

El ciclo global del nitrógeno. Una visión para el ecólogo terrestre

L. García-Velázquez^{1,2,*}, A. Gallardo¹

(1) Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales. Universidad Pablo de Olavide, Ctra. de Utrera km. 1, 41013 Sevilla, España.

(2) Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica. Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles (Madrid), España.

* Autor de correspondencia: L. García-Velázquez [garciavelazquezlaura@gmail.com]

> Recibido el 21 de septiembre de 2016 - Aceptado el 13 de febrero de 2017

García-Velázquez, L., Gallardo, A. 2017. El ciclo global del nitrógeno. Una visión para el ecólogo terrestre. *Ecosistemas* 26(1): 4-6. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.02

La disponibilidad de nitrógeno (N) en la biosfera, la alteración de su ciclo y el impacto de esta alteración sobre los ecosistemas vienen definidos por tres propiedades claves del ciclo del N. Por un lado, está la riqueza atmosférica de N, que posibilita tanto la fijación biológica como la fijación industrial a través del proceso de Haber-Bosch, que duplica las entradas totales de N atmosférico. El reservorio atmosférico es la principal fuente de la alteración del ciclo del N, y es la facilidad que tiene el N de retornar a este compartimento lo que lo diferencia de otros ciclos como el del carbono (C) o el fósforo (P). En segundo lugar, las bajas concentraciones de N en las rocas y minerales que forman el suelo condicionan que, a largo plazo, la limitación por N esté principalmente regulada por la tasa de fijación biológica. Esta fijación depende, a su vez, del grado de desarrollo del suelo y la presencia de rocas sedimentarias de origen orgánico. Por último, una propiedad esencial del N en la biosfera es su alta movilidad y capacidad de atravesar las fronteras de un ecosistema, tanto en formas disueltas como gaseosas. Esto ocurre a través de las diversas transformaciones que se producen en los procesos de fijación de N, nitrificación, desnitrificación y amonificación. Estas tres características (riqueza en atmósfera, pobreza en rocas, y alta movilidad) hacen que la molécula fijada de N pueda tener múltiples efectos a su paso por los distintos ecosistemas, produciendo acidificación, eutrofización, alteración del albedo y generación de ozono troposférico, entre otros efectos, lo que puede contribuir de forma sustancial al cambio global.

Palabras clave: fijación de N; proceso de Haber-Bosch; nitrificación; desnitrificación; amonificación.

García-Velázquez, L., Gallardo, A. 2017. The global nitrogen cycle. A perspective for the terrestrial ecologist. *Ecosistemas* 26(1): 4-6. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-1.02

The nitrogen (N) availability in the biosphere, the alteration of the global cycle, and its impact on the ecosystem are given by three key functional characteristics of the N cycle. First, the atmospheric N abundance allows both the biological and industrial fixation through the Haber-Bosch process, doubling the atmospheric N total inputs. Thus, the atmospheric N reservoir is the main source of the N cycle alteration, being the easiness to return to its original compartment the principal difference with the carbon (C) and phosphorus (P) cycles. Second, low concentrations of N in rock and soil minerals determines that in the long-term N limitation is mainly regulated by the biological fixation rate, being also dependent on the soil development and the presence of organic sedimentary rocks. Finally, an essential property of the N cycle in the biosphere is the high mobility of N across ecosystem boundaries through N-fixation, nitrification, denitrification and ammonification processes. All these properties cause that the fixed N molecule have multiples effects along its movement across different ecosystems, leading to acidification, eutrophication, alteration of albedo among other processes, and contributing substantially to global change.

Key words: N fixation; Haber-Bosch process; nitrification; denitrification; ammonification.

Alteración del ciclo del nitrógeno en el ecosistema terrestre

Tres características del ciclo del N son claves para entender la disponibilidad de este elemento en la biosfera, la alteración de su ciclo y su impacto sobre los ecosistemas. La primera es la alta abundancia en la atmósfera, constituyendo el 78% de su composición. Una abundancia que contrasta con su escasez en la atmósfera de los planetas más cercanos, como Venus y Marte, y que parece relacionada con la actividad de las placas tectónicas características de nuestro planeta (Mikhail y Sverjensky 2014). Este reservorio está mayoritariamente compuesto por moléculas de dinitrógeno (N₂), definido como "nitrógeno no reactivo" por la gran estabilidad química que le confiere el triple enlace covalente que une sus átomos. La mayoría de organismos vivos son incapaces de asimilar directamente esta fuente de N. Sin embargo, los orga-

nismos diazótrofos, entre los que se incluyen bacterias endosimbiontes, bacterias libres, arqueas y cianobacterias, son capaces de fijar este nitrógeno atmosférico molecular en la materia orgánica (Zehr et al. 2003) a través de la transformación a compuestos biológicamente disponibles: NO_x, NH_x y N orgánico, considerados en su conjunto como "N reactivo" (Pajares y Bohannan 2016). La acción conjunta de todos estos microorganismos supone unas entradas de N por fijación biológica natural estimada en 198 Tg de N al año, a lo que habría que añadir 5 Tg más de fijación abiótica producida en tormentas eléctricas (Fowler et al. 2013). En este compartimento está el origen de la alteración del ciclo global del N. Así mediante el proceso de Haber-Bosch, la industria química contribuye a la fijación de unos 120 Tg de N, a los que hay que añadir otros 60 Tg fijados en cultivos (fundamentalmente leguminosas de interés agrícola) y 30 Tg de N procedente de la quema de combustibles fósiles. En su conjunto, las entradas totales por N atmosférico

se han duplicado (Vitousek et al. 1997) (Fig.1). El reservorio de N atmosférico como fuente de la alteración del ciclo global de N se caracteriza por ser una fuente “inagotable” en comparación con los reservorios que originan la alteración de los ciclos del C y del P. Las reservas de N en la atmósfera suponen 3.7×10^9 Tg de N, siendo entre 2000 y 3000 veces mayor que las reservas de C estimadas en forma de combustibles fósiles (Stocker et al. 2013) y más de 200 000 veces mayor que las reservas mineras de P (Ruttenberg 2013). Por otro lado, a través de actividades humanas se extraen aproximadamente 50 veces más C procedente de combustibles fósiles y 14 veces menos de P procedente de la minería que N de la atmósfera. Sin embargo, lo que marca la diferencia entre los tres ciclos no es tanto el tamaño del reservorio como la capacidad que tiene el elemento en retornar al compartimento del que parte. Así, mientras el C procedente de la quema de combustibles fósiles o el P procedente de la extracción minera solo pueden retornar a estos compartimentos a través de ciclos geológicos con escalas temporales de miles a millones de años, el N procedente de la alteración lo puede hacer a escala de días, meses o años mediante el proceso de desnitrificación.

Una segunda característica importante es que, a diferencia del P y otros elementos, el N no forma parte de los minerales del suelo, o lo hace en proporciones muy bajas. Esto hace que el N, en ecosistemas desarrollados sobre suelos jóvenes y/o donde la fijación atmosférica de N no ha operado suficiente tiempo, su disponibilidad sea muy inferior a la de otros nutrientes (Vitousek y Farrington 1997). Sin embargo, aunque las rocas ígneas solo contienen cantidades traza de N, las rocas sedimentarias sí pueden contenerlo, y

en algunos casos transferirlo a las rocas metamórficas (Holloway y Dahlgren 2002). De hecho, se calcula que el total de la Tierra tiene aproximadamente 7 veces más N que la atmósfera (Johnson y Goldblatt 2015), pero solo una pequeña parte que aflora en la superficie terrestre podría aportar N disponible para los organismos. De esta forma, se ha sugerido que el ciclo del N debería verse en la misma perspectiva que el ciclo del C, un ciclo biológico rápido conectado con un ciclo geológico lento (Johnson y Goldblatt 2015). El N geológico puede contribuir a la saturación de nitrógeno de los ecosistemas, elevando el N en aguas superficiales y subterráneas (Dahlgren 1994; Holloway et al. 1998), especialmente en rocas sedimentarias de origen orgánico. Aunque normalmente la concentración de N en roca es inferior a la de otros nutrientes esenciales, por ejemplo, en granito la cantidad de P puede ser 400 veces mayor que de N (Porder y Ramachandran 2012), en otros casos no puede ser obviado como un componente que puede contribuir al balance de N en el ecosistema. Un caso especial de reserva geológica de N ha sido descrito en el desierto chileno de Atacama y en el desierto californiano de Mohave, donde la evaporación precipita las sales de nitrato (procedentes de la deposición húmeda y seca) en los horizontes superficiales del suelo (Erickson 1981; Erickson et al. 1988). Sin embargo a nivel global la relación P:N aumenta con la aridez (Delgado-Baquerizo et al. 2013), sugiriendo que estos depósitos juegan un papel limitado del N geológico en estos ecosistemas.

Sin duda la característica del ciclo del N que más determina su comportamiento en los ecosistemas es la facilidad con que este elemento atraviesa sus fronteras. Esta facilidad se basa en primer lugar en las propiedades químicas de este elemento que puede ac-

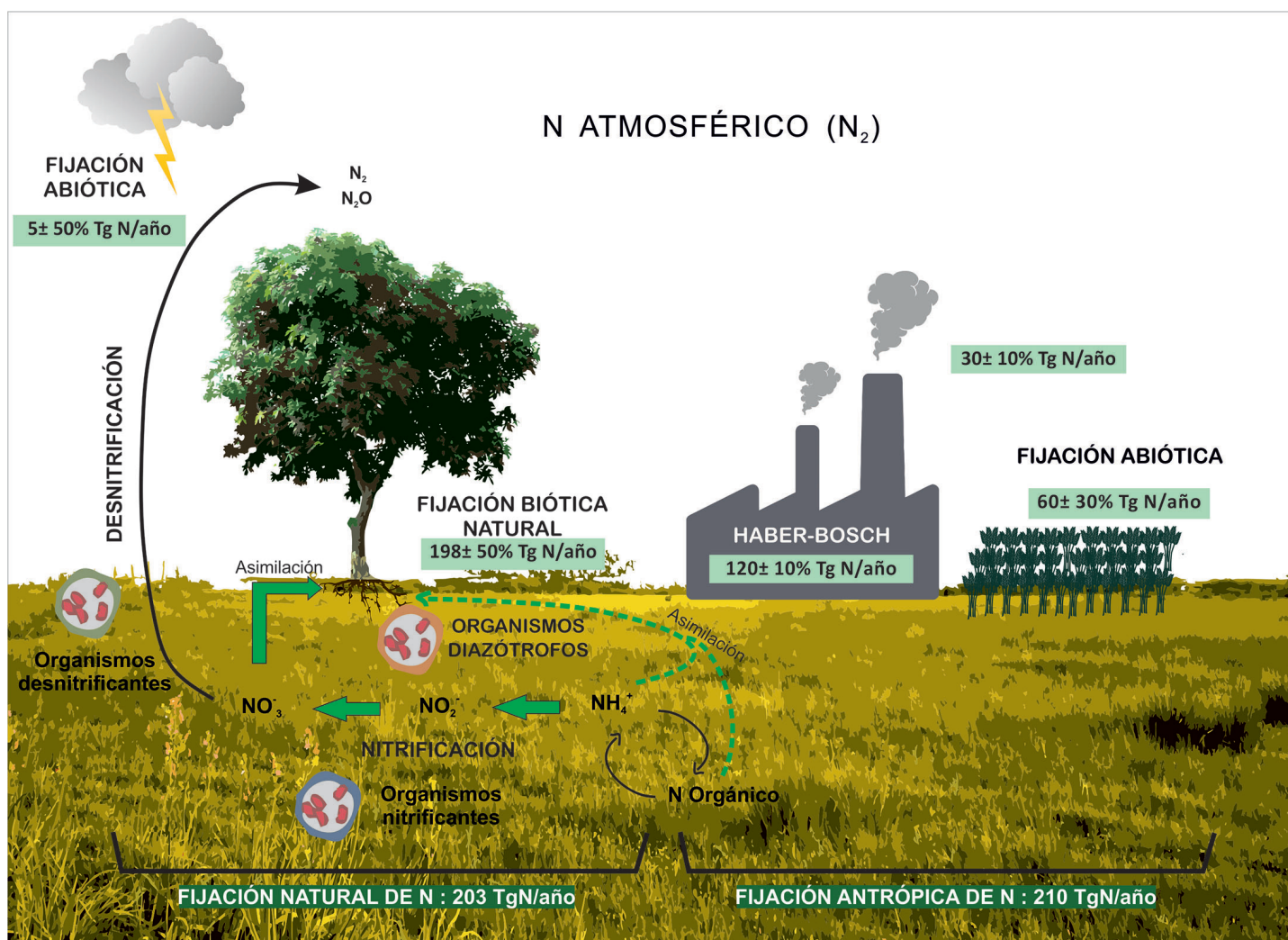


Figura 1. Principales procesos involucrados en el ciclo global del nitrógeno (N). Extraído de Fowler et al. 2013.

Figure 1. Main processes involved in the global nitrogen cycle (N). Extracted from Fowler et al. 2013.

tuar con un gran número de valencias distintas (de +5 a -3), y que incluye además de las formas orgánicas, cuatro formas gaseosas (N_2 , N_2O , NO y NO_2) y tres formas líquidas de alta solubilidad (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-). En los suelos templados es especialmente móvil el NO_3^- debido a la escasa capacidad de intercambio aniónico, en contraste con algunos suelos tropicales (Wong et al. 1990). Esta facilidad de salir (o entrar) al ecosistema se traduce en frecuentes pérdidas de N, más acusadas durante las perturbaciones y en la posterior fase de recuperación, tanto en sus formas líquidas como en las gaseosas (Durán et al. 2008, Rodríguez et al. 2009, Morillas et al. 2015). Tradicionalmente los procesos que dan lugar a cambios en las formas móviles de N se han clasificado en Fijación de N, Nitrificación y Desnitrificación, a lo que habría que añadir la producción de NH_4 procedente de la mineralización de la materia orgánica. Los microorganismos responsables se han clasificado en tres grupos funcionales: fijadores, nitrificantes y desnitrificantes, si bien esta clasificación no es estricta ya que algunas especies pueden ejercer varias funciones según las condiciones. La mayoría de estos procesos se dan bajo reacciones acopladas en las que intervienen gran diversidad de microorganismos. Cuando el ecólogo pone su énfasis en la nutrición vegetal o en la producción primaria, las tasas netas de estos procesos pueden ser suficientes para describir la función del ecosistema. Sin embargo, cada vez más se destaca la relevancia de la diversidad microbiana y sus reacciones *per se* como medio de identificar las funciones claves del ecosistema y conocer la resiliencia ante perturbaciones y el cambio global (Delgado-Baquerizo et al. 2016). Así, nuevos procesos claves para el balance de nutrientes del ecosistema han llamado la atención en los últimos años, entre los que se encuentran la desnitrificación nitrificante, que es la producción de N_2O y N_2 a partir de la oxidación de NH_4 , y que puede ser un proceso importante en ambientes aeróbicos (Wrage et al. 2001), la amonificación respiratoria, que reduce el NO_3 y NO_2 a NH_4 , jugando un papel clave en la retención de N en los ecosistemas porque compite con la desnitrificación (Yoon et al. 2015); y la oxidación de NH_4 en ambientes anaeróbicos, conocida como “anammox”, que, aunque en principio restringida a humedales, se ha encontrado también en suelos de bosques templados (Xi et al. 2016).

Conclusión

La diversidad de los procesos que transforman el N, y la facilidad con que el N se mueve está en la base del concepto de “cascada de N” (Galloway et al. 2003) ideado para describir las muchas conversiones y movimientos de N reactivo que ocurre entre el momento en que el N se fija de la atmósfera hasta que vuelve a ella por desnitrificación. Así, una molécula fijada a través del proceso de Haber-Bosch puede atravesar ecosistemas agrícolas, forestales, de agua dulce, marinos, pasar a la atmósfera, y volver a entrar en cualquiera de estos ecosistemas varias veces antes de volver definitivamente a la atmósfera como N no reactivo. Mientras tanto, esta única molécula puede haber contribuido a la acidificación, eutrofización, alteración del albedo, generación de ozono troposférico y haber contribuido al cambio climático en su peregrinaje por los distintos ecosistemas y compartimentos (Fowler et al. 2013).

Referencias

- Dahlgren, R.A. 1994. Soil acidification and nitrogen saturation from weathering of ammonium-bearing rock. *Nature* 368: 838-841.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Gallardo, A., Bowker, M.A., Wallenstein, M.D., Quero, J.L., Ochoa, V. et al. 2013. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature* 502: 672-676.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Reich, P.B., Jeffries, T.C., Gaitan, J.J., Encinar, D., Berdugo, M. et al. 2016. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications* 7, [10541].
- Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2008. Changes in soil N and P availability in a *Pinus canariensis* fire chronosequence. *Forest Ecology and Management* 256: 384-387.
- Erickson, G.E. 1981. Geology and origin of the Chilean nitrate deposits. *US Geological Survey, Professional Paper* 1188.
- Ericksen, G.E., Hosterman, J.W., St., A. 1988. Chemistry, mineralogy and origin of the clay-hill nitrate deposits, Amargosa River valley, Death Valley region, California, U.S.A. *Chemical Geology* 67: 85-102.
- Fowler, D., Coyle, M., Skiba, U., Sutton, M.A., Cape, J.N., Reis, S., Sheppard, L.J. et al. 2013. The global nitrogen cycle in the Twentyfirst century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368(1621).
- Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., Seitzinger, S.P., Howarth, R.W., Cowling, E.B., Cosby, B.J. 2003. The nitrogen cascade. *Bioscience* 53: 341-356.
- Holloway, J.M., Dahlgren, R.A. 2002. Nitrogen in rock: Occurrences and biogeochemical implications. *Global Biogeochemical Cycles* 16: 65-1.
- Holloway, J.M., Dahlgren, R.A., Hansen, B., Casey, W.H. 1998. Contribution of bedrock nitrogen to high nitrate concentrations in stream water. *Nature* 395: 785-788.
- Johnson, B., Goldblatt, C. 2015. The nitrogen budget of Earth. *Earth-Science Reviews* 148: 150-173.
- Mikhail, S., Sverjensky, D.A. 2014. Nitrogen speciation in upper mantle fluids and the origin of Earth's nitrogen-rich atmosphere. *Nature Geoscience* 7: 816-819.
- Morillas, L., Durán, J., Rodríguez, A., Roales, J., Gallardo, A., Lovett, G.M., Groffman, P.M. 2015. Nitrogen supply modulates the effect of changes in drying-rewetting frequency on soil C and N cycling and greenhouse gas exchange. *Global Change Biology* 21: 3854-3863.
- Pajares, S., Bohannan, B.J. 2016. Ecology of Nitrogen Fixing, Nitrifying, and Denitrifying Microorganisms in Tropical Forest Soils. *Frontiers in Microbiology* 7: 1045.
- Porder, S., Ramachandran, S. 2012. The phosphorus concentration of common rocks—a potential driver of ecosystem P status. *Plant and Soil* 367: 41-55.
- Rodríguez, A., Durán, J., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009. Spatial pattern and scale of soil N and P fractions under the influence of a leguminous shrub in a *Pinus canariensis* forest. *Geoderma* 151: 303-310.
- Ruttenberg, K.C. 2013. The Global Phosphorus Cycle. En: Holland, H., Turekian, K. (eds.). *Treatise on Geochemistry: Second Edition (2014)*, pp. 499-558. (Vol. 10-13). Elsevier B.V.
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M.M.B., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A. et al. 2013. *Climate change 2013 the physical science basis: Working Group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press. New York, NY, USA.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H., Tilman, D.G. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications* 7: 737-750.
- Vitousek, P.M., Farrington, H. 1997. Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* 37: 63-75.
- Wong, M.T.F., Hughes, R., Rowell, D.L. 1990. The retention of nitrate in acid soils from the tropics. *Soil Use and Management* 6: 72-74.
- Wrage, N., Velthof, G.L., van Beusichem, M.L., Oenema, O. 2001. Role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1723-1732.
- Xi, D., Bai, R., Zhang, L., Fang, Y. 2016. Contribution of Anammox to Nitrogen Removal in Two Temperate Forest Soils. *Applied and Environmental Microbiology* 82: 4602-4612.
- Yoon, S., Cruz-García, C., Sanford, R., Ritalahti, K.M., Löffler, F.E. 2015. Denitrification versus respiratory ammonification: Environmental controls of two competing dissimilatory NO_3^-/NO_2^- -reduction pathways in *Shewanella loihica* strain PV-4. *ISME Journal* 9: 1093-1104.
- Zehr, J.P., Jenkins, B.D., Short, S.M., Steward, G.F. 2003. Nitrogenase gene diversity and microbial community structure: a cross-system comparison. *Environmental Microbiology* 5: 539-554.