid region. *J. Forestry Res.* 18: 287-290.
- Huxman, T. E., K. A. Snyder, D. Tissue, A. J. Leffler, K. Ogle, W. T. Pockman, D. R. Sandquist, D. L. Potts, and S. Schwinning. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* 141: 254-268.
- Kieft, T. L., C. S. White, S. R. Loftin, R. Aguilar, J. A. Craig, and D. A. Skaar. 1998. Temporal dynamics in soil carbon and nitrogen resources at a grassland-shrubland ecotone. *Ecology* 79: 671-683.
- Knoepp, J. D. and W. T. Swank. 1998. Rates of nitrogen mineralization across an elevation and vegetation gradient in the southern Appalachians. *Plant Soil* 204: 235-241.
- Lajtha, K. and 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, and T. L. Pons. 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag. New York, NY, USA.
- Lundquist, E. J., L. E. Jackson, and K. M. Scow. 1999. Wet-dry cycles affect dissolved organic carbon in two California agricultural soils. *Soil Biol. Biochem.* 31: 1031-1038.
- Martínez-Yrizar, A., S. Núñez, H. Miranda, and A. Búrquez. 1999. Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecol.* 145: 1 37-48.
- Mathers, N. J., B. Harms, and R. C. Dalal. 2006. Impacts of land-use change on nitrogen status and mineralization in the Mulga Lands of Southern Queensland. *Austral Ecol.* 31: 708-718. doi:10.1111/j.1442-9993.2006.01613.x.
- Mazzarino, M. J., L. Oliva, A. Abril, and M. Acosta. 1991. Factors affecting nitrogen dynamics in a semiarid woodland (Dry Chaco, Argentina). *Plant Soil* 138: 85-98.
- Menezes, R. S. C., I. H. Salcedo, and E. T. Elliott. 2002. Microclimate and nutrient dynamics in a silvopastoral system of semiarid northeastern Brazil. *Agroforestry Syst.* 56:1 27-38.

- Mlambo, D., E. Mwenje, and 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*. *J. Trop. Ecol.* 23: 4 437-448.
- Nadelhoffer, K. J., J. D. Aber, and J. M. Melillo. 1983. Leaf-litter production and soil organic matter dynamics along a nitrogen-availability gradient in Southern Wisconsin (USA). *Can. J. For. Res.* 13: 12-21.
- Neill, C., M. C. Piccolo, C. C. Cerri, P. A. Steudler, J. M. Melillo, and 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, and C. Cerri. 1999. Nitrogen dynamics in Amazon forest and pasture soils measured by ^{15}N pool dilution. *Soil Biol. Biochem.* 31: 567-572.
- Oliva, L., M. J. Mazzarino, G. Nuñez, A. Abril, and M. Acosta. 1993. Dinámica del nitrógeno y del agua del suelo en un desmonte selectivo en el Chaco Árido Argentino. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 28: 709-718.
- Oslar, G. H. R. and M. Sommerkorn. 2007. Toward a complete soil C and N cycle: incorporating the soil fauna. *Ecology* 88: 1611-1621.
- Peterjohn, W. T. and W. H. Schlesinger. 1990. Nitrogen loss from deserts in the southwestern United States. *Biogeochemistry* 10: 67-79.
- Peterjohn, W. T. and W. H. Schlesinger. 1991. Factors controlling denitrification in a Chihuahuan Desert ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55: 1694-1701.
- Philippot, L. and J. C. Germon. 2005. Contribution of bacteria to initial input and cycling of nitrogen in soils. pp. 159-176. *In: F. Buscot and A. Varma (eds.). Microorganisms in soils: roles in genesis and functions. Soil Biology. Springer-Verlag. Heidelberg, Germany.*
- Raison, R. J., M. J. Connell, and P. K. Khanna. 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral N *in situ*. *Soil Biol. Biochem.* 19: 521-530.
- Reich, P. B., D. F. Grigal, J. D. Aber, and S. T. Gower. 1997. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology* 78: 335-347.
- Robertson, G. P. and P. M. Vitousek. 1981. Nitrification potentials in primary and secondary succession. *Ecology* 62: 376-386.
- Rowell, D. L. 1994. *Soil science: methods and applications.* Longman Group UK. London, UK.
- Rundel, P. W. and A. C. Gibson. 1996. *Ecological communities and processes in the Mojave Desert ecosystem: Rock Valley, Nevada.* Cambridge University Press. UK.
- Rundel, P. W., E. T. Nilsen, M. R. Shariff, R. A. Virginia, W. M. Jarrell, D. H. Kohl, and G. B. Shearer. 1982. Seasonal dynamics of nitrogen cycling for a *Prosopis* woodland in the Sonoran Desert. *Plant Soil.* 67: 343-353.
- Rutherford, P. M., W. B. McGill, J. M. Arocena, and C. T. Figueiredo. 2007. Total nitrogen. pp. 239-250. *In: M. R. Carter and E. G. Gregorich, (eds.). Soil sampling and method of analysis.* CRC Press. Boca Raton, FL, USA.
- Schade, J. D. and 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, and 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.
- Schimel, J. P., T. C. Balser, and M. Wallenstein. 2007. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology* 86: 1386-1394.
- Schlesinger, W. H. 1991. *Biogeochemistry. An analysis of global change.* Academic Press. San Diego, CA, USA. 142-194 p.
- Schlesinger, W. H. 1997. *Biogeochemistry. An analysis of global change.* Academic Press. San Diego, CA, USA.
- Schlesinger, W. H. and A. M. Pilmanis. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry* 42: 169-187.
- Schlesinger, W. H. and W. T. Peterjohn. 1991. Processes controlling ammonia volatilization from Chihuahuan desert soils. *Soil Biol. Biochem.* 23: 637-42.
- Schlesinger, W. H., J. A. Raikes, A. E. Hartley, and A. F. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364-74.
- Shariff, A. R., M. E. Biondini, and C. E. Grygiel. 1994. Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *J. Range Manage.* 47: 444-449.
- Stevenson, F. J. 1994. *Humus chemistry: Genesis, composition, reactions.* John Wiley and Sons. New York, NY, USA.
- Stubbs, M. M. and D. A. Pyke. 2005. Available nitrogen: A time-based study of manipulated resource islands. *Plant Soil* 270: 123-133.
- Van Spanning, R. J. M., M. J. Delgado, and D. J. Richardson. 2005. The nitrogen cycle: Denitrification and its relationship to N_2 fixation. pp. 277-342. *In: D. Werner and W. E. Newton (eds.). Nitrogen fixation in agriculture, forestry, ecology, and the environment.* Springer. Dordrecht, The Netherlands.
- Veluci, R. M., D. A. Neher, and T. R. Weicht. 2006. Fixation and leaching of nitrogen by biological soil crust communities in mesic temperate soils. *Microbial Ecol.* 51: 189-196.
- Virginia, R. A. and W. M. Jarrell. 1983. Soil properties in a mesquite dominated Sonoran Desert ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47: 138-144.
- Vitousek, P. M. and P. A. Matson. 1985. Disturbance, nitrogen availability and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology* 66: 1360-1376.
- Vitousek, P. M. and 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, and G. D. Tilman. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: causes and consequences. *Ecol. Applic.* 7: 737-750.
- Vourlitis, G. L., S. C. Pasquini, and 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, and R. G. Striegl. 2003. A reservoir of nitrate beneath desert soils. *Science* 302: 1021-1024.
- Wang, L., P. D'Odorico, S. Manzoni, A. Porporato, and S. Macko. 2009. Soil carbon and nitrogen dynamics in southern African savannas: the effect of vegetation-induced patch-scale heterogeneities and large scale rainfall gradients. *Clim. Change.* 94: 63-76. doi:10.1007/s10584-009-9548-8.

- Wedin, D. A. 1999. Nitrogen availability, plant-soil feedbacks and grassland stability. pp. 193-197. *In*: D. Eldridge y D. Freudenberger (eds.). *People and Rangelands. Building the Future. Proceedings of the VI International Rangeland Congress*. Townsville, Queensland, Australia.
- Wedin, D. A. and J. Pastor. 1993. Nitrogen mineralization dynamics in grass monocultures. *Oecologia* 96: 186-192.
- Westermann, D. T. and S. E. Crothers. 1980. Measuring soil nitrogen mineralization under field conditions. *Agron. J.* 72: 1009-1012.
- Whitford, W. G. 2002. *Ecology of desert systems*. Academic Press. Jamestown Road, London, UK.
- Xu, Y., L. Li, Q. Wang, Q. Chen, and W. Cheng. 2007. The pattern between nitrogen mineralization and grazing intensities in an Inner Mongolian typical steppe. *Plant Soil* 300: 289-300.
- Yahdjian, L. and 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? *J. Arid Environ.* 72: 5 687-695. doi:10.1016/j.jaridenv.2007.09.005.
- Zak, D. R. and D. F. Grigal. 1991. Nitrogen mineralization, nitrification and denitrification in upland and wetland ecosystems. *Oecologia* 88: 189-196.
- Zhou, L., J. Huang, F. Lü, and X. Han. 2009. Effects of prescribed burning and seasonal and interannual climate variation on nitrogen mineralization in a typical steppe in Inner Mongolia. *Soil Biol. Biochem.* 41: 796-803.