

REFORESTACIÓN DE TIERRAS EROSIONADAS EN EL DESIERTO: EL PAPEL DE LAS BACTERIAS PROMOTORAS DE CRECIMIENTO EN PLANTAS Y LA MATERIA ORGÁNICA

[Reforestation of eroded land in the desert. Role of plant growth promoting bacteria and organic matter]

Yoav Bashan, M. Esther Puente, Bernardo Salazar, Luz E. de-Bashan, Macario Bacilio, Juan-Pablo Hernandez, Luis A. Leyva, Blanca Romero, Rocío Villalpando y Gabor J. Bethlenfalvay

Grupo de Microbiología Ambiental, Centro de investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Mar Bermejo 195, Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz, B.C.S. 23090, México

RESUMEN

La deforestación del desierto de Sonora en Baja California Sur se debe a una agricultura marginal dando como resultado una severa erosión del suelo y por consiguiente una contaminación por polvo cuando estos campos son abandonados después de varios años de cultivo. Esta contaminación por polvo origina un problema importante de salud pública (con altos índices de enfermedades respiratorias), especialmente entre los niños. Para dar marcha atrás a este efecto adverso en la salud pública, nuestro propósito es crear programas de revegetación para suelos abandonados por incidencia urbana y agrícola. Se proponen dos alternativas importantes para desarrollar exitosamente un programa de reforestación: (i) Simular el proceso natural de revegetación del desierto ("Islas de Recursos" por árboles leguminosos), (ii) Inoculación de árboles nativos con bacterias promotoras de crecimiento en plantas (PGPB) y hongos micorrizicos arbusculares (AM), o también aprovechando la combinación de ambos. Una fuente favorable de material microbiano para inoculación son las PGPB para uso agrícola (tales como *Azospirillum sp.*, *Pseudomonas sp.*, y *Bacillus sp.*) y AM hongos. Muchas plantas nativas responden positivamente a la inoculación mejorando su crecimiento. Sin embargo, aquellos microorganismos nativos que crezcan y sobrevivan en suelos con alta dureza son mejores candidatos para inocular las plantas nativas. Una fuente potencial de estos microorganismos son plantas del desierto creciendo en rocas en ausencia de suelo, siendo ésta una de las condiciones que inhibe el crecimiento en la mayoría de las plantas.

La evaluación de todos los parámetros del suelo en "la isla de recursos", bajo árboles de Mezquite, donde cactus jóvenes crecen naturalmente en el desierto de Sonora, revela que este suelo es rico principalmente en minerales arcillosos, permitiendo ganar más agua, obteniendo más nitrógeno, fósforo disponible y materia orgánica en comparación con suelos pobres, donde difícilmente crecen las plantas perennes. La evaluación de acantilados y rocas en toda Baja California, muestra que varias especies de cactus y algunas especies de árboles tienen un próspero crecimiento dentro de grandes rocas donde no hay competencia con otras especies de plantas. El análisis microscópico de las raíces de estas plantas mostraron que tanto el rizoplaneo como la parte interna de las raíces están abundantemente colonizadas por bacterias, hongos y AM hongos. El análisis de estas poblaciones microbianas evidencian que la mayoría de estas bacterias son promotoras de crecimiento de plantas, algunas fijan nitrógeno atmosférico, algunas solubilizan fosfato inorgánico transformándolo a ortofosfato, que es una forma asimilable para las plantas. Muchas bacterias solubilizan rocas y minerales esenciales para el crecimiento de la planta vía producción de numerosos ácidos orgánicos; algunas de estas bacterias producen fitohormonas. En resumen, todo el mundo microbiano, esencial para el crecimiento de cualquier planta existe en las raíces de estas plantas. Esta nueva "simbiosis" permite a estas plantas un crecimiento normal donde otras plantas no podrían crecer. En el proceso de combinación planta-organismo se produce nuevo suelo a partir de las rocas a un índice acelerado. La inoculación de plántulas del cactus cardón gigante con estas bacterias, frecuentemente aumenta el desarrollo de la planta sin la necesidad de alguna fertilización. La eliminación de estas bacterias reduce significativamente el desarrollo de la planta.

Para usar el conocimiento generado durante muchos años de experimentación en laboratorio e invernadero (ver literatura relevante), se diseñaron experimentos de campo con estas bacterias (fijadoras de Nitrógeno y solubilizadoras de fosfato), utilizadas en combinación con AM hongos del desierto, limitada cantidad de composta (necesaria para simular el proceso natural de revegetación) y mínima cantidad de agua; como modelos se usaron varias especies de árboles de leguminosas y cactus. Los experimentos fueron planeados a propósito en un área que fue abandonada hace aproximadamente veinticinco años, la cual era incapaz de sostener una revegetación natural. Después de un año y medio, la mayoría de los árboles sobreviven bien y tienen un crecimiento vigoroso en esta área, que de otra manera continuaría deforestada. Estos múltiples años de estudio muestran que la acumulación de conocimientos básicos junto con recursos microbianos nativos del desierto, pueden ser utilizados como herramientas prácticas para programas de reforestación encaminados a reducir tanto la erosión del suelo como la contaminación por polvo en áreas desérticas de México.

Palabras claves: bioremediación, bacterias promotoras del crecimiento vegetal, bacterias endofitas, cactus.

ABSTRACT

Weathering of rock to create new soil and plant substrate is caused by physical, chemical, and biological processes. Microorganisms on rock and mineral grain surfaces and lining cracks and pore spaces within some rocks sometimes form biofilms that contribute to the breakdown of unweathered rocks. Microorganisms involved in rock weathering include lichens, fungi, cyanobacteria, many species of bacteria, and microalgae. Microbial activity in rock weathering exists in all climate zones, but usually acts very slowly, having been observed in hot and cold deserts. Little is known about the weathering mechanisms, except that some microorganisms produce acid in laboratory culture. Organic acids were also detected in weathered rocks, making this mechanism likely. This mechanism benefits microbes and plants by supplying inorganic elements. Iron and sulfide minerals in unweathered rock can be oxidized by bacteria and transformed into new minerals in environments ranging from deep sea trenches to deserts. Precise data on weathering rates by biological agents in most environments is scarce. Previously, we described desert plants growing without soil, particularly cacti, which noticeably weather rock in inhospitable localities, such as cliff faces, exposed rocks and rock debris, and massive volcanic rock formations in hot deserts of Baja California, Mexico. Our paper describes a novel finding—that germination of cactus seeds in harsh and rocky desert environments requires the participation of bacteria residing in the seeds, rather than the presence of bacteria in the desert substratum. We hypothesize that endophytic bacteria participate in rock weathering and mineral transformation, are indispensable for plant growth by supplying fixed nitrogen, soluble phosphorus, and other essential minerals. As a result of this symbiotic plant-bacteria association, rock weathering is significantly accelerated.

A new plant-bacterium association between cacti (particularly the giant cardon *Pachycereus pringlei*) and endophytic bacteria support seedlings in establishing and growing in and on barren igneous rocks without soil. These bacteria weather several rock types and minerals, reduce rock and mineral particle size, and enhance plant growth at the seedling stage. This study employed light, fluorescent and field emission scanning electron microscopy, and chemical, molecular, and agronomic methods. It revealed a large population of endophytic bacteria in seeds extracted from wild cardon cacti, in seedlings growing from these seeds, and in small, mature wild cardon. This cactus, together with other desert plants, promotes rock weathering in igneous rock in the Baja California Peninsula. Some of the endophytes, fixed *in vitro* N₂, produced volatile and non-volatile organic acids that subsequently reduced the pH of powdered rock substrate in which the bacteria grew, and significantly dissolved insoluble phosphates of the powdered igneous rock. The bacteria were able to unbind significant amounts of useful minerals, such as P, K, Mg, Mn, Fe, Cu, and Zn from rock minerals, and reduce the size of larger rock particles to smaller particles, thus creating soil-like material. When disinfected cardon seeds were inoculated, seedlings were capable of growing in pulverized rock for a year without fertilization and without showing any symptoms of stress. These seedlings contained the same endophytic species in their shoots, probably derived from the seeds. Our study shows that endophytic bacteria in cardon cacti are involved in rock weathering in a hot, subtropical desert that remains dry for about eight months each year. This plant-bacteria association in an extreme environment probably accelerates rock degradation and soil formation in deserts. In experiments, plants without these bacteria grew less vigorously and had significantly higher mortality. The plant-bacteria association described in this study is capable of hastening soil formation, rock weathering, and nutrient formation by bacteria transported in the seeds.

Key words: bioremediation, plant growth promoting rhizobacter, endophytic bacteria.

DESERTIFICACIÓN: CAUSAS E IMPACTO

Cuando la vegetación natural del desierto (Fig 1) desaparece (Fig 2), ya sea como consecuencia de la tala indiscriminada con el propósito de producir tierra para una agricultura marginal que es posteriormente abandonada (Fig 3), debido al sobrepastoreo del ganado (Fig 5) o debido a tala para dar paso a desarrollos urbanísticos, se destruye la protección natural orgánica que sostiene a la capa superficial de suelo contra la erosión (Bashan et al. 2000).

El resultado es una severa pérdida de suelo (Fig 5) y la subsiguiente polución por polvo (Fig 6), la cual aumenta de manera significativa las enfermedades respiratorias crónicas, particularmente en niños (Ortega-Rubio et al. 1998, Servin y Tejas 1991). El problema de desertificación ha ido en aumento a través de los países en desarrollo; en América del norte dicha tendencia predomina en la región semiárida del Noroeste mexicano, donde tierras abandonadas se convierten rápidamente en estériles (“desertificadas”) (Fig 4).



Figura 1. *Desierto natural en Baja California Sur, en el noroeste de México. La vegetación natural mantiene el suelo superficial aun durante los fuertes huracanes.*



Figura 2. *Bosques de cardones centenarios cerca a la ciudad de La Paz han sido sistemáticamente talados por agricultores a pequeña escala, de manera similar a lo que ocurre en las selvas de Sur América. La tierra deforestada es inservible para agricultura no intensiva y pierde su fertilidad rápidamente. Fuente: Bashan et al. 2000. Natural Areas Journal.*

El reestablecimiento de la cobertura vegetal en estas áreas no puede darse de manera natural ya que las plantas nodriza (tales como las leguminosas mezquite o palo fierro) de cuyo dosel dependen, para su exitoso establecimiento, muchas de las plantas de vegetación clímax (como los cactus) han sido removidas. Muchas plantas del desierto, especialmente cactus, son excelentes estabilizadores de suelo (Gibson y Nobel 1986). Estas plantas pueden ser usadas para prevenir la erosión del suelo y reducir la polución por polvo en áreas urbanas, pero su baja tasa de establecimiento y lento desarrollo cuando se transfieren de su hábitat natural o de los invernaderos a los suelos erosionados limitan su uso. Los cactus (como la mayoría de las plantas) no solo se benefician, sino que realmente dependen de la presencia de microorganismos del suelo y de la materia orgánica

para su temprano establecimiento y subsiguiente crecimiento.

La inoculación con microorganismos del suelo benéficos es una práctica común en agricultura y silvicultura en países desarrollados (Bashan et al. 2004). Dichos microorganismos, tales como bacterias promotoras de crecimiento en plantas y hongos micorrízicos, son parte integral de las procesos de revegetación y reforestación y pueden ser usados como una herramienta biotecnológica disponible para reducir la erosión del suelo en general, y la polución por polvo en suelos desérticos en particular.



Figura 3. *El mismo sitio de la Fig 2. El suelo es demasiado pobre para sostener el cultivo de plantas agrícolas y es abandonado después de 2-3 años, mientras la tala continúa adentrándose en el bosque cercano. Fuente: Bashan et al. 2000. Natural Areas Journal*

“Islas de recursos” y su papel en la revegetación natural del desierto

Muchos suelos desérticos áridos en el suroeste del desierto sonorense en México son pobres en material orgánica y nutrientes disponibles, de manera que no permiten el normal crecimiento de la mayoría de las plantas, incluyendo las plantas locales del desierto, aun cuando cuenten con irrigación (Bashan et al. 2000; Carrillo-García et al. 2000a). Algunas plantas perennes atenúan el impacto de las condiciones adversas al modificar su hábitat (Gurney y Lawton 1996). Esto es particularmente cierto para algunas leguminosas de desierto (Virginia, 1986). Este proceso de “ingeniería de hábitat” (Jones et al. 1997) puede facilitar el establecimiento de otras plantas (Figs 7,8,9), cuya supervivencia a menudo depende de la disponibilidad de una planta nodriza (Pugnaire y Haase 1996) y de la creación de una “isla de recursos” por parte de algunas plantas perennes dentro del área de influencia de sus raíces y ramas; dichas “islas de recursos” son amontonamientos de tierra que se originan bajo el dosel de los árboles por la deposición y subsiguiente estabilización de

partículas de suelo acarreadas por el viento (Armbrust y Bilbro 1997).



Figura 4. Un área en el centro de Baja California Sur, México (zona de cultivo en Ciudad Constitución) que fue talada hace cerca de 20 años. El suelo superficial ha desaparecido completamente y la vegetación natural (que aun se puede ver en la parte posterior de la foto) nunca se recuperó, creando una zona erosionada permanente e irreversible.

Estos suelos de textura fina se convierten en hábitat para comunidades enteras de microorganismos debido a sus características, tales como un bajo volumen, alto contenido de materia orgánica, alta capacidad de retención de agua, mayor aireación y textura más fina y una estructura de agregados estable en adición a un mayor número de niveles de nutrientes que en las áreas circundantes; todas estas condiciones favorecen las comunidades activas de organismos del suelo (Burns y Davies 1986) (Fig 10). Las islas de recursos combinadas con los sistemas de plantas nodriza son capaces de sostener ciertas plantas que normalmente no se establecen en las áreas áridas circundantes libres de vegetación (Belsky et al., 1989; Carrillo-García et al. 2000 a,b) (Figs 9,11). Una asociación bien conocida es la que existe entre las leguminosas y las suculentas de desierto (Nobel. 1988; Arriaga et al. 1993) donde los árboles maduros de mezquite (*Prosopis* spp.) juegan un papel fundamental en la vegetación en el desierto de Sonora en Baja California (Carrillo-García et al. 1999) similar a lo que ocurre en otras tierras áridas (Barth y Klemmedson, 1982; Lajtha y Schlesinger, 1986; Shearer et al., 1983; Virginia y Jarrell, 1983).



Figura 5. El sobrepastoreo por ganado vacuno y caprino han despojado al suelo de su vegetación natural y han permitido la severa erosión del suelo por la lluvia (120 km al norte de La Paz, Baja California Sur, México).

Importantes efectos nodriza son la atenuación de las temperaturas extremas (Turner et al., 1966; Valiente-Banuet et al., 1991) y la acumulación de nutrientes (Garner y Steinberger, 1989; Callaway 1995), pero un adecuado nivel de contenido de agua en el suelo es probablemente el factor decisivo en establecimiento de plántulas (Jordan y Nobel 1981). Estos suelos son muy apetecidos por los jardineros, pero son muy escasos y su colecta de los desiertos naturales para desarrollar proyectos de invernadero a gran escala agotarían el ambiente y evitaría la revegetación natural del desierto. Nuestros estudios en reforestación del desierto también han demostrado que los microorganismos del suelo (en adición a los árboles nodriza) juegan un papel fundamental ya que facilitan el establecimiento de las plantas bajo el dosel de los nodriza. Las micorrizas arbusculares contribuyen a asegurar que las partículas de suelo acarreadas por el viento se establezcan bajo el dosel; la densa maraña de micelios de las micorrizas arbusculares que atrapan las partículas de suelo en la capa superior de la isla de recursos es un factor fundamental en la agregación de suelo y en su proceso de estabilización, contrarrestando la erosión de suelo (Figs 12,14). Las bacterias promotoras de crecimiento en plantas del género *Azospirillum* afectan el desarrollo de plántulas de cardón *in vitro*. Más aun, nuestros actuales estudios muestran que la inoculación bacteriana aumenta significativamente el crecimiento de cardon en el suelo de desierto. El efecto ha sido más marcado en suelos pobres colectados en las áreas estériles cercanas (Fig 13).

Uno de los principales contribuyentes para la estabilización de suelo en el desierto es el cactus cardon (Bashan et al. 1999). Estos cactus prefieren los suelos de las “islas de recursos” para su crecimiento inicial; sin embargo, el uso de estos suelos en programas de reforestación es impracticable (Carrillo-

García et al. 2000 a). Una sustitución parcial a la limitación de nutrientes, puede ser la aplicación de composta. La composta aumenta significativamente el contenido de materia orgánica, la capacidad de retención de agua y mejora la estructura y fertilidad en la mayoría de suelos de desierto (El Nadi et al. 1995).

Estabilización del suelo por plantas de cactus inoculadas

Un mecanismo para la estabilización del polvo por parte de las raíces de cactus inoculadas con *A. brasilense*, es el desarrollo de “raíces de lluvia” (raicillas que algunos cactus desarrollan rápidamente en respuesta a episodios transitorios de lluvia durante la breve estación lluviosa) (Fig 15). Algunas de estas raíces sobreviven después de la estación lluviosa y son instrumentales en la estabilización del polvo. Este polvo estabilizado por las raíces fomenta la formación de nuevas capas de polvo en la próxima estación seca. En la siguiente estación lluviosa, la capa de polvo original es colonizada por raíces permanentes y en la nueva capa de polvo depositado se desarrollan nuevas “raíces de lluvia”, continuando así el ciclo (Fig 16). Como resultado de este mecanismo, las parcelas experimentales muestran una altura mayor en comparación con las áreas circundantes continuamente erosionadas. Como ejemplo de este fenómeno, tenemos que en una parcela experimental en Baja California Sur, México varias especies de cactus fueron inoculadas con *A. brasilense* y transplantadas a suelos estériles. Después de 3.5 años el área estéril alrededor de la plantación de cactus perdió cerca de 550 m³ suelo/hectarea, suelo que fue lavado hacia la laguna cercana, mientras que el área sembrada no perdió suelo. Mas aun, en el área sembrada se alcanzó una acumulación de cerca de 50 m³ suelo/hectárea en este periodo (Fig 17).



Figura 6. Las calles sin pavimento, combinadas con una gran cantidad de carros, crean casi diariamente una sabana de polvo sobre la ciudad de La Paz, BCS, (la ciudad de 250,000 habitantes esta indicada con flechas, de otra manera es invisible por la cantidad de polvo).



Figura 7. “Isla de recursos” bajo el dosel de un árbol de mezquite, donde se ven creciendo muchas diferentes especies de cactus. Fuente Bashan et al. 2000. Appl. Soil Ecol.

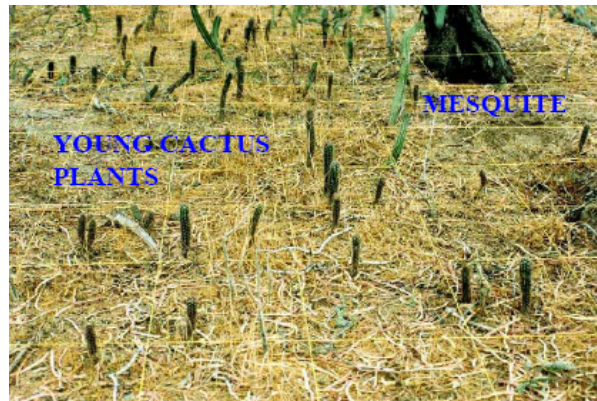


Figura 8. Detalles de la Fig 7 indicando la alta densidad de cactus jóvenes creciendo bajo el dosel. Fuente: Bashan et al. 2000. Appl. Soil Ecol.



Figura 9. El área de la isla de recursos es el único tipo de suelo que sostiene cactus jóvenes. A unos metros mas allá no crecen plantas perennes. Dado que el cardon tiene una vida mas larga que cuando el mezquite (que se ve a la derecha) estaba joven, había un mezquite en su lugar, y que este cactus es el único sobreviviente. Fuente: Bashan et al. 2000. Appl. Soil Ecol.

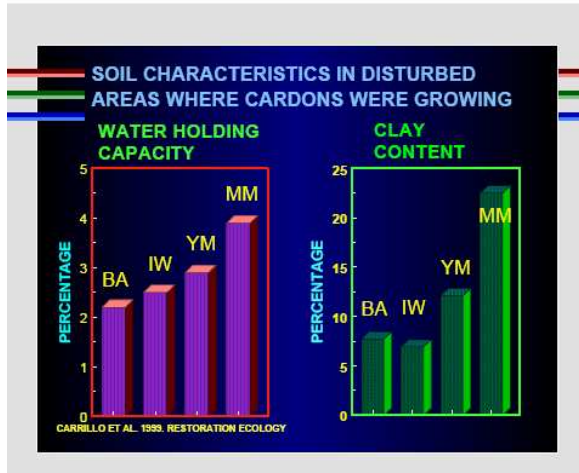


Figura 10. Algunas de las principales características de las “islas de recursos” que posibilitan el crecimiento de cactus jóvenes. Abreviaciones: BA-Suelo de áreas estériles; IW-Suelo bajo el dosel de un árbol de Palo Fierro; YM- Suelo bajo el dosel de un árbol joven de mezquite (<20 años de edad); MM-Suelo bajo el dosel de un árbol de mezquite maduro (>20 años de edad). Fuente: Carrillo et al. 1999. Restoration Ecology



Figura 12. El suelo de la isla de recursos es especialmente rico en hongos micorrízicos arbusculares. Aunque el inóculo potencial de hongos micorrízicos arbusculares es similar debajo del árbol de mezquite y en las áreas estériles circundantes, la masa de hongos es 7 veces mayor que debajo del árbol. Fuente: Carrillo et al. 1999. Restoration Ecology.

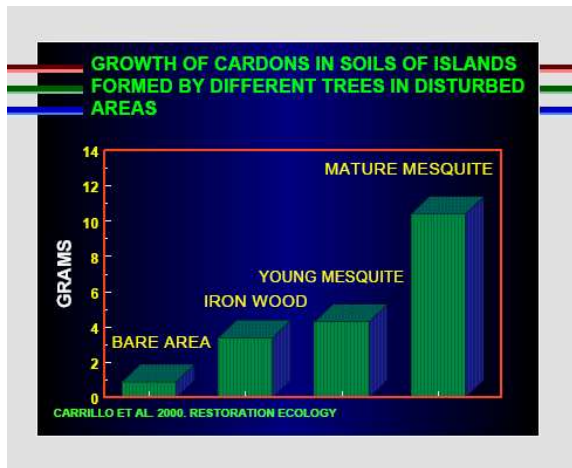


Figura 11. Diferentes tipos de suelo colectado debajo del dosel de varios árboles de desierto y áreas estériles como control, sostienen diferentes tasas de crecimiento de cactus en experimentos de invernadero. Fuente: Carrillo et al. 1999. Restoration Ecology

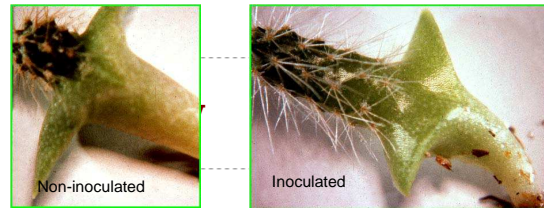


Figura 13. La inoculación de semillas de cardon con la bacteria promotora de crecimiento en plantas *Azospirillum brasilense*, cerca de un mes después de la inoculación en la semilla. Fuente: Puente and Bashan, 1993. Symbiosis

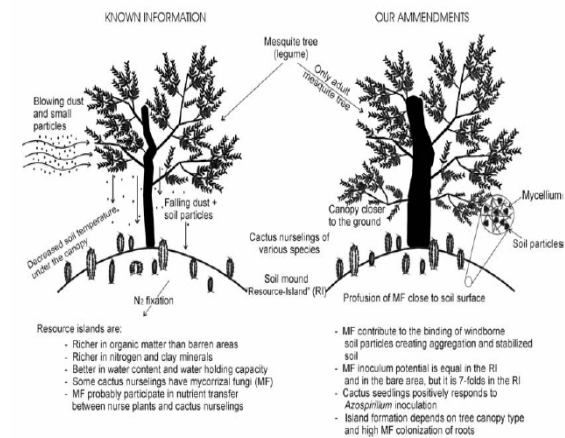


Figura 14. Función de la “isla de recursos” en la revegetación de ambientes áridos disturbados (desierto de Sonora, Mexico). Presentado originalmente en: <http://www.ag.auburn.edu/~mlowens/argentina/pdfmanuscripts/bashan2.pdf>

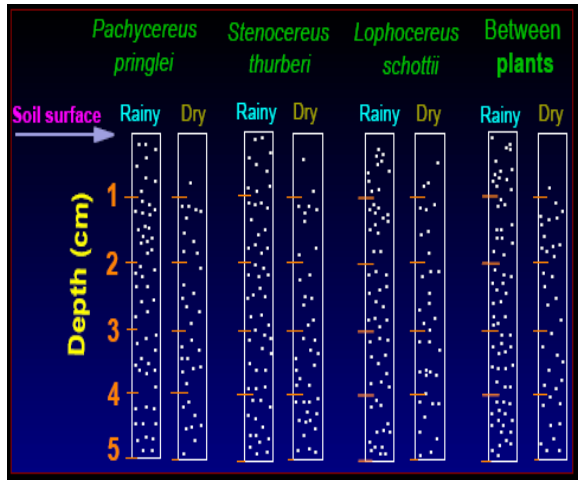


Figura 15. “Raíces de lluvia” de varias especies de plantas de cactus. La figura muestra la distribución de pequeñas raíces de cardón, en los cinco centímetros superficiales de suelo del sitio experimental en las estaciones seca y lluviosa, 2.5 años después de haber sido transplantado al campo. Esta es una representación esquemática en la cual cada punto representa una pieza detectada de raíz. Fuente: Bashan et al. *Can. J. Microbiol.* 1999

La reforestación de áreas erosionadas es esencial si los humanos deseamos vivir en estas áreas, ya que la carencia de vegetación conlleva a problemas ambientales y en consecuencia crea riesgos para la salud de la población. En áreas desérticas donde los suelos erosionados carecen de sus microorganismos benéficos, y adicionalmente son pobres en materia orgánica, estos componentes pueden ser adicionados al suelo de manera artificial en proyectos de reforestación. Tanto la inoculación con bacterias promotoras de crecimiento en plantas como la adición de composta son tecnologías conocidas y han sido utilizadas en agricultura orgánica. Ha llegado el momento de adoptar estas tecnologías para propósitos ambientales. Sin embargo, aun falta mucho por conocer en este campo.

Agradecimientos. Yoav Bashan ha participado en este estudio en memoria de los desaparecidos señores Avner y Uzi Bashan de Israel. Agradecemos a Angel Carrillo por el diseño de los modelos. Este ensayo fue financiado por la Fundación Bashan USA y parcialmente por el Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT), contrato U39520-Z.

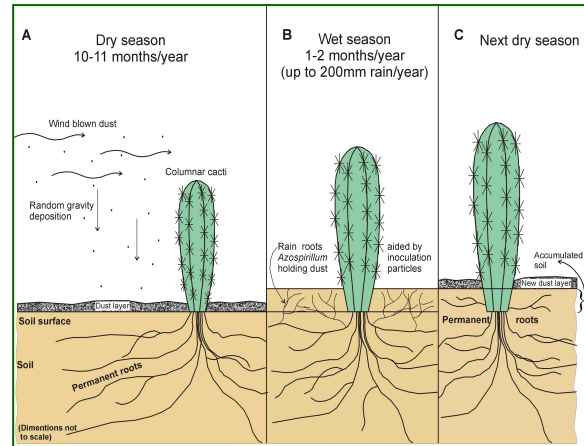


Figura 16. Acumulación de suelo entre la vegetación de cactus bajo ambientes áridos (desierto de Sonora). Presentada originalmente en: <http://www.ag.auburn.edu/~mlowens/argentina/pdfmanuscripts/bashan2.pdf>

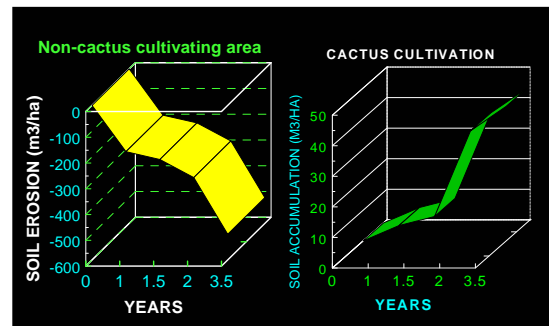


Figura 17. La erosión de suelo y la reclamación de suelo con y sin cactus cardón cultivado durante 3.5 años en un experimento de campo. El cactus fue inoculado con la bacteria promotora de crecimiento en plantas *Azospirillum brasilense* antes de ser transplantado al campo. Fuente Bashan et al. 1999.

REFERENCIAS

- Armbrust D.V. and Bilbro J.D. 1997. Relating plant canopy characteristics to soil transport capacity by wind. *Agronomy Journal* 89:157-162.
- Arriaga L., Maya Y., Diaz S. and Cancino J. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* 4:349-356.
- Barth R.C. and Klemmedson J.O. 1982. Amount and distribution of dry matter, nitrogen, and organic carbon in soil-plant systems of mesquite and palo verde. *Journal of Range Management* 35:412-418
- Bashan Y., Davis E.A., Carrillo-Garcia A. and Linderman R.G. 2000. Assessment of VA mycorrhizal inoculum potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse-trees in the Sonoran desert. *Applied Soil Ecology* 14:165-176.

- Bashan Y., Gonzalez L.E., Toledo G., Leon de La Luz J.L., Bethlenfalvai G.J., Troyo E., Rojas A., Holguin G., Puente M.E., Lebsky V.K., Vazquez P., Castellanos T. and Glazier E. 2000. A proposal for conservation of exemplary stands of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei* [S. Wats Britt. & Ross]) in Baja California Sur, Mexico. *Natural Areas Journal* 20:197-200
- Bashan Y., Holguin G. and de-Bashan L.E. 2004. Azospirillum-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997-2003). *Canadian Journal of Microbiology* 50:521-577
- Bashan Y., Rojas A. and Puente M.E. 1999. Improved establishment and development of three cacti species inoculated with *Azospirillum brasilense* transplanted into disturbed urban desert soil. *Canadian Journal of Microbiology* 45:441-451
- Belsky A.J., Amudson R.G., Duxbury D.M., Riha S.J., Ali A.R., and Mwonga S.M. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26:1005-1024.
- Burns R.G. and Davies J.A. 1986. The microbiology of soil structure. *Biological Agriculture and Horticulture* 3:95-113.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions between plants. *Botanical Review* 61:306-349.
- Carrillo-Garcia A., Bashan Y. and Bethlenfalvai G.J. 2000a. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil* 218:207-214
- Carrillo-Garcia A., Bashan Y., Diaz-Rivera E. and Bethlenfalvai G.J. 2000b. Effects of resource - island soils, competition, and inoculation with *Azospirillum* on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the giant cactus of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 8: 65-73
- Carrillo-Garcia A., Leon de la Luz J.-L., Bashan Y. and Bethlenfalvai G.J. 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran desert. *Restoration Ecology* 7: 321-335
- El Nadi A.H., Rabie R.K., Abdel Magid H.M., Sabrah R.E.A. and Abdel-Aal S.I. 1995. Chemical, physico-chemical and microbiological examination of town refuse compost and chicken manure as organic fertilizers. *Journal of Arid Environment* 30:107-113
- Garner W. and Steinberger Y. 1989. A proposed mechanism for the formation of 'Fertile Islands' in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environment* 16:257-262.
- Gibson A.C. and Nobel P.S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Gurney W.S.C. and Lawton J.H. 1996. The population dynamics of ecosystem engineers. *Oikos* 76:273-283.
- Jones, C.G., Lawton J.H. and Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957.
- Jordan P.W. and Nobel P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62:901-906.
- Lajtha K. and Schlesinger W.S. 1986. Plant response to variations in nitrogen availability in a desert shrubland community. *Biogeochemistry* 2:29-37.
- Nobel P.S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, England.
- Ortega-Rubio A., Naranjo A., Nieto A., Argüelles C., Salinas F., Aguilar R. and Romero H. 1998. Suspended particles in atmosphere and respiratory health problems at La Paz city, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Environmental Biology* 19:381-387.
- Puente M.E. and Bashan Y. 1993. Effect on inoculation with *Azospirillum brasilense* strains on the germination and seedlings growth of the giant columnar Cardon cactus (*Pachycereus pringlei*). *Symbiosis* 15:49-60
- Pugnaire, F.I. and Haase P. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- Servin V.R. and Tejas R.A. 1991. Presencia de Dermatophagoides en Baja California Sur, Mexico. *Southwest Entomology* 16:156-161.
- Shearer G., Kohl D.H., Virginia R.A., Bryan B.A., Skeeters J.L., Nilsen E.T., Sharifi M.R. and Rundel P.W. 1983. Estimates of N₂-fixation from variation in the natural abundance of ¹⁵N in Sonoran Desert ecosystems. *Oecologia (Berlin)* 56:356-373.
- Turner R.M., Alcorn S.M., Olin G. and Booth J.A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 95:95-102.
- Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O., Excurra E., Rosas M., Nuñez H., Barnard G. and Vazquez E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *J. Veget. Sci.* 2: 15-20.
- Virginia R.A. 1986. Soil development under legume tree canopies. *Forest Ecology and Management*. 16:69-79.
- Virginia R.A. and Jarrell W.M. 1983. Soil properties in a mesquite dominated Sonoran Desert ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47, 138-144.