

## 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 (Philippot 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.

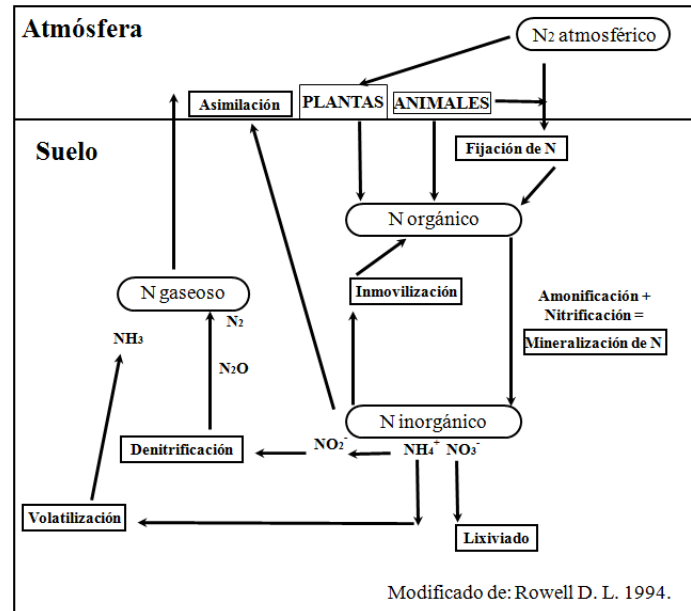


Figura 1. Ciclo del Nitrógeno en ecosistemas naturales.

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 rehumedecer, 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).