



UNIVERSIDAD NACIONAL DE CUYO

Facultad de Ciencias Agrarias

Ingeniería en Recursos Naturales Renovables

Mendoza, Argentina

TESIS DE GRADO

Funcionalidad de costras biológicas ante pulsos de riego que simulan precipitaciones menores a 10 mm en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán.

Autora: María José Repetur

Directora: Dra. Julieta Aranibar

Agradecimientos

Agradezco a mi familia, por su amor, su frescura y su apoyo incondicional en todos los años de estudio, siendo siempre el pilar y el ejemplo a seguir de mi vida.

A mi directora de tesis, Julieta Aranibar por su predisposición, paciencia y apoyo constante. A Pablo Villagra por su interés y acompañamiento y a toda la gente del IANIGLIA que me brindó su colaboración: Vanesa García, Marcelo Quiroga y Ricardo Elia.

A mis amigas, mis compañeras de facultad y mi novio por alegrarme los días y acompañarme siempre en este camino.

Gracias a la facultad de Ciencias Agrarias, a todos sus docentes y personal por haberme formado, y a mi país por darme la posibilidad de cumplir metas y sueños.

Índice general

| | |
|--|----|
| Resumen | 6 |
| 1. Introducción | 7 |
| 2. Hipótesis y fundamentos | 10 |
| 3. Objetivos | 11 |
| 3.1 Objetivo general | 11 |
| 3.2 Objetivos específicos | 11 |
| 4. Marco teórico | 12 |
| 4.1 Composición y caracterización de la CBS | 12 |
| 4.2 Papel de la CBS en el funcionamiento de los ecosistemas áridos | 13 |
| 5. Descripción del área de estudio | 15 |
| 5.1 Ubicación geográfica | 15 |
| 5.2 Clima | 15 |
| 5.3 Geomorfología y suelos | 16 |
| 5.4 Flora y vegetación | 17 |
| 5.5 Hidrografía | 17 |
| 6. Materiales y metodología | 18 |
| 6.1 Área de estudio | 18 |
| 6.2 Diseño experimental y muestreo | 18 |
| 7. Resultados obtenidos | 25 |
| 8. Discusión | 37 |
| 9. Conclusiones | 42 |
| 10. Anexo fotografías | 43 |
| 11. Bibliografía | 46 |

Índice de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1: Respuesta ecológica jerárquica del suelo a distintos pulsos de humedad de tamaño y duración variables..... | 10 |
| Figura 2: Tipos de CBS basado en el grupo morfológico dominante..... | 12 |
| Figura 3: Mapa de comunidades vegetales de Ñacuñán..... | 17 |
| Figura 4: Localización del área de estudio..... | 18 |
| Figura 5: Modelo de selección de muestras en bloque..... | 19 |
| Figura 6: Cámara cilíndrica cubriendo trampa de NaOH..... | 21 |
| Figura 7: Frascos perforados con tapa de goma utilizados en el ensayo..... | 22 |
| Figura 8: Diagrama de caja mostrando los miligramos de carbono por metro cuadrado por hora producidos por respiración por los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm)..... | 26 |
| Figura 9: Diagrama de caja mostrando los miligramos de carbono por metro cuadrado por hora producidos por respiración bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm) sin influencia del tipo de suelo..... | 27 |
| Figura 10: Diagrama de caja mostrando los nanomoles de etileno producidos por metro cuadrado por hora por los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm)..... | 28 |
| Figura 11: Diagrama de caja mostrando los microgramos de nitrato presentes por gramo de suelo analizado en los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm)..... | 30 |
| Figura 12: Diagrama de caja mostrando los microgramos de nitrato presentes por gramo de suelo analizado bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm) sin influencia del tipo de suelo..... | 31 |
| Figura 13: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de nitrógeno total presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm)..... | 32 |
| Figura 14: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de nitrógeno total presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo), sin influencia del riego..... | 33 |
| Figura 15: Diagrama de caja mostrando los miligramos de fosfato presentes por gramo de suelo en la muestra analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm.)..... | 34 |
| Figura 16: Diagrama de caja mostrando los miligramos de fosfato presentes por gramo de suelo en la muestra analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo), sin influencia del riego..... | 35 |
| Figura 17: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de materia orgánica presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm.)..... | 36 |
| Figura 18: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de materia orgánica presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo), sin influencia del riego..... | 37 |

Índice de tablas

| | |
|--|----|
| Tabla 1: Parámetros obtenidos del análisis de inferencia multimodelo con entorno informático R para las distintas variables respuesta..... | 25 |
| Tabla 2: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable respiración con los factores de efectos fijos riego y tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo)..... | 27 |
| Tabla 3: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable fijación de nitrógeno con los factores de efectos fijos riego y tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo)..... | 29 |
| Tabla 4: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable nitrato con el factor de efecto fijo riego, en comparación con el intercepto (suelo desnudo)..... | 30 |
| Tabla 5: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable nitrógeno total con el factor de efecto fijo tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo)..... | 32 |
| Tabla 6: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable fósforo con el factor de efecto fijo tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo)..... | 35 |
| Tabla 7: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable materia orgánica con el factor de efecto fijo tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo)..... | 36 |

Resumen

La costra biológica del suelo (CBS) es una comunidad biótica formada por la íntima asociación entre partículas de suelo, cianobacterias, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitos.

La CBS se encuentra en una amplia variedad de ecosistemas, aunque generalmente es más abundante en ecosistemas donde la cobertura de plantas vasculares es escasa, como los ecosistemas áridos. En estos ecosistemas, se ha podido observar el gran potencial de estas comunidades de contribuir a la estructura y dinámica del ecosistema: participan en el ciclo del carbono y el nitrógeno, así como también en procesos hidrológicos, incrementan la estabilidad del suelo y lo protegen frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento.

Se plantea en este estudio, analizar la funcionalidad y actividad de distintos tipos de costras biológicas bajo pulsos de riego muy bajos (hasta 10 mm), inutilizables para otras especies, para evaluar su importancia en las zonas áridas.

Se encontró que la presencia de CBS influye mayormente en aquellas variables del suelo que funcionan como reservorios, con tasas de cambio lentas tales como, el nitrógeno total y la materia orgánica. Las muestras de musgos presentaron concentraciones significativamente mayores que los otros dos tipos de suelo. La concentración del ion fosfato mostró una concentración levemente mayor en costras dominadas por líquenes que en los otros dos tipos de suelo, pero sin diferencias significativas. En procesos tales como la fijación de nitrógeno y la respiración, se detectó una influencia de ambos factores, tanto riego como tipo de suelo, siendo el riego el factor que afectó significativa y positivamente a la respiración. Variables con mayor movilidad en el suelo tales como la concentración del ion nitrato, exhibieron una influencia positiva del riego, sin diferencias significativas en cuanto al tipo de cobertura del suelo.

Palabras clave: costras biológicas, ecosistemas áridos, fijación de nutrientes, líquenes, musgos.

1. Introducción

Las zonas áridas son ecosistemas altamente heterogéneos debido a la amplia variación que sufren los patrones de temperatura y precipitación durante todo el año. Es por ello que en estas regiones podemos encontrar una gran diversidad biológica y un elevado número de especies endémicas.

Actualmente, existen grupos de organismos que habitan en estas zonas, cuya riqueza específica ha sido poco estudiada, por lo que no se cuenta con suficiente información sobre su importancia en el funcionamiento de estos ecosistemas. Algunos de ellos son los grupos de bacterias heterótrofas y autótrofas (cianobacterias), algas, microhongos, líquenes y briófitas. Comúnmente estos microorganismos viven asociados conformando comunidades que pueden desarrollarse en las capas superficiales del suelo o bien sobre éste. A estas comunidades se las conoce como costra biológica del suelo (CBS). Son organismos muy resistentes a las altas y bajas temperaturas, a largos períodos de desecación y excesiva radiación, respondiendo rápidamente a los cambios momentáneos de las condiciones microambientales (Lange, 2001).

La CBS ha sido descrita con varios nombres, los términos costra criptogámica o criptógama fueron los más utilizados en un principio principalmente por edafólogos, para poder diferenciar los suelos con CBS de aquellos que presentaban costra física. Sin embargo, desde la ecología y la biología hubo argumentaciones en contra ya que se sostenía que dicho término excluía organismos como bacterias, algas y hongos. En la década de los 90, fueron utilizados términos como costra microfítica (West, 1990), criptobiota (Harper & Pendleton, 1993) y costra microbiótica (Downing & Selkirk, 1993). Pese a que este último término ha sido bastante utilizado, el que se ha extendido a nivel mundial es el de costra biológica, utilizado en la actualidad en la mayoría de los estudios. Entre sus ventajas están el que carece de implicaciones taxonómicas y que puede ser aplicado a todos los tipos de costra biológica, independientemente de los organismos que la componen (Castillo-Monroy & Maestre, 2011).

Aunque la CBS ha sido encontrada en ecosistemas tanto árticos, boreales como áridos, es en estos últimos donde aparentemente tienen mayor importancia ecológica ya que pueden llegar a cubrir hasta el 70% de su superficie (Belnap & Lange, 2003). Fletcher & Martin (1948) fueron los primeros en describir algunas características y efectos de la CBS en zonas áridas de los Estados Unidos de América. Desde entonces, la CBS ha sido estudiada en prácticamente todos los continentes: América del Norte (Belnap & Gardner, 1993), Central (Rivera-Aguilar et al., 2005) y del Sur (Pérez, 1997), en el Ártico (Bliss & Gold, 1999), en la Antártida (Cameron & Devaney, 1970), en África

(Aranibar et al., 2003), en Europa (Maestre et al., 2002), Oriente Medio (Zaady et al., 1996), Asia (Li et al., 2002) y Australia (Eldridge & Greene, 1994).

La importancia de estos organismos radica en el hecho de que se vuelven metabólicamente activos cuando se humedecen, comenzando sus funciones metabólicas casi instantáneamente. La respiración puede comenzar en un tiempo menor a los 3 minutos luego de ser humedecidos, 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)

Existen evidencias claras sobre el aporte de estas comunidades a la fertilidad y estabilidad del suelo. Primero, especies de bacterias autótrofas y heterótrofas al poseer la enzima nitrogenasa, participan en el ciclo del Nitrógeno (N), realizando fijación del nitrógeno atmosférico (Aguilar et. al, 2004). Este elemento es considerado uno de los factores limitantes más importante de las zonas áridas, por lo que las costras estarían contribuyendo a incrementar el reservorio de nutrientes disponibles para las plantas al realizar esta fijación. La cantidad de Nitrógeno fijado por estas comunidades en ecosistemas áridos puede ir desde los 0,2 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Jeffries et al., 1992) a los 100 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Rychert & Skujins, 1974) bajo condiciones óptimas de humedad y temperatura. Esta fijación de N depende de los regímenes de agua y luz pasados y presentes, así como también del tipo de costra (Rychert et al., 1978, Belnap, 1994). Las diferentes combinaciones de especies presentes es probable que influyan en el nivel de fijación de nitrógeno que lleve a cabo la CBS.

Al mismo tiempo, la CBS interviene en el ciclo del Carbono (C) ya que puede fijar C atmosférico a través de la fotosíntesis y posteriormente liberarlo al suelo por procesos de lixiviación y descomposición (Belnap & Lange, 2003). Un aspecto importante es que parte del C retorna a la atmósfera por medio de la respiración que realiza la CBS (Belnap & Lange, 2003; Bowling et al., 2011). La producción de CO₂ que se genera producto de la respiración de estas comunidades, ha sido usada como un indicador de fertilidad de los suelos (Gainey, 1919); así, la CBS ayuda a mantener la fertilidad de las zonas donde está presente, además de proporcionar una fuente de energía a las comunidades microbianas del suelo. Belnap & Lange (2003) estimaron que cerca del 50% del C fijado durante la fotosíntesis es rápidamente secretado al suelo por cianobacterias, resultando en un incremento de 300% de C orgánico en el suelo.

Otros estudios manifiestan que las CBS protegen al suelo frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento, favoreciendo la agregación y cohesión de partículas de suelo, modulando la infiltración y afectando de manera directa a las plantas vasculares influyendo en su establecimiento, contenido nutricional y estado hídrico (Belnap &

Lange, 2003). Acerca de esta relación, numerosos autores han informado que la costra biológica no compete con las plantas vasculares (Kleiner & Harper, 1972, 1977; Anderson et al., 1982a; Jeffries & Klopatek, 1987; Beymer & Klopatek, 1992) y que la cubierta vegetal vascular de la planta se ve reforzada por la presencia de la CBS (Dadlich et al., 1969; Graetz & Tongway, 1986; Rosentreter, 1986; Mucher et al., 1988; Carleton, 1990; Ladyman & Muldavin, 1994; Ladyman et al., 1994). Experimentos en laboratorio, han demostrado que las plantas vasculares pueden usar nitrógeno fijado por la CBS (Mayland et al., 1966; Mayland & McIntosh, 1966), mientras que otros realizados en campo han indicado cómo las hojas de las plantas que crecen en zonas con CBS bien desarrollada presentan un mayor contenido de nutrientes en sus tejidos (Evans & Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2003). Los efectos benéficos de la CBS sobre el crecimiento de plantas vasculares no se limitan únicamente al nitrógeno y al carbono sino que existe evidencia también de que la CBS aumenta las concentraciones de K, Mg, P, Cu y Zn (Belnap & Lange, 2003).

Por otra parte, estos organismos han sido catalogados como un bioindicador esencial de los procesos de desertificación (Bowker et al., 2006). Mantenerla y protegerla puede ser una efectiva herramienta para evitar la degradación del suelo y el avance de la desertificación, por lo que la recuperación de la CBS en aquellos lugares en los que se haya perdido puede jugar un papel importante en la restauración de los ecosistemas áridos y semiáridos degradados (Bowker, 2007).

Este estudio busca ampliar el conocimiento de cómo las CBS contribuyen a la función de los ecosistemas áridos, particularmente en el desierto del Monte. En esta zona, las precipitaciones van desde los 120 a los 250 mm anuales (Roig, 2009) y ocurren en eventos impredecibles y la mayoría de éstos no sobrepasa los 10 mm (Greco et al., 2013). Estos pulsos de precipitaciones tan bajos se evaporan muy rápidamente y no alcanzan a infiltrar hacia perfiles de suelo donde se encuentran la mayoría de las raíces, por lo que la respuesta por parte de las plantas vasculares sería prácticamente nula. En cambio, el nivel de respuesta de la CBS a estos pulsos de precipitación sería mucho mayor, contribuyendo al contenido nutricional del suelo.

2. Hipótesis y fundamentos

Estudios enfocados en el uso del agua en zonas áridas plantean que, en los desiertos, la emergencia de plántulas se produce cuando un evento de precipitación excede un valor umbral. Para el caso de pastos perennes los mismos requieren de un evento mínimo de entrada de agua cercano a los 40 mm para germinar (Greco et al., 2013). Sin embargo, eventos de esta magnitud son muy poco frecuentes. Por ejemplo, en la reserva de Biosfera de Ñacuñán (34°03'5 S, 67°55' W), donde fue llevado a cabo este estudio, de 1011 eventos de precipitaciones registrados a lo largo de 15 años (desde 1990 a 1998 y desde 2000 a 2007), el 82% de los mismos fueron menores a 10 mm, el 12% desde 10 a 24,9 mm y sólo el 6% mayor a 25 mm. De estos 1011 eventos registrados, solo 17 sobrepasaron los 40 mm y solo 3 de ellos los 60 mm (Greco et al., 2013).

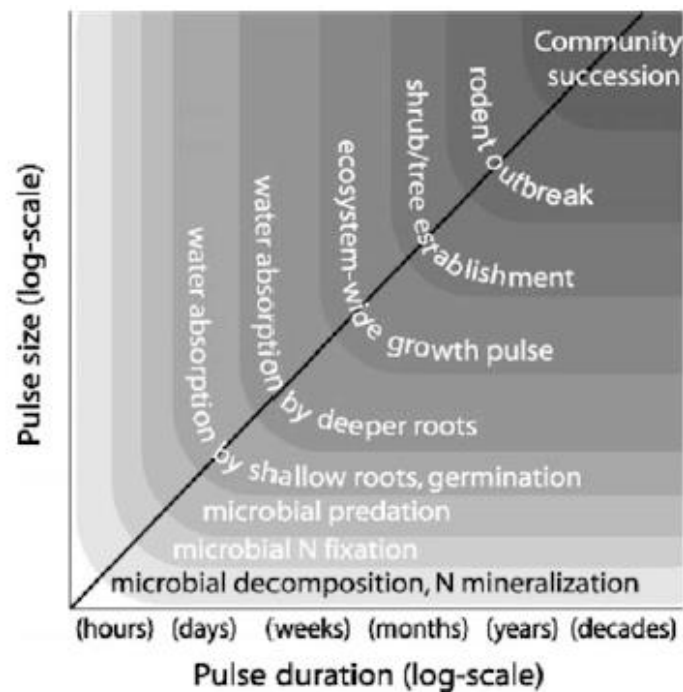


Figura 1: Respuesta ecológica jerárquica del suelo a distintos pulsos de humedad de tamaño y duración variables. Relación aproximadamente lineal entre el tamaño y la duración en una escala logarítmica, indicado por la línea continua. Los pulsos cortos solo pueden activar funciones fisiológicas en los microorganismos del suelo que viven en la superficie del mismo. A medida que los pulsos se hacen mayores y más largos, comienzan a activarse las respuestas fisiológicas de organismos más grandes, primero los invertebrados, luego plantas superiores. La absorción de agua por raíces superficiales es activada en eventos de lluvia menores en comparación con la absorción por raíces más profundas. Lo mismo sucede con la germinación, la cual requiere un pulso mínimo menor que el establecimiento, especialmente en plantas leñosas. Eventos repetidos de lluvia que producen episodios en el orden de semanas a meses se suman a una estación húmeda que, generalmente provoca que toda la vegetación del ecosistema crezca. Los períodos húmedos de varios años pueden desencadenar reorganizaciones de comunidades enteras (sucesiones). Fuente: Schwinning & Sala, 2004.

La importancia de estos pulsos discontinuos, muy variables y totalmente impredecibles para las zonas áridas es un fenómeno ecológico reconocido (Westoby, 1972; Noy-Meir, 1973). Incluso, Schwinning & Sala (2004) clasifican estos patrones de

precipitación y sus efectos sobre los ecosistemas de manera jerárquica. Es decir, que existe una relación entre la magnitud del pulso, la magnitud y el alcance de las respuestas que desencadena y la escala de tiempo sobre la que las respuestas se despliegan (fig.1).

Es por ello que se cuestiona la utilidad de estos pulsos de precipitación menores para la CBS, los cuales al evaporarse tan velozmente no alcanzan a infiltrar hacia perfiles de suelo donde se encuentran la mayoría de las raíces. La CBS, que crece en los primeros centímetros del suelo, sería capaz de acceder con mayor facilidad a estos pulsos de precipitación, pequeños pero frecuentes, que humedecen sólo la capa superior del suelo. Al activarse instantáneamente ante estos pulsos de humedad, la presencia de estas comunidades, se traduciría en mayores aportes de nutrientes al suelo (Austin et al., 2004).

Por esto, se plantea evaluar como hipótesis si distintos tipos de CBS, con distintas dominancias, son capaces de utilizar pulsos de precipitación menores a 10 mm, activando procesos tales como la fijación de N, respiración, mineralización de fósforo y nitrógeno; contribuyendo de esta manera a la disponibilidad de nutrientes en el suelo, que podrían ser utilizados posteriormente por plantas vasculares.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general:

Analizar la funcionalidad y actividad de distintos tipos de costra biológica del suelo bajo pulsos de riego muy bajos (hasta 10 mm), inutilizables para otras especies, para evaluar su importancia en las zonas áridas.

3.2 Objetivos específicos:

- Evaluar fijación y mineralización de nutrientes edáficos (Nitrógeno, Fósforo y Materia Orgánica) por parte de la CBS.
- Cuantificar la producción de CO₂ dada por la respiración de la CBS.
- Relacionar estas variables con los pulsos de precipitaciones simulados y el tipo de CBS (dominada por musgo, líquen o suelo control sin CBS).

4. Marco teórico

4.1 Composición y caracterización de la CBS

La CBS está compuesta por diversos organismos macro y microscópicos: cianobacterias, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitos. La apariencia, biomasa, y composición de esos organismos varía ampliamente dependiendo del régimen climático que se considere (Belnap & Lange, 2003). La estructura externa e interna de la CBS puede cambiar de acuerdo a las distintas variaciones climáticas de donde se localicen, generando así distintos tipos de costra. La clasificación de las mismas suele hacerse según el grupo de organismos dominante, aunque la presencia de uno u otro tipo de CBS no excluye necesariamente a otro (Castillo-Monroy & Maestre, 2011). Es decir, aunque la clasificación se realice en base al grupo dominante, en la mayoría de los casos se trata de una combinación de los mismos, tanto de líquenes como musgos y cianobacterias que viven asociados, siendo más frecuentes algunas combinaciones por sobre otras. Las tipologías más frecuentes de CBS son de cianobacterias, de algas verdes, de musgos y de líquenes (fig.2)

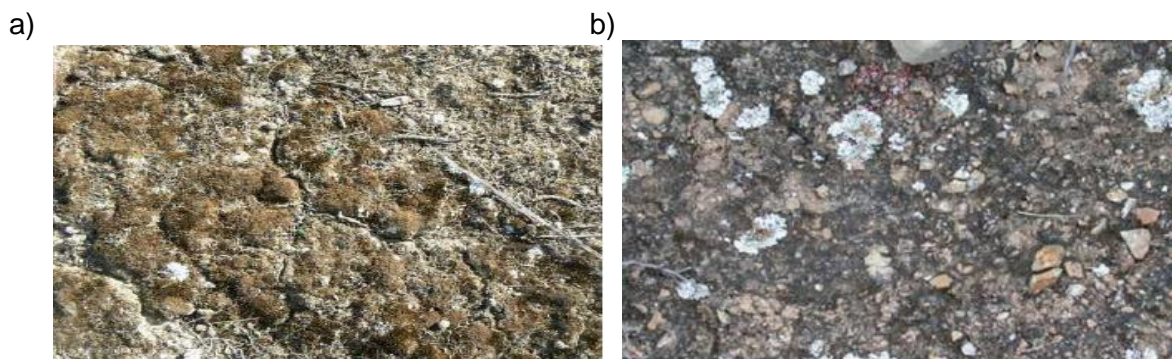


Figura 2: Tipos de costra biológica basados en el grupo morfológico dominante: a) Costra biológica dominada por musgos (Briófitos).b) Costra biológica dominada por líquenes.

Fuente: Castillo-Monroy & Maestre, 2011.

La CBS dominada por musgos consta de plantas briófitas formadas por tallos delgados y hojas pequeñas, sin tejido vascular; que carecen de verdaderas raíces, pero tienen unas estructuras filamentosas que las sujetan, y crecen formando masas apiñadas de aspecto aterciopelado. Suelen ser especialmente abundantes en los microambientes más húmedos de los ecosistemas áridos y semiáridos, como los que se encuentran debajo de la copa de otros individuos como árboles o arbustos, siendo el contenido en arcilla y el pH dos importantes factores que determinan su distribución (Kleiner & Harper, 1977; Anderson et al., 1982b).

Los líquenes son un grupo de organismos constituidos por un alga o cianobacteria y un hongo que viven en asociación simbiótica; el hongo proporciona una

estructura que puede proteger a la otra parte de la deshidratación y de las condiciones desfavorables, mientras que el alga o la cianobacteria sintetiza y excreta un hidrato de carbono específico que el hongo toma y utiliza como alimento. La CBS dominada por líquenes es fácilmente identificable, presentando una amplia gama de formas y colores. La distribución de los líquenes está fuertemente influenciada por las condiciones climáticas, principalmente por la distribución y frecuencia de las lluvias. Generalmente, se desarrollan más lentamente que los musgos, aunque al igual que ellos prefieren áreas estables, en suelos con textura fina y generalmente alcalinos (Rogers, 1972).

Las costras de cianobacterias han sido muy estudiadas debido a su amplia distribución en zonas áridas y semiáridas de todo el planeta. Esta distribución tan extensa se debe en gran parte a la dispersión de estos organismos y a su capacidad para soportar condiciones extremas de temperatura y humedad (Vitousek et al., 2002).

4.2 Papel de la CBS en el funcionamiento de los ecosistemas áridos

La poca materia orgánica presente en suelos de zonas áridas, no puede ser utilizada por las plantas directamente, sino que primero debe descomponerse y mineralizarse. Estos procesos son llevados a cabo principalmente por microorganismos del suelo, los cuales en ambientes áridos, no siempre se encuentran bajo condiciones ideales de temperatura y humedad (Celaya-Michel, 2011). En ecosistemas áridos y semiáridos, los cuales están caracterizados por pequeños eventos de precipitación, la CBS puede ser el factor más importante que afecta la disponibilidad de agua para la vegetación (Ram & Aaron, 2007).

La fijación de macro y micronutrientes es facilitada por la CBS, aumentando así la fertilidad del suelo. Algunas especies de bacterias autótrofas y heterótrofas participan en el ciclo del nitrógeno, ya que poseen la enzima nitrogenasa que les permite fijar el nitrógeno atmosférico, contribuyendo al reservorio de nutrientes disponibles para las plantas. El N atmosférico (N_2) no está fácilmente disponible para las plantas vasculares, siendo necesaria su fijación y reducción a amonio (NH_4^+) por cianobacterias, cianolíquenes u organismos procariotas como bacterias heterótrofas (West & Skujins, 1977). En ecosistemas áridos y semiáridos, donde las concentraciones de nitrógeno son relativamente bajas comparadas con otros ecosistemas (Peterjohn & Schlesinger, 1990, 1991), la fijación de N_2 es llevada a cabo principalmente por los organismos que componen la CBS (Evans & Ehleringer, 1993). Gran parte del nitrógeno fijado por las costras se libera casi de inmediato a los suelos circundantes y así el nitrógeno liberado es fácilmente absorbido por organismos tales como plantas vasculares y hongos. Este proceso de fijación por parte de la CBS es altamente dependiente de la humedad, la temperatura y la luz, así como de la composición específica de dicha costra (Belnap &

Lange, 2003). Los componentes de la CBS también actúan en la mineralización del nitrógeno: proceso mediante el cual el nitrógeno orgánico del suelo es transformado por los microorganismos del suelo a las formas inorgánicas activas para las plantas, amonio y nitrato (Binkley & Hart, 1989). Parte de estas formas inorgánicas son tomadas por los microorganismos de la CBS incorporándolas a su biomasa y produciendo su inmovilización (Celaya-Michel, 2011). En zonas áridas las tasas de mineralización e inmovilización de nitrógeno están ligadas a los pulsos de precipitación (Fisher et al., 1987) y a la acción de microorganismos del suelo que responden rápidamente a la disponibilidad de humedad en el suelo, aun cuando solo sea un evento pequeño que solo humedece la parte superficial, permitiendo que el nitrógeno se acumule en la época seca cuando las plantas no pueden utilizarlo (Austin et al., 2004). El aumento de otros elementos como el fósforo y el potasio ha sido relacionado también con la presencia de costras (Aguilar et al., 2004).

La CBS también juega un papel clave en el ciclo del carbono (C), siendo la respiración dependiente del tamaño del pulso de precipitación. Pequeños pulsos activan la CBS antes que las raíces de las plantas, debido a que el agua se evapora rápidamente y no alcanza a infiltrar lo suficiente (Cable & Huxman, 2004). La CBS requiere agua para activar su intercambio de gases, necesitando un óptimo nivel de hidratación para fotosintetizar (Lange, 2000; Belnap & Lange, 2003). La CBS fija C atmosférico a través de la fotosíntesis y posteriormente lo libera al suelo por procesos de lixiviación y descomposición, y parte del C retorna a la atmósfera por medio de la respiración (Belnap & Lange, 2003; Bowling et al., 2011). La respiración del suelo o flujo de CO₂ es un indicador integrador de la actividad biológica del suelo, ya que este flujo es producido por la actividad metabólica de los microorganismos, lo cual depende de las características fisicoquímicas del propio suelo y también de su contenido de materia orgánica (Luo & Zuo, 2006).

En cuanto al suelo, las costras pueden reducir la energía erosiva del agua al acentuar la rugosidad de la superficie del suelo. En los desiertos de Australia y Norteamérica las costras facilitan la infiltración, mientras que en los de Israel impiden la entrada del agua e incrementan la escorrentía superficial. Estas diferencias están relacionadas con la composición específica de las costras, las propiedades del suelo y la topografía. Además, la CBS establece diversas interacciones biológicas con otros organismos de la comunidad: son el alimento o el hábitat de distintas especies de animales invertebrados como protozoarios, nemátodos, moluscos y artrópodos (Rivera-Aguilar et al., 2005).

5. Descripción del área de estudio

5.1 Ubicación geográfica:

El estudio se realizó en la provincia de Mendoza en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán, la primer reserva declarada de la provincia en el año 1961. La Reserva se encuentra inserta en la provincia fitogeográfica del Monte, ubicándose a 200 km al sureste de la ciudad de Mendoza, en el departamento de Santa Rosa. Se accede a la misma por la ruta provincial N° 153. Su altitud media es de 540 m.s.n.m., sus coordenadas son 34° 03` S, 67° 58` W y su superficie es de 12.300 has. Presenta una forma rectangular de aproximadamente 7 km. de ancho por 17 km. de largo, y se orienta longitudinalmente de norte a sur. Está atravesada por la ruta 153 sobre la que se encuentra el pueblo de Ñacuñán, a 4km aproximadamente de la estación biológica, donde se localizan alrededor de 20 viviendas (Claver & Roig-Juñent 2001).

La Reserva deriva su nombre (Ñacuñán) de la lengua pehuenche Neyku-ñan nombre del último cacique de Malargüe, aliado de San Martín, que significa águila blanca, nombre con que la gente de campo refiere al aguilucho común. Fue creada en 1961 con la denominación de "Reserva Forestal", con el fin de proteger el bosque de algarrobo, *Prosopis flexuosa*. La necesidad de protección surge porque el ecosistema fue muy degradado durante el siglo XIX y XX.

Como área protegida provincial se le asignó la categoría de reserva ecológica. Entre las de ámbito nacional le cabe la categorización en dos tipos: I- reserva natural estricta, la mayor parte, y una pequeña porción corresponde a la categoría VI, área protegida con recursos manejados. Internacionalmente se lo declaró Reserva de la Biosfera en 1986. Su principal objetivo de creación ha sido la protección de distintos ecosistemas que forman los bosques abiertos, muy especialmente algarrobales, la fauna y la flora del lugar.

La Reserva, por pertenecer al programa de reservas de biósfera de la UNESCO, sigue un esquema de zonificación (en este caso concéntrico) donde la zona núcleo está rodeada por una zona de amortiguación y a su vez, ésta está protegida por una de transición donde se realizan actividades de experimentación.

5.2 Clima:

En esta región del Monte el clima se caracteriza como semiárido, con una precipitación media anual de 329,4 mm. Las lluvias son torrenciales concentradas en los meses de verano, característico de las zonas áridas. Presentan un pico en el mes de enero con una media de 60,6 mm, constituyendo el 18,4% de la precipitación media

anual. Mayo es el mes con menor precipitación registrada, 6,0 mm, correspondiente al 1,8% de la precipitación media anual. Las temperaturas medias (período 1972-1990) son de 15°C, con máximas y mínimas anuales en el rango de 23,8°C en verano y 7,6°C en invierno. El periodo libre de heladas está comprendido entre fines de noviembre y fines de febrero. Hay un déficit hídrico muy marcado en todos los meses del año, disminuyendo en invierno, junio y julio, pero siempre la evapotranspiración potencial es superior a la precipitación. Los vientos que predominan son los provenientes del sureste y sur, además existen eventos de viento zonda, característico de la región, provenientes del oeste, que genera ráfagas de mayor velocidad y cambia las condiciones de temperatura y humedad del aire (Estrella et al., 2001).

5.3 Geomorfología y suelos:

La Reserva Ñacuñán se encuentra en el centro de la llanura oriental de Mendoza, en la unidad llamada “la gran llanura de la Travesía” que abarca una extensa región en la Argentina. Puntualmente la Reserva está ubicada en una planicie aluvial llamada “playa de Ñacuñán” formada por torrentes que descienden de la Meseta del Guadal con sus “bad lands” o huayquerías y dentro de la Reserva se pueden encontrar tres subunidades geomorfológicas principales: llanura suavemente ondulada, médanos y depresiones (Abraham, 2001). La mayor parte del material que rellenó la cuenca proviene de la meteorización de las rocas de los relieves positivos de sus bordes, por lo que son materiales sedimentarios recientes. Los suelos son jóvenes, predominantemente arenosos y profundos, el perfil es homogéneo y no se distinguen horizontes. Actualmente se evidencia en la zona una alta dinámica de transporte y acumulación de sedimentos por agua y viento, esto lleva a que los procesos de erosión sean importantes en la región.

Los nutrientes en los suelos de la región se consideran bajos a moderados y no están distribuidos de manera uniforme en las diferentes comunidades, de esta manera los jarillales y algarrobales evidencian un stock de C y N orgánicos, similares entre sí pero mayores que peladales y medanales. Para el jarillal se han encontrado valores medios de 0,84% de C y 0,07% de N. El stock de nutrientes, aún dentro de las comunidades, no es uniforme presentado variaciones bajo influencia de la copa de vegetales (Abril et al., 2009).

5.4. Flora y vegetación:

En cuanto a la vegetación se observa un predominio de plantas xerófilas y en los márgenes de los ríos o espejos de agua en general se hallan especies mesófilas o hidrófilas (Cabrera, 1976). Según Roig (1970) y Tanquilevich (1971) a nivel local las comunidades vegetales presentes están definidas sobre la base de las geoformas. Dentro de la vegetación de los médanos, se encuentra la comunidad vegetal del Jarillal (fig.3), caracterizada por la presencia de jarilla (*Larrea cuneifolia*), a veces en alta densidad y muy puras formando galerías que acompañan a los desagües mantiformes superficiales o en círculos alrededor de las zonas inundables (los peladales) y representan un 24% de la superficie de la Reserva (Roig & Rossi, 2001).

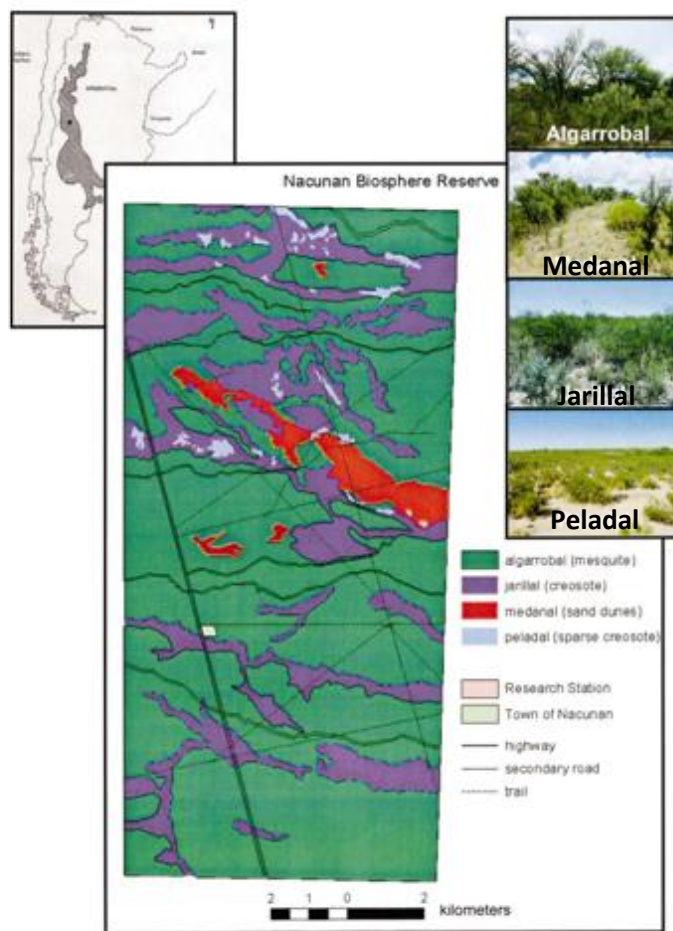


Figura 3: Mapa de comunidades vegetales de Ñacuñán. Fuente: Rossi, 2004

5.5 Hidrografía:

La red hidrográfica es endorreica, donde los recursos hídricos provienen del agua de lluvia y de la explotación de los acuíferos subterráneos. Por el régimen torrencial de las lluvias son comunes los cauces temporarios, que conducen agua durante las lluvias (Uadis). No existen cauces permanentes y tampoco canales de riego.

6. Materiales y Metodología

6.1 Área de estudio:

El estudio se realizó en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán, en la comunidad del jarillal (fig.4)

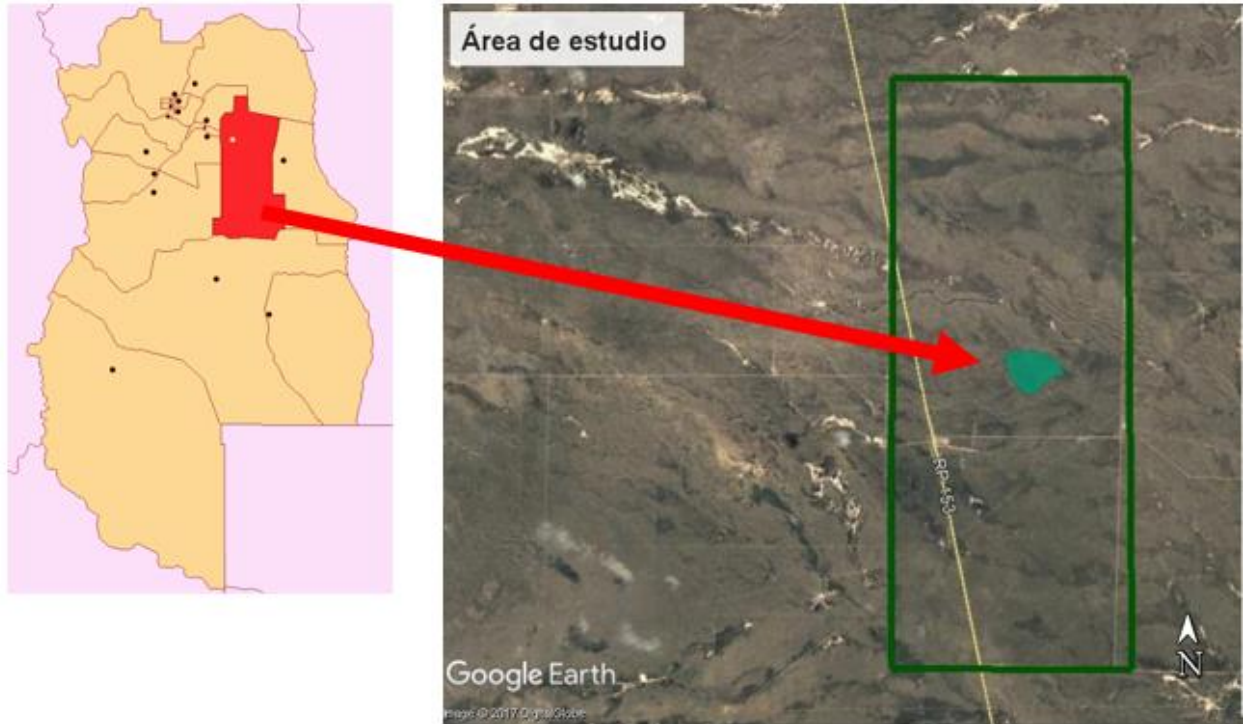


Figura 4: Localización del área de estudio. Fuente: 2017 Google Digital Globe.
(<https://www.google.com/maps/@-34.0113381,-67.9259153,33967m/data=!3m1!1e3>)

6.2 Diseño experimental y muestreo:

El diseño experimental consistió en realizar 6 réplicas en bloque en el terreno, con 3 tipos de cobertura de suelo para comparar la funcionalidad de dos tipos de CBS (dominada por musgos y dominada por líquenes) con un suelo control, sin CBS.

De esta manera los tres tipos de suelo analizados fueron:

- costra biológica dominada por musgos (M)
- costra biológica dominada por líquenes (L)
- suelo sin CBS o suelo desnudo (SD)

A estos tipos de suelo se les aplicaron los siguientes tratamientos de riego:

- 0 mm (R0)
- 1 mm (R1)
- 3 mm (R2)
- 5 mm (R3)
- 10 mm (R4)

Se seleccionaron arbustos de *Larrea cuneifolia* a los cuales se les asignó un tratamiento de riego (R0, R1, R2, R3 O R4). A su vez, en torno a cada arbusto focal, se localizaron los distintos tipos de cobertura del suelo a estudiar: M, L y SD, los cuales se encontraban presentes naturalmente en las cercanías de cada arbusto. La localización de las muestras de costras biológicas fue hecha de manera observacional, sin distinguir experimentalmente entre especies. Una aproximación a gran escala pudo hacerse para los líquenes, los cuales fueron en su mayoría líquenes gelatinosos (cianolíquenes) por ser los más abundantes en la zona de estudio. Se llevaron a cabo tres réplicas por día de ensayo, dando un total de seis réplicas. Por ejemplo para la réplica número 1 (fig.5):

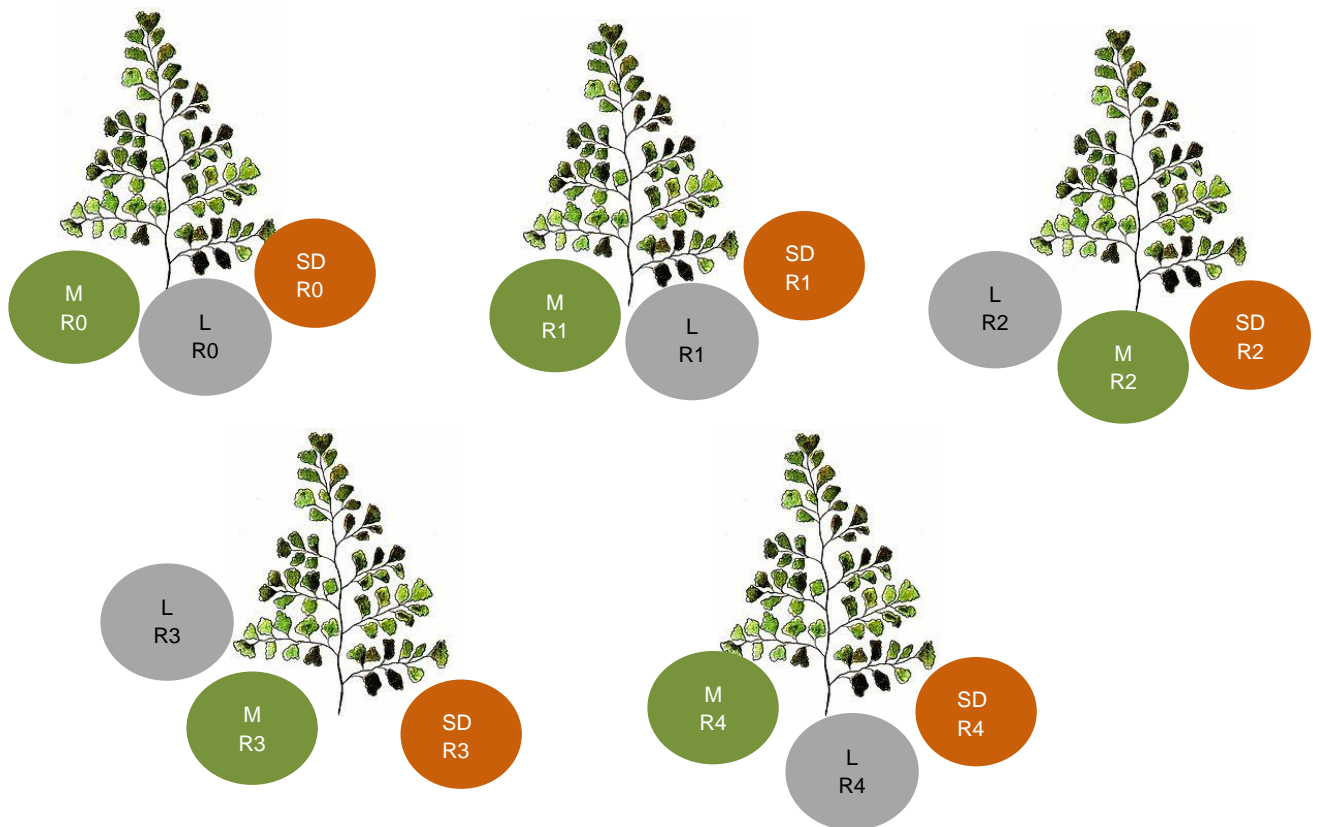


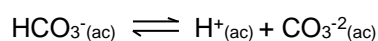
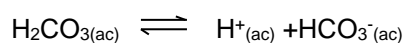
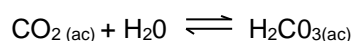
Figura 5: Modelo de selección de muestras en bloque para la réplica número 1.

De esta manera se efectuaron las otras 5 réplicas restantes. En total, se analizaron 90 muestras (5 niveles de riego, 3 tipos de suelo, 6 réplicas). La aplicación del riego fue hecha en forma de lluvia y la cantidad de agua empleada en cada riego se calculó de acuerdo a una superficie rectangular de la CBS, que excediera el área necesaria para los ensayos y extracción de muestra, a modo de reducir el efecto borde de los tratamientos de riego. El riego realizado simuló el primer evento de precipitación de la temporada estival. En cada una de las 90 muestras obtenidas se estimaron las siguientes variables respuesta:

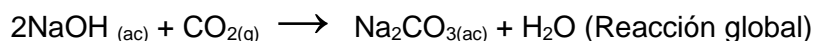
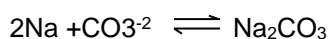
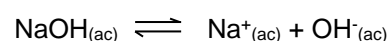
- **Producción de CO₂ (respiración):**

Para estimar la cantidad neta de dióxido de carbono producido por el balance entre respiración (emite CO₂ del suelo a la atmósfera) y fotosíntesis (absorbe CO₂ de la atmósfera al suelo), de las CBS se utilizó un método de captura del CO₂ atmosférico mediante una trampa de solución alcalina (NaOH), adaptado de distintos trabajos que utilizan esta técnica (Lackner et. al, 2004; Lackner, 2009; Keener et. al, 2001; Murphy, 2012). Este método consiste en la captura del gas por medio de una reacción de contacto con la solución alcalina.

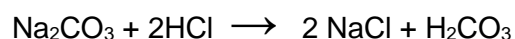
Disolución del CO₂:



Ionización del NaOH:



Una vez que ocurre la reacción y el CO₂ queda fijado en la solución alcalina, ésta es titulada con ácido clorhídrico. La cantidad de HCl necesario para neutralizar la solución alcalina puede relacionarse directamente con la cantidad de CO₂ que había en la muestra (Keener et al., 2001).



Una vez efectuado el riego en cada muestra se colocó una trampa de hidróxido de sodio de 10 ml en un frasco destapado, y se recubrió el área de la muestra y el frasco con una cámara cilíndrica transparente de plástico de 11,7 cm de diámetro, cubriendo así una superficie total de 108 cm² aproximadamente (fig.6). Luego de 4 horas la trampa fue retirada, tapada y al volver del campo se efectuó la titulación con HCl. También se valoraron blancos de NaOH (frascos tapados de NaOH), para estimar la cantidad de CO₂ producido, utilizando la siguiente ecuación:

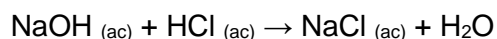


Figura 6: Cámara cilíndrica cubriendo trampa de NaOH

- **Fijación de Nitrógeno**

Para estimar la fijación de nitrógeno se utilizó un método basado en la reducción de acetileno (acetylen reduction assay o ARA). Este método se basa en la habilidad que tiene la enzima nitrogenasa para catalizar la reacción de reducción del N₂ a amonio NH₄⁺ (fijación de nitrógeno), y también la reducción del acetileno a etileno en la presencia de altos niveles de acetileno (Bergersen, 1980). El etileno producido es detectado por un cromatógrafo de gases, en donde se obtiene la actividad reductora de acetileno (ARA).

El gas acetileno es obtenido mediante la reacción entre carburo de calcio y agua:
 $\text{CaC}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_2\text{H}_2 + \text{Ca(OH)}_2$

Este gas es capturado y almacenado en bolsas plásticas para muestreo de gases para luego ser inyectado a la muestra deseada.

Se extrajeron muestras de los 3 tipos de suelo bajo los 5 distintos tratamientos de riego. De cada una de ellas, se extrajo un área de 5 cm² con ayuda de un tubo. Esta muestra fue colocada en un frasco de 10 ml que consta de una tapa perforada con un tapón de goma para poder realizar las inyecciones (fig.7). Luego de cada inyección se colocó silicona para minimizar las pérdidas de gases.



Figura 7: Frascos perforados con tapa de goma utilizados en el ensayo

A cada frasco se le retiró mediante una jeringa un determinado volumen de aire para poder inyectar luego el mismo volumen de acetileno, creando así una atmósfera de acetileno del 10%. Una vez hecha la inyección de acetileno, se dejó incubar por 4 horas y posteriormente se extrajo mediante jeringas una muestra de 2 ml de aire que fue colocada en recipientes especiales para hacer las mediciones. Estos recipientes también se cubrieron con silicona en la parte de la inyección y se almacenaron boca abajo con agua para minimizar intercambios de aire.

Se realizaron incubaciones en campanas cerradas sin suelo, a modo de control, para usar esos valores como blancos.

Las muestras fueron enviadas a Buenos Aires (laboratorio de Cromatografía de la Facultad de Ciencias Agrarias) para ser leídas en un cromatógrafo de gases que posee detector de ionización de llama. Una vez obtenido el dato de la cantidad de etileno producido se puede relacionar éste de manera proporcional a la cantidad de Nitrógeno fijado por las costras.

Al finalizar los ensayos de respiración y fijación de N, se recolectaron muestras de suelo, correspondientes al área cubierta por la campana de respiración, incluyendo las CBS, hasta 1 cm de profundidad. En estas muestras se realizaron las siguientes determinaciones, en laboratorio:

- **Nitrato:** En este estudio se midieron las concentraciones de NO_3^- como un indicador de los procesos de nitrificación y mineralización del nitrógeno. Las mismas se determinaron a través de espectrofotometría (HACH DR 2800) con el método de reducción de cadmio después de extraer el suelo con una solución extractora.

Composición de la solución extractora: (Meglioli et al., 2014):

| | |
|--------------------------------------|---------|
| CUSO ₄ 5 H ₂ O | 2.5 g |
| Ag ₂ SO ₄ | 0.15 g |
| BO ₃ H ₃ | 0.62 g |
| Agua destilada | 1000 ml |

- **Nitrógeno total:** Para esta determinación, suma del nitrógeno orgánico mas el amoniacal, se utilizo el método de Kjeldahl (McGill & Figueired,1993).
- **Fósforo:** La mayor parte del fósforo existente en el suelo no se encuentra disponible directamente para las plantas, ya que está en forma mineral insoluble, en forma orgánica o fuertemente adsorbido a la superficie de los coloides por medio de cationes tales como el calcio, hierro férrico y aluminio. La nutrición fosforada de las plantas se produce a través del ion fosfato disuelto en la solución del suelo. Este ion procede fundamentalmente de la solubilización de las formas minerales existentes o de la mineralización de las formas orgánicas. Es por ello, que para cuantificar este nutriente se utilizó un método para determinar el fosfato disponible en extractos de suelo por hidrólisis de cationes combinados empleando un buffer (NaHCO₃) para remover formas de fosfato de aluminio y de hierro por acción de la alta concentración de OH⁻. Luego de reaccionar con

molibdato de amonio se determinó mediante espectrofotometría el fosfato disponible. Composición del extracto de suelo: 4 gramos de suelo en 10 ml de 0,5M NaHCO₃. (Okalebo et al., 1993).

- **Materia Orgánica:** Fue analizada mediante calcinación a 430° C durante dos horas en mufla (Nelson & Sommers, 1996)

Los análisis estadísticos se realizaron mediante el entorno informático R (R Core Team, 2013), utilizando modelos lineales generalizados de efectos mixtos (nlme package, Pinheiro et al., 2013), asumiendo una distribución normal del error y considerando cada réplica como factor aleatorio, y el riego y tipo de suelo como factores fijos. Se evaluó el efecto de cada factor en cada una de las variables respuesta obtenidas, por medio de inferencia multimodelo (paquete MuMIn, versión 1.9.5, Barton, 2013). Este procedimiento evalúa el ajuste de distintos modelos, que consideran todas las combinaciones de factores fijos y sus interacciones, y selecciona el mejor modelo de acuerdo a los “pesos de Akaike” (w), basado en el Criterio de Información de Akaike para muestras pequeñas (AICc; Burham & Anderson, 2002), penalizando por el aumento de factores. De esta manera, los factores presentes en el mejor modelo obtenido con AIC y w , se interpretan como importantes para explicar la variabilidad de la variable respuesta. Por ejemplo, si el mejor modelo es el modelo nulo significa que ninguno de los factores tiene un efecto importante en las variables respuesta. Los posibles modelos a evaluar son los siguientes:

- Variable respuesta (función de) riego, tipo de suelo. Modelo interacción entre ambos factores (Riego:Tipo)
- Variable respuesta (función de) riego, tipo de suelo. Modelo aditivo entre los factores (Riego+Tipo)
- Variable respuesta (función de) riego.
- Variable respuesta (función de) tipo de suelo.
- Modelo nulo. Sin efecto de los factores.

Del mejor modelo obtenido (menor AIC y mayor w), se extrajeron los valores del coeficiente estadístico estimado con su respectivo p-valor, y se concluye la significancia de los distintos factores para cada variable respuesta.

7. Resultados obtenidos

En la tabla siguiente (tabla 1) se observan los parámetros obtenidos del análisis de inferencia multimodelo exponiendo el mejor modelo de ajuste para cada variable respuesta (mayor peso y menor AICc). Además, se presentan los parámetros obtenidos para el segundo mejor modelo de ajuste para poder realizar una comparación entre los mismos. La última columna (dAIC) indica la diferencia entre el ajuste de ambos modelos (AICc2-AICc1), considerando que un $dAIC > 2$ indica un mejor ajuste del modelo con menor AIC.

Tabla 1: Mejor modelo de ajuste obtenido mediante los parámetros arrojados por el análisis de inferencia multimodelo (peso (w) y AICc) para las distintas variables respuesta.

| Variable respuesta | Mejor Modelo de Ajuste | Peso (weight) | AICc | dAIC |
|-----------------------|------------------------|---------------|--------|------|
| Respiración | #1 Riego:Tipo | 0,867 | 682,1 | 3,7 |
| | #2 Riego | 0,13 | 685,8 | |
| Fijación de Nitrógeno | #1 Riego:Tipo | 0,997 | 1253,5 | 11,8 |
| | #2 Tipo | 0,003 | 1265,3 | |
| Nitrato | #1 Riego | 0,957 | -21,4 | 6,9 |
| | #2 Tipo | 0,031 | -14,5 | |
| Ntotal | #1 Tipo | 0,995 | 12 | 10,5 |
| | #2 Riego:Tipo | 0,005 | 22,5 | |
| Fósforo | #1 Tipo | 0,489 | 438,5 | 0,3 |
| | #2 Riego:Tipo | 0,482 | 438,8 | |
| Materia Orgánica | #1 Tipo | 0,998 | -208,7 | 13,2 |
| | #2 Riego:Tipo | 0,002 | -195,5 | |

De la tabla anterior (tabla 1) se observa como para todas las variables respuesta, excepto para el fósforo, el dAIC es mayor a dos por lo que se apoya la elección del primer modelo como mejor modelo de ajuste, que se hizo en base al peso (weight).

Para el caso puntual del fósforo se obtuvo un $dAIC < 2$, es decir la diferencia entre los dos modelos es muy baja. Analizando los pesos (weight) de los dos modelos (tabla 1), ocurre lo mismo, la probabilidad de que alguno de los modelos sea el mejor dentro del conjunto de modelos que se están comparando, es muy similar. Por esto, ambos explicarían los datos de una manera similar. En este caso, como el primer modelo (fósforo en función de tipo de suelo) es el más simple, es el que se elige como mejor modelo de ajuste.

- **Producción de CO₂ (respiración):**

La variable respuesta respiración indicó una mayor producción de carbono (mgC/m²h) a medida que aumenta la dosis de riego para los tres tipos de suelo (fig.8). Excepto en el segundo tratamiento de riego (1mm) para líquenes y suelo desnudo, en el cual la media experimentó una baja con respecto al anterior, los demás tratamientos siempre aumentaron su valor de media con respecto al anterior. Si bien los datos presentan una alta variabilidad, las costras con predominancia de musgos arrojaron una mayor producción, con valores de media de 28 mgC/m²h y 37 mgC/m²h, para los dos últimos tratamientos de riego respectivamente. Para estos mismos tratamientos de riego (5mm y 10mm) las muestras de suelo desnudo presentaron valores de media menores: 18 mgC/m²h y 33 mgC/m²h, respectivamente. En el caso de los líquenes se presentaron los menores valores de media para los dos últimos tratamientos: 15 mgC/m²h y 22,3 mgC/m²h respectivamente.

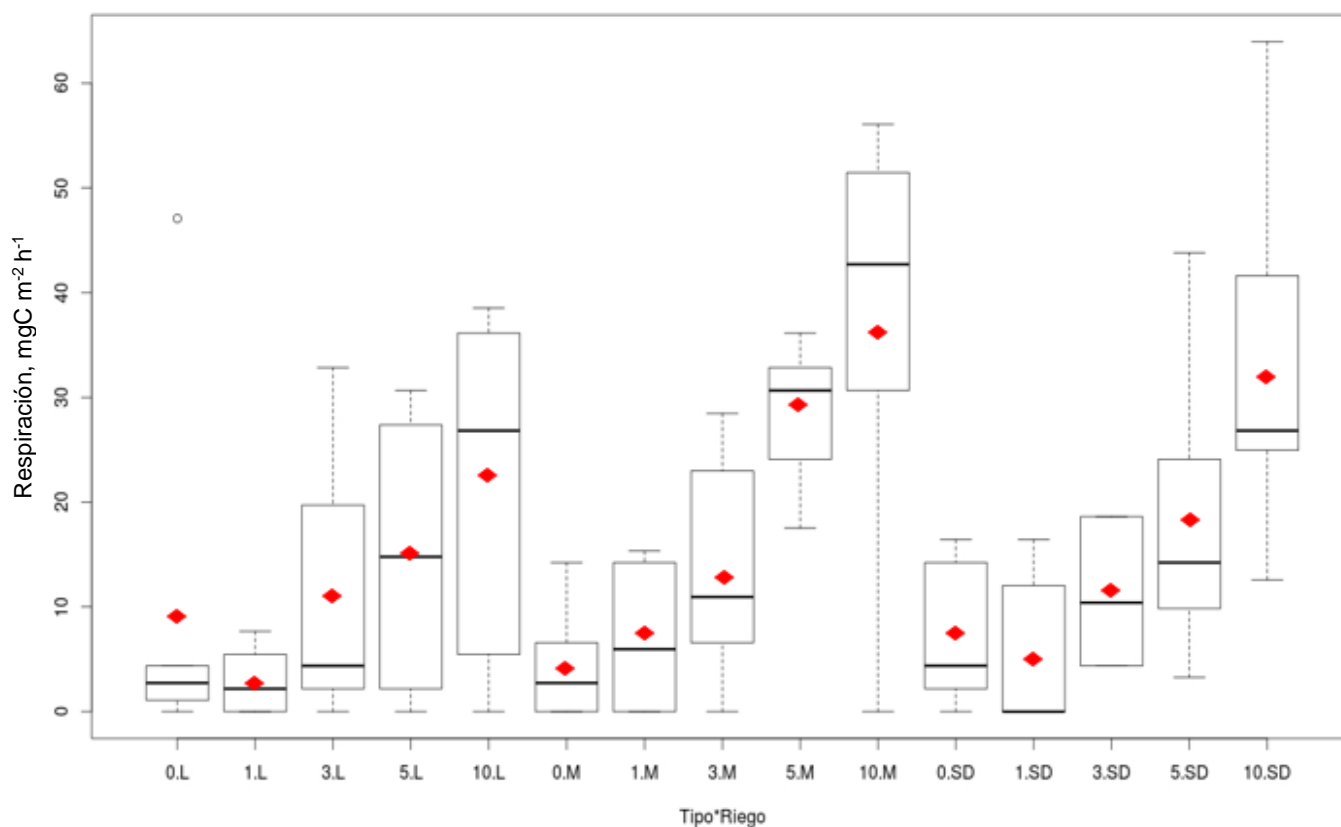


Figura 8: Diagrama de caja mostrando los miligramos de carbono por metro cuadrado por hora producidos por respiración por los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm). A medida que aumenta la dosis de riego aumentan la media de los miligramos de carbono producidos, mostrando una tendencia mayor para el tipo de suelo musgo con respecto a los otros dos. Referencias: Media (♦); mediana (—); valores atípicos (°).

El mejor modelo de ajuste para la variable producción de dióxido de carbono (respiración) es aquel que considera la interacción riego:tipo como efecto fijo, con un peso de 0.867 (tabla 1). Ambos factores, en conjunto, explican la variabilidad de los datos, pero solo el efecto del riego explicaría con significancia estadística la producción de CO₂ por parte de las costras (p-valor<0,0001) (fig.9). El coeficiente estadístico indica una mayor respuesta para el efecto del riego, y para líquenes y musgos muestra una tendencia de respuesta diferente al riego, aunque no significativa (tabla 2).

Tabla 2: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable respiración con los factores de efectos fijos riego y tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo). Las variables significativas se encuentran marcadas en negrita.

| Variable | Coeficiente | D.E | p-valor |
|--------------|-----------------|-----------------|---------------|
| Intercepto | 4.078636 | 3.942078 | 0.3040 |
| Riego | 2.813254 | 0.516329 | 0.0000 |
| TipoL | 1.785722 | 3.794224 | 0.6392 |
| TipoM | 0.790435 | 3.794224 | 0.8355 |
| Riego:TipoL | -1.175892 | 0.730199 | 0.1113 |
| Riego:TipoM | 0.670149 | 0.730199 | 0.3615 |

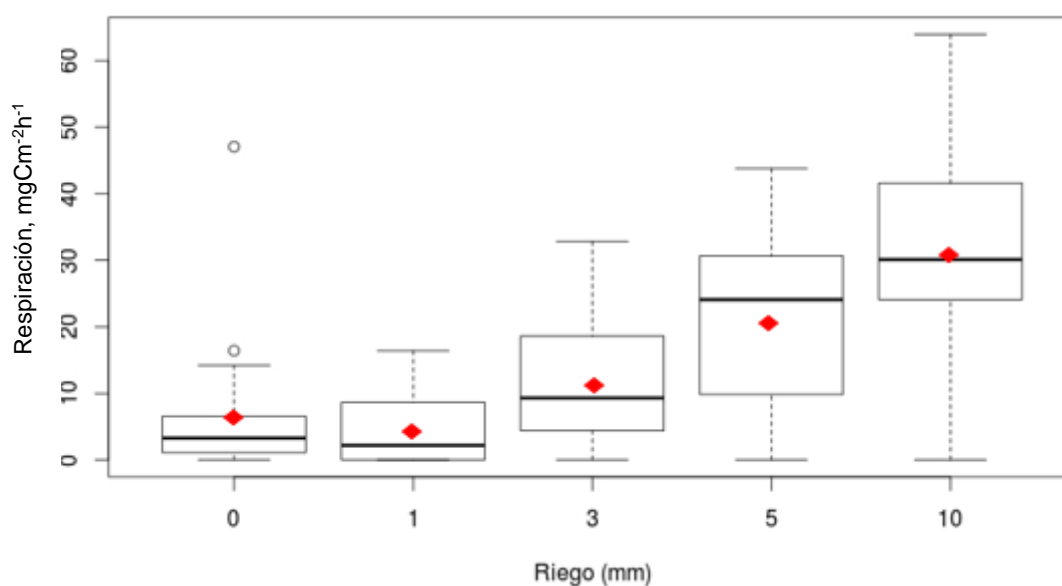


Figura 9: Diagrama de caja mostrando los miligramos de carbono por metro cuadrado por hora producidos por respiración bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm) sin influencia del tipo de suelo. Mayores valores de media a medida que aumenta la dosis de riego. Referencias: Media (◆); mediana (—); valores atípicos (○).

▪ Fijación de Nitrógeno:

La variable respuesta fijación de nitrógeno, expresada en nanomoles de etileno producidos por metro cuadrado por hora, indicó una mayor tendencia de producción por parte de los musgos y líquenes con respecto a las muestras de suelo desnudo (fig.10). Si se analizan los valores de las medias, para el caso de los líquenes, la media superó los 500 nmol/m²h en el último tratamiento (10 mm) y en el tercero (3 mm). Lo mismo ocurrió con musgos, en el tercer y cuarto tratamiento de riego (3 y 5mm). Mientras que para las muestras de suelo desnudo los valores de la media siempre se mantuvieron por debajo de los 470 nmol/m²h para todos los tratamientos. El efecto del riego no se evidencia muy claramente, aunque puede distinguirse una mayor tendencia de producción en los tres últimos tratamiento de riego (3, 5 y 10 mm) con respecto a los otros dos (0 y 1 mm).

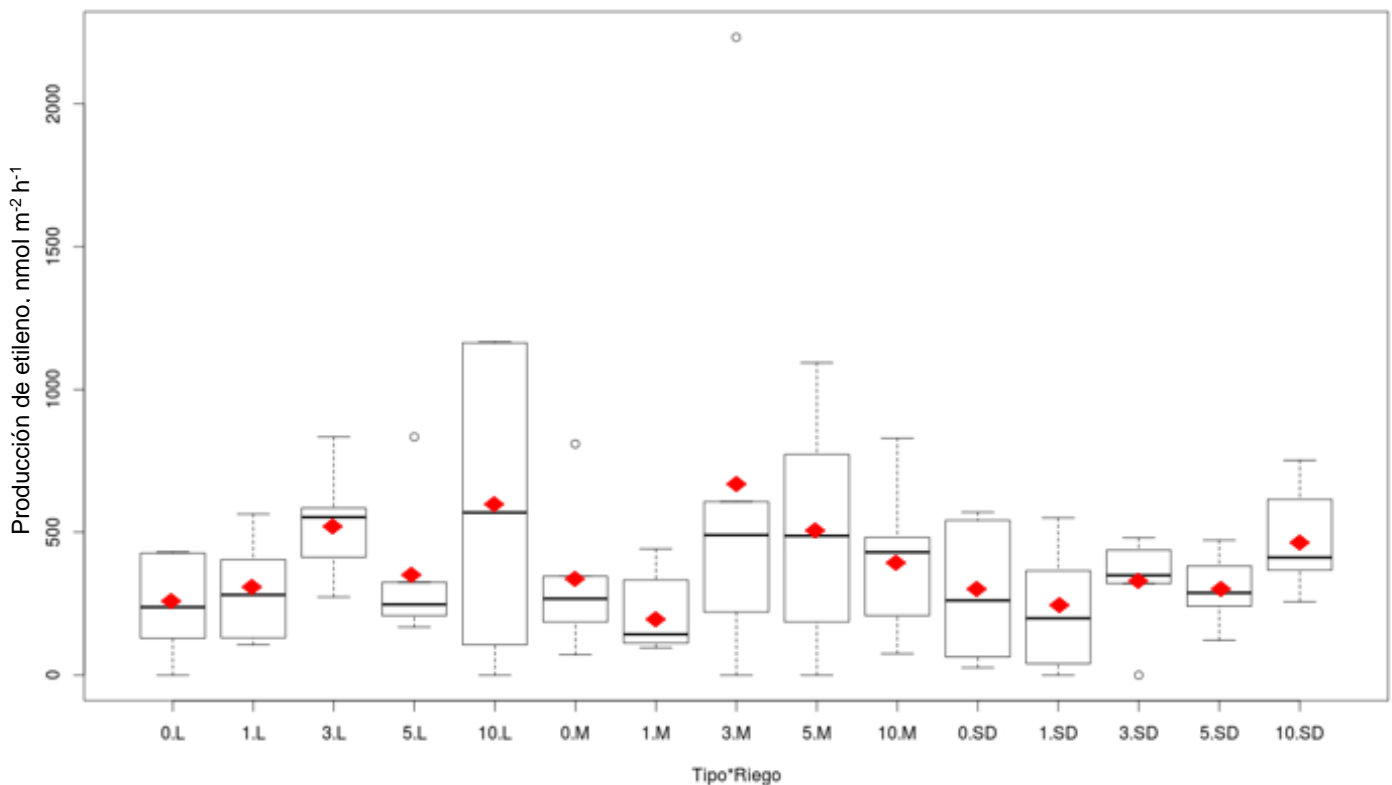


Figura 10: Diagrama de caja mostrando los nanomoles de etileno producidos por metro cuadrado por hora por los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm). Influencia del riego en los últimos tratamientos. Musgos y líquenes en general, valores de media superiores a suelo desnudo. Referencias: Media (♦); mediana (—); valores atípicos (°).

El mejor modelo de ajuste para la variable fijación de nitrógeno es aquel que considera la interacción riego:tipo como efecto fijo, con un peso de 0.997 (tabla 1). Si bien el modelo de interacción es el más adecuado, no arrojó significancia estadística ninguna de las variables. El valor del coeficiente estimado para musgos es el mayor, pero con una alta desviación estándar, por lo que no habría diferencias significativas (tabla 3). La interacción sugiere una respuesta distinta de líquenes y musgos al riego, dado por el distinto signo de las interacciones.

Tabla 3: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable fijación de nitrógeno con los factores de efectos fijos riego y tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo). Las variables significativas se encuentran marcadas en negrita.

| Variable | Coeficiente | D.E | p-valor |
|-----------------|--------------------|------------|----------------|
| Intercepto | 243.15580 | 87.10147 | 0.0066 |
| Riego | 20.48391 | 16.37912 | 0.2148 |
| TipoL | 42.25226 | 120.36144 | 0.7265 |
| TipoM | 134.46174 | 120.36144 | 0.2673 |
| Riego:TipoL | 10.09721 | 23.16357 | 0.6641 |
| Riego:TipoM | -8.07028 | 23.16357 | 0.7285 |

- **Nitrato:**

En el caso de la variable respuesta nitrato, expresada en microgramos de NO_3^- por gramo de suelo, se observa una influencia marcada del riego para los tres tipos de suelo (fig.11). Se observa un comportamiento entre los distintos tipos de suelo muy similar. El valor de la media del segundo tratamiento de riego (1mm) experimentó una baja con respecto a la del primero (0mm) en general para todos los tipos de suelo, extendiéndose esta baja hasta el tercer tratamiento (3mm), en el caso de líquenes y suelo desnudo. Luego de esta baja, los valores de media ascendieron a medida que aumentaba la dosis de riego alcanzando valores mayores que los tratamientos anteriores. En los dos últimos tratamientos (5 y 10 mm), suelo desnudo presentó los mayores valores de media (3,24 $\mu\text{gNO}_3^-/\text{g}$ y 3,84 $\mu\text{gNO}_3^-/\text{g}$ respectivamente) seguido de los musgos con medias de 2,31 $\mu\text{gNO}_3^-/\text{g}$ y 3,39 $\mu\text{gNO}_3^-/\text{g}$ respectivamente, y por último los líquenes con medias de 2,01 $\mu\text{gNO}_3^-/\text{g}$ y 2,62 $\mu\text{gNO}_3^-/\text{g}$, respectivamente.

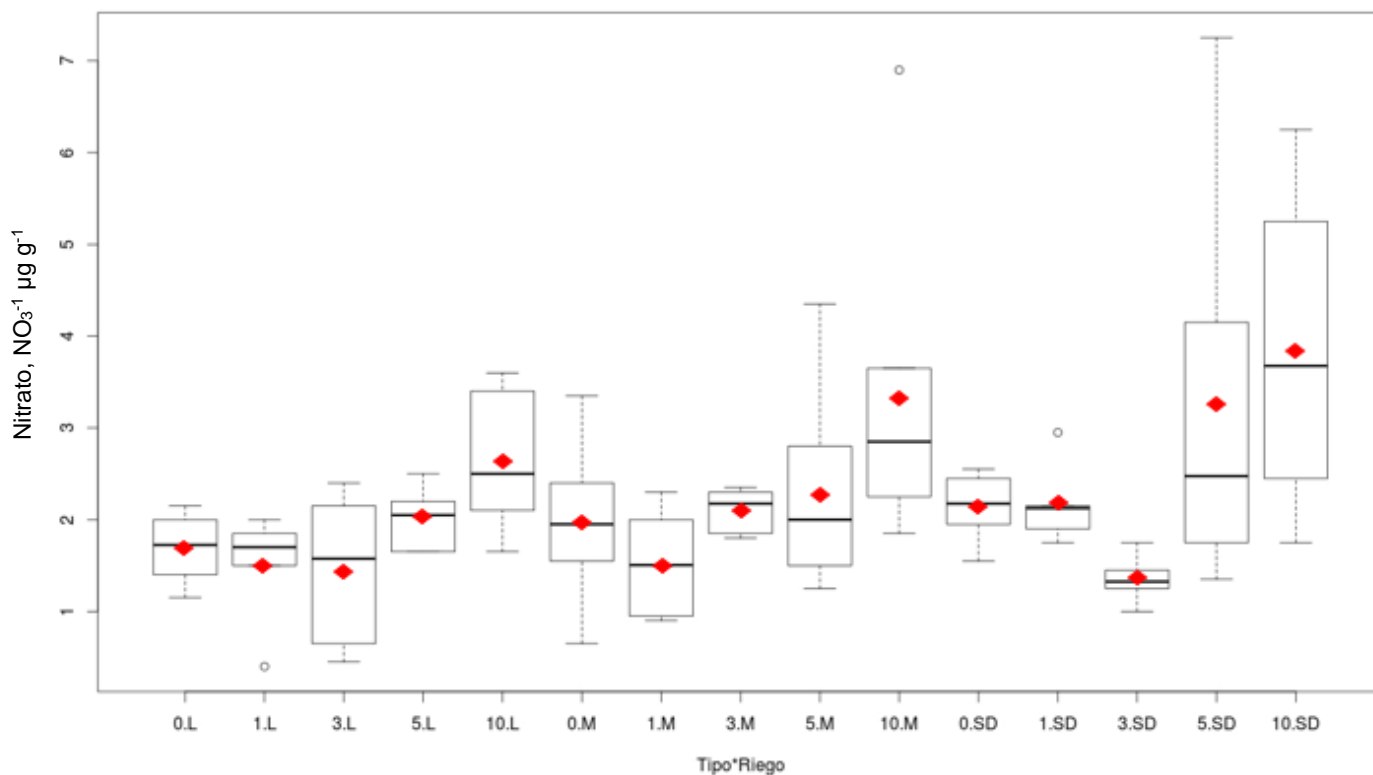


Figura 11: Diagrama de caja mostrando los microgramos de nitrato presentes por gramo de suelo analizado en los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm). Influencia del riego. Tendencia en suelo desnudo con medias ligeramente más altas. Referencias: Media (♦); mediana (—); valores atípicos (°).

El mejor modelo al que se ajusta la variable nitrato es aquel que incluye solo al efecto fijo riego, con un peso de 0.957 (tabla 1). De acuerdo a la inferencia multimodelo, la dosis de riego tiene un efecto significativo ($p\text{-valor} < 0.0001$) en los miligramos de nitrato por gramo de suelo presentes en la muestra (fig.12, tabla 4).

Tabla 4: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable nitrato con el factor de efecto fijo riego, en comparación con el intercepto (suelo desnudo). Las variables significativas se encuentran marcadas en negrita.

| Variable | Coeficiente | D.E | p-valor |
|--------------|------------------|-------------------|---------------|
| Intercepto | 1.2521782 | 0.05060798 | 0.0000 |
| Riego | 0.0262712 | 0.00970923 | 0.0000 |

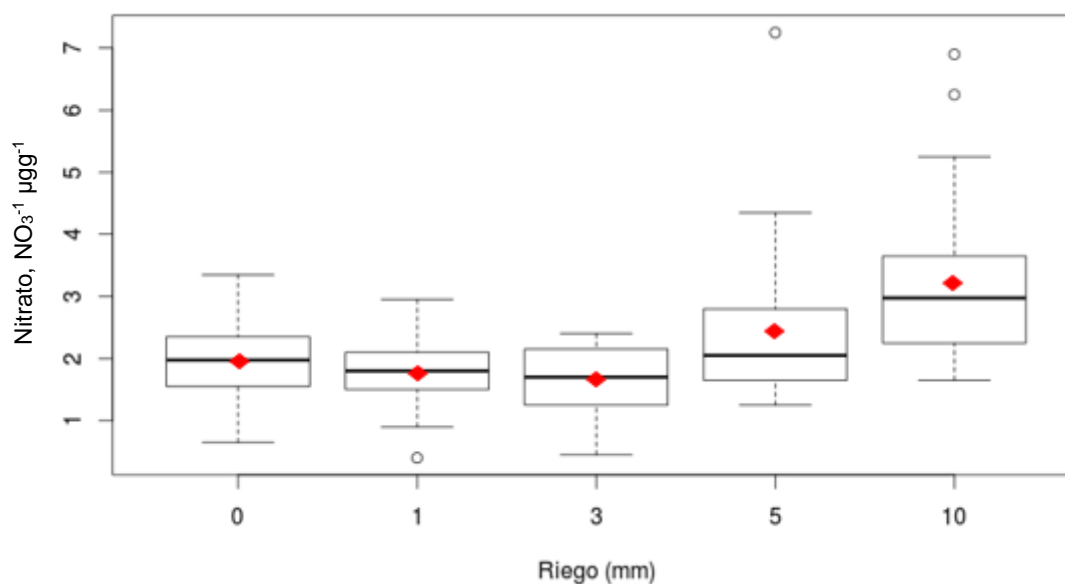


Figura 12: Diagrama de caja mostrando los microgramos de nitrato presentes por gramo de suelo analizado bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm) sin influencia del tipo de suelo. Influencia del riego, exhibiendo mayores valores de media en los últimos tratamientos. Referencias: Media (♦); mediana (—); valores atípicos (°).

- **Nitrógeno total:**

La variable respuesta nitrógeno total, determinado mediante el método Kjeldahl y expresado en porcentaje, evidenció una diferencia marcada entre las muestras de suelo con predominancia de musgos en comparación con las otras dos (fig.13). Si bien los datos presentan una alta variabilidad, para el caso de los musgos, la media tomó valores mayores a 0,15% para todos los tratamientos, a excepción del tercero (3mm). En cambio, para líquenes y suelo desnudo los valores de la media se mantuvieron cercanas al 0,1% en casi todos los tratamientos. La influencia del riego no se observa muy marcada, ya que las medias de los tratamientos dentro del mismo tipo de suelo fueron similares.

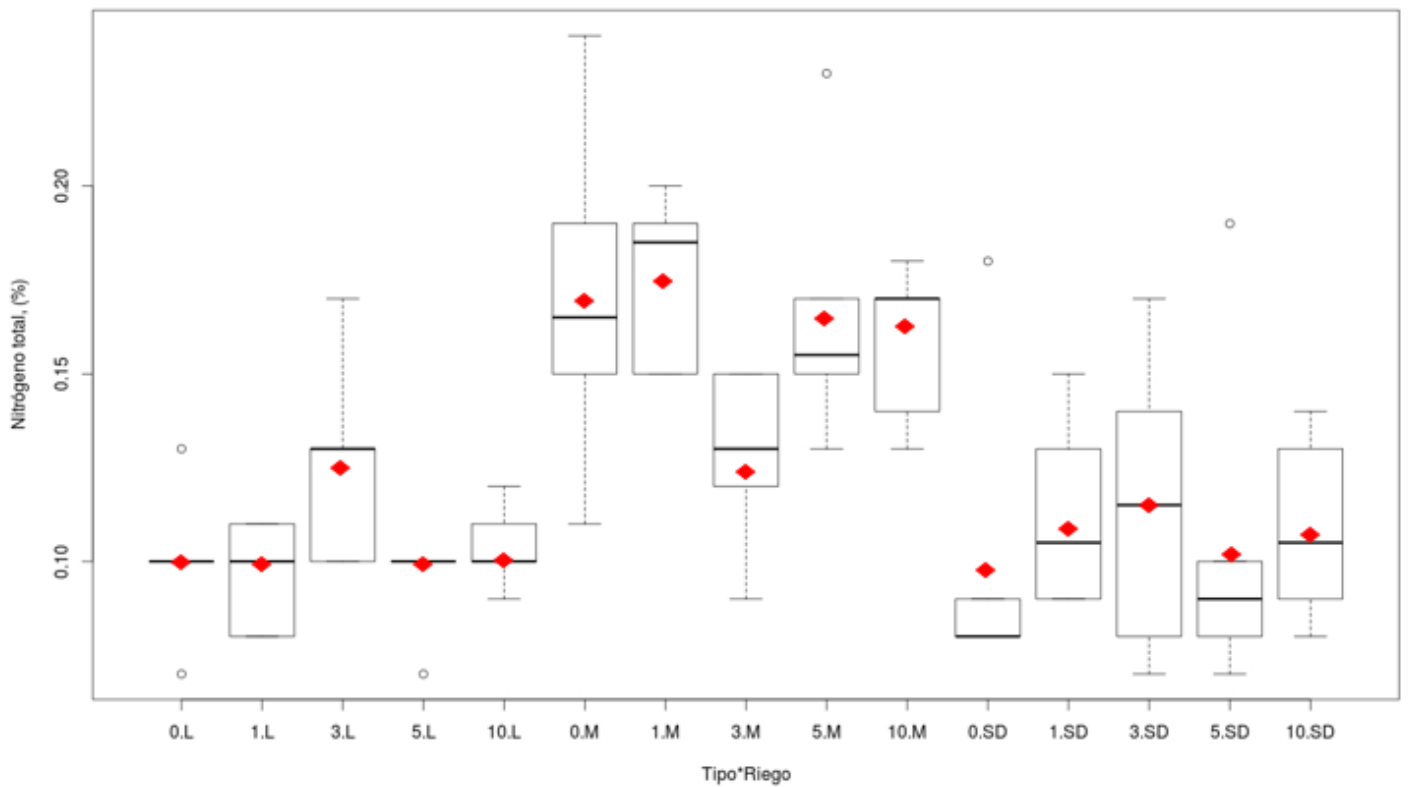


Figura 13: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de nitrógeno total presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquén; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm). Musgos mayores porcentajes que suelo desnudo y líquenes. No se observa una clara influencia del riego. Referencias: Media (◆); mediana (—); valores atípicos (○).

El mejor modelo de ajuste para la variable nitrógeno total es aquel que incluye solo al efecto fijo tipo de suelo, con un peso de 0.995 (tabla 1). Existen diferencias altamente significativas entre el porcentaje de nitrógeno total presente en las muestras de suelo desnudo (intercepto) de aquellas muestras de suelo con predominancia de musgos ($p\text{-valor} < 0.001$) (tabla 5, fig.14). El valor del coeficiente estadístico estimado denota una mayor respuesta para el tipo de suelo con predominancia de musgos (tabla 5).

Tabla 5: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable nitrógeno total con el factor de efecto fijo tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo). Las variables significativas se encuentran marcadas en negrita.

| Variable | Coeficiente | D.E | p-valor |
|--------------|------------------|-------------------|---------------|
| Intercepto | 0.7250316 | 0.04744796 | 0.0000 |
| TipoL | -0.0015053 | 0.05821271 | 0.9794 |
| TipoM | 0.4218795 | 0.05821271 | 0.0000 |

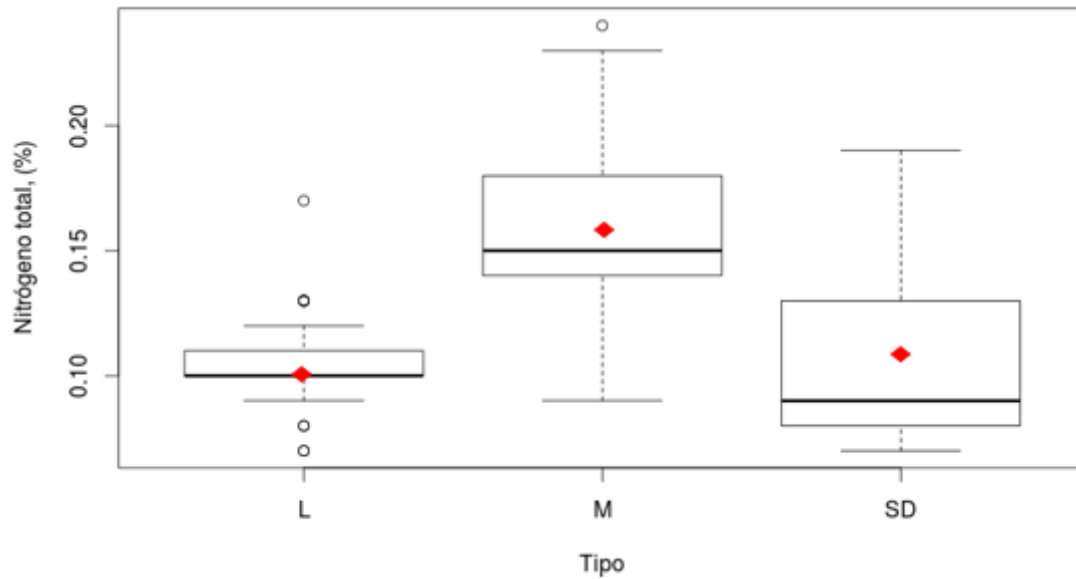


Figura 14: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de nitrógeno total presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquenes; M: Musgos; SD: Suelo Desnudo), sin influencia del riego. Musgos mayores porcentajes que suelo desnudo y líquenes. Referencias: Media (◆); mediana (—); valores atípicos (○).

- **Fósforo:**

La variable respuesta fósforo, expresado como miligramos de fosfato (PO_4^{-3}) presentes por gramo de suelo analizado, exhibió un mayor contenido de fosfatos en las muestras de suelo donde predominan líquenes y musgos, en comparación con las muestras de suelo desnudo (fig.15). Los valores de media para el caso de los líquenes se mantuvieron por encima de los $4,5 \text{ mgPO}_4^{-3}/\text{g}$ en todos los tratamientos de riego, mientras que en suelo desnudo sólo el último tratamiento de riego arrojó una media mayor a ese valor. Para el caso de los musgos, la media se mantuvo por encima de los $5,5 \text{ mg PO}_4^{-3}/\text{g}$ en los tres primeros tratamientos, luego se observa una baja en los tratamientos siguientes (5mm y 10 mm) llegando a medias cercanas a los $3 \text{ mg PO}_4^{-3}/\text{g}$. Dentro de cada tipo de suelo, el efecto del riego presenta fluctuaciones sin seguir un patrón de aumento a medida que aumenta la dosis de riego.

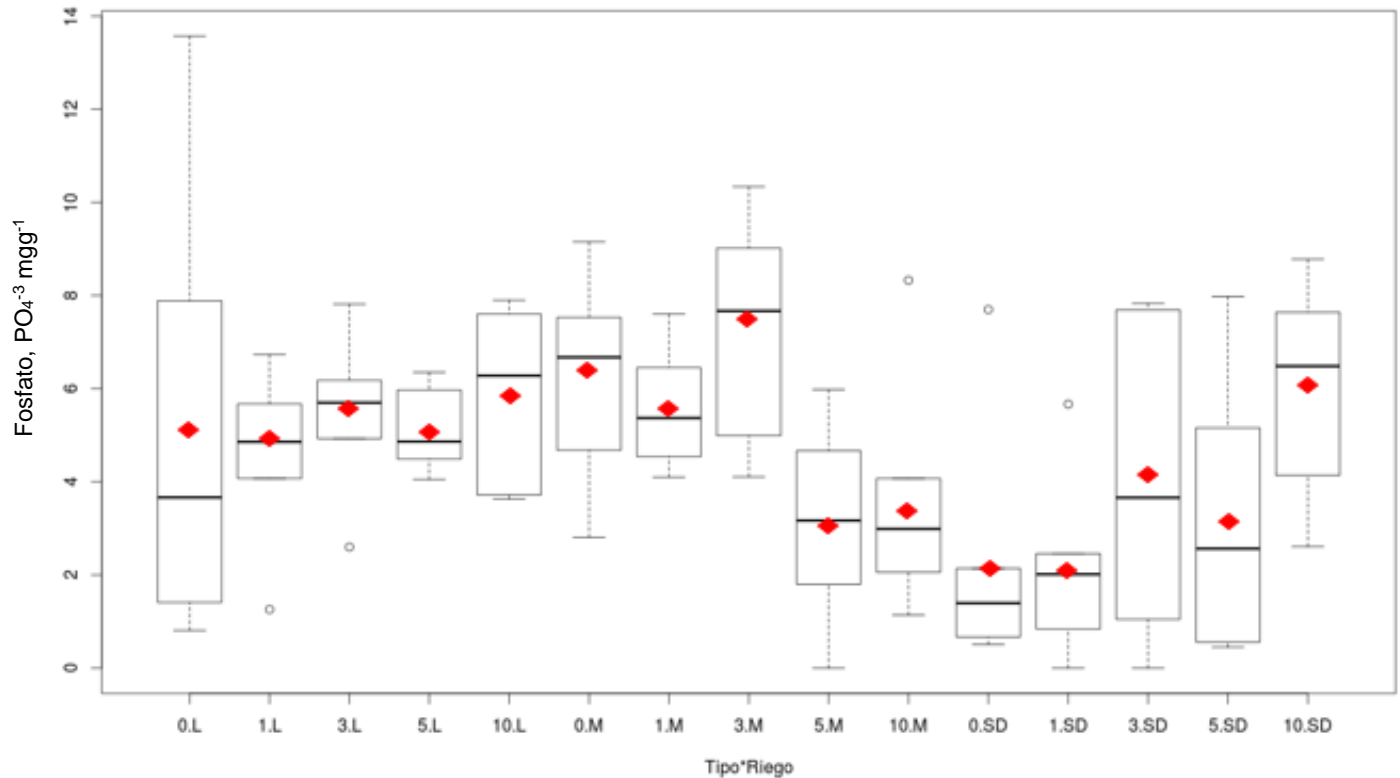


Figura 15: Diagrama de caja mostrando los miligramos de fosfato presentes por gramo de suelo en la muestra analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm.). Mayores valores de media en muestras con predominancia de líquenes y medianamente en musgos, a comparación de suelo desnudo. Leve influencia del riego, con fluctuaciones. Referencias: Media (◆); mediana (—); valores atípicos (○).

El mejor modelo de ajuste para la variable fósforo es aquel que incluye solo al efecto fijo tipo de suelo, con un peso de 0.489, seguido del modelo de interacción riego:tipo con un peso muy similar: 0.482 (tabla 1). Si bien el modelo con el factor fijo tipo de suelo fue el de mayor peso, ninguna de las variables arrojó significancia estadística (tabla 6). Las muestras de suelo con predominancia de líquenes, con el menor p-valor y el mayor coeficiente estadístico (tabla 6), serían las que más se diferencian de las de suelo desnudo (intercepto) (fig.16), pero aun así no habrían diferencias estadísticamente significativas.

Tabla 6: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable fósforo con el factor de efecto fijo tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo). Las variables significativas se encuentran marcadas en negrita.

| Variable | Coeficiente | D.E | p-valor |
|------------|-------------|-----------|---------|
| Intercepto | 3.537333 | 0.4869713 | 0.0000 |
| Tipo L | 1.709000 | 0.6886814 | 0.0151 |
| TipoM | 1.633333 | 0.6886814 | 0.0201 |

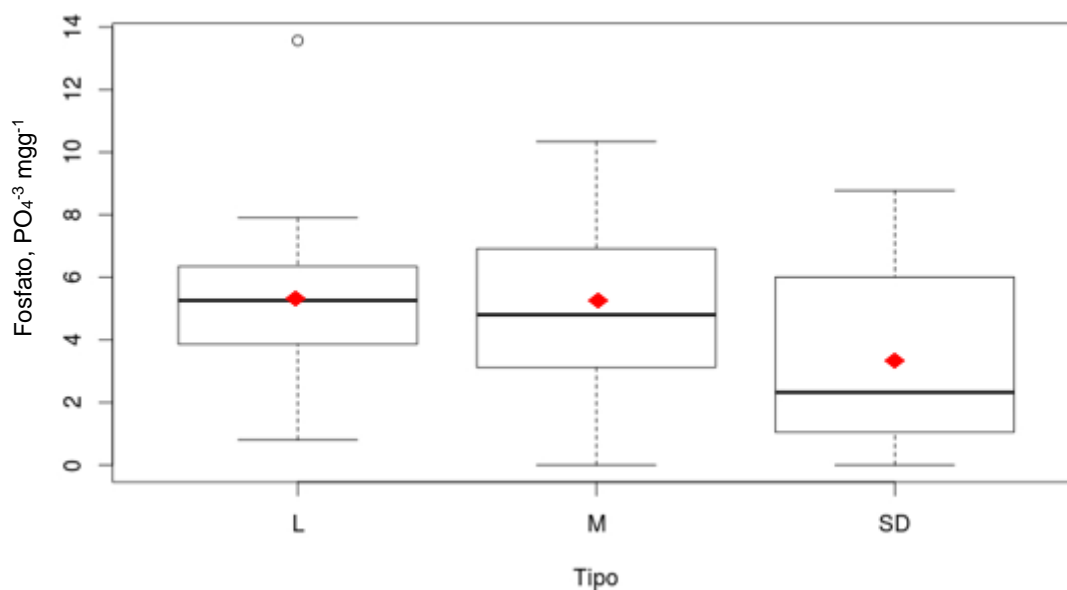


Figura 16: Diagrama de caja mostrando los miligramos de fosfato presentes por gramo de suelo en la muestra analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo), sin influencia del riego. Mayor contenido de fosfatos en muestras con predominancia de líquenes y medianamente en musgos, a comparación de suelo desnudo. Referencias: Media (♦); mediana (—); valores atípicos (°).

▪ **Materia Orgánica:**

La variable materia orgánica, obtenida por calcinación y expresada en porcentaje, manifestó mayores valores para la muestras de suelo con predominancia de musgos con valores de media superiores al 5% (fig.17). En contraste, para muestras de suelo con predominancia de líquenes y suelo desnudo estos valores fueron más bajos, con valores de media del 4% o menores. El efecto de riego no se visibiliza tan acentuadamente, ya que dentro de los tres tipos de suelo no se observa un patrón de crecimiento claro a medida que aumenta la dosis de riego, si no que las medias se mantienen muy cercanas o, hasta en el algunos casos, disminuyen al aumentar el riego.

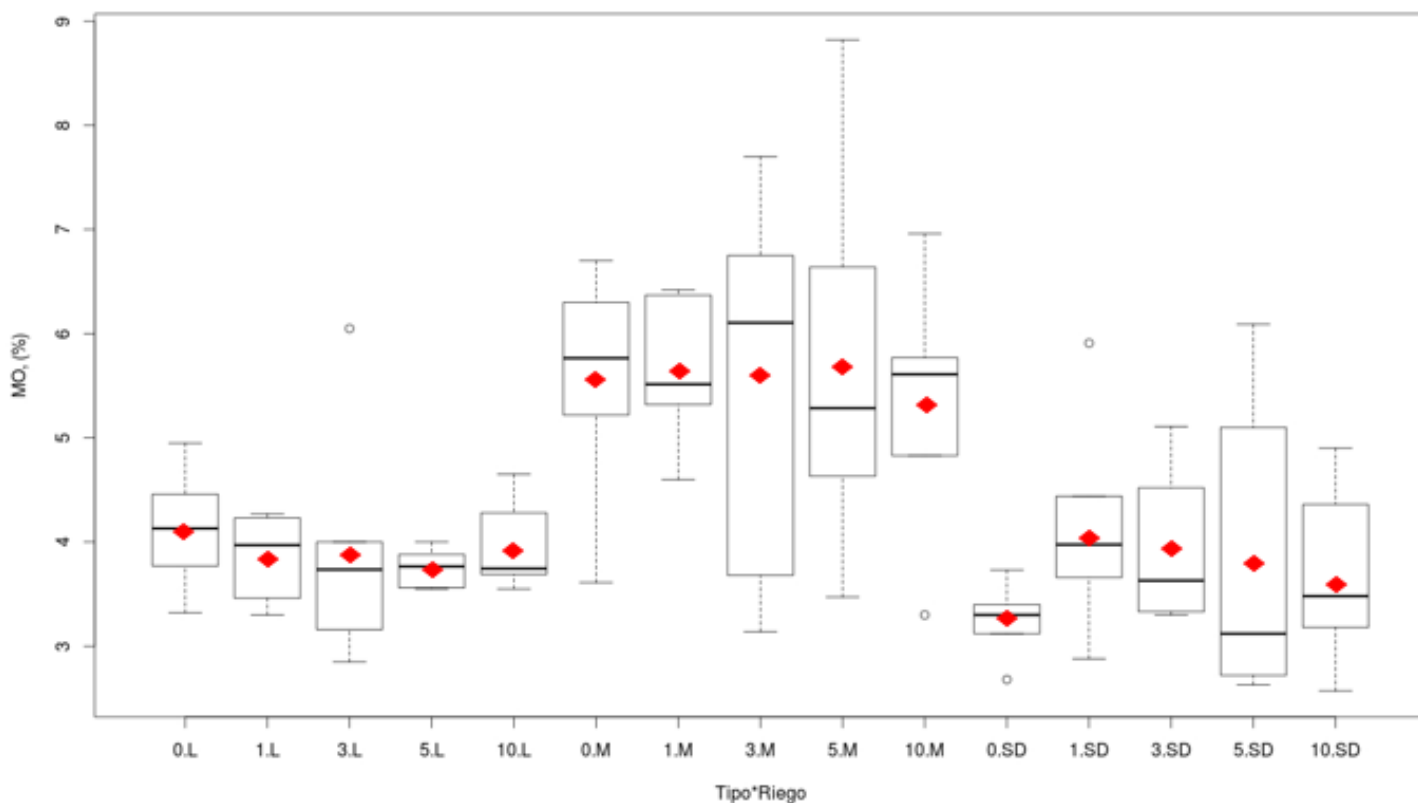


Figura 17: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de materia orgánica presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo) bajo los diferentes tratamientos de riego (0, 1, 3, 5 y 10 mm.). Mayor promedio en musgos. Medias similares entre los tratamientos de riego. Referencias: Media (♦); mediana (—); valores atípicos (°).

El mejor modelo de ajuste para la variable materia orgánica es aquel que incluye solo al efecto fijo tipo de suelo, con un peso de 0.997 (tabla 1). Aquellas muestras donde predominan los musgos se manifiestan estadísticamente significativas en comparación con el intercepto (suelo desnudo), con un p-valor < 0.0001 (tabla 7). Una mayor respuesta es evidenciada por este tipo de suelo (tipo M) debido a que presenta un valor de coeficiente estadístico estimado mayor (tabla 7, fig. 18)

Tabla 7: Coeficiente estimado y desviación estándar (D.E.) para la variable materia orgánica con el factor de efecto fijo tipo, en comparación con el intercepto (suelo desnudo). Las variables significativas se encuentran marcadas en negrita.

| Variable | Coeficiente | D.E | p-valor |
|--------------|------------------|-------------------|---------------|
| Intercepto | 0.7439036 | 0.01180695 | 0.0000 |
| TipoL | 0.0240844 | 0.01669755 | 0.1530 |
| TipoM | 0.1158219 | 0.01669755 | 0.0000 |

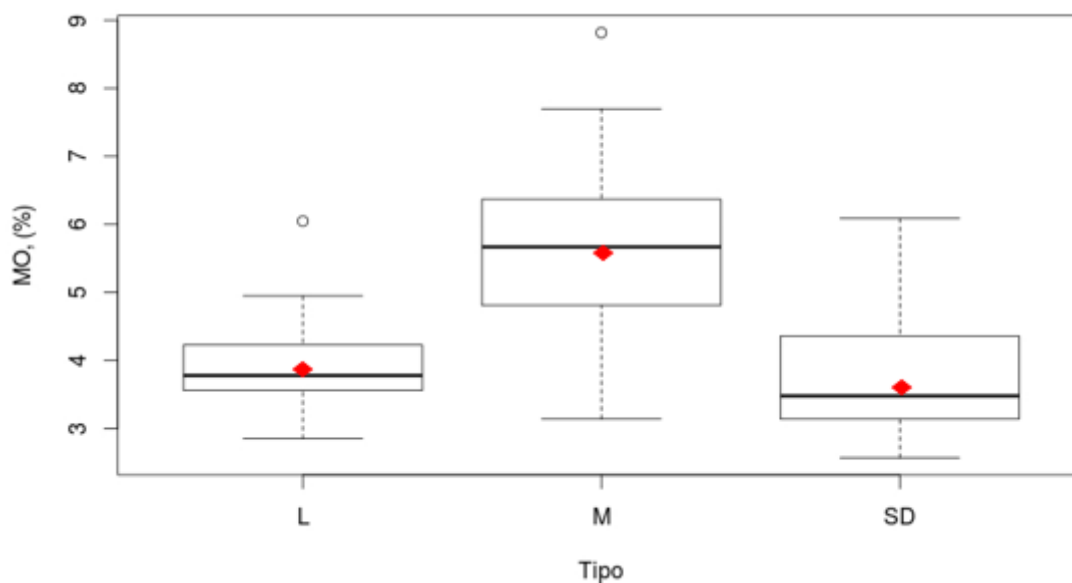


Figura 18: Diagrama de caja mostrando el porcentaje de materia orgánica presente en la muestra de suelo analizada para los distintos tipos de suelo (L: Líquen; M: Musgo; SD: Suelo Desnudo), sin influencia del riego. Mayor porcentaje en musgos. Referencias: Media (◆); mediana (—); valores atípicos (○).

8. Discusión

▪ Producción de CO₂ (respiración):

Para esta variable, si bien el mejor modelo de ajuste arrojado mediante los índices de ajuste (AICc y w, tabla 1), fue el modelo de interacción Riego:Tipo, solo el efecto del riego explicaría con significancia estadística la producción de CO₂. Al menos con este estudio, posiblemente debido a la variabilidad de los datos, los resultados solo mostrarían una tendencia influyente del riego para esta variable (fig.9), pero sin poder hacer una clara diferencia entre los diferentes tipos de suelo.

Utilizando éste método de captura del CO₂ atmosférico mediante una trampa de solución alcalina (NaOH), se pudo medir el intercambio neto de este gas en el suelo (incluyendo la respiración y/o la absorción de carbono por el suelo), arrojando resultados similares a estudios realizados en zonas áridas de Colorado en Estados Unidos (Bowling et al., 2011). En este estudio y otros estudios previos, se encontró que en suelos con presencia de CBS, las tasas de fotosíntesis neta y respiración son fuertemente dependientes de la humedad (Bowling et al., 2011; Cable & Huxman, 2004; Lange, 2002, 2003a, 2003b; Lange et al., 1998), incluyendo algunos estudios de campo a corto plazo (Thomas & Hoon, 2010; Thomas et al., 2008; Wilske et al., 2008). Las cámaras utilizadas para el ensayo en el campo pueden haber tenido un efecto en la temperatura dentro de la misma, aumentándola y en consecuencia, afectado la actividad de distintos

microorganismos, fomentando la respiración en todos los tipos de suelo, y posiblemente inhibiendo diferencialmente distintos organismos.

- **Fijación de Nitrógeno:**

Para esta variable, nuevamente, si bien el mejor modelo de ajuste designado mediante los índices de ajuste (AICc y w, tabla 1), fue el modelo de interacción Riego:Tipo, al no presentar ninguno de los factores una significancia estadística, no podría atribuirse la variabilidad a un solo factor.

Estudios realizados con el mismo método (Acetylen reduction essay o ARA) en ecosistemas áridos de suroeste de África (Aranibar et al., 2003), mostraron valores promedio similares en la producción de etileno para suelos con presencia de CBS. En el caso de las muestras con ausencia de CBS, en el estudio de Aranibar et al. (2003), las diferencias con respecto a los suelos con presencia de CBS si fueron significativas, probablemente debido a que las incubaciones en dicho estudio se realizaron durante 48 horas. El tiempo de incubación de las muestras en este estudio puede no haber sido suficiente para activar los mecanismos de fijación de N. Además, en este estudio, si bien aquellas muestras en donde no existía la presencia de CBS, fueron llamadas “suelo desnudo”, las mismas puede haber arrastrado restos de plantas, hojarasca o pequeñas unidades vegetales que pueden haber afectado la medición.

Wu et al. (2009) en un estudio realizado en el desierto del noroeste de China, encontró diferencias para esta variable de acuerdo a la especie dominante de la CBS: costras dominadas por cianobacterias fueron las que presentaron mayores tasas de fijación, seguido por aquellas donde predominaban los líquenes y por último, la CBS dominada por musgos fue la que evidenció menores tasas de fijación. Su et al., (2011), también en zonas áridas del norte de China estudió la actividad de la enzima nitrogenasa en respuesta a precipitaciones simuladas y encontró que costras de cianobacterias presentaron la tasa de actividad mayor, seguida por los líquenes y por último los musgos. Al ser las costras de cianobacterias los primeros colonizadores en zonas desérticas, éstas podrían ser las principales mediadoras en el proceso de fijación de Nitrógeno (Su et al., 2011). En cambio, Barger (2003) y Belnap et al. (2008) encontraron que las costras más evolucionadas (líquenes y musgos) aportan mayor cantidad de N a los suelos que las costras de cianobacterias. En nuestro sitio de estudio no se observaron costras dominadas por cianobacterias, probablemente la falta de disturbios por casi 40 años consecutivos puede haber favorecido la formación de CBS de líquenes y musgos. Además, el buen estado de conservación de los suelos de Ñacuñán puede favorecer la presencia y actividad de otros microorganismos fijadores de N de vida libre, en suelos desnudos.

- **Nitrato:**

En el caso de la variable respuesta nitrato, el mejor modelo de ajuste seleccionado mediante los índices de ajuste (AICc y w, tabla 1) fue aquel que consideraba al riego como efecto fijo. Este efecto si tuvo significancia estadística, pudiendo diferenciar el comportamiento de las muestras según el tratamiento de riego al que fueron sometidas, sin distinción entre el tipo de suelo presente (fig.12).

La baja en la concentración de este ion que se observa en el tercer tratamiento de riego (fig.11) puede deberse a una disolución del mismo que hace que la cantidad de nitrato en suelo descienda levemente. Luego, con pulsos mayores (5mm y 10 mm) la concentración del mismo aumenta, mostrando un posible proceso de nitrificación. Para el caso de las muestras de suelo desnudo, en los últimos dos tratamientos de riego, si bien los valores muestran una alta variabilidad, son mayores que para los otros dos tipos de suelo, con medias mayores a los 3 mg/g de suelo analizado. Esto puede deberse a la presencia de nitrato que no está siendo consumido ni utilizado por otro organismo y se almacena en el suelo. Con menores abundancias de microorganismos y la ausencia de musgos y líquenes en estas muestras, el nitrato no se incorporaría o inmovilizaría como podría ocurrir ante la presencia de CBS. Luego, ante un evento de precipitaciones, siendo ésta una zona con suelos predominantemente arenosos, habría una mayor movilidad vertical de estos nitratos almacenados, favoreciendo el lixiviado de los mismos (Aranibar et al., 2011). Cuando la pérdida por lixiviación es grande el riesgo radica en que puede llegar a perderse por fuera de la zona de aprovechamiento de la vegetación existente.

Estudios similares en el desierto de Arizona, Estados Unidos, plantean que debido a la alta movilidad de los iones de NO_3^- , y la menor incorporación por parte de las plantas, hace que éstos sean más afectados por el riego y la disponibilidad de humedad que por la presencia de costras biológicas (Veluci et al., 2006). En este mismo estudio, encontraron diferencias significativas entre muestras de suelo con presencia de líquenes en comparación con las de suelo desnudo y musgos, planteando que los líquenes son los que tienen un mayor efecto en la inmovilización del nitrato que de otro modo sería lixiviado a través del suelo arenoso. En otros estudios se plantea que la nitrificación potencial es considerablemente menor bajo suelos dominados por la CBS en comparación con áreas de suelo desnudo, indicando que la CBS podría inhibir la nitrificación (Castillo-Monroy & Maestre, 2011).

Las concentraciones encontradas para este ion en el presente estudio se asemejan a otras investigaciones realizadas en zonas controladas del desierto del monte (Meglioli et al., 2014; Aranibar et al., 2011) y en zonas áridas de Arizona, Estados Unidos (Veluci et al., 2006).

- **Nitrógeno total**

El mejor modelo de ajuste para esta variable, seleccionado mediante los índices de ajuste (AICc y w, tabla 1) fue aquel que consideraba al tipo de suelo como efecto fijo. El efecto del tipo de suelo se visibilizó claramente (fig.14), pudiendo diferenciar las muestras con predominancia de musgos con respecto a las muestras de suelo desnudo, con una significancia estadística alta.

Estudios realizados en zonas semiáridas de Rio Negro (Argentina), arrojaron porcentajes similares de nitrógeno total en suelos con presencia de costras biológicas, aunque se trataba de suelos sometidos a distintos niveles de pastoreo (Calabrese, 2013). Estudios realizados en la zona árida del Valle del Quibor (Venezuela), además de presentar porcentajes similares a los de este estudio, también mostraron diferencias significativas en suelos con cobertura de costra (mayormente cianobacterias) en comparación con suelos sin cobertura (Toledo & Florentino, 2012).

- **Fósforo:**

Para el caso puntual del fósforo, el mejor modelo de ajuste fue aquel que consideraba al tipo de suelo como efecto fijo (tabla 1). Ninguno de los factores presentó una significancia estadística, pero analizando el coeficiente estadístico estimado se observa una mayor respuesta en las muestras de tipo de suelo con predominancia de líquenes con respecto a las otras dos (tabla 6, fig.16). El efecto del riego no fue significativo y presentó fluctuaciones dentro de los distintos tipos de suelo. Al ser esta medición un balance entre los procesos de liberación y fijación, en musgos, la baja en los últimos tratamientos de riego puede deberse a un proceso de fijación por parte de los mismos.

En zonas semi áridas de España, Bowker et al. (2011), analizaron la acción y la influencia de la enzima fosfatasa frente a distintas especies de líquenes y musgos. La acción de esta enzima sería un indicador de la mineralización del fósforo. Los resultados arrojaron que ciertas especies de líquenes promovían la acción de la enzima, mientras que otras especies la suprimían. La actividad de la enzima, en cambio, no se vio afectada ni de manera positiva ni negativa por la presencia de musgos.

La presencia del ion fosfato en zonas donde las CBS están presentes, podría indicar que existen procesos de mineralización y solubilización del fósforo llevados a cabo por las mismas, que dejan este nutriente en formas asimilables para las plantas vasculares.

▪ **Materia orgánica:**

El mejor modelo de ajuste para esta variable, seleccionado mediante los índices de ajuste (AICc y w, tabla 1) fue aquel que consideraba al tipo de suelo como efecto fijo. El efecto del tipo de suelo se visibilizó claramente (fig. 18), pudiendo diferenciar las muestras con predominancia de musgos con respecto a las muestras de suelo desnudo, con una significancia estadística alta (tabla 7). Las medias de los porcentajes de los distintos tipos de suelo encontrados en este estudio se muestran un poco elevados con respecto a los valores comúnmente reportados para esta zona del desierto del monte (Abril & Noe, 2008; Abril et al., 2009).

Estudios en zonas áridas como el desierto de Gurbantunggut (China) encontraron que la presencia de CBS podría mejorar la acumulación de materia orgánica en los primeros 5 cm del suelo en comparación con zonas donde las mismas no existen (Zhang et al., 2010).

Analizando estos comportamientos, las mediciones efectuadas en este estudio en procesos tales como la fijación de nitrógeno y la respiración mostraron una respuesta conjunta ante el efecto de ambos factores, al presentarse los mejores modelos como aquellos que incluían la interacción entre factores. Aunque las interacciones no fueron estadísticamente significativas, se observan las diferentes tendencias de los tipos de suelo (con cobertura de musgos, líquenes y sin CBS). Se observa cómo para éstas variables, en escalas de tiempo de medición breves (horas), sus tasas de cambio responden de manera conjunta ante al efecto de la humedad y los distintos tipo de suelo (fig.8, fig.10), siendo el riego un efecto que aumentó significativamente el proceso de respiración (fig.9). En el caso del nitrato, como se dijo anteriormente, al presentar un comportamiento muy móvil en el suelo, responde velozmente a los cambios de humedad sin llegar a ser afectado aparentemente por la acción de la CBS (fig.11). En cambio, variables como los porcentajes de materia orgánica y nitrógeno total, que se comportan como reservorios edáficos, con tasas de cambio más estables y altas tasas de residencia en el suelo (Schlesinger & Bernhardt, 2013), responden de manera más progresiva a los cambios de humedad sin manifestar diferencias significativas entre los distintos tratamientos de riego. En estas variables, lo que sí exhibió este estudio, fue una respuesta significativa ante la presencia de CBS (fig.13, fig.17), siendo mayores en aquellas dominadas por musgos, manifestándose como un posible potenciador de los procesos de acumulación de nutrientes edáficos. Por último, la concentración del ion fosfato en la muestras, frente a los efectos del tipo de suelo y los distintos tratamientos de riego, mostró una leve tendencia de mayores concentraciones en las CBS dominadas por líquenes frente a los otros dos tipos de suelo, pero sin diferencias significativas (fig.16). La dinámica de este ion al estar muy sujeta a procesos de

absorción, inmovilización y una variedad de otros procesos que eliminan rápidamente las formas disponibles de la solución del suelo, la medición efectuada pudo no arrojar patrones sobre su disponibilidad en el ecosistema frente a los efectos estudiados.

9. Conclusiones

En cuanto a las hipótesis planteadas, este estudio indica que los pulsos de precipitaciones menores a 10 mm desencadenan procesos microbiológicos detectables a la escala estudiada. Aunque estos pulsos no sean aprovechados por plantas vasculares, ya sea porque no alcanzan perfiles de suelo donde predominan las raíces, o porque no superan umbrales de humedad necesarios para germinación de las mismas, los mismos estarían siendo utilizados por los organismos que componen los primeros centímetros de suelo, tanto líquenes, musgos, como otros microorganismos presentes en suelos sin CBS, contribuyendo a mineralizar nutrientes como C y N.

Las variables del suelo analizadas al presentar diferentes dinámicas y comportamientos en el suelo, manifiestan distintas respuestas ante los efectos estudiados. Procesos tales como la respiración y la fijación de nitrógeno, en lapsos de tiempo breves (horas) manifestaron una respuesta ante la interacción de ambos factores. Procesos tales como la nitrificación (ion nitrato) presentaron una mayor respuesta ante los estímulos del riego sin diferencias significativas ante la presencia de CBS. En cambio, variables con tasas de cambio progresivamente más lentas, como los porcentajes de materia orgánica y nitrógeno total, mostraron diferencias significativas ante la presencia de CBS. En ambos casos, los musgos tuvieron diferencias significativas con respecto a los otros dos tipos de suelo, evidenciando sus aportes a la fertilidad del suelo.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo contribuyen al conocimiento sobre la funcionalidad de CBS en las zonas áridas de nuestra provincia, reforzando la evidencia sobre su contribución a la nutrición edáfica. Deben continuarse y profundizarse estudios sobre CBS en zonas áridas de nuestro país para obtener mayor información sobre sus cualidades tanto funcionales como morfológicas. En próximos estudios se deberían realizar mediciones continuas en distintas escalas temporales (corto, mediano y largo plazo) que abarquen distintas épocas del año para diferenciar y hacer un seguimiento sobre el comportamiento de estas comunidades y la influencia de las mismas en la dinámica del ecosistema.

10. Anexo fotografías

Muestreo:



Ensayo ARA:

- Obtención del gas acetileno:



- Recipientes contenedores donde se realizó la inyección:



- Ensayo respiración:



11. Bibliografía

- Abraham, E. (2001). Uso histórico cultural de La Reserva. El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Claver, S.; Roig-Juñent, S. (eds.). IADIZA, Mendoza, Argentina: 224-226.
- Abril, A.; Villagra, P.; Noe L. (2009). Spatiotemporal heterogeneity of soil fertility in the Central Monte desert. Argentina. *Journal of Arid Environments* 3 (1): 1-6.
- Abril, A; Noe, L. (2008). Interacción entre calidad de restos vegetales, descomposición y fertilidad del suelo en el desierto del Monte de Argentina. *Ecología Austral* 18:181-193.
- Aguilar V.; Cacheux I.; Álvarez H. (2004). Las costras biológicas del suelo y las zonas áridas. Red de revistas científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal. Universidad Nacional Autónoma de México. *Revista* 75: 24-27.
- Anderson, D.; Harper K.; Rushforth S. (1982a). Recovery of cryptogamic soil crusts from grazing in Utah winter ranges. *Journal of Range Management* 35: 355-359.
- Anderson, D.; Harper, K.; Holmgren, R. (1982b). Factors influencing development of cryptogamic soil crusts in Utah deserts. *Journal of Range Management* 35: 180-185.
- Aranibar, J.; Otter, L.; Macko, S.; Feral, C.; Epstein, H.; Dowty, P.; Eckardt, F.; Shugart, H.; Swap, J. (2003). Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. *Global Change Biology* 10 (3): 359-373.
- Aranibar, J.; Villagra, P.; Gomez, M.; Jobbágy, E.; Quiroga, M.; Wuilloud, R.; Monasterio, R.; Guevara, A. (2011). Nitrate dynamics in the soil and unconfined aquifer in arid groundwater coupled ecosystems of the Monte desert, Argentina. *Journal of geophysical research*, Vol. 116: 1-14.
- Austin, A.; Yahdjian, L.; Stark, J.; Belnap, J. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecología* 141: 221-235.
- Barger, N. (2003). Biogeochemical cycling and N dynamics of biological soil crusts in a semi-arid ecosystem. *Biogeochemistry*, 77 (2): 247-263.
- Barton, K. (2013). MuMIn: Multi-model inference. R package versión 1.9.5 <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Belnap, J.; Gardner, J. (1993). Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Western North American Naturalist* 53 (1). Article 6.
- Belnap, J.; Harper, K.; Warren, S. (1994). Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: nitrogenase activity, chlorophyll content and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 8: 1-8.

- Belnap, J.; Lange, O. (2003). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer-Verlag: 3-30.
- Belnap, J.; Phillips, S.; Witwicki, D.; Miller, M. (2008). Visually assessing the level of development and soil surface stability of cyanobacterially dominated biological soil crusts. *Journal of Arid Environments*, 72 (7): 1257-1264.
- Belnap, J.; Rosentreter, R.; Leonard, S.; Kaltenecker, J.; Williams, J.; Eldridge, G. (2001). *Ecology roles. Biological Soil Crust: Ecology and Management*. Berlin: Springer-Verlag: 3-30.
- Beymer, R.; Klopatek, J. (1992). Effects of grazing on cryptogamic crusts in pinyonjuniper woodlands in Grand Canyon National Park. *American Midland Naturalist* 127: 139-148.
- Binkley, D.; Hart, S. (1989). The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Advances in Soil Science* 10: 57-112.
- Bliss, L.; Gold, WG. (1999). Vascular plant reproduction, establishment, and growth and the effects of cryptogamic crusts within a polar desert ecosystem, Devon Island, Canada. *Canadian Journal of Botany* 77 (5): 623-636.
- Bergersen, F. (1980). *Methods for Evaluating Nitrogen Fixation*. Chichester: John Wiley and Sons. 65-110.
- Bowker, M. (2007). Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology* 15 (1): 13-23.
- Bowker, M.; Belnap, J.; Davidson, D.; 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.; Mau, R.; Maestre F.; Escolar, C.; Castillo-Monroy A. (2011). Functional profiles reveal unique ecological roles of various biological soil crust organisms. *Functional Ecology* (25): 787–795.
- Bowling, D.; Grote E.; Belnap J. (2011). Rain pulse response of soil CO₂ exchange by biological soil crusts and grasslands of the semiarid Colorado Plateau, United States. *Journal of geophysical research* 116: 30-44.
- Burham, K.; Anderson, D. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Second edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cable, J.; Huxman, T. (2004). Precipitation pulse size effects on Sonoran Desert soil microbial crusts. *Oecologia* 141 (2): 317-324.
- Cabrera, A. (1976). *Regiones fitogeográficas argentinas*. Acme, Buenos Aires, Argentina. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería* 2 (1): 50-58.

- Castillo-Monroy, A.; Maestre, F. (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.
- Calabrese, G.; Rovere A.; Zeberio, J. (2013). Costras biológicas en sitios de monte con diferentes niveles de perturbación. Rehabilitación en la Diagonal Árida de la Argentina. Vázquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina: 122-130.
- Cameron, R.; Devaney, J. (1970). Antarctic soil algal crusts: scanning electron and optical microscope study. *Transactions of the American Microscopical Society* 89: 264-273.
- Carleton, T. (1990). Variation in terricolous bryophyte and macro lichen vegetation along primary gradients in Canadian boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 1: 585-594.
- Celaya-Michel, H.; Castellanos-Villegas, A. (2011). Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas. *Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Terra Latinoamericana*, vol. 29 (3): 343-356.
- Claver, S.; Roig-Juñent, S., Eds (2001). El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. IADIZA, Mendoza: 226-227.
- Dadlich, K.; Varma, A.; Venkataraman, G. (1969). The effect of *Calothrix* inoculation on vegetable crops. *Plant and Soil* 31: 377-379.
- Downing, A.; Selkirk, P. (1993). Bryophytes on the calcareous soils of Mungo National Park, and arid area of southern central Australia. *Great Basin Naturalist* 53 (1): 13-23.
- Eldridge, D.; Greene, R. (1994). Microbiotic soil crusts - a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research* 32 (3): 389-415.
- Estrella, H.; Boshoven, J.; Tognelli, M. (2001). Características del clima regional y de la Reserva de Ñacuñán. *El Desierto del Monte: La Reserva de la Biosfera de Ñacuñán*. Claver, S. y Roig-Juñent, S. (eds.). IADIZA, Mendoza, Argentina: 25-33.
- Evans, R.; Ehleringer, J. (1993). A break in the nitrogen cycle in aridlands. Evidence from ¹⁵N of soils. *Oecologia* 94: 314-317.
- Evans, R.; Johansen, J. (1999). Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18: 183-225.
- Fisher, F.; Parker, L.; Anderson, J.; Whitford, W. (1987). Nitrogen mineralization in a desert soil: Interacting effects of soil moisture and nitrogen fertilizer. *Soil Science Society of America Journal* 51:1033-1041.
- Fletcher, J.; Martin, W. (1948). Some effects of algae and molds in the rain-crust of desert soils. *Ecology* 29 (1): 95-100.

- Gainey, P. (1919). Parallel formation of carbon dioxide, ammonia, and nitrate in soil. *Soil Science* 7: 293-311.
- Graetz, R.; Tongway, D. (1986). Influence of grazing management on vegetation, soil structure and nutrient distribution and the infiltration of applied rainfall in a semiarid chenopod shrubland. *Australian Journal of Ecology* 11: 347-360.
- Greco, S.; Sartor, C.; Villagra, P. (2013). Minimum water input event for seedling emergence of three native perennial grasses of the Central Monte desert (Argentina) influenced by the effect of shade and the season of the year. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*, N° XLV: 197.
- Harper, K.; Pendleton, R. (1993). Cyanobacteria and cyanolichens: can they enhance availability of essential minerals for higher plants. *Great Basin Naturalist* 53 (1): 59-72.
- Jeffries, D.; Klopatek, J. (1987). Effects of grazing on the vegetation of the blackbrush association. *Journal of Range Management* 40: 390-392.
- Jeffries, D.; Klopatek, J.; Link, S.; Bolton Jr, H. (1992). Acetylene reduction by cryptogamic crusts from a blackbrush community as related to resaturation and dehydration. *Soil Biology and Biochemistry* 24 (11): 1101-1105.
- Keener, K.; LaCroze, J.; Babson, J. (2001). Chemical method for determination of carbon dioxide content in egg yolk and egg albumen. *North Carolina State University. Poultry Science* 80: 983-987.
- Kleiner, E.; Harper, K. (1972). Environment and community organization in grasslands of Canyonlands National Park. *Ecology* 53: 299-309.
- Kleiner, E.; Harper, K. (1977). Soil properties in relation to cryptogamic groundcover in Canyonlands National Park. *Journal of Range Management* 30 (3): 203-205.
- Lackner, K. (2009). Capture of carbon dioxide from ambient air. Columbia University, New York. *The European Physical Journal-Special Topics* 176: 93-106.
- Lackner, K.; Zeman, F. (2004). Capturing carbon dioxide directly from the atmosphere. Columbia University. Department of Earth and Environmental Engineering. New York. *World Resource Review* 16 (2): 157-172.
- Ladyman, J.; Muldavin, E. (1994). A study of the terricolous cryptogam and other ground cover in low disturbance pinyon-juniper woodlands in New Mexico. Unpublished report to the USDA Forest Service, Albuquerque, NM.
- Ladyman, J.; Muldavin, E.; Fletcher R.; Aldon, E. (1994). An examination of three mesas to compare and contrast the relationships between terrestrial cryptogam and vascular plant cover. *American Academy for the Advancement of Science. In: Proceedings, Southwestern and Rocky Mountain Division 70th Abstract* 57: 25.

- Lange, O. (2001). Photosynthesis of Soil-Crust biota as dependent on environmental factors. J. Belnap y O.L. Lange (Comp). Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management Springer-Verlag Berlin. Ecological Studies 150: 219-240.
- Lange, O. (2000). Photosynthetic performance of a gelatinous lichen under temperate habitat conditions: long-term monitoring of CO₂ exchange of *Collema cristatum*. *Bibliotheca Lichenologica* 75: 307-332
- Lange, O. (2002). Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: Long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation. I. Dependence of photosynthesis on water content, light, temperature, and CO₂ concentration from laboratory measurements, *Flora*, 197(4): 233–249.
- Lange, O. (2003a). Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: Long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation. II. Diel and seasonal patterns of net photosynthesis and respiration, *Flora*, 198(1): 55–70.
- Lange, O. (2003b). Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: Long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation. III. Diel, seasonal, and annual carbon budgets, *Flora*, 198(4): 277–292.
- Lange, O.; 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.
- Li, X.; Wang, X.; Li, T.; Zhang, J. (2002). Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China. *Biology and Fertility of Soils* 35 (3): 147-154
- Luo, Y., Zhou, X. (2006). Soil respiration and the environment. Elsevier. Burlington, MA, USA. Academic Press: 316.
- Maestre, F.; Huesca, M.; Zaady, E.; Bautista, S.; Cortina, J. (2002). Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 895-898.
- Mayland, H.; McIntosh, H. (1966). Availability of biologically fixed atmospheric nitrogen-15 to higher plants. *Nature* 209 (5021): 421-422.
- Mayland, H.; McIntosh, T.; Fuller, H. (1966). Fixation of isotopic nitrogen in a semi-arid soil by algal crust organisms. *Soil Science Society of America Proceedings* 30: 56-60.
- McGill, W.; Figueiredo, C. (1993). Total Nitrogen. Martin R. Carter (ed.), Lewis Publishers. London. Soil samples and methods of analysis: 201-211.
- Meglioli, P.; Aranibar, J.; Villagra, P.; Alvarez, J.; Jobbagy, E. (2014). Livestock stations as foci of groundwater recharge and nitrate leaching in a sandy

- desert of the Central Monte, Argentina. IANIGLIA. Mendoza, Argentina. *Ecohydrology* 7: 600-611.
- Mucher, H.; Chartres, C.; Tongway, D.; Greene, R. (1988). Micromorphology and significance of the surface crusts of soils in rangelands near Cobar, Australia. *Geoderma* 42: 227-244.
- Murphy, J. (2012). Respiration and carbon dioxide accumulation in soil microcosms. University of Tennessee. Knoxville, USA. *The Journal of Undergraduate Research at the University of Tennessee* 4 (1): Article 6.
- Nelson, D.; Sommers, L. (1996). Total carbon, organic carbon and organic matter. *Methods of soil analysis part 2*, 2^o edition. Ed: Agronomy 9: 961-1010.
- Noy-Meir, I (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology System* 4: 25-51.
- Okalebo, R.; Ganthua, K.; Woomer, L. (1993). Laboratory methods of soil analysis: a working manual. International Center for Agricultural research in the dry areas, Aleppo, Syria. Edition 2: 82-92.
- Pérez, F. (1997). Microbiotic crusts in the high equatorial Andes, and their influence on paramo soils. *CATENA* 31 (3): 173-198.
- Peterjohn, W.; Schlesinger, W. (1990). Nitrogen loss from deserts in the southwestern United States. *Biogeochemistry* 10 (1): 67-79.
- Peterjohn, W.; Schlesinger, W. (1991). Factors controlling denitrification in a Chihuahuan desert ecosystem. *Soil Science Society of American Journal* 55 (6): 1694-1701.
- Pinheiro J., et al. (2013). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-109.
- R Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Ram, A.; Aaron, Y. (2007). Negative and positive effects of topsoil biological crusts on water availability along a rainfall gradient in a sandy arid area. *CATENA* 70 (3): 437-442.
- Rivera-Aguilar, V.; Godínez-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.
- Rogers, R. (1972). Soil surface lichens in arid and subarid south-eastern Australia. III. The relationship between distribution and environment. *Australian Journal of Botany* 20: 301-316.
- Roig, F. (1970). Flora y vegetación de la Reserva Forestal Ñacuñán. IADIZA. Mendoza. *Deserta* 1: 25-32

- Roig, F.; Roig-Juñent, S.; Corbalán, V. (2009). Biogeography of the Monte desert. *Journal of Arid Environments* 73: 164-172.
- Roig, F.; Rossi, B. (2001). Flora y Vegetación. El Desierto del Monte: La Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. Claver, S. y Roig-Juñent, S. (eds.). IADIZA, Mendoza, Argentina: 25-33.
- Rosentreter, R. (1986). Compositional patterns within a rabbitbrush (*Chrysothamnus*) community of the Idaho Snake River Plain. In: McArthur, E. D., and B. L. Welch, comps. *Symposium on the Biology of Artemisia and Chrysothamnus*. General Technical Report INT-200. USDA Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, UT: 273-277.
- Rossi, B. (2004). Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis doctoral. IADIZA, Mendoza, Argentina: 39-42.
- Rychert, R.; Skujins, J. (1974). Nitrogen Fixation by Blue-Green Algae-Lichen Crusts in the Great Basin Desert¹. *Soil Science Society of America Journal* 38 Soil (5): 768-771.
- Rychert, R.; Skujins, J.; Sorensen, D.; Porcella, D. (1978). Nitrogen fixation by lichens and free-living microorganisms in deserts. In: West, N.E., Skujins, J.J. (Eds.), *Nitrogen in Desert Ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg: 300-307.
- Schlesinger, W.; Bernhardt, E. (2013). *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*, 3rd Edition. Academic Press: 188-205.
- Schwinning, S; Sala, E. (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: 211–220.
- Tanquilevich, R. (1971). Los suelos de la Reserva Ecológica de Ñacuñán. *Deserta II*: 131-206.
- Thomas, A.; Hoon, S. (2010). Carbon dioxide fluxes from biologically crusted Kalahari Sands after simulated wetting, *Journal of Arid Environments* 74(1): 131–139.
- Thomas, A.; Hoon, S; Linton, P. (2008), Carbon dioxide fluxes from cyanobacteria crusted soils in the Kalahari. *Applied Soil Ecology* 39(3): 254-263.
- Toledo, V; Fiorentino, A. (2012). Evaluación de las propiedades biológicas y bioquímicas de la costra microbiótica de un suelo bajo vegetación natural en la región árida de Quíbor, Venezuela. *Revista de Investigación* Nº 75 Vol. 36: 143-176.
- Vitousek, P; Hättenschwiler, S.; Olander, L.; Allison, S. (2002). Nitrogen and nature. *A Journal of the Human Environment* 31 (2): 97-101.
- Veluci, R. Neher, D.; Weicht, T. (2006). Nitrogen fixation and leaching of biological soil crust communities in mesic temperate soils. *Microbial Ecology*, Vol. 51 (2): 189–196.

- West, N. (1990). Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*. Ed: Begon, M. Academic Press: 179-223.
- West, N.; Skujins, J. (1977). The nitrogen cycle in the North America cold-winter semi- desert ecosystems. *Oecologia Plantarum* 12: 45-53.
- Westoby, M. (1972). Problem-oriented modelling: a conceptual framework. In: IBP/Desert Biome, Information Meeting, Tempe, Arizona.
- Wilske, B.; Burgheimer J.; Karnieli, A.; Zaady, E.; Andreae, M.; Yakir, D.; Kesselmeier J. (2008). The CO₂ exchange of biological soil crusts in a semiarid grass-shrubland at the northern transition zone of the Negev desert, Israel. *Biogeosciences* 5 (5): 1411–1423.
- Wu, N.; Zhang, Y.; Downing, A. (2009). Comparative study of nitrogenase activity in different types of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China. *Journal of Arid Environments* 73: 828–833.
- Zaady, E; Groffman, P.; Shachak, M. (1996). Litter as a regulator of N and C dynamics in macrophytic patches in Negev desert soils. *Soil Biology and Biochemistry* 28 (1): 39-46.
- Zhang, Y.; Wu, N; Zhang, B.; Zhang, J. (2010). Species composition distribution patterns and ecological functions of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert. *Journal of arid land* 2 (3): 180–189.