

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



**INFLUENCIA DE LA BIOCOSTRA DEL SUELO EN EL BALANCE
DE CARBONO Y NITRÓGENO EN UN ECOSISTEMA ÁRIDO**

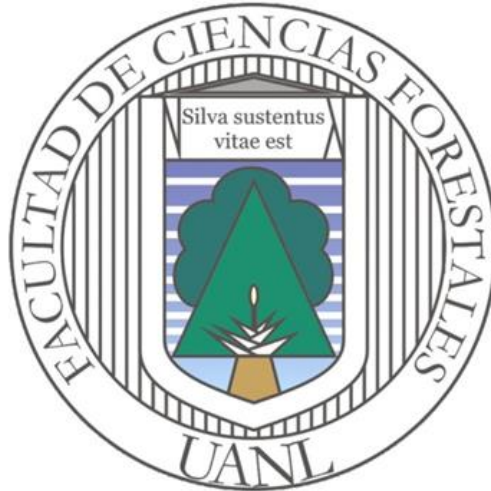
POR

ING. JARESY NOEMI PLATA BARRIENTOS

**COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO
DE MAestrÍA EN CIENCIAS FORESTALES**

JUNIO, 2019

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO**



**INFLUENCIA DE LA BIOCOSTRA DEL SUELO EN EL BALANCE
DE CARBONO Y NITRÓGENO EN UN ECOSISTEMA ÁRIDO**

POR

ING. JARESY NOEMI PLATA BARRIENTOS

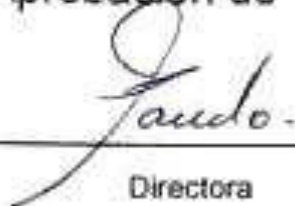
**COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO
DE MAESTRÍA EN CIENCIAS FORESTALES**

LINARES, NUEVO LEÓN, MÉXICO

JUNIO, 2019

INFLUENCIA DE LA BIOCOSTRA EN EL BALANCE DE CARBONO Y NITRÓGENO EN UN ECOSISTEMA ÁRIDO.

Aprobación de Tesis



Directora

Dra. Marisela Pando Moreno



Asesor

Dr. Humberto González Rodríguez



Asesor

Dr. José G. Marmolejo Monsiváis



Asesora Externa

Dra. Maritza Gutiérrez Gutiérrez

Junio, 2019

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, quisiera agradecer de la manera más sincera a la Dra. Marisela Pando Moreno por su instrucción, su guía. Sin ella esta tesis y mi interés a las costras biológicas del suelo no existiría. Gracias por enseñarme tantas cosas, entre ellas el valor del esfuerzo y la dedicación. Gracias por la paciencia y por las tantas horas de su valioso tiempo.

Agradezco a la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico recibido durante mi maestría y realización de esta tesis, por invertir en la ciencia y en los jóvenes futuros investigadores.

A la Facultad de Ciencias Forestales de la UANL por enriquecer mi formación académica, por la disposición de sus instalaciones y por el apoyo que recibí a lo largo de toda mi carrera, espero poder devolver un poco de lo mucho que me dio esta facultad. Así mismo, al Dr. Humberto González Rodríguez, por el apoyo que recibí de su parte como director de esta institución y como mi asesor en esta tesis, por sus aportes y sus conocimientos.

Al Dr. José G. Marmolejo Monsiváis, la Dra. Maritza Gutiérrez Gutiérrez, y la Dra. Dinorah Mendoza por inspirarme y mostrarme un mundo totalmente nuevo, que siendo pequeño es enorme y sumamente fascinante, no sabía que iba a querer tanto el tema y eso es en parte gracias a ustedes.

A mis padres, Consuelo Barrientos y Héctor Plata; por la vida, por las primeras y más importantes lecciones, por creer en mí, por ser ese combustible, por su amor y el apoyo que recibí siempre, soy afortunada de tenerlos.

Por último, pero no menos importantes; a dos de las personas que más quiero y que estuvieron ahí para mí en mis dudas más absurdas, en las risas y en las lágrimas, Renata y Carla, sin ustedes simplemente no estaría aquí, para escribir estas palabras. De alguna manera al deberles la vida, me la debo a mi misma, gracias.

Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*

Dedicada a los buscadores de conocimiento, a los que buscan las piezas de este rompecabezas llamado ciencia.

Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*

Declaro que la presente investigación es original, se desarrolló para obtener el título de Maestría en Ciencias Forestales; donde se utiliza información de otros autores, se otorgan los créditos correspondientes.


Ing/Jaresy Plata Barrientos
Junio, 2019.

ÍNDICE GENERAL

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS.....	8
Cuadros.....	8
Figuras.....	8
LISTA DE SÍMBOLOS Y ABREVIATURAS.....	10
RESUMEN GENERAL.....	13
GENERAL ABSTRACT.....	14
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	17
JUSTIFICACIÓN.....	19
HIPÓTESIS	21
OBJETIVOS DEL ESTUDIO	21
Generales	21
Particulares.....	21
CAPITULO I.- COSTRAS BIOLÓGICAS DEL SUELO.....	22
Resumen	22
Introducción	22
Componentes de la CBS	23
Líquenes.....	23
Cianobacterias.....	25
Briofitas	26
Funciones de la costra biológica del suelo al ecosistema	29
Constitución de la CBS y su cobertura en los sitios de estudio	30
Perspectivas	32
CAPÍTULO II.- APORTE DE LA BIOCOSTRA A LA ACUMULACIÓN DE CARBONO ORGÁNICO Y NITRÓGENO TOTAL EN EL SUELO.....	33
Resumen	33
Introducción	34
Metodología.....	36
Sitio de estudio	36

Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*

Diseño experimental	37
Determinación de COS y N.....	38
Análisis estadístico	40
Resultados y Discusión	40
CAPÍTULO III.- BALANCE DE RESPIRACIÓN DEL SUELO Y CARBONO ORGÁNICO ACUMULADO EN SUELOS BAJO BIOCOSTRA	
Resumen	44
Introducción	45
Metodología.....	47
Sitio de estudio	47
Diseño Experimental.....	48
Análisis estadístico	49
Resultados y Discusión	50
CONCLUSIONES GENERALES	54
BIBLIOGRAFÍA.....	55

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadros

Cuadro 1.- Resultados de contenido de carbono orgánico, nitrógeno y su estequiometría, en las 4 profundidades y en ambas condiciones: bajo suelo desnudo (Sin CBS) y bajo biocostras (Con CBS).	39
Cuadro 2.- Valores de respiración del suelo registrados entre 2015-2016 en los puntos bajo suelo sin CBS y en los puntos con CBS.	49
Cuadro 3.- Valores (promedio diario) de respiración y de temperatura bajo suelo desnudo y bajo biocostra en cada fecha de muestreo. Letras diferentes indican diferencia significativa entre condiciones sin CBS y con CBS.	50

Figuras

Figura 1.- Componentes de la Costra Biológica del suelo. Ilustración modificada de Renate Klein-Rödder (Belnap & Lange, 2013)	22
Figura 2.- Comparación entre hepáticas, musgos y antocerotes (Barrera & Osorio, 2008).	27
Figura 3.- Muestra de biocostra (<i>Psora crenata</i> . y <i>Sytonema</i> sp.) representativa de los puntos muestreados.	29
Figura 4.-Talo seco de <i>Psora crenata</i> en campo (a), la barra representa 1 cm. Color que toman las escuámulas después de añadirles agua (b). Fotos tomadas con una cámara sin aumento (a) y con 4X (b) por Mendoza-Aguilar, 2014.	30
Figura 5: Conocimiento actual y futuras líneas de investigación sobre la diversidad y el papel funcional de las CBS en tres escalas de estudio (CE=conductividad eléctrica, MO=materia orgánica) (adaptado a partir de Concostrina <i>et al.</i> , 2013).....	31
Figura 6.- Matorral desértico micrófilo, característico del área de estudio.	35

Figura 7.- Área de estudio	35
Figura 8.- Instrumento usado para extraer las muestras de suelo, con las profundidades señaladas.....	36
Figura 9.- Estufa utilizada para el proceso de ignición y los crisoles utilizados en el experimento.	37
Figura 10.- Metodología en el laboratorio de semimicro-kjeldahl para determinar N en muestras de suelo.....	38
Figura 11.- Porcentajes de carbono orgánico bajo suelo desnudo y bajo CBS en las 4 profundidades	40
Figura 12.- Porcentajes de nitrógeno bajo suelo desnudo y bajo CBS en las 4 profundidades	41
Figura 13.- a) Anillos de PVC en los puntos de muestreo fijos para cada microambiente (sin CBS y con CBS) y b) Mediciones in situ con un equipo portátil con una cámara de respiración de suelo y un medidor de temperatura de suelo.....	47

LISTA DE SÍMBOLOS Y ABREVIATURAS

1. °C : Grados Celsius, unidad termométrica.
2. ANOVA: análisis de la varianza en estadística.
3. ANP: Área Natural Protegida, una porción de territorio cuyo fin es conservar la biodiversidad representativa de los ecosistemas.
4. ARN: ácido ribonucleico, participa en la síntesis de las proteínas y realiza la función de mensajero de la información genética.
5. BCS: Baja California Sur, un estado al noroeste de México.
6. C/N: proporción de Carbono/Nitrógeno que podemos encontrar en un suelo. Se utiliza para medir la biomasa y la evolución de la materia orgánica en los estudios de fertilidad del suelo
7. C: carbono, elemento fundamental de los compuestos orgánicos.
8. COS: carbono orgánico del suelo.
9. c: Lejía comercial sin diluir, para identificación de líquenes.
10. CBS: Costra Biológica del Suelo, o biocostra. Comunidad biótica entre partículas de suelo, cianobacterias, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitos.
11. CE: Conductividad eléctrica.
12. CNA : Comisión Nacional del Agua
13. CO₂: dióxido de carbono, las plantas, algas y cianobacterias usan la energía solar para fotosintetizar carbohidratos a partir de este gas y agua, forma parte importante en el ciclo del C.
14. Con CBS_{07y09}: Sitios con cobertura de biocostra en los años 2007 y 2009 respectivamente, del experimento de Castillo-Monroy, 2011.
15. CONABIO: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
16. COS: carbono orgánico del suelo.
17. DOF: Diario Oficial de la Federación, periódico oficial del gobierno mexicano.

18. EPS: polisacáridos extracelulares, se adhieren a los granos de arena así que sirve como un tipo de agente de cementación.
19. FAO: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, organización supranacional.
20. $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$: gramos de dióxido de carbono fluyen por metro cuadrado de suelo por año.
21. $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ hora}^{-1}$: gramos de dióxido de carbono fluyen por metro cuadrado de suelo por hora.
22. HCl: ácido clorhídrico, para contenidos de N por micro-kjeldahl.
23. *in situ*: Expresión latina que significa “en el sitio” o “en el lugar”.
24. INEGI: Instituto Nacional de Estadística y Geografía, de México.
25. IPCC: Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático o Panel Intergubernamental del Cambio Climático.
26. K: Hidróxido de potasio al 10%, para identificar líquenes.
27. Kc: Hidróxido de potasio al 10% y lejía comercial sin diluir, para identificar líquenes.
28. kg COS ha^{-1} : kilogramos de carbono orgánico presente en suelo por hectárea.
29. kg N ha^{-1} : kilogramos de nitrógeno presente en suelo por hectárea.
30. mg g^{-1} : miligramos por cada gramo.
31. MO: Materia orgánica.
32. msnm: metros sobre el nivel del mar.
33. N: nitrógeno, componente esencial de los aminoácidos y los ácidos nucleicos, vitales para los seres vivos.
34. NOM-059-SEMARNAT-2010: Norma oficial mexicana para
i)protección ambiental ii)especies nativas de México de flora y fauna silvestres iii)Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio iv)Lista de especies en riesgo.
35. Pc : Peso crisol (obtención de contenido de COS).
36. Ps : Peso seco de muestra y crisol (obtención de contenido de COS).

37. **P_q** : Peso seco quemado de muestra y crisol (obtención de contenido de COS).
38. **PVC** : Material termoplástico obtenido del cloruro de vinilo (cilindros, respiración).
39. **Sin CBS_{07y09}** : Sitios sin cobertura de biocostra en los años 2007 y 2009 respectivamente, del experimento de Castillo-Monroy, 2011.
40. **SPSS** : Statistical Package for the Social Sciences, conjunto de programas orientados a la realización de análisis estadísticos.
41. **V₁** : Volumen (mL) utilizado de HCl para titular la muestra de suelo, para obtener contenidos de N por micro-kjeldahl.
42. **V₂** : Volumen (mL) utilizado de HCl para titular el blanco, para obtener contenidos de N por micro-kjeldahl.
43. **W** : peso en gramos de suelo de la muestra, para obtener contenidos de N por micro-kjeldahl.

RESUMEN GENERAL

Las costras biológicas del suelo (CBS) son comunidades criptogámicas compuestas por hongos, líquenes, cianobacterias o briofitas (generalmente combinados entre ellos) que abarcan los primeros milímetros del suelo y están presentes en muchos ecosistemas del mundo. En la composición de la CBS de este estudio predominaron el líquen *Psora crenata* (Taylor) y la cianobacteria *Sytonema* sp. (con $\geq 50\%$ y 15-20% de cobertura, respectivamente, en los puntos muestreados). Aquí se presentan, de manera sucinta, las principales características y funciones que llevan a cabo las CBS en los ecosistemas áridos y semiáridos. Debido a que estos ecosistemas se caracterizan por tener un bajo contenido de nitrógeno (N) y de carbono orgánico en el suelo (COS), la CBS puede ser la mayor contribución autotrófica en la fijación de COS: Asimismo, las cianobacterias encontradas en ella pueden constituir la principal fuente fijadora de N. Además, ejercen un papel clave en el ciclo del C ya que al fijar CO_2 atmosférico, liberan casi la mitad al suelo por lixiviación y descomposición, aumentando al triple el COS respecto al suelo desnudo. Los objetivos del estudio fueron: i) Determinar si las CBS contribuyen a una mayor acumulación de COS y N en el suelo y en qué profundidad (es) es mayor su acumulación, ii) Determinar la calidad del suelo en función de la relación C/N en ambas condiciones y iii) Analizar el balance entre carbono acumulado en el suelo y CO_2 emitido en la respiración en suelos desnudos y con biocostra. Para determinar COS y N en suelo, se tomaron muestras de suelo en 15 puntos bajo esta CBS y 15 puntos en suelo desnudo, a 4 profundidades (2.5, 5, 10, 20 cm). Estas muestras se analizaron con el método de pérdida de peso por ignición para COS y Micro-kjeldahl para N, analizándolos con pruebas de t de Student para muestras con varianzas iguales, entre ambas condiciones en todas las profundidades. Para medir respiración de suelo, previamente se ubicaron 15 anillos PVC en los cuales se registró, bimestralmente, la respiración y temperatura del suelo en condición con y sin CBS utilizando un equipo portátil EGM-4 (Environmental® PP-Systems). Para esta investigación, no se encontró relación entre las variables temperatura y tasa de respiración de suelo. Con una ANOVA se compararon los valores de respiración, de cada fecha de muestreo, entre con

y sin CBS, seguida de la prueba Tukey ($\alpha = 0.05$). Bajo CBS se registraron contenidos de COS superiores a los del suelo desnudo en las profundidades de 2.5-5.0 cm y de 5-10 cm. No hubo diferencias para las otras dos profundidades. Mientras que el contenido de N fue mayor en los suelos bajo CBS que en los suelos desnudos en las primeras dos profundidades. Después de 10 cm, no mostró diferencia entre ambas condiciones. Se estima que en la zona de estudio, el suelo bajo CBS contiene 245.5 kg COS ha⁻¹ y 79.2 kg N ha⁻¹ más, que las zonas de suelo desnudo en los 10 primeros cm. La relación C/N en suelo bajo CBS fue igual a 8.6 y 14.8 sin CBS. La tasa general de respiración del suelo fue superior en las áreas con CBS (0.5925 g CO₂ m² hr⁻¹) que en las áreas sin CBS (0.3579 g CO₂ m² hr⁻¹). Al analizar las tasas de respiración por fecha, se encontró que, en julio, septiembre y noviembre del 2015, la respiración de suelo en condición con CBS fue mayor que en la condición desprovista de ésta, mientras que en enero y mayo de 2016 la tasa de respiración promedio no difirió entre condiciones. Durante el año de este estudio, el suelo sin CBS contribuyó, vía respiración, con 130.63 g CO₂ m⁻² año⁻¹, mientras que las zonas CBS liberaron 215.26 g CO₂ m⁻² año⁻¹. Las diferencias en la fertilidad del suelo y los cambios en las poblaciones microbianas y microfaunales asociadas con las CBS podrían ser la explicación potencial de las tasas de respiración superiores. Si bien este trabajo evidenció una mayor liberación de CO₂ a la atmósfera en el suelo con CBS que sin ésta, la acumulación de COS a largo plazo también fue mayor, lo que parece indicar un balance favorable en presencia de CBS con mayor contenido de COS acumulado.

GENERAL ABSTRACT

Biological soil crusts (BSC) are cryptogamic communities composed of fungi, lichens, cyanobacteria or bryophytes (usually combined among them) that cover the first millimeters of soil and are present in many ecosystems of the world. The dominant composition of the BSC of the zone was, lichen *Psora crenata* (Taylor) and the cyanobacterium *Sytonema* sp. (with $\geq 50\%$ and 15-20% coverage, respectively, in the points sampled). Here we present, succinctly, the main characteristics and functions carried out by BSC in arid

and semi-arid ecosystems. Since in these, in general, there is a low content of organic carbon in the soil (SOC) and nitrogen (N) (both essential for life), BSC may be the largest autotrophic contribution in the COS fix in soil and cyanobacteria found in it, can be the main source of N. They also play a key role in the cycle of C because apart from fixing atmospheric CO₂, they release almost half of the soil through leaching and decomposition, increasing the COS threefold to the bare ground. The objectives of the study were: i) Determine if the BSC contribute to a greater accumulation of COS and N in the soil and in what depth(s) is greater, ii) Determine the quality of the soil based on the relation C/N in both conditions and iii) Analyze the flow between carbon accumulated in the soil and CO₂ emitted in the respiration in bare soils and with biocostra. To determine COS and N in soil, soil samples were taken at 15 points under this BSC and 15 points in bare soil, at 4 depths (2.5, 5, 10, 20 cm). These samples were analyzed with the method of weight loss by ignition for COS and Micro-kjeldahl for N, analyzing them with Student's t tests for samples with equal variances, between both conditions at all depths. In order to measure soil respiration, 15 PVC rings were previously located, in which the respiration and temperature of the soil in condition with and without BSC was recorded every two months using a portable EGM-4 (Environmental® PP-Systems). For this investigation, no relationship was found between the variables temperature and soil respiration rate. The respiration values of areas with and without BSC were compared for each sampling date by means of ANOVA, followed by the Tukey test ($\alpha = 0.05$). COS contents were higher under BSC than those of bare soil in the depths of 2.5-5.0 cm and 5-10 cm. There were no differences at the other two depth. N content was also higher in the soils under BSC than in the bare soils in the first two depths. After 10 cm, it showed no difference between the two conditions. It is estimated that in the study area, the soil under BSC has 245.5 kg COS ha⁻¹ and 79.2 kg N ha⁻¹ more than the bare soil areas in the 10 first cm. The C/N ratio in soil under BSC was 8.6 and 14.8 in areas without BSC. The overall soil respiration rate was higher in the areas with BSC (0.5925 g CO₂ m² hr⁻¹) than in the areas without BSC (0.3579 g CO₂ m² hr⁻¹). Analyzing respiration rates by date, it was found that, in July, September and November of 2015, the respiration of soil with BSC was higher than in the condition devoid of it, while in January and

May of 2016 the soil respiration rate did not differ between conditions. During the year of this study, the soil without BSC contributed, via respiration, with $130.63 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, while the BSC zones released $215.26 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Differences in soil fertility and changes in microbial and microfaunal populations associated with BSC could be the potential explanation for higher respiration rates. Although this work showed a greater release of CO_2 to the atmosphere in the soil with BSC than without it, the accumulation of COS, in the long term, was also higher which seems to indicate a favorable balance in the presence of BSC with higher cumulative COS content.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las biocostras del suelo (BSC) están constituidas por partículas de suelo en asociación con cianobacterias, algas verdes, líquenes, hongos y briofitas y se encuentran ampliamente distribuidas en muchos tipos de suelo y en casi todas las comunidades vegetales donde la luz alcanza la superficie del suelo (Castillo-Monroy & Maestre, 2011). Están expuestas a muy altas y muy bajas temperaturas, desecación por largos periodos e intensa radiación solar por lo que su actividad fotosintética y respiratoria está restringida a los cortos periodos en que están hidratadas; de ahí su capacidad de activar su metabolismo tan pronto como hay humedad (Lange, 2001).

Las CBS atrapan mantillo sobre su superficie favoreciendo el reciclaje de nutrientes en el suelo mientras favorecen la agregación y mejoran la estructura del suelo evitando su erosión (Eldridge & Leys, 2003). La estructura porosa de las CBS representa un refugio y sus componentes bióticos son una fuente de alimento para los microartrópodos (Shepherd et al., 2002; Neher et al., 2009) así que se puede decir que funcionan como “micro-islas de recursos” (Sandoval-Pérez, 2011) o como “mantos de fertilidad” (Sandoval-Pérez et al., 2016). Además, al ser hábitat de fauna edáfica y microorganismos, las biocostras potencian los flujos del carbono y la transformación de los nutrimentos en el suelo a través de la respiración, la descomposición del mantillo y la mineralización de la materia orgánica (Lange, 2001).

A pesar de que las CBS pueden ser una fuente importante de nitrógeno (N) y carbono orgánico del suelo (COS) en los ecosistemas áridos, y la importancia que esto reviste tanto a escala regional como local (Beymer & Klopatek, 1991; Grote et al., 2010), pocas estimaciones se han realizado directamente en campo y la mayoría provienen de estudios hechos en laboratorio (Brostoff et al., 2002).

Entre los organismos que constituyen las CBS, las cianobacterias desempeñan un papel particularmente importante como organismos pioneros y principales productores primarios, principalmente durante el establecimiento

de la costra (Wynn-Williams, 2000; Büdel et al., 2009). Las cianobacterias presentan un grupo monofilético de procariotas que realizan la fotosíntesis oxigenada y, por lo tanto, son importantes para la fijación del carbono en la propia biocostra. Muchas cepas de cianobacterias también pueden fijar el N₂ atmosférico y proporcionar fuentes de nitrógeno combinadas a la capa microbiana. (Belnap et al., 2005).

Asimismo, las capas de líquenes formadores de biocostra pueden tener efectos positivos en la productividad del ecosistema al favorecer un mayor contenido de humedad en el suelo que se encuentra bajo ellos (Zamfir, 2000) y contribuir a la acumulación de carbono orgánico en el suelo, si bien no ocurre con todas las especies de líquenes (Morales, 2013). Se ha demostrado que los cianolíquenes tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico contribuyendo al ciclo de este elemento en diversos ecosistemas (Morales, 2013).

El flujo de salida de CO₂ a la atmósfera, asociado a la respiración del suelo, es uno de los principales componentes del ciclo de carbono de la Biosfera y constituye alrededor de las tres cuartas partes de la respiración del ecosistema (Law et al., 2001). A pesar de ello, el conocimiento sobre los factores que controlan la respiración del suelo, incluidas las biocostras que se encuentran en éste, es escaso, particularmente en los ecosistemas áridos y semiáridos. Estos ecosistemas cubren alrededor del 40% de la superficie terrestre (Law et al., 2001) y, en ellos, la respiración del suelo es responsable de las mayores pérdidas de carbono (Conant et al., 2000).

Existen un reducido número de publicaciones sobre las características y propiedades de las CBS en el área de estudio o las inmediaciones de ésta. Así, Molina (2013) estudió la distribución y porcentaje de cobertura de la biocostra en el suelo para áreas de pastizales halófilos y gipsófilos y el efecto que la presencia de ésta puede tener en la germinación de plantas nativas en la misma región del altiplano. Posteriormente, Mendoza (2014) estudió el rendimiento fisiológico, mediante fluorescencia, de varias especies de líquenes formadores de CBS y Gutiérrez (2016) analizó las asociaciones entre

plantas vasculares y CBS en el matorral desértico micrófilo del altiplano mexicano.

Asimismo, Gutiérrez (op cit.) midió bimestralmente la respiración del suelo en cuatro micrositios, entre ellos sitios bajo biocostra y suelo desnudo (no publicados), datos con los que contamos para realizar un análisis entre el CO₂ liberado y el COS acumulado del lugar. No existe a la fecha ninguna publicación que aborde el tema de las aportaciones de carbono o nitrógeno que la biocostra puede hacer al suelo en esta área de estudio como se propone en la presente investigación.

JUSTIFICACIÓN

Los suelos son un punto clave en los flujos de carbono en los ecosistemas terrestres (Nielsen et al., 2011) ya que aproximadamente el 80% del carbono terrestre se encuentra en ellos (IPCC, 2007) y ahí se realiza mayormente la descomposición de la materia orgánica. Como consecuencia, la cantidad de C emitida a la atmósfera a través de la descomposición y subsecuente respiración es muy alta. Alrededor de la mitad de esa respiración del suelo ha sido atribuida a la biota heterótrofa del suelo (Cisneros-Dozal et al., 2006; Bardgett et al., 2008) de manera que, aún cambios relativamente pequeños en las cantidades de C acumulado en el suelo podrían tener un impacto importante en las concentraciones de CO₂ atmosférico si las tasas de descomposición se aceleran.

Se estima que cerca del 50% del C fijado durante la fotosíntesis es rápidamente incorporado al suelo por cianobacterias, resultando en un incremento de 30 % de COS en el suelo (Belnap & Lange, 2003). Incrementos de COS bajo la CBS respecto a zonas de suelo desnudo adyacente han sido encontrados también en zonas áridas y semiáridas de España y China (Castillo-Monroy et al., 2010; Gao et al., 2010), por citar algunos ejemplos.

Las zonas áridas y semiáridas ocupan alrededor del 40% de la superficie terrestre (Reed et al., 2012). Los suelos de estas áreas suelen ser poco fértiles

Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*

por lo que una aportación, aun cuando pequeña, de elementos esenciales como el C y N puede significar una gran ventaja en el establecimiento o permanencia de especies vegetales y, por ende, de la productividad primaria. Estos suelos se encuentran frecuentemente cubiertos con biocostra en diferentes proporciones alcanzando hasta el 70% de cobertura del suelo en algunas áreas (Evans & Johansen, 1999).

La determinación de las aportaciones de carbono orgánico y nitrógeno que la biocostra pueda hacer al suelo en estos ecosistemas es crucial para entender la dinámica de estos. Los estudios que señalan la importancia de las CBS en los ciclos biogeoquímicos y en el mantenimiento de la fertilidad del suelo de zonas áridas y semiáridas son escasos a nivel mundial (Belnap & Lange, 2013; Belnap, 2003; Thompson et al. 2005). Hasta donde es de mi conocimiento, éste es el primer estudio sobre la acumulación de C y N en el suelo a causa de las CBS en la región.

HIPÓTESIS

- El contenido de carbono orgánico del suelo y nitrógeno total presente bajo CBS con predominancia de *Psora crenata* y *Scytonema* sp. es mayor que bajo suelo desnudo, así como la relación C/N será menor en suelos bajo esta CBS.
- Las tasas de respiración neta serán constantes en las diferentes estaciones del año e iguales en los suelos con cubierta de biocostra que en aquellos que carecen de la misma.
- El balance de C fijado/ CO₂ liberado será mayor en las áreas cubiertas con CBS que sin ésta.

OBJETIVOS DEL ESTUDIO

Generales

- Determinar si las biocostras contribuyen a una mayor acumulación de carbono orgánico y de nitrógeno en el suelo y en qué profundidad (es) es mayor su acumulación.
- Determinar la calidad del suelo en función de la relación C/N en suelos con y sin cobertura de CBS.
- Analizar el balance entre carbono acumulado en el suelo y CO₂ emitido en la respiración en suelos desnudos y con biocostra.

Particulares

- Evaluar el contenido de carbono orgánico y de nitrógeno a diferentes profundidades (0-2.5, 2.5-5.0, 5.0- 10.0 y 10.0-20.0 cm) en suelos con y sin cobertura de biocostra.
- Comprobar si los contenidos de carbono orgánico y de nitrógeno varían entre las profundidades muestreadas para cada condición: con y sin biocostra.
- Comparar la relación C/N entre suelos con cobertura de biocostra y sin ésta.
- Evaluar los índices de respiración neta en suelo bajo cada condición (con y sin biocostra), en diferentes estaciones del año.

CAPITULO I.- COSTRAS BIOLÓGICAS DEL SUELO

Resumen

Las costras biológicas del suelo (CBS) son comunidades criptogámicas compuestas por hongos, líquenes, cianobacterias o briofitas -generalmente una combinación de los anteriores- que abarcan los primeros milímetros del suelo y están presentes en muchos ecosistemas del mundo. Aquí se presentan, de manera sucinta, las principales características y funciones que juegan las CBS en los ecosistemas. Asimismo, se describen las características taxonómicas más relevantes de las dos especies formadoras de CBS consideradas para el presente estudio: el liquen *Psora crenata* (Taylor) y la cianobacteria *Sytonema* sp. (con $\geq 50\%$ y de 15-20% de cobertura, respectivamente, en los puntos muestreados). Para la identificación del liquen, se midieron sus escuámulas y se observaron sus características de color y pruinosidad en seco y en húmedo, tamaño y ubicación de los apotecios y se hicieron cortes al microscopio para analizar la reacción del córtex y la médula al aplicar diferentes reactivos especificados en las claves taxonómicas. La cianobacteria presente solo pudo ser identificada a nivel de género (*Sytonema*) mediante la observación de sus características superficiales al no contar con claves para su identificación a nivel de especie.

Introducción

Las costras biológicas del suelo (también llamadas biocostras) son comunidades criptogámicas comunes en muchos ecosistemas del mundo, que cubren los primeros milímetros del suelo (Mazor et al., 1996).

Dependiendo de las condiciones climáticas y ambientales y su etapa de desarrollo, están formados por diferentes especies de líquenes, hongos, cianobacterias, bacterias, algas verdes, musgos y hepáticas, que entrecruzan las partículas superiores del suelo y estabilizan la superficie del suelo (Belnap & Lange, 2003) (Fig. 1).

La morfología de los componentes de la costra biológica es fundamental a la hora de determinar su función ecológica en relación con procesos como la infiltración, erosión, retención de la humedad y resiliencia frente a las perturbaciones (Eldridge & Rosentreter 1999, Belnap et al., 2001).

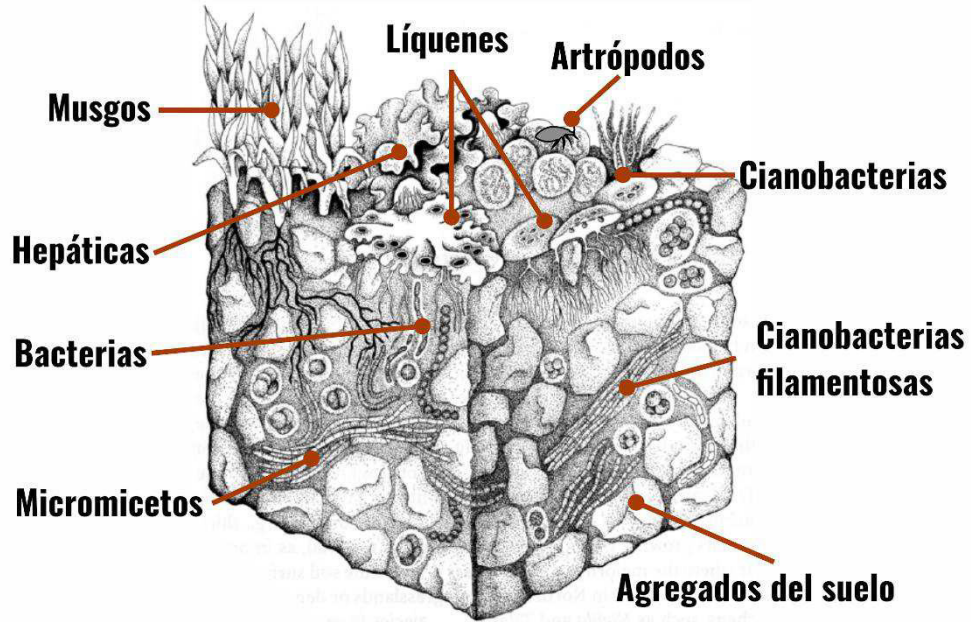


Figura 1.- Componentes de la Costra Biológica del Suelo (CBS). Ilustración modificada de Renate Klein-Rödder (Belnap & Lange, 2013)

Componentes de la CBS

Líquenes

Son por definición, organismos simbióticos, generalmente compuestos por un socio fúngico, el micobionte y uno o más socios fotosintéticos, el fotobionte, que generalmente es un alga verde o cianobacteria (Nash, 1996).

Aunque la naturaleza dual de la mayoría de los líquenes ahora es ampliamente reconocida; denominando talo homómero a aquel en el que fotobionte y micobionte se encuentran distribuidos de forma uniforme y talos heterómeros a aquellos en los que fotobionte y micobionte ocupan diferentes

estratos dentro del líquen (de Valencia, 2002). Es menos conocido que algunos líquenes son simbiosis que involucran a tres (líquenes tripartitos) o más socios. De hecho, las relaciones potenciales entre los biontes pueden ser bastante complejas (Rambold & Triebel, 1992).

Se distinguen tres tipos de biontes en los líquenes (Hawksworth, 1989):

1) Fotobiontes: Actualmente se conocen aproximadamente cuarenta géneros de algas y cianobacterias que actúan como fotobiontes en simbiosis líquénica. De ellos, tres géneros son los más frecuentes, *Trebouxia* y *Trentepohlia* (Chlorophyta, algas verdes), y *Nostoc* (Cyanophyta, cianobacteria). Los fotobiontes eucariotas son conocidos como ficobiontes mientras que los fotobiontes procariotas son conocidos como cianobiontes (Barreno-Pérez-Ortega, 2003).

2) Micobiontes: Los hongos formadores de líquenes son en gran parte de los casos simbiosis obligados y muchos no son capaces de vivir aislados en el medio, sólo prosperan cuando encuentran un fotobionte adecuado. Prácticamente nunca producen estructuras reproductoras organizadas como los hongos no liquenizados, ni estructura del talo que se asemeje al del líquen; pero si pueden reproducirse sexualmente. La mayor parte son ascomicetos, algunos basidiomicetos y una minoría pertenecen a otros grupos (Barreno-Pérez-Ortega, 2003).

3) Levadura de la división Basidiomycota. Un estudio (Spribille et al., 2016) puso de manifiesto la presencia de este tercer componente de la simbiosis en el líquen *Bryoria fremontii*. Sin que se conozca a detalle su función en la simbiosis, se supone relacionada con la producción de metabolitos secundarios, es este mismo se encontró que está presente en una gran cantidad de líquenes, en los 5 continentes.

El líquen obtiene su alimento a partir de las sustancias sintetizadas por el alga a través de la fotosíntesis y de este modo el micobionte se asegura su alimento, mientras que el alga por su parte consigue del hongo la protección

necesaria frente a la desecación con un incremento de su capacidad de absorción de agua (Hawksworth, 1989). En definitiva, la simbiosis permite al alga y/o cianobacteria colonizar ecosistemas donde debido a un clima extremo no podría desarrollarse por sí sola.

Entre los autótrofos terrestres del mundo, los líquenes exhiben una variación morfológica intrigante en miniatura. En color, exhiben una fantástica ruta de color naranja, amarillo, rojo, verde, gris, marrón y negro (Wirth, 1995), además se estima que algunos líquenes sobreviven más de 1000 años (Brodo et al., 2001). El crecimiento lineal varía de imperceptible a muchos milímetros en un año (Beschel, 1961). Son organismos poquilohidricos (es decir, activos o capaces de sobrevivir con distintas condiciones de agua (Hawksworth & Hill, 1984) y gracias a ello pueden vivir en ambientes extremos.

Debido a que la mayoría de los líquenes crecen de manera relativamente lenta, su contribución primaria a la productividad es bastante pequeña en la mayoría de los ecosistemas. Pero, por otro lado, las especies que crecen más rápidamente pueden aumentar su biomasa en un 20 a 40% en un año y estas especies pueden desempeñar un papel importante en los patrones de ciclo mineral de sus ecosistemas. Colonizan el suelo desnudo, donde son un componente importante de las CBS en paisajes áridos y semiáridos (Evans & Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2003).

Cianobacterias

Uno de los constituyentes fundamentales de las CBS son las cianobacterias, un grupo muy diverso de organismos procarióticos, que sintetizan clorofila a y ficobilinas (Whitton, 1992). Las cianobacterias, tanto las de vida libre como las que se encuentran en simbiosis formando líquenes, representan la principal fuente de N en suelos de algunos ecosistemas áridos (Grote et al., 2010) y se ha demostrado que el N fijado por cianobacterias puede ser transferido a las plantas vasculares, beneficiando su crecimiento (Li et al., 2004).

Las cianobacterias pueden desarrollarse en forma unicelular, colonial o filamentosa. Éstas presentan una gran distribución ecológica, abarcando

desde sistemas acuáticos hasta terrestres, incluyendo ambientes extremos como desiertos áridos, hiperáridos y fuentes termales (Boyer et al., 2002; García-Pichel & Belnap, 1996; García-Pichel et al., 2003).

Tienen una gran importancia como colonizadores de tierras áridas y perturbadas (Pointing & Belnap, 2012). Algunas especies pueden fijar dióxido de carbono y nitrógeno atmosférico en condiciones aerobias (Mandal et al., 1999; Ladha & Reddy, 2003), debido a la presencia de células especializadas llamadas heterocistos (Franco, 2004). Estas células fijan nitrógeno atmosférico a través de la enzima nitrogenasa, reduciéndolo a amoníaco, y aumentando así la biodisponibilidad para su absorción por parte de las plantas (Ghosh, 2002).

Las tasas de fijación de N atmosférico están controladas por la humedad, la temperatura y la luz. Entre los géneros fijadores de nitrógeno encontramos individuos heterocísticos como *Anabaena*, *Calothrix*, *Nostoc*, *Schizothrix*, *Scytonema*, *Tolypothrix* y otros géneros no heterocísticos tales como *Lyngbya*, *Microcoleus* y *Oscillatoria* (Aguilera & Echenique, 2011).

Además, se sabe que las cianobacterias terrestres producen altas cantidades de polisacáridos extracelulares (EPS) que se adhieren a las partículas de arena, por lo tanto, ayudan a formar las CBS (Lange et al., 1992). Esta función juega un papel clave en la estabilización de éstas, porque el EPS se adhiere a los granos de arena y por lo tanto sirve como un tipo de agente de cementación (Raanan et al., 2016). Además, contribuye a la alta tolerancia a la desecación de estos organismos especializados (Potts, 1994; Hagemann, 2011). Existe un conjunto definido de cepas de cianobacterias específicas para CBS que se pueden encontrar en todo el mundo en los ecosistemas áridos.

Briofitas

Las briofitas o plantas no vasculares, agrupa a plantas que tienen un tamaño pequeño, con estructuras más sencillas que las plantas vasculares y carecen de sistema de conducción desarrollado. No obstante, en este grupo existen

células que forman estructuras rudimentarias a manera de un cordón, encargadas de la distribución del agua y los productos de la fotosíntesis en disolución (Goffinet & Shaw, 2009).

Las briofitas, por lo general, sólo llegan a alcanzar unos pocos centímetros de alto y están formadas, casi siempre, por una sola capa de células sin cutícula protectora, lo que las hace muy susceptible a las variaciones atmosféricas. Considerados organismos poiquilohídricos, ya que son incapaces de regular la pérdida de agua y dependen de los niveles de humedad del medio, no obstante, estas plantas tienen la capacidad de soportar largos períodos de desecación y después reiniciar su metabolismo normal (Schofield, 1985).

Aunque la mayor parte de la variedad de especies de Briofitos vive en climas húmedos y cálidos, algunos pueden sobrevivir en medios secos, aparentemente hostiles, gracias a mecanismos que les permiten tolerar las sequías y se pueden encontrar como parte de costras biológicas (Belnap, 2003).}

Por consenso se tratan como tres divisiones independientes (Figura 2): Anthocerotophyta (antocerotes), Marchantiophyta (hepáticas) y Bryophyta (musgos) (Shaw & Renzaglia, 2004; Cargill et al., 2005; Duff et al., 2007).

Por ejemplo, cuando las condiciones se tornan secas, algunas hepáticas simplemente se enrollan adquiriendo una forma tubular, que protege de la exposición al Sol (Chamizo et al., 2012). Muchos musgos producen proyecciones con aspecto de pelos, denominadas pelos hialinos, en las puntas de sus hojas; crean una capa periférica que impide una excesiva pérdida de agua o incluso la producción de tipos de ARN especiales puede ayudar a algunos musgos a reparar el daño de la desecación (Elbert et al., 2012)

Carácter	Hepáticas	Musgos	Antocerotes
<i>Protonema</i>	Reducido	Desarrollado	Carecen
<i>Gametofito</i>	Taloso o folioso	Folioso	Taloso
<i>Rizoides</i>	Unicelulares	Pluricelulares	Unicelulares
<i>Disposición de filidios</i>	Dos hileras	3 o más hileras	
<i>Células de filidios</i>	Isodiamétricas	Generalmente alargadas	
<i>Hidroides</i>	Ausentes	Presentes*	Ausentes
<i>Esporangio</i>	Sin estomas	Con estomas*	Con estomas*
<i>Dehiscencia de la capsula</i>	Por fisuras longitudinales	Por opérculo*	Por fisuras longitudinales
	Sin peristoma	Con peristoma	Sin peristoma
<i>Columela</i>	Ausente	Presente*	Presente*
<i>Eláteres</i>	Presentes	Ausente	Pseocudoeláteres

Figura 2.- Comparación entre hepáticas, musgos y antocerotes (Barrera & Osorio, 2008).

Son plantas exitosas, tienen facilidad para propagarse y obtener los nutrientes necesarios del agua de lluvia o del rocío. Son los primeros colonizadores de rocas y suelos desnudos pobres en nutrientes. Como acumulan materia orgánica, facilitan el asentamiento de plantas vasculares (Villarreal et al., 2010).

Estas características les permiten desarrollarse en lugares inhóspitos para otras plantas, cumplen importantes roles ecológicos puesto que evitan la erosión del suelo, fijan en sus estructuras altas cantidades de C y N esenciales para subsistencia de otras especies y sirven de vivienda, cobijo y alimentación a innumerables invertebrados y vertebrados (Housman et al., 2006 y Castillo-Monroy et al., 2011)

Debido a su pequeño tamaño y escaso uso práctico o valor comercial, sin un microscopio, son plantas poco vistosas. No obstante, en muchas comunidades vegetales tienen un alto valor ecológico y con frecuencia se les

considera trascendentales en la colonización de la Tierra y en la evolución de otras plantas terrestres (Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Funciones de la costra biológica del suelo al ecosistema

Participan considerablemente en procesos clave para el funcionamiento del ecosistema: i) la estabilización y protección del suelo desprovisto de vegetación vascular, frente a la erosión por el agua de lluvia y de escorrentía, así como frente a la erosión del viento (Eldridge & Leys 2003; Chaudhary et al., 2009; Jiménez Aguilar et al., 2009), ii) el ciclo de carbono y nutrientes, particularmente nitrógeno (Delgado-Baquerizo et al., 2010; Bowker et al., 2011), iii) el ciclo hidrológico, ya que pueden absorber y redistribuir el agua de lluvia en el tiempo y en el espacio (Eldridge & Rosentreter, 1999; Belnap, 2006), y iv) la reflectancia del suelo (Karnieli et al., 2003; Burgheimer et al., 2006), con la consecuente modificación de la evaporación y temperatura superficial (Kidron & Tal, 2012).

Además, la presencia de la CBS tiene un notable impacto en la vegetación vascular, modificando el entorno, debido a la modificación física del sustrato, incremento del contenido de nutrientes, retención de agua por absorción, al mantenimiento de la humedad del suelo, así como a la secreción de metabolitos secundarios (Rivera-Aguilar et al., 2005; Bowker et al., 2006, Cornelissen et al., 2007). De esta manera, la presencia de la CBS facilita o limita la germinación de semillas, según la especie de CBS y de planta (Serpe et al., 2006; Escudero et al., 2007; Langhans et al., 2009).

Finalmente, la CBS interacciona con otros microorganismos y microfauna del suelo, ya que les proporciona recursos y un hábitat potencial (Neher et al., 2004; Bamforth, 2004). Es por ello, que la CBS ha sido considerada como un “ingeniero ecosistémico” y “elemento clave” en ambientes áridos y semiáridos (Eldridge et al., 2010).

Constitución de la CBS y su cobertura en los sitios de estudio

En laboratorio se determinó que el líquen predominante (cobertura $\geq 50\%$) en la biocostra de los puntos muestreados es: *Psora crenata* (Taylor) Reinke, Jb. wiss. Bot.: 97 (Nash, 2001) (Fig. 3).

- Clasificada como: Fungi, Dikarya, Ascomycota, Pezizomycotina, Lecanoromycetes, Lecanoromyctidae, Lecanorales, Psoraceae, Psora
- Grupo morfológico: Líquen
- Grupo de fotobionte: *Mymecia-*

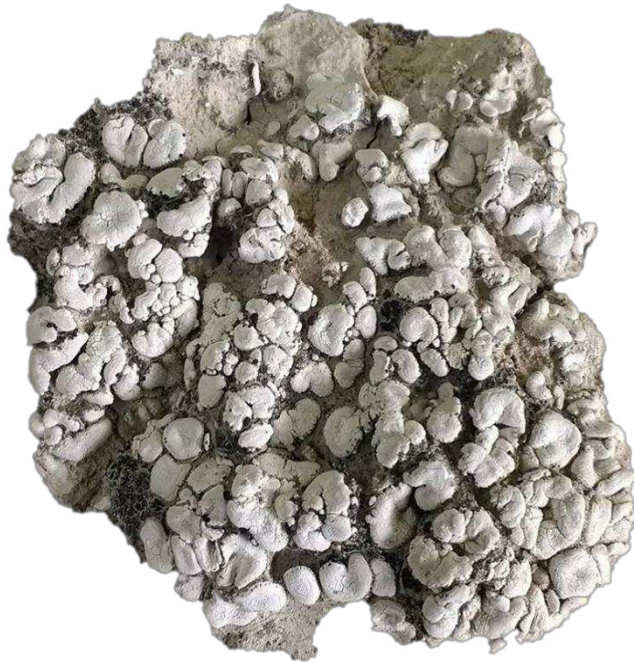


Figura 3.- Muestra de biocostra (*Psora crenata*. y *Sytonema* sp.) representativa de los puntos muestreados.

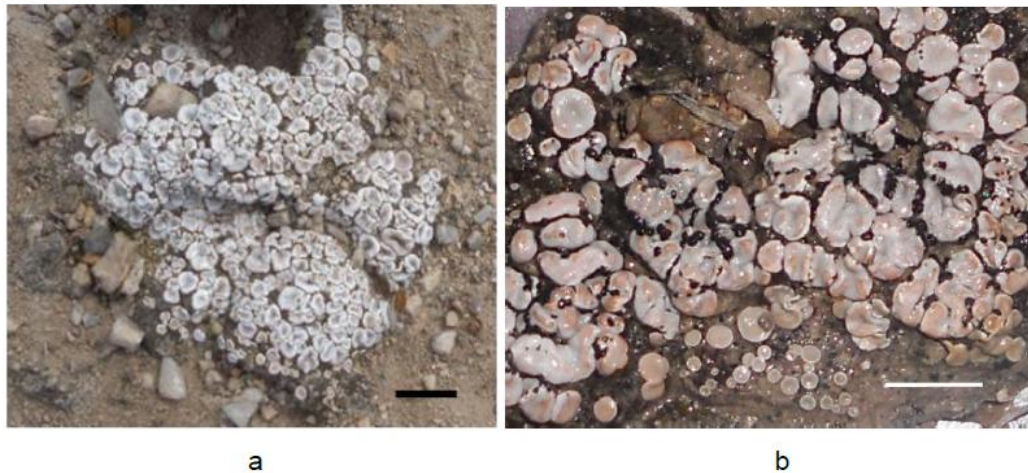


Figura 4.-Talo seco de *Psora crenata* en campo (a), la barra representa 1 cm. Color que toman las escuámulas después de añadirles agua (b). Fotos tomadas con una cámara sin aumento (a) y con 4X (b) por Mendoza-Aguilar, 2014.

De acuerdo con la descripción de Rosentreter et al. (2007), este líquen se caracteriza por escuámulas redondeadas, irregularmente ovaladas, que pueden medir hasta 9.5 x 7.5 mm y se encuentran ligeramente dispersas entre sí. Su forma va de poco a muy cóncavas observándose una depresión en el centro.

Las escuámulas presentan grietas y tienen pruina de forma parcial o completa lo que le da color blanquecino a simple vista, en el centro generalmente tiene tonos rosas y los márgenes son más pruinosos. El color de la superficie es rosa con tonos de naranja, color que se hace obvio al humedecerse llegando a ser color salmón (Fig. 4). Los apotecios se encuentran en gran número marginalmente en la escuámula y pueden presentarse alguno liminalmente llegando a medir hasta 1.5 mm (Nash, 1996).

El córtex reacciona negativo a K, c y Kc, mientras que la médula reacciona positivamente al K, tornándose rojo inmediatamente al colocar la gota. Sin córtex superior y con la médula de color amarillo-naranja. Con fotobionte verde del género *Myrmecia* (Rosentreter et al., 2007).

Además de este líquen, en las biocostras muestreadas dominó, en segundo término, la cianobacteria *Scytonema* sp. (15-20% de cobertura) (Fig. 4). Este

género es abundante en las biocostras alrededor del mundo como organismos de vida libre y epífitas en briofitas y líquenes.

Se sabe que sus especies sobreviven en temperaturas extremas, conocido por su resistencia a la desecación y utiliza múltiples mecanismos de supervivencia para hacer frente a la deficiencia de agua. Además de soportar el estrés producido por luz ultravioleta, lo que les permite colonizar algunos de los ambientes terrestres más duros de la Tierra (Potts, 2000; Péli et al., 2011; Tomaselli & Giovannetti, 1993; Gottlieb et al., 2005).

Perspectivas

El futuro de la investigación sobre la CBS debe conciliar el trabajo en tres escalas distintas: especie, comunidad y ecosistema (Fig. 5). Sólo así se podrá generar el conocimiento necesario para la gestión y conservación de la CBS ante futuros escenarios (Warren y Eldridge, 2003; Escolar et al., 2012; Zelikova et al., 2012), y de los ecosistemas áridos y semiáridos en los que habita (Bowker, 2007; Cornelissen et al., 2007; Bowker et al., 2008), situados entre los más vulnerables y abundantes del planeta.

Escala de estudio	Diversidad	Papel funcional
Ecosistema	<ul style="list-style-type: none"> • CBS - Biodiversidad del ecosistema • CBS – Fenómenos de perturbación y recuperación • Interacciones entre CBS y la vegetación vascular 	<ul style="list-style-type: none"> • Ciclos de C y N • Ciclo hidrológico • Conservación de suelo • Fertilidad del suelo • Ingeniero ecosistémico
Comunidad	<ul style="list-style-type: none"> • CBS - Precipitación • CBS – Temperatura • CBS – Sustrato • CBS – vegetación vascular • Interacción CBS - CBS 	<ul style="list-style-type: none"> • Fijación de C y N • Protección frente a la erosión • Estabilización del suelo • Infiltración • Hábitat y recursos para otros organismos del suelo
Especie	<ul style="list-style-type: none"> • Especie - Precipitación • Especie - Temperatura • Especie - Sustrato • Especie - vegetación vascular 	<ul style="list-style-type: none"> • Germinación de semillas • Textura • pH, CE, MO • Nutrientes

Figura 5: Conocimiento actual y futuras líneas de investigación sobre la diversidad y el papel funcional de las CBS en tres escalas de estudio (CE=conductividad eléctrica, MO=materia orgánica) (adaptado a partir de Concostrina et al., 2013).

CAPÍTULO II.- APORTE DE LA BIOCOSTRA A LA ACUMULACIÓN DE CARBONO ORGÁNICO Y NITRÓGENO TOTAL EN EL SUELO

Resumen

La baja productividad de plantas vasculares en las regiones áridas y semiáridas resulta, por lo general, en un bajo contenido de carbón orgánico en el suelo. En estos ecosistemas, la biocostra del suelo puede ser la contribución autotrófica más importante en la fijación de C en el suelo y las cianobacterias pueden constituir la principal fuente fijadora de N. De ahí los objetivos de esta investigación: i) determinar si bajo CBS la fijación de COS y N es mayor que bajo el suelo desnudo y ii) determinar la relación C/N en el suelo en las dos condiciones. Para ello, se tomaron muestras de suelo en 15 puntos bajo CBS (con predominancia de *Psora crenata* y *Scytonema* sp.) y 15 puntos en suelo desnudo, a 4 profundidades (2.5, 5, 10, 20 cm). Se analizaron con el método de pérdida de peso por ignición para COS y Micro-kjeldahl para N. Se hicieron pruebas de t de Student para muestras con varianzas iguales, entre ambas condiciones en todas las profundidades. Bajo CBS se registraron contenidos de COS superiores a los del suelo desnudo en las profundidades de 2.5-5.0 cm y de 5-10 cm ($p = 0.01$ y $p = .002$ respectivamente) y no hubo diferencias para las otras dos profundidades. Mientras que el contenido de N fue mayor en los suelos bajo CBS que en los suelos desnudos en las primeras dos profundidades ($p = 0.016$ y 0.001). Después de los 5 cm, no mostró diferencia entre ambas condiciones. Se calcula que, en la zona de estudio, el suelo bajo CBS contiene $245.5 \text{ kg COS ha}^{-1}$ y $79.2 \text{ kg N ha}^{-1}$ más que las zonas de suelo desnudo en los 10 primeros cm. Los valores de la relación C/N fluctuaron entre 7.77 y 9.66 en los suelos bajo biocostra y entre 7.78 y 18.72 en los suelos desnudos. Esos valores parecen indicar que la biocostra propicia suelos más equilibrados, con mayor control en la liberación de nitrógeno mineral y el contenido en carbono del suelo.

Introducción

Los contenidos de C y N son esenciales para la vida y la reproducción de los microorganismos ya que estos necesitan C como fuente de energía y N para la síntesis de proteínas y estructuras celulares (Stevenson, 1999). Aún pequeños aportes de estos elementos pueden crear condiciones microbióticas y de fertilidad más favorables para que determinadas especies vasculares se establezcan y, con ello, se creen nuevos nichos para otras especies. De ahí que, determinar la contribución de las biocostras (CBS) en la fijación de C, N clave para entender la dinámica de los ecosistemas.

La contribución autotrófica más importante en la fijación de carbono orgánico en el suelo (COS) en las regiones áridas y semiáridas suele ser la biocostra (Lange, 2001; Montaña et al., 2016). En general, se ha encontrado que estas fijan el carbono atmosférico mediante la fotosíntesis y fijan nitrógeno a través de las cianobacterias y cianolíquenes encontrados en éstas (Evans & Ehleringer, 1993). Asimismo, que los musgos de las pueden fijar y adicionar hasta un 300% más COS con respecto a suelos sin CBS (Belnap, 2002; Belnap & Lange, 2003).

En la última década se ha reconocido el papel de las biocostras del suelo como una fuente importante en la fijación de N en las regiones áridas y semiáridas ya que éstas requieren de menos humedad que las plantas vasculares para realizar esta función y cubren una extensión mucho mayor en dichos ecosistemas (Su Yan-gui et al., 2011). Existen estimaciones de que las CBS alcanzan a fijar alrededor de 26 Tg de N por año, lo que corresponde a cerca del 40% de las estimaciones presentadas por el IPCC (Elbert et al., 2012) de fijación global de nitrógeno biológico terrestre.

Se ha reportado que la actividad de la nitrogenasa varía entre los tipos de CBS (ejemplo: especies del género *Collema* que presenta mayor actividad que otras) lo que demuestra que la composición de las especies es un aspecto crítico en las estimaciones de acumulación de N. Otros líquenes del suelo, además del género *Collema*, han sido reportados como fijadores de N; estos

Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*

son: *Peltula* spp. (que contiene la cianobacteria *Nostoc*) y *Heppia* spp. con la cianobacteria *Scytonema* (Belnap, 2002).

Sin embargo, estudios más recientes (Barger et al., 2016; Heindel et al., 2019) reportan que las concentraciones de COS y N en el suelo bajo biocostra incrementaron más en función del nivel de desarrollo de la CBS que de las especies de líquenes (fijadores o no de N) presentes en la muestra. Los incrementos fueron mayores para N que para COS por lo que la relación C/N decreció en esos sitios (Heindel et al., 2019).

La velocidad con que la CBS aporta estos elementos al suelo depende de varios factores abióticos, principalmente humedad y temperatura, pero también del morfotipo de los componentes de la costra (líquenes, musgos, cianobacterias, hepáticas), de las especies presentes y la abundancia de éstas (Evans & Lange, 2001).

En los ecosistemas áridos, el agua es la principal limitante para la fijación de carbono y nitrógeno por la biocostra y, dada la poca disponibilidad de este recurso, en zonas desérticas las biocostras permanecen secas e inactivas más del 90% del tiempo (Lange et al., 1994). También la forma en que el agua esté disponible afecta las tasas de fijación de carbono; por ejemplo, los líquenes con fotobionte de cianobacteria como *Collema tenax* requieren de agua en estado líquido para activarse mientras que los líquenes con alga verde pueden utilizar la humedad del rocío o la niebla para activarse y fijar carbono (Lange et al., 1998).

Para una ganancia neta de C en el suelo cubierto con biocostras, éstas deben permanecer hidratadas durante un periodo suficientemente largo para que sobrepasen sus pérdidas iniciales de C. De aquí que la duración del periodo de hidratación afecta los flujos de CO₂ y determina si estas áreas actuarán como fuentes o sumideros de carbono (Grote et al., 2010).

Metodología

Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en un área de matorral desértico micrófilo (Fig. 6) conformado por especies como *Larrea tridenata*, *Florensia cernua* y *Yucca filifera* (Estrada et al., 2010). Se ubica en las a los márgenes del Área Natural Protegida (ANP) Llano de la Soledad (Fig. 7), en la región sur del desierto Chihuahuense en el noreste de México (24° 47' 10.94" N; 100° 41' 54.39" W; a 1900



Figura 6.- Matorral desértico micrófilo, característico del área de estudio.

msnm). Esta zona corresponde al reino florístico Neotropical de la región xerofítica mexicana dentro de la provincia de la altiplanicie (Rzedowski, 1978). El clima del área tipo árido-templado y con una temperatura media entre los 12 y 18 °C. La precipitación promedio anual es de 429.1 mm, con máxima

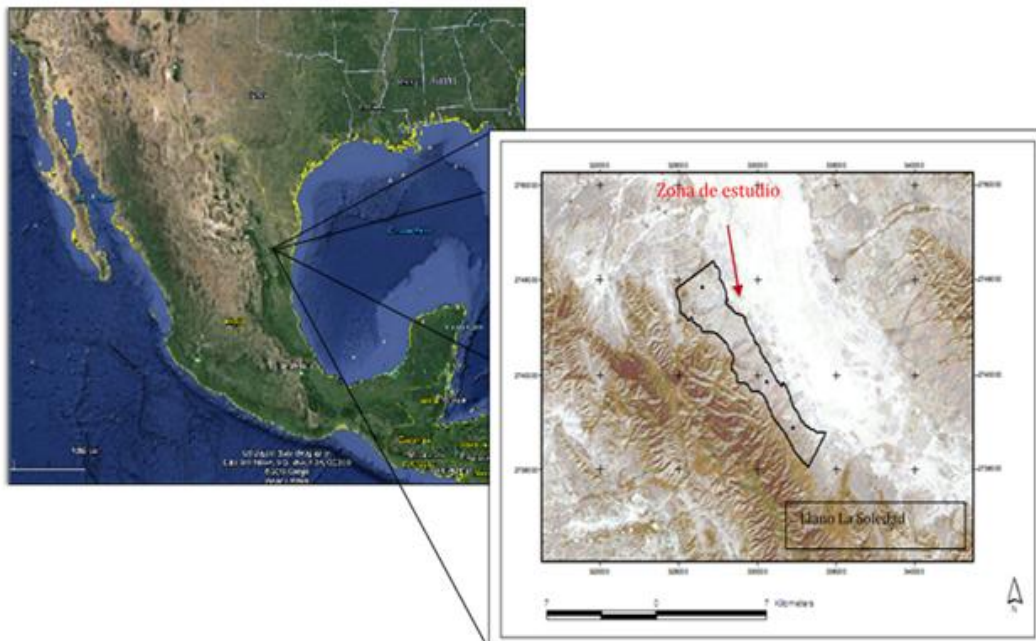


Figura 7.- Sitio de estudio

mensual en enero y mínima mensual en abril (García, 1981; CONABIO, 2008, CNA, 2016). El suelo es de tipo xerosol háplico y cálcico con fase física petrocálcica.

Estos suelos sustentan una vegetación de pastizales halófilos y gipsofilos, resistentes a las altas concentraciones de yeso (INEGI, 1986) y matorrales desérticos micrófilos, caracterizados por vegetación arbustiva de hojas pequeñas, generalmente en zonas aluviales. La cobertura de plantas vasculares en el área es del 49%, de suelo desnudo es del 42% y las CBS cubren aproximadamente el 9% de superficie (Gutiérrez-Gutiérrez, 2016. Datos sin publicar).

Diseño experimental

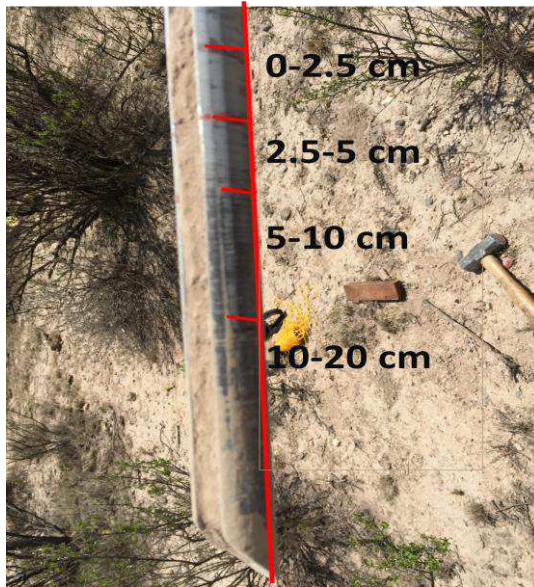


Figura 8.- Instrumento usado para extraer las muestras de suelo a las profundidades señaladas.

Se estableció un total de 30 puntos georeferenciados: 15 donde existía CBS y 15 en suelo desnudo. La CBS seleccionada para ser muestreada estuvo constituida, en su mayoría por el líquen *Psora crenata* (>50% de cobertura) y la cianobacteria *Scytonema* sp. (15-20% de cobertura). Se colectó el suelo inmediatamente debajo de la CBS y en áreas de suelo desnudo (Fig. 8); para ambos casos a 4 profundidades: de 0-2.5, 2.5-5, 5-10 y de 10-20 cm.

En los sitios donde existía CBS fue necesario retirar la costra para obtener la muestra de suelo más superficial, la cual se encontraba normalmente adherida a las rizinas u otras estructuras de la biocostra. Las muestras de suelo se mezclaron por condición (bajo CBS y suelo desnudo) y profundidad. De ahí se obtuvieron 48 muestras (6 repeticiones de cada profundidad y condición) para analizar en laboratorio.

Determinación de COS y N



Figura 9.- Estufa utilizada para el proceso de ignición y los crisoles utilizados en el experimento.

Los contenidos de carbono orgánico en suelo se determinaron mediante el método de combustión seca y medición gravimétrica o pérdida de peso por ignición (Dean, 1974). Se pesaron 5.0 g de suelo seco al aire en crisol de porcelana tarado, después se secó la muestra y el crisol en una estufa a 105 °C hasta llegar a una constante de peso. Se dejó enfriar en un desecador durante una hora y se pesaron para luego someter las muestras a una combustión a 500-550 °C durante 90 minutos en una estufa (Fig. 9).

La pérdida de peso es proporcional a la cantidad de carbono orgánico presente en la muestra y con este dato se calcula la materia orgánica y posteriormente el carbón orgánico.

$$\% \text{ (M.O.)} = \left(\left(\frac{Pq - Pc}{Ps - Pc} \right) * 100 \right) - (.1 * \% \text{ arcilla})$$

$$\% \text{ CO} = (\% \text{ M.O.}) * (0.58)$$

Donde:

- Ps = *Peso seco de muestra y crisol*
- Pq = *Peso seco quemado de muestra y crisol*
- Pc = *Peso crisol*
- 0.058 = *Factor de contenido de CO de la materia orgánica*

Para la determinación de nitrógeno se usó el método semimicro-kjeldahl (Bremner, 1965) (Fig.10).



Figura 10.- Metodología en el laboratorio de semimicro-kjeldahl para determinar N en muestras de suelo.

Con el volumen usado para titularse y cambiar de color, se calcula % de nitrógeno así:

$$\%N = \frac{(V1-V2)(0.02278)(14.007)(100)}{W \times 1000}$$

Donde:

- $V1$ = Volumen (mL) utilizado de HCl para titular la muestra de suelo
- $V2$ = Volumen (mL) utilizado de HCl para titular el blanco
- 0.02278 = Normalidad del HCl
- 14.007 = peso mili-equivalente del N (mg).
- W = peso (g) de la muestra

Análisis estadístico

Todos los datos de contenido de N y COS para cada profundidad y condición presentaron distribución normal y homogeneidad de varianzas. Se realizaron pruebas de t de Student para muestras con varianzas iguales para detectar diferencias en los contenidos de carbono orgánico y nitrógeno entre sitios con CBS y sin ésta. Adicionalmente, se realizaron análisis de varianza para comparar los valores de estos mismos elementos entre las diferentes profundidades de cada condición por separado. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa SPSS® Statistics versión 19.

Resultados y Discusión

Los valores de COS fluctuaron entre 0.92% y 1.21% en los suelos desnudos y entre 1.22% y 1.43% en los suelos bajo. En un estudio similar realizado en Puebla, Sandoval et al., (2016) reportan contenidos de COS ligeramente mayores (CC=18.4 mg g⁻¹ y SC=16.0 mg g⁻¹) a los obtenidos en este estudio (CC= 14.3 mg g⁻¹ y SC=12.12 mg g⁻¹) (Cuadro 1) para la profundidad de 0-2.5 cm que fue la única profundidad analizada por dichos autores. Por el contrario, Heindel et al. (2019) reportan concentraciones de C más bajas (de 0.51% a 0.76%) para suelos bajo biocostra, aunque estos últimos en un ecosistema árido frío, en Groenlandia, con una temperatura promedio de verano de 9.5°C y -18.7°C en invierno.

Profundidad(cm)	Sin CBS			Con CBS		
	COS%	N %	C/N	COS %	N %	C/N
0 - 2.5	1.212 ± 0.16	0.126 ± 0.02	9.20	1.430 ± 0.20	0.212 ± 0.05	7.8
2.5 - 5.0	0.979 ± 0.17	0.062 ± 0.04	27.7	1.321 ± 0.20	0.199 ± 0.06	7.3
5.0 - 10.0	0.916 ± 0.13	.100 ± 0.05	9.2	1.270 ± 0.13	0.136 ± 0.02	9.7
10.0 - 20.0	1.093 ± 0.14	0.082 ± 0.02	13.3	1.224 ± 0.12	0.155 ± 0.07	9.5

Cuadro 1.- Contenidos de carbono orgánico, nitrógeno y estequiometría de los mismos, en las 4 profundidades y en ambas condiciones: bajo suelo desnudo (Sin CBS) y bajo biocostras (Con CBS).

El suelo bajo biocostra presentó contenidos de COS superiores (Fig. 11) a los del suelo desnudo en las profundidades de 2.5-5.0 cm y de 5-10 cm ($t=-3.081$, $p = 0.01$ y $t = 4.43$, $p = .002$ respectivamente). No hubo diferencias entre la

condición con costra y la condición sin costra para las otras dos profundidades. Lo anterior parece indicar que las aportaciones de carbono orgánico hechas por la biocostra no se acumulan más allá de los 15 cm de profundidad (Castillo-Monroy et al., 2010).

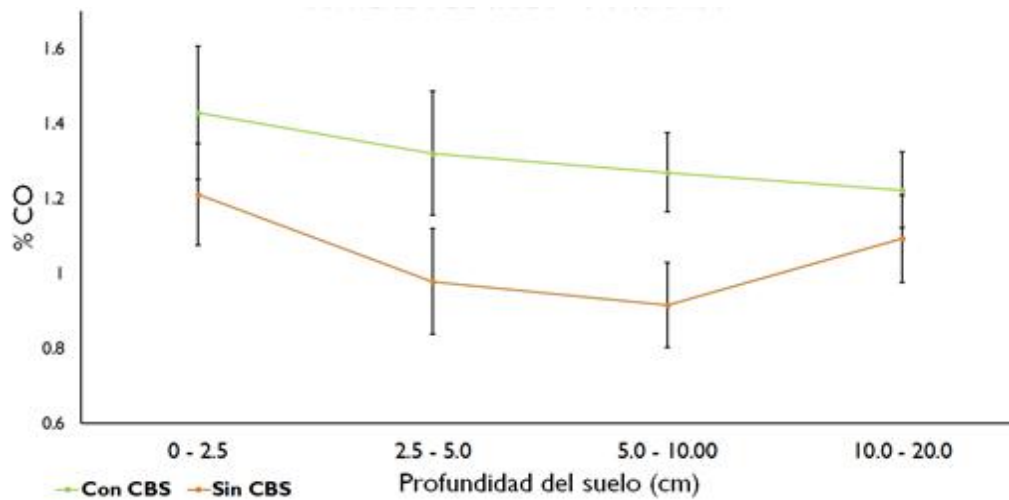


Figura 11.- Porcentajes de Carbono Orgánico bajo suelo desnudo y bajo CBS en las 4 profundidades.

Los contenidos de COS para los sitios con CBS fueron iguales en todas profundidades de suelo ($p= 0.758$). En los sitios sin costra el mayor contenido de carbono se presentó en la profundidad de 0-2.5 cm sin detectarse diferencias entre las otras 3 profundidades.

El contenido de nitrógeno (Cuadro 1) fue mayor en los suelos con presencia de CBS que en los suelos desnudos en las primeras dos profundidades ($p = 0.016$ y 0.001) con valores de 0.126% y 0.062% bajo suelo desnudo y bajo costra de 0.212% y 0.199% respectivamente.

A partir de los 5 cm de profundidad no mostró diferencia entre ambas condiciones (Fig. 12). Los contenidos de N encontrados en este estudio para la profundidad de 0-2.5 cm (CC=2.12 mg g⁻¹ y SC=1.6 mg g⁻¹) son más altos que los publicados por otros autores para ecosistemas semejantes. Sandoval-et al. (2016) reportan CC=1.6 mg g⁻¹ y SC=1.3 mg g⁻¹ (0.16% y 0.13%) y Heidel et al. (2019) reportan de 0.04% a 0.13% de N bajo biocostram aunque este último estudio se realizó en un ecosistema árido frío en Groenlandia.

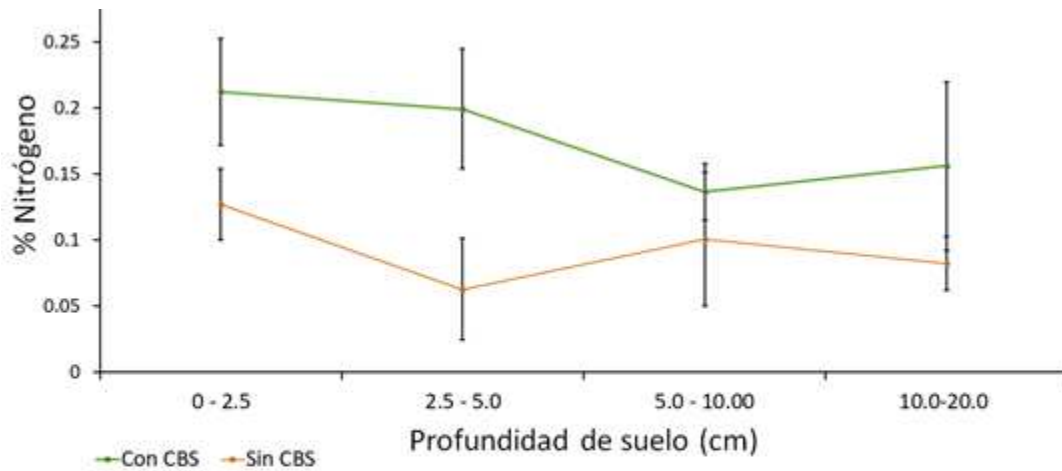


Figura 12.- Porcentajes de Nitrógeno bajo suelo desnudo y bajo CBS en las 4 profundidades.

Otros estudios han determinado la capacidad de diferentes especies, constituyentes de CBS, de fijar nitrógeno atmosférico mediante la estimación de la actividad de la nitrogenasa de éstas (Belnap, 2002). Sin embargo, gran parte del N fijado por las CBS es rápidamente liberado por volatilización. En suelos de zonas áridas las pérdidas hacia la atmósfera por erosión, volatilización, nitrificación y denitrificación son altas (Peterjohn y Schlesinger, 1990). La volatilización de amonio ocurre en suelos con pH de 7 o mayores, y como la mayoría de los suelos de los desiertos son básicos, existe un gran potencial de volatilización de amonio en sus suelos (Whitford, 2002).

Los aportes de COS y N al suelo por las CBS cuantificados en este estudio nos permiten estimar que si la totalidad del área tuviera suelo desnudo, el contenido de COS en suelo sería de $9,315 \text{ kg ha}^{-1}$ y 849 kg ha^{-1} de N, mientras que, si estuviera cubierto totalmente por CBS, el suelo tendría contenidos de $12.06 \text{ ton ha}^{-1}$ de COS y 1.65 ton ha^{-1} de N, a una profundidad de 10 cm en ambos casos. Dado que en la zona de estudio, la CBS presenta una cobertura del 10%, se calcula que la misma está aportando $245.5 \text{ kg CO ha}^{-1}$ y $79.2 \text{ kg N ha}^{-1}$ más que las zonas de suelo desnudo a la misma profundidad.

Las condiciones de fertilidad y capacidad de retención de agua en los primeros centímetros bajo la superficie del suelo son claves ya que las tres cuartas

partes de la población total de las semillas en suelos desérticos se encuentran dentro del primer centímetro de la superficie del suelo y solamente el 3% se encuentran a más de 5 cm de profundidad (Child & Goodall, 1973).

Las relaciones estequiométricas (porcentajes de C/N) fueron similares para ambas condiciones. Pero cabe destacar que las muestras de suelo bajo biocostras presentaron en promedio una razón C/N igual a 8.6 y 14.8 bajo suelo desnudo. Los valores de la relación C/N fluctuaron entre 7.77 y 9.66 en los suelos bajo biocostra y entre 7.78 y 18.72 en los suelos desnudos (Tabla 1). Esto da una indicación de que la biocostra propicia suelos más equilibrados, ya que valores entre 8 y 11.5 muestran control en la liberación de nitrógeno mineral y el contenido en carbono del suelo, mientras que con una relación C/N > 11.5 el suelo cuenta con exceso de carbono y exceso de energía (Epstein, 1997).

CAPÍTULO III.- BALANCE DE RESPIRACIÓN DEL SUELO Y CARBONO ORGÁNICO ACUMULADO EN SUELOS BAJO BIOCOSTRA

Resumen

La respiración del suelo es el segundo flujo más grande de C en los ecosistemas terrestres. En los ecosistemas áridos y semiáridos, las biocostras ejercen un papel clave en el ciclo del C ya que además de fijar CO₂ atmosférico, liberan cerca de 50% al suelo por lixiviación y descomposición, aumentando hasta tres veces el carbono orgánico en suelo respecto al suelo desnudo. Para esta investigación, se ubicaron 15 anillos PVC en los cuales se registró, bimestralmente, la respiración y temperatura del suelo en condición con y sin biocostra utilizando un equipo portátil EGM-4 (Environmental® PP-Systems). No se encontró relación entre las variables temperatura y tasa de respiración de suelo. Con una ANOVA se compararon los valores de respiración entre suelos con CBS y sin ésta, seguido de la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). La tasa general de respiración del suelo fue superior en las áreas con CBS ($0.5925 \text{ g CO}_2 \text{ m}^2 \text{ hora}^{-1}$) que en las áreas sin CBS ($0.3579 \text{ g CO}_2 \text{ m}^2 \text{ hora}^{-1}$). Analizando las diferencias en la tasa de respiración para cada mes, se encontró que, en julio, septiembre y noviembre del 2015, la respiración de suelo en condición con CBS fue mayor que en la condición desprovista de ésta y que en enero y mayo de 2016 la tasa de respiración promedio no difirió entre condiciones. Durante el año de estudio, el suelo desnudo del área contribuyó, vía respiración, con $130.63 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que las zonas con presencia de CBS liberaron $215.26 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Las diferencias en la fertilidad del suelo y los cambios en las poblaciones microbianas y microfaunales asociadas con la CBS podrían ser la explicación potencial de las tasas de respiración superiores. Si bien este trabajo evidenció una mayor liberación de CO₂ a la atmósfera en el suelo cubierto por CBS que en ausencia de ésta, la acumulación de carbono orgánico en el suelo, a largo plazo, también fue mayor (capítulo anterior) lo que parece indicar un balance favorable en presencia de CBS con mayor contenido de carbono orgánico acumulado en el suelo.

Introducción

Los suelos contienen más carbono que la suma existente en la vegetación y en la atmósfera (Swift, 2001). El carbono orgánico del suelo (COS) es un componente importante del ciclo global del carbono (C), ocupando un 69.8% del CO de la biosfera (FAO, 2001). El suelo puede actuar como fuente o reservorio de C dependiendo de su uso y manejo (Lal et al., 1990, Lal, 1997). Después de la producción primaria bruta (cantidad de carbono total que entra al ecosistema vía fotosíntesis), la respiración del suelo es el segundo flujo más grande de C en los ecosistemas terrestres (Yuste et al., 2005).

Los lineamientos internacionales establecidos en el Protocolo de Kyoto (Houghton et al., 1997), enfocados a mitigar y disminuir a largo plazo los efectos de gases de efecto invernadero causados principalmente por CO₂, han dado lugar a una política internacional dirigida a entender los procesos de generación y absorción de dichos gases, impulsando ampliamente el interés en el estudio sobre la dinámica del COS buscando alternativas para su captura (Segura-Castruita et al., 2005).

En condiciones naturales, el COS resulta del balance entre la incorporación al suelo del material orgánico fresco y la salida de C del suelo en forma de CO₂ a la atmósfera, erosión y lixiviación (Swift, 2001). Los flujos entre el COS y la atmósfera pueden ser positivos mientras captura CO₂ o negativos por emisión de éste (FAO, 2001).

En ecosistemas áridos y semiáridos, la fotosíntesis neta es mayor que el flujo de CO₂ del suelo medido en superficies con CBS, aunque a menudo está limitada por el bajo contenido de humedad (Belnap & Lange 2003). Estas áreas almacenan carbono y lo retienen, pero no en forma de biomasa como otros ecosistemas (Grote et al., 2010).

Los suelos secos tienen menor probabilidad de perder carbono que los suelos húmedos (Glenn et al., 1992), debido a que la falta de agua limita la mineralización del suelo y por tanto el flujo de carbono hacia la atmósfera. Por

lo tanto, es más largo el tiempo de residencia media del carbono, algunas veces más largo que en los suelos de los bosques (FAO, 2007).

Incluso cambios relativamente pequeños en los índices de respiración del suelo pueden ser relevantes para las reservas de carbono de estos ecosistemas (Castillo-Monroy et al., 2011). Por lo tanto, comprender los controles sobre los flujos de C en estos sistemas y poder predecir cómo estos flujos podrían cambiar en el futuro permitirá predecir el almacenamiento o la pérdida de C por medio de modelos de predicción (Grote et al., 2010).

Las biocostras activan el intercambio de gases en presencia de humedad (Belnap & Lange, 2001) y su participación en el ciclo del carbono ha sido objeto de estudio en diversas investigaciones. En el desierto del Kalahari Dintwe et al. (2015) relaciona el flujo de CO₂ con la humedad, los resultados mostraron un aumento en la toma de CO₂, mediante la fotosíntesis de cianobacterias, al humedecer éstas durante la estación seca. Otro estudio dice que la tasa de flujo de carbono promedio y la producción total de carbono aumentan exponencialmente con la cantidad de precipitación (Su et al., 2011).

Para la región árida de La Paz, BCS., las biocostras favorecen los flujos de C de forma directa e indirecta. El suelo con biocostras parece estimular directamente el flujo de C por respiración en comparación con el suelo sin biocostras, durante la estación de lluvias. Asimismo, reportan que influye indirectamente, a través de la descomposición. Al favorecer la abundancia de microartrópodos que degradan la hojarasca (microfitófagos y saprófitos), lo que ayuda a explicar el mayor contenido de C registrado en el suelo con biocostras (Villarreal-Rosas et al., 2014).

Castillo-Monroy & Maestre (2011) mencionan que a nivel mundial las biocostras ejercen un papel clave en el ciclo del C en los ecosistemas áridos y semiáridos, ya que fijan CO₂ atmosférico y liberan cerca de 50% al suelo por lixiviación y descomposición, aumentando hasta tres veces el COS respecto al suelo sin biocostras.

Tanto en el matorral sarcocaulé como en áreas erosionadas de BCS, el suelo con biocostras tuvo mayor contenido de C $1.59 \text{ mg C ha}^{-1}$ en el suelo con biocostras contra $0.66 \text{ mg C ha}^{-1}$ sin biocostras) y sustancias húmicas de menor complejidad química, las cuales están asociadas a más cantidad de arcillas retenidas en las biocostras y conforman complejos recalcitrantes que son parte importante del C almacenado en el suelo (Montaño, et al., 2016).

El potencial de las tierras áridas para secuestrar carbono es alto, debido a la gran extensión que éstas cubren a nivel mundial (FAO, 2007). De ahí que el servicio ambiental de captura y almacenamiento de C en el suelo es un campo de investigación en rápida expansión y un punto focal de interés científico a causa de la enorme cantidad de COS (Amundson, 2001; Chung et al., 2011).

Conocer las fuentes, sumideros y flujos de C en los suelos es un punto clave para comprender su aportación dentro del ciclo global (Lal, 2004). Para ello, es preciso ampliar el conocimiento de las CBS con miras a entender el papel ecológico que estos organismos juegan en el ecosistema (Castillo-Monroy & Maestre, 2011; Concostrina-Zubiri et al., 2013), tal como se propone con la presente investigación.

Metodología

Sitio de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en una superficie de matorral desértico micrófilo (Rzedowski, 1978), a 1900 msnm en los límites del Área Natural Protegida (ANP) Llano La Soledad, en la región sur del Desierto Chihuahuense, en el noreste de México ($24^{\circ} 47' 10.94'' \text{ N}$; $100^{\circ} 41' 54.39'' \text{ O}$). El área forma parte de lo que se considera un importante corredor para aves migratorias y residentes como el águila real (*Aquilachrysaetos Linnaeus*) y la lechuza llanera (*Athene cunicularia* Molina), además, existen poblaciones de tejón (*Taxidea taxus* Baird) y zorra del desierto (*Vulpes velox* Say) como especies clave (CONABIO, 2008), destacando la presencia de colonias de perrito llanero (*Cynomys mexicanus* Merriam), especie endémica catalogada como en peligro de extinción según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF,

Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*

2010). El clima del área es de tipo árido-templado, con una temperatura media entre 12°C y 18°C, una temperatura mensual máxima de 36.6°C en abril y una mínima de -4.9°C en enero (García, 1981; CONABIO, 2008; CNA, 2016). La precipitación promedio anual es de 429.1 mm (CNA, 2016).

El suelo es de tipo xerosol háplico y cálcico con fase física petrocálcica. Estos suelos sustentan una vegetación de pastizales halófilos, resistentes a las altas concentraciones de yeso (INEGI, 1986) y matorrales desérticos micrófilos, caracterizados por vegetación arbustiva de hojas pequeñas, generalmente en zonas aluviales (CONABIO, 2008).

Diseño Experimental

Registro de la respiración del suelo con presencia de CBS y sin CBS

En una investigación previa, Gutiérrez (2016) estableció, en la misma área de estudio, 90 anillos de PVC con un diámetro de 10.5 cm y una altura de 7cm (Fig 13, a), los cuales se georreferenciaron como puntos fijos para la colecta de diversos datos. Treinta de esos anillos (15 ubicados en áreas de suelo desnudo y 15 en áreas con biocostra) fueron utilizados en esta investigación.



Figura 13.- a) Anillos de PVC en los puntos de muestreo fijos para cada microambiente (sin CBS y con CBS) y b) Mediciones in situ con un equipo portátil con una cámara de respiración de suelo y un medidor de temperatura de suelo.

La respiración del suelo se midió *in situ* con un equipo portátil EGM-4 (Environmental® PP-Systems, Hitchin, UK) con una cámara de respiración de suelo SRC-1 (Environmental® PP-Systems, Hitchin, UK) y un medidor de temperatura del suelo (Fig. 13, b) en cada uno de los 30 puntos.

Los registros de respiración del suelo y temperatura se realizaron bimestralmente, entre las 11:00 y las 13:00 horas, entre 2015-2016; excepto el mes de marzo que no pudo ser evaluado por problemas de acceso al lugar. Se considera que, en este rango de horas, los valores de respiración del suelo detectados son representativos de los valores diarios promedio en pastizales semiáridos (Mielnick y Dugas, 2000; Frank et al., 2002; Maestre y Cortina, 2003).

Análisis estadístico

Los datos de respiración para cada fecha de medición fueron analizados para normalidad mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y mediante el estadístico de Levene para corroborar homocedasticidad (Dytham, 2011). Dado que los datos cumplieron con ambos requisitos (normalidad y homogeneidad de varianzas), la comparación de los valores de respiración entre la condición con biocostra y sin ésta, de cada fecha de medición fueron analizados mediante una ANOVA, seguida de la prueba Tukey ($\alpha = 0.05$).

La relación entre las variables temperatura y tasa de respiración de suelo se evaluó mediante análisis de regresión lineal, exponencial, logarítmica y polinómica de segundo y tercer grado (Dytham, 2011). Todos los análisis estadísticos, excepto la regresión que se realizó con Excel, se llevó a cabo utilizando el programa SPSS® Statistics versión 19.

Resultados y Discusión

Todos los valores de respiración registrados con el EGM-4 fueron positivos, lo que indica la liberación de CO₂ a la atmósfera producida durante la respiración. Por el contrario, valores negativos significarían una captura de CO₂, por medio de las CBS a través de la fotosíntesis (Maya y López, 2002). La tasa general de respiración del suelo fue superior ($n = 64$, $p = 0.034$) en las áreas cubiertas con biocostra (0.592 g CO₂ m² hora⁻¹) que en las áreas carentes de ésta (0.358 g CO₂ m² hora⁻¹).

Sin CBS			Con CBS		
g (CO ₂) m ² h ⁻¹			g (CO ₂) m ² h ⁻¹		
0.28	0.79		0.29	1.00	0.20
0.29	0.48	0.39	0.54	0.33	0.11
0.44	0.29	0.30	0.95	0.81	0.15
0.68	0.43	0.44	0.85	0.70	0.21
0.37	0.31	0.43	1.55	0.72	0.19
0.37	0.41	0.46	0.58	0.45	0.34
0.36	0.42	0.42	0.92	1.65	0.30
0.57	0.43	0.34	0.62	0.53	0.84
0.81	0.24	0.25	1.23	0.63	0.41
0.40	0.21	0.41	1.12	0.66	0.44
0.49	0.17	0.24	0.29	0.53	0.62
0.18	0.10	0.38	0.43	1.67	0.32
0.32	0.26	0.39	1.35	0.47	0.34
0.27	0.12	0.26	1.04	0.49	0.34
0.41	0.18		0.86	0.46	0.39
0.35	0.20		0.39	0.20	0.33
0.35	0.30		1.29	0.42	0.24
0.45	0.20		2.88	0.21	0.22
0.61	0.21		1.00	0.18	0.26
0.41	0.17		1.07	0.10	0.41
0.39	0.14		0.56	0.17	
0.51	0.11		0.51	0.47	
0.52	0.18		0.40	0.15	
0.44	0.42		0.34	0.13	
0.52	0.28		0.46	0.16	
media = 0.36			media= 0.59		
n = 65			n = 70		

Cuadro 2: Valores de respiración suelo registrados entre 2015-2016 en los suelos sin costra biológica del suelo (CBS) y con CBS.

No se encontró correlación entre la tasa de respiración y los valores de temperatura del suelo con ninguna de las regresiones probadas. Esta ausencia de correlación se debe, muy probablemente, a la escasa humedad presente en el suelo en las fechas de muestreo ya que otros estudios (Castillo-Monroy et al., 2011) han reportado la ausencia de correlación entre estas dos variables cuando la humedad del suelo está por debajo de ciertos umbrales.

Las tasas de respiración fueron analizadas también para cada fecha por separado, para cada condición. En los meses de julio, septiembre y noviembre del 2015 (Cuadro 3), la respiración de suelo en la condición con CBS fue mayor ($p = 0.046, 0.025$ y 0.018) que en la condición desprovista de ésta; no así en los meses de enero y mayo de 2016 en los que los valores de respiración fueron semejantes en las dos condiciones

	Sin CBS		Con CBS	
	$\text{g (CO}_2\text{) m}^2 \text{ h}^{-1}$	Temp (°C)	$\text{g (CO}_2\text{) m}^2 \text{ h}^{-1}$	Temp (°C)
jul-15	a0.4225	22.2	b0.8650	24.8
sep-15	a0.4206	23.2	b0.8580	24.5
nov-15	a0.4535	22.4	b0.7400	20.8
ene-16	a0.1860	14.3	a0.2033	15.6
may-16	a0.3606	31.8	a0.3866	28.7

Cuadro 3.- Valores (promedio diario) de respiración y de temperatura bajo suelo desnudo y bajo biocostra en cada fecha de muestreo. Letras diferentes indican diferencia significativa entre condiciones sin CBS y con CBS.

Con las tasas diarias de respiración se determinaron los aportes de C a la atmosfera anuales de cada condición. Las zonas de suelo desnudo contribuyen a la respiración de suelo con $130.63 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que las zonas con presencia de CBS aportan $215.26 \text{ g (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. En la zona de estudio las CBS cubren un 10% de la superficie por lo que aportarían $216.26 \text{ kg (CO}_2\text{) h}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

Para un área similar (Aranjuez, en el centro de la Península Ibérica) a nuestra zona de estudio, en cuanto a precipitación y temperatura, Castillo-Monroy et al. (2011) reportan tasas de respiración anuales para dos años (2007-2009) y

en ambos años sus tasas de respiración fueron menores a las reportadas en este estudio, en ambas condiciones (Sin CBS₀₇ = 49.09 g (CO₂) m⁻² año⁻¹; con CBS₀₇ = 100.96 g (CO₂) m⁻² año⁻¹ y sin CBS₀₉ = 65.81 g (CO₂) m⁻² año⁻¹; con CBS₀₉ = 135.5 g (CO₂) m⁻² año⁻¹). En este caso, las variables climáticas promedio de precipitación y temperatura no parecen ser los factores determinantes de las diferencias en las tasas de respiración; no obstante, la fluctuación que estas variables tienen a lo largo del año influyen en las condiciones edáficas y estas últimas son las que, en primera instancia, determinan la respiración del suelo.

Sin embargo, no se puede negar que la precipitación, en algunos casos, influye en los flujos anuales y estacionales del carbono. Por ejemplo, en un año con lluvia promedio (196 mm) en un matorral sarcocaulé en Baja California Sur, se capturaron 52 g C m⁻² año⁻¹, mientras que en un año seco (55 mm) representó una fuente neta de C a la atmósfera con una emisión de 258.52 g (CO₂) m⁻² año⁻¹ (Bell et al., 2012), lo cual sugiere que este tipo de ecosistemas se pueden convertir en fuente o sumidero de C, dependiendo de la cantidad de precipitación.

Además, se debe tomar en cuenta que en las CBS la respiración puede comenzar en un tiempo menor a los 3 minutos luego de ser humedecidas, mientras que la fotosíntesis alcanza su actividad completa luego de 30 minutos o más (Belnap et al., 2001). Esta rápida respuesta microbiana a la humedad incidente del suelo a menudo resulta en casi una instantánea mineralización de nutrientes como carbono y nitrógeno (Austin et al., 2004).

Las diferencias en la fertilidad del suelo inducidas por las CBS; o los cambios en las poblaciones microbianas y microfaunales asociadas con los organismos que forman CBS podrían ser la explicación potencial de las mayores tasas de respiración obtenidas en nuestro estudio para esta condición. Cabe mencionar que, las tasas de respiración son mayores cerca de la superficie del suelo, debido a altas concentraciones de MO y a la disponibilidad de oxígeno (Delaney et al., 1996), lo que explicaría porque en

el experimento anterior no hubo diferencia en %COS entre suelos sin CBS y con CBS, en los primeros 2.5 cm de suelo.

El flujo de C en las regiones áridas y semiáridas de México está fuertemente controlado por la estacionalidad y la cantidad de la lluvia anual. Las evidencias indican que al inicio del temporal, el flujo respiratorio es dominante (pérdida neta de CO₂ hacia la atmósfera), como consecuencia de la rápida activación de la microbiota del suelo, que comienza a descomponer la materia orgánica lábil remanente de la temporada de crecimiento anterior; pero durante el pico de la temporada de crecimiento, el intercambio de C fue dominado por la producción primaria bruta, por lo que dominó la captura del C (Hastings et al., 2005).

Aunque ya se está prestando más atención al papel de las CBS como modulador de la respiración del suelo la mayoría de los estudios previos sobre el papel de los CBS en el ciclo C se han centrado en su capacidad fotosintética y su importancia como sumidero neto de CO₂ en las tierras secas (Maestre & Cortina, 2003; Thomas et al., 2008; Thomas y Hoon 2010).

Nuestros resultados enfatizan la importancia de los CBS como moduladores de otro componente clave del ciclo C en las tierras secas, la respiración del suelo. Otro factor adicional que podría modificar las estimaciones y conceptos de balances de flujos de C entre la tierra y atmósfera es el flujo horizontal del COS en el paisaje (Smith et al., 2007), todo esto nos indican que las estimaciones del papel de estos organismos en el ciclo C global deben tomarse con mayor importancia (Elbert et al., 2009).

CONCLUSIONES GENERALES

Para la zona, con las especies constituyentes de CBS estudiadas y bajo las condiciones climáticas analizadas se concluye que:

El contenido de COS bajo biocostra es mayor en comparación con las áreas de suelo desnudo de los 2.5 a 10 de profundidad.

El contenido de nitrógeno total del suelo, hasta los 5 cm, es mayor debajo de la biocostra.

La tasa general de respiración del suelo es mayor en las zonas con biocostras que las que carecen de éstas.

Por lo tanto, la hipótesis de que los contenidos de COS y N serían mayores en suelos bajo biocostra, se cumple para algunas de las profundidades analizadas donde la biocostra realiza una aportación significativa de C y N en suelos relativamente pobres.

La segunda hipótesis se rechaza ya que la tasa promedio anual de respiración de suelo es mayor en los suelos cubiertos por esta biocostra que en los suelos desnudos. Los valores de respiración de suelo fluctúan a través del año, ya que la tasa de respiración solo fue mayor significativamente en ciertos meses, además de fluctuar entre cada año.

Si bien este trabajo evidenció una mayor liberación de CO₂ a la atmósfera en el suelo cubierto por biocostra que en ausencia de ésta, la acumulación de carbono orgánico en el suelo, a largo plazo, también fue mayor, lo que parece indicar un balance favorable en presencia de CBS con mayor contenido de carbono orgánico acumulado en el suelo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, A. J., Huber-Sannwald, E., Belnap, J., Smart, D. R., & Moreno, J. A. (2009). Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments*, 73(12), 1158-1169.
- Aguilera, A., & Echenique, R. O. (2011). Consideraciones generales de Cianobacteria: aspectos ecológicos y taxonómicos. *Tema de Salud Ambiental*, 21-37.
- Aguilera, J., Francisco, J., Gordillo, L., Karsten, U., Figueroa, F. L., & Niell, F. X. (2000). Light quality effect on photosynthesis and efficiency of carbon assimilation in the red alga *Porphyra leucosticta*. *Journal of plant physiology*, 157(1), 86-92.
- Aguilera, S., & María, S. (2000). Importancia de la protección de la materia orgánica en suelos.
- Amundson, R. (2001). The carbon budget in soils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29(1), 535-562.
- Austin, A. T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., ... & Schaeffer, S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 221-235.
- Bamforth, S. S. (2004). Water film fauna of microbiotic crusts of a warm desert. *Journal of Arid Environments*, 56 (3), 413-423.
- Bardgett, R. D., Freeman, C., & Ostle, N. J. (2008). Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *The ISME journal*, 2(8), 805.
- Barger, N. N., Weber, B., Garcia-Pichel, F., Zaady, E., & Belnap, J. (2016). Patterns and controls on nitrogen cycling of biological soil crusts. In *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands* (pp. 257-285). Springer, Cham.
- Barreno, E. & Pérez-Ortega, S. (2003). *Biología de los líquenes*. Universidad de Valencia. Informe para la Consejería de medio Ambiente, Ordenación del territorio e Infraestructuras del Principado de Asturias. Pag. 66-82.
- Barrera, E. y Osorio F. (2008). Briófitas (Musgos, Hepáticas y Antocerotes). Págs. 346-351. En: *Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos*. Eds. CONAMA. p. 637.
- Bell, L. W., Sparling, B., Tenuta, M., & Entz, M. H. (2012). Soil profile carbon and nutrient stocks under long-term conventional and organic crop and alfalfa-crop rotations and re-established grassland. *Agriculture, ecosystems & environment*, 158, 156-163.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*
- Belnap J., & Lange OL (2003) *Biological Soil Crust: Structure, Function and Management.* 2^a ed. Springer. Berlín, Alemania. 503 pp.
- Belnap, J. (2002). Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and fertility of soils*, 35(2), 128-135.
- Belnap, J. (2003). The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(4), 181-189.
- Belnap, J. (2006). The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes: An International Journal*, 20(15), 3159-3178.
- Belnap, J., & Lange, O. L. (Eds.). (2013). *Biological soil crusts: structure, function, and management* (Vol. 150). Springer Science & Business Media.
- Belnap, J., Büdel, B., & Lange, O. L. (2001). Biological soil crusts: characteristics and distribution. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 3-30). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Belnap, J., Welter, JR, Grimm, NB, Barger, N., y Ludwig, JA (2005). Vínculos entre procesos microbianos e hidrológicos en cuencas áridas y semiáridas. *Ecología*, 86 (2), 298-307.
- Beschel, R. E. (1961). Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry). In G. O. Raasch
- Beymer, R.J., Klopatek, J.M., (1991). Potential contribution of carbon by microphytic crusts in pinyon–juniper woodlands. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 5, 187–198.
- Bowker, M. A. (2007). Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology*, 15(1), 13-23.
- Bowker, M. A., Belnap, J., Chaudhary, V. B., & Johnson, N. C. (2008). Revisiting classic water erosion models in drylands: the strong impact of biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9), 2309-2316.
- Bowker, M. A., Belnap, J., Davidson, D. W., & Goldstein, H. (2006). Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology*, 43(1), 152-163.
- Bowker, M. A., Mau, R. L., Maestre, F. T., Escolar, C., & Castillo-Monroy, A. P. (2011). Functional profiles reveal unique ecological roles of various biological soil crust organisms. *Functional Ecology*, 25(4), 787-795.
- Boyer, S. L., Johansen, J. R., Flechtner, V. R., & Howard, G. L. (2002). Phylogeny and genetic variance in terrestrial *Microcoleus* (cyanophyceae) species based on sequence analysis of the 16s rna gene and associated 16s–23s its region 1. *Journal of phycology*, 38(6), 1222-1235.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido*.
- Bremner, J. M. (1965). Semimicro-Kjeldahl Method. Chemical and Microbiological Properties, Part, 2, 1171-1177.
- Brodo, I. M., Sharnoff, S. D., & Sharnoff, S. (2001). Lichens of north America. Yale University Press.
- Brostoff, W.N., Sharifi, M.R., Rundel, P.W., (2002). Photosynthesis of cryptobiotic crusts in a seasonally inundated system of pans and dunes at Edwards Air Force Base, western Mojave Desert, California: laboratory studies. *Flora* 197, 143–151.
- Büdel, B., Darienko, T., Deutschewitz, K., Dojani, S., Friedl, T., Mohr, K. I. & Weber, B. (2009). Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency. *Microbial ecology*, 57(2), 229-247.
- Burgheimer, J., Wilske, B., Maseyk, K., Karnieli, A., Zaady, E., Yakir, D., & Kesselmeier, J. (2006). Relationships between Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and carbon fluxes of biologic soil crusts assessed by ground measurements. *Journal of Arid Environments*, 64(4), 651-669.
- Cargill, D. C., Renzaglia, K. S., Villarreal, J. C., & Duff, R. J. (2005). Generic concepts within hornworts: historical review, contemporary insights and future directions. *Australian systematic botany*, 18(1), 7-16.
- Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., & Gallardo, A. (2010). Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: insights from a Mediterranean grassland. *Plant and Soil*, 333(1-2), 21-34.
- Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Rey, A., Soliveres, S., & García-Palacios, P. (2011a). Biological soil crust microsites are the main contributor to soil respiration in a semiarid ecosystem. *Ecosystems*, 14(5), 835-847.
- Castillo-Monroy, AP, & Maestre, FT (2011). La costra biológica del suelo: Avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Revista chilena de historia natural*, 84 (1), 1-21.
- Chamizo, S., Cantón, Y., Miralles, I., & Domingo, F. (2012). Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 49, 96-105.
- Chaudhary, V. B., Bowker, M. A., O'Dell, T. E., Grace, J. B., Redman, A. E., Rillig, M. C., & Johnson, N. C. (2009). Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications*, 19(1), 110-122.
- Childs, S., & Goodall, D. W. (1973). Seed reserves of desert soils. 1972 Progress Report, (RM 73-5), 2-2.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*
- Chung, H., Son, Y., Yoon, T. K., Kim, S., & Kim, W. (2011). The effect of multi-walled carbon nanotubes on soil microbial activity. *Ecotoxicology and environmental safety*, 74(4), 569-575.
- Cisneros-Dozal, L. M., Trumbore, S., & Hanson, P. J. (2006). Partitioning sources of soil-respired CO₂ and their seasonal variation using a unique radiocarbon tracer. *Global Change Biology*, 12(2), 194-204.
- Conant, R. T., Klopatek, J. M., & Klopatek, C. C. (2000). Environmental factors controlling soil respiration in three semiarid ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 64(1), 383-390.
- Concostrina-Zubiri, L., Huber-Sannwald, E., Martínez, I., Flores, J. F., & Escudero, A. (2013). Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 64, 28-36.
- Cornelissen, J. H., Van Bodegom, P. M., Aerts, R., Callaghan, T. V., Van Logtestijn, R. S., Alatalo, J., ... & Hartley, A. E. (2007). Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology letters*, 10(7), 619-627.
- de Valencia, M. C. (2002). *Hongos liquenizados (Vol. 8)*. Univ. Nacional de Colombia.
- Dean, W. E. (1974). Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition; comparison with other methods. *Journal of Sedimentary Research*, 44(1), 242-248.
- Delaney, J. S., Bajt, S., Sutton, S. R., & Dyar, M. D. (1996). In situ microanalysis of Fe 3+/Σ Fe in amphibole by X-ray absorption near edge structure (XANES) spectroscopy. *Geochem. Soc. Spec. Publ*, 5, 165-171.
- Delgado-Moreno, L., Wu, L., & Gan, J. (2010). Effect of dissolved organic carbon on sorption of pyrethroids to sediments. *Environmental science & technology*, 44(22), 8473-8478.
- Dintwe, K., Okin, G. S., D'Odorico, P., Hrust, T., Mladenov, N., Handorean, A., ... & Caylor, K. K. (2015). Soil organic C and total N pools in the Kalahari: potential impacts of climate change on C sequestration in savannas. *Plant and soil*, 396(1-2), 27-44.
- Dintwe, K., Okin, G. S., D'Odorico, P., Hrust, T., Mladenov, N., Handorean, A., ... & Caylor, K. K. (2015). Soil organic C and total N pools in the Kalahari: potential impacts of climate change on C sequestration in savannas. *Plant and soil*, 396(1-2), 27-44.
- Duff, R. J., Villarreal, J. C., Cargill, D. C., & Renzaglia, K. S. (2007). Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of the hornworts. *The bryologist*, 110(2), 214-244.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*
- Dytham, C. (2011). *Choosing and using statistics: a biologist's guide.* John Wiley & Sons.
- Elbert, W., Weber, B., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2009). Microbiotic crusts on soil, rock and plants: neglected major players in the global cycles of carbon and nitrogen?. *Biogeosciences Discussions*, 6(4), 6983-7015.
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 5(7), 459.
- Eldridge, D. J., & Leys, J. F. (2003). Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. *Journal of arid environments*, 53(4), 457-466.
- Eldridge, D. J., & Rosentreter, R. (1999). Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. *Journal of Arid Environments*, 41(1), 11-25.
- Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Alonso, P., Mau, R. L., Papadopoulos, J., & Escudero, A. (2010). Interactive effects of three ecosystem engineers on infiltration in a semi-arid Mediterranean grassland. *Ecosystems*, 13(4), 499-510.
- Escolar, C., Martínez, I., Bowker, M. A., & Maestre, F. T. (2012). Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: implications for ecosystem structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1606), 3087-3099.
- Escudero, A., Martínez, I., De la Cruz, A., Otálora, M. A. G., & Maestre, F. T. (2007). Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments*, 70(1), 18-28.
- Estrada-Castillón, E., & Villarreal-Quintanilla, J. Á. (2010). Flora del centro del estado de Chihuahua, México. *Acta botánica mexicana*, (92), 51-118.
- Evans RD, Lange OL (2001) Biological soil crusts and ecosystem nitrogen and carbon dynamics. *Biological soil crusts: characteristics and distribution.* In: *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (eds Belnap J, Lange OL), pp. 263–279. Springer-Verlag, New York.
- Evans, R. D., & Ehleringer, J. R. (1993). A break in the nitrogen cycle in aridlands? Evidence from $\delta^{15}N$ of soils. *Oecologia*, 94(3), 314-317.
- Evans, R. D., & Johansen, J. R. (1999). Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18(2), 183-225.
- FAO. (2001). *Global forest resources assessment 2000. Main report.* FAO Forestry Paper 140, Rome.
- FAO. (2007): *State of the World's Forests 2007. Main report,* Rome.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido*.
- Franco, I. (2004). *Anabaena azolla* como un abono alternativo en la producción de arroz en el litoral ecuatoriano - Análisis Económico Financiero. (Tesis de grado). Universidad Católica de Chile.
- Frank, A. B., Liebig, M. A., & Hanson, J. D. (2002). Soil carbon dioxide fluxes in northern semiarid grasslands. *Soil Biology and biochemistry*, 34(9), 1235-1241.
- Gao, S., Ye, X., Chu, Y., & Dong, M. (2010). Effects of biological soil crusts on profile distribution of soil water, organic carbon and total nitrogen in Mu Us Sandland, China. *Journal of Plant Ecology*, 3(4), 279-284.
- García, E., & Vidal, Z. (1981). tendencia de la precipitación en la parte central de Mexico en los últimos 50 años. *Biótica*.
- García-Pichel, F., & Belnap, J. (1996). MICROENVIRONMENTS AND MICROSCALE PRODUCTIVITY OF CYANOBACTERIAL DESERT CRUSTS 1. *Journal of Phycology*, 32(5), 774-782.
- García-Pichel, F., Belnap, J., Neuer, S., & Schanz, F. (2003). Estimates of global cyanobacterial biomass and its distribution. *Algological Studies*, 109(1), 213-227.
- Ghosh, S., Majumdar, D., & Jain, M. (2002). Nitrous oxide emissions from kharif and rabi legumes grown on an alluvial soil. *Biology and Fertility of Soils*, 35(6), 473-478.
- Glenn, E. P., Pitelka, L. F., & Olsen, M. W. (1992). The use of halophytes to sequester carbon. In *Natural Sinks of CO₂* (pp. 251-263). Springer, Dordrecht.
- Goffinet, B., Buck, W. R., & Shaw, A. J. (2009). Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. *Bryophyte biology*, 2, 55-138.
- Gottlieb, A., Richards, J., & Gaiser, E. (2005). Effects of desiccation duration on the community structure and nutrient retention of short and long-hydroperiod Everglades periphyton mats. *Aquatic Botany*, 82(2), 99-112.
- Grote, E. E., Belnap, J., Housman, D. C., & Sparks, J. P. (2010). Intercambio de carbono en comunidades de corteza biológica del suelo bajo temperaturas y contenidos de agua diferenciales: implicaciones para el cambio global. *Biología del cambio global*, 16 (10), 2763-2774.
- Guerrero-Ortiz, P. L., Quintero-Lizaola, R., Espinoza-Hernández, V., Benedicto-Valdés, G. S., & Sánchez-Colín, M. D. J. (2012). Respiración de CO₂ como indicador de la actividad microbiana en abonos orgánicos de *Lupinus*. *Terra Latinoamericana*, 30(4).
- Gutiérrez Gutiérrez, Maritza (2016) Asociaciones entre plantas vasculares y costras biológicas del suelo en el matorral desértico micrófilo del altiplano mexicano. Doctorado thesis, Universidad Autónoma de Nuevo León.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido*.
- Hagemann, M. (2011). Molecular biology of cyanobacterial salt acclimation. *FEMS microbiology reviews*, 35(1), 87-123.
- Hasselmann, K. (1997). Climate-change research after Kyoto. *Nature*, 390(6657), 225.
- Hastings, A., Cuddington, K., Davies, K. F., Dugaw, C. J., Elmendorf, S., Freestone, A., ... & Melbourne, B. A. (2005). The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters*, 8(1), 91-101.
- Hawksworth, D. L. (1989). Interacciones hongo-alga en simbiosis liquénicas y liquenoides. In *Anales del Jardín Botánico de Madrid* (Vol. 46, No. 1, pp. 235-247). Real Jardín Botánico.
- Hawksworth, D. L., & Hill, D. J. (1984). *The lichen-forming fungi*. Blackie Academic and Professional.
- HAWKSWORTH, D. L., & McMANUS, P. M. (1989). Lichen recolonization in London under conditions of rapidly falling sulphur dioxide levels, and the concept of zone skipping. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 100(2), 99-109.
- Heindel R.C., Francesca C. Governali, Angela M. Spickard, y Ross A. Virginia. (2019). The Role of Biological Soil Crusts in Nitrogen Cycling and Soil Stabilization in Kangerlussuaq, West Greenland. *Ecosystems*, Volume 22, Issue 2, pp 243–256
- Houghton, J., Meira Filho, L. G., Lim, B., Tréanton, K., Mamaty, I., Bonduki, Y., ... & Callender, B. A. (1997). *Directrices del IPCC para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero: versión revisada en 1996*. Reino Unido: IPCC, OCDE, AIE, 2.
- Housman, D. C., Powers, H. H., Collins, A. D., & Belnap, J. (2006). Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of arid environments*, 66(4), 620-634.
- IPCC 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Core Writing Team, R.K. Pachaur & A. Reisinger), IPCC, Geneva.
- Karnieli, A. (2003). Natural vegetation phenology assessment by ground spectral measurements in two semi-arid environments. *International Journal of Biometeorology*, 47(4), 179-187.
- Kidron, G. J., & Benenson, I. (2014). Biocrusts serve as biomarkers for the upper 30 cm soil water content. *Journal of Hydrology*, 509, 398-405.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*
- Ladha, J. K., Khind, C. S., Gupta, R. K., Meelu, O. P., & Pasuquin, E. (2004). Long-term effects of organic inputs on yield and soil fertility in the rice–wheat rotation. *Soil Science Society of America Journal*, 68(3), 845-853.
- Lal, R. (1997). Residue management, conservation tillage and soil restoration for mitigating greenhouse effect by CO₂-enrichment. *Soil and Tillage Research*, 43(1-2), 81-107.
- Lal, R. 2004. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma* 123: 1-22. doi: 10.1016/j.geoderma.2004.01.032.
- Lal, R., & Kimble, J. M. (1997). Conservation tillage for carbon sequestration. *Nutrient cycling in agroecosystems*, 49(1-3), 243-253.
- Lal, R., & Stewart, B. A. (1990). Soil degradation: A global threat. *Advances in Soil.*
- Lange OL (2001) Photosynthesis of soil-crust biota as dependent on environmental factors. In: Belnap J, Lange OL (eds) *Biological soil crusts: structure, function, and management.* Ecological studies series 150, Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 217–240.
- Lange, O. L., & Belnap, J. (2016). Biological soil crusts: an organizing principle in drylands. How biological soil crusts became recognized as a functional unit: a selective history., 15-33.
- Lange, O. L., Belnap, J., & Reichenberger, H. (1998). Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: Role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology*, 12(2), 195-202.
- Lange, O. L., Kidron, G. J., Budel, B., Meyer, A., Kilian, E., & Abeliovich, A. (1992). Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the biological soil crusts' covering sand dunes in the western Negev Desert. *Functional Ecology*, 519-527.
- Lange, O. L., Meyer, A., Zellner, H., & Heber, U. (1994). Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, 253-264.
- Langhans, T. M., Storm, C., & Schwabe, A. (2009). Community assembly of biological soil crusts of different successional stages in a temperate sand ecosystem, as assessed by direct determination and enrichment techniques. *Microbial ecology*, 58(2), 394-407.
- Law BE, Kelliher FM, Baldocchi DD, Anthoni PM, Irvine J, Moore D, Van Tuyl S. 2001. Spatial and temporal variation in respiration in a young ponderosa pine forest during a summer drought. *Agric For Meteorol* 110:27–43.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*
- Law BE, Kelliher FM, Baldocchi DD, Anthoni PM, Irvine J, Moore D, Van Tuyl S. 2001. Spatial and temporal variation in respiration in a young ponderosa pine forest during a summer drought. *Agric For Meteorol* 110:27–43.
- Law, B. E., Thornton, P. E., Irvine, J., Anthoni, P. M., & Van Tuyl, S. (2001). Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Change Biology*, 7(7), 755-777.
- Li, Y., Xu, M., Sun, O. J., & Cui, W. (2004). Effects of root and litter exclusion on soil CO₂ efflux and microbial biomass in wet tropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(12), 2111-2114.
- Maestre, F. T., & Cortina, J. (2003). Small-scale spatial variation in soil CO₂ efflux in a Mediterranean semiarid steppe. *Applied Soil Ecology*, 23(3), 199-209.
- Mandal, C., Mandal, D. K., Srinivas, C. V., Sehgal, J., & Velayutham, M. (1999). Soil-climatic database for crop planning in India. National Bureau of Soil Survey & Land Use Planning (ICAR).
- Mandal, C., Mandal, D. K., Srinivas, C. V., Sehgal, J., & Velayutham, M. (1999). Soil-climatic database for crop planning in India. National Bureau of Soil Survey & Land Use Planning (ICAR).
- Mazor, G., Kidron, G. J., Vonshak, A., & Abeliovich, A. (1996). The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. *FEMS Microbiology Ecology*, 21(2), 121-130.
- Mendoza-Aguilar, D. O., Cortina, J., & Pando-Moreno, M. (2014). Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe. *Plant and soil*, 375(1-2), 267-274.
- Mielnick, P. C., & Dugas, W. A. (2000). Soil CO₂ flux in a tallgrass prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(2), 221-228.
- Molina Guerra, V. M., Pando Moreno, M., Jurado Ybarra, E., Cantú Silva, I., & Alanís Rodríguez, E. (2013). Costras biológicas del suelo en pastizales gipsófilos del noreste de México. *Ciencia UANL*, 16(63), 89-97.
- Montaño, N. M., Ayala, F., Bullock, S. H., Briones, O., García Oliva, F., García Sánchez, R. & Troyo, E. (2016). Almacenes y flujos de carbono en ecosistemas áridos y semiáridos de México: Síntesis y perspectivas. *Terra Latinoamericana*, 34(1), 39-59.
- Morales Sánchez, D. 2013. Estudio de la costra biológica de suelo y su contribución al carbono orgánico del suelo en un pastizal semiárido en la región Central, México. Tesis de Maestría. IPICYT. San Luis Potosí.
- Nash TH, Ryan BD, Gries C, Bugartz F (2001) Lichen flora of the Greater Sonora Desert Region vol. 1. Tempe, AZ. ASU Lichen Herbarium.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido*.
- Nash, T. H. (Ed.). (1996). *Lichen biology*. Cambridge University Press.
- Neher, D. A., Weicht, T. R., Moorhead, D. L., & Sinsabaugh, R. L. (2004). Elevated CO₂ alters functional attributes of nematode communities in forest soils. *Functional Ecology*, 18(4), 584-591.
- Neher, DA, Lewins, SA, Weicht, TR, y Darby, BJ (2009). Comunidades de microartrópodos asociadas con costras biológicas de suelo en los desiertos de Colorado Plateau y Chihuahuan. *Diario de ambientes áridos*, 73 (6-7), 672-677.
- Nielsen et al. (2011). Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity–function relationships. Doi: 10.1111/j.1365-2389.2010.01314.
- Oficial, D. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas en México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. pp, 65.
- Ozenda, P., & Clauzade, G. (1970). *Les lichens: étude biologique et flore illustrée* (No. 582.2 OZE).
- Péli, E., Lei, N., Pócs, T., Laufer, Z., Porembski, S., and Tuba, Z. (2011). Ecophysiological responses of desiccation-tolerant cryptobiotic crusts. *Cent. Eur. J. Biol.* 6, 838–849.
- Pérez, Q. A. L. S. (2011). Efecto de *Mimosa luisana* (Leguminosae) y de las costras biológicas sobre la dinámica del carbono y del nitrógeno en el suelo de un ecosistema semiárido en México (Tesis Doctoral), UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA IZTAPALAPA).
- Peterjohn, W. T. and W. H. Schlesinger. 1990. Nitrogen loss from deserts in the southwestern United States. *Biogeochemistry* 10: 67-79.
- Pointing, S. B., & Belnap, J. (2012). Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nature Reviews Microbiology*, 10(8), 551.
- Potts, M. (1994). Desiccation tolerance of prokaryotes. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 58(4), 755-805.
- Potts, M. (2000). *Nostoc*. In *The ecology of cyanobacteria* (pp. 465-504). Springer, Dordrecht.
- Raanan, H., Oren, N., Treves, H., Keren, N., Ohad, I., Berkowicz, S. M., & Kaplan, A. (2016). Towards clarifying what distinguishes cyanobacteria able to resurrect after desiccation from those that cannot: The photosynthetic aspect. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1857(6), 715-722.
- Rambold, G. & Triebel, D. (1992). The inter-lecanoralean associations. *Bibliotheca Lichenologica* 48, 1–201).

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido*.
- Reed, S. C., Coe, K. K., Sparks, J. P., Housman, D. C., Zelikova, T. J., & Belnap, J. (2012). Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nature Climate Change*, 2(10), 752.
- Reynolds, J. F., Smith, D. M. S., Lambin, E. F., Turner, B. L., Mortimore, M., Batterbury, S. P. & Huber-Sannwald, E. (2007). Global desertification: building a science for dryland development. *science*, 316(5826), 847-851.
- Rivera-Aguilar, V., Godinez-Alvarez, H., Manuell-Cacheux, I., & Rodríguez-Zaragoza, S. (2005). Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *Journal of arid environments*, 63(1), 344-352.
- Rosentreter R, Bowker M, Belnap J (2007) A field guide to biological soil crust of Western US drylands. Denver, Colorado. Government Printing Office.
- Rzedowski, J., & Huerta, L. (1978). *Vegetación de México* editorial limusa. México, DF.
- Sandoval-Pérez, A. L. S., Camargo-Ricalde, S. L., Montaña, N. M., García-Oliva, F., Alarcón, A., Montaña-Arias, S. A., & Esperón-Rodríguez, M. (2016). Biocrusts, inside and outside resource islands of *Mimosa luisana* (Leguminosae), improve soil carbon and nitrogen dynamics in a tropical semiarid ecosystem. *European journal of soil biology*, 74,93-103. (Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa).
- Schofield, W. B. (1985). *Introduction to bryology*. Caldwell.
- Segura-Castruita, M. A., Sánchez-Guzmán, P., Ortiz-Solorio, C. A., & del Carmen Gutiérrez-Castorena, M. (2005). Carbono orgánico de los suelos de México. *Terra Latinoamericana*, 23(1), 21-28.
- Serpe, M. D., Orm, J. M., Barkes, T., & Rosentreter, R. (2006). Germination and seed water status of four grasses on moss-dominated biological soil crusts from arid lands. *Plant ecology*, 185(1), 163-178.
- Shaw, J., & Renzaglia, K. (2004). Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany*, 91(10), 1557-1581.
- Shepherd, U. L., Brantley, S. L., & Tarleton, C. A. (2002). Species richness and abundance patterns of microarthropods on cryptobiotic crusts in a pinon-juniper habitat: a call for greater knowledge. *Journal of Arid Environments*, 52(3), 349-360.
- Smith, P., Martino, D., Cai, Z., Gwary, D., Janzen, H., Kumar, P., ... & Scholes, B. (2007). Greenhouse gas mitigation in agriculture. *Philosophical transactions of the royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 789-813.

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido.*
- Spribile, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M. C., Schneider, K., Stabentheiner E., Toome-Heller, M., Toome-Heller, Thor & Mayrhofer, H. (2016). Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353(6298), 488-492.
- Stevenson, F. J., & Cole, M. A. (1999). *Cycles of soils: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients.* John Wiley & Sons.
- Su Yan-gui, Xin Zhao, Ai-xiaLi, Xin-rongLi y Gang Huang. (2011). Nitrogen fixation in biological soil crusts from the Tengger desert, northern China. *European Journal of Soil Biology*. Volume 47 (3): 182-187
- Swift, R. S. (2001). Sequestration of carbon by soil. *Soil science*, 166(11), 858-871.
- Swift, R. S. (2001). Sequestration of carbon by soil. *Soil science*, 166(11), 858-871.
- Thomas, A. D., & Hoon, S. R. (2010). Carbon dioxide fluxes from biologically-cruste Kalahari Sands after simulated wetting. *Journal of arid environments*, 74(1), 131-139.
- Thomas, A., Fischer, A., Goettmann, F., Antonietti, M., Müller, J. O., Schlögl, R., & Carlsson, J. M. (2008). Graphitic carbon nitride materials: variation of structure and morphology and their use as metal-free catalysts. *Journal of Materials Chemistry*, 18(41), 4893-4908.
- Thompson, D. B., Walker, L. R., Landau, F. H., & Stark, L. R. (2005). The influence of elevation, shrub species, and biological soil crust on fertile islands in the Mojave Desert, USA. *Journal of Arid Environments*, 61(4), 609-629.
- Tomaselli, L., & Giovannetti, L. (1993). Survival of diazotrophic cyanobacteria in soil. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 9(1), 113-116.
- Vanderpoorten, A., & Goffinet, B. (2009). *Introduction to bryophytes.* Cambridge University Press.
- Villareal, J. D. (2010). *Caracterización morfológica y molecular del hongo Colletotrichum spp, agente causal de la antracnosis en ñame (Dioscórrea spp) en los departamentos de Bolívar, Córdoba y Sucre (Doctoral dissertation).*
- Villarreal, J. C., Goffinet, B., Duff, R. J., & Cargill, D. C. (2010). Phylogenetic delineation of Nothoceros and Megaceros (Dendrocerotaceae). *The bryologist*, 113(1), 106-114.
- Villarreal-Rosas, J., Palacios-Vargas, J. G., & Maya, Y. (2014). Microarthropod communities related with biological soil crusts in a desert scrub in northwestern Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2), 513-522.
- Warren, S.D., Eldridge, D.J., (2003). Biological soil crust and livestock in arid ecosystems: are they compatible? In: Belnap, J., Lange, O.L. (Eds.), *Biological*

- Plata, J. 2019. *Influencia de la biocostra del suelo en el balance de Carbono y Nitrógeno en un ecosistema árido*.
- Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Springer Verlag, New York, pp. 401–415.
- Whitford, W. G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press. Jamestown Road, London, UK.
- Whitford, W. G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press. Jamestown Road, London, UK.
- Whitton, B. A. (1992). Diversity, ecology, and taxonomy of the cyanobacteria. In Photosynthetic prokaryotes (pp. 1-51). Springer, Boston, MA.
- Wirth, V. (1995). Die Flechten baden-württembergs (Vol. 2). E. Ulmer.
- Wynn-Williams, D. D. (2000). Cyanobacteria in deserts—life at the limit?. In The ecology of cyanobacteria (pp. 341-366). Springer, Dordrecht.
- Yuste, J. C., Nagy, M., Janssens, I. A., Carrara, A., & Ceulemans, R. (2005). Soil respiration in a mixed temperate forest and its contribution to total ecosystem respiration. *Tree Physiology*, 25(5), 609-619.
- Yuste, J. C., Nagy, M., Janssens, I. A., Carrara, A., & Ceulemans, R. (2005). Soil respiration in a mixed temperate forest and its contribution to total ecosystem respiration. *Tree Physiology*, 25(5), 609-619.
- Zamfir, M. (2000). Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: evidence from greenhouse experiments. *Oikos*, 88(3), 603-611.
- Zelikova, T. J., Housman, D. C., Grote, E. E., Neher, D. A., & Belnap, J. (2012). Warming and increased precipitation frequency on the Colorado Plateau: implications for biological soil crusts and soil processes. *Plant and Soil*, 355(1-2), 265-282.