



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN  
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A. C.**

**POSGRADO EN CIENCIAS APLICADAS**

**“Caracterización funcional de costras biológicas  
de suelo en un pastizal semiárido de San Luis  
Potosí”**

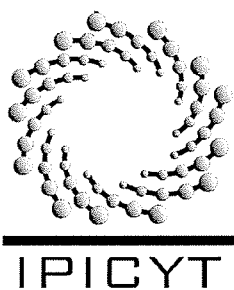
Tesis que presenta  
**Angélica Jiménez Aguilar**

Para obtener el grado de  
**Maestra en Ciencias Aplicadas**

En la opción de  
**Ciencias Ambientales**

**Director de la Tesis: Dra. Elisabeth Huber-Sannwald**  
**Asesora: Dra. J. Viridiana C. García Meza**  
**Asesor: Dr. José Tulio Arredondo Moreno**

San Luis Potosí, S. L. P., diciembre del 2005



## Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “**Caracterización funcional de costras biológicas de suelo en un pastizal secundario semiárido de San Luis Potosí**” presentada para obtener el Grado de Maestro(a) en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales fue elaborada por **Angélica Jiménez Aguilar** y aprobada el **12 de diciembre del 2005** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales Renovables del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dra. Elisabeth Huber-Sannwald  
(Directora de la tesis)

Dra. J. Viridiana C. García Meza  
(Asesora)

Dr. José Tulio Arredondo Moreno  
(Asesor)

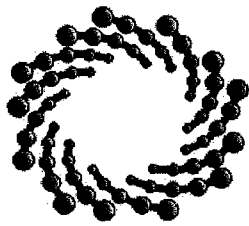


## **Créditos Institucionales**

Esta tesis fue elaborada en la División de Ingeniería Ambiental y Manejo de Recursos Naturales Renovables del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C., bajo la dirección de la Dra. Elisabeth Huber- Sannwald y la asesoría externa de la Dra. J. Viridiana C. García Meza.

Este trabajo forma parte del proyecto “Restoration of desertified landscapes in the Altiplano of México” realizado por la colaboración de UC MEXUS- CONACYT, a cargo de la Dra. Elisabeth Huber-Sannwald del 2004-2005, y por el proyecto de SEMARNAT 2004-CO1-410 “Impacto climático y de las actividades humanas en los pastizales del Norte de México”.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (182526) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.



**IPICYT**

# Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

## Acta de Examen de Grado

COPIA CERTIFICADA

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 008 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Aplicadas en la opción de Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 15 días del mes de diciembre del año 2005, se reunió a las 12:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

<b>Dra. J. Viridiana García Meza</b>	<b>Presidente</b>	<b>UASLP</b>
<b>Dr. José Tulio Arredondo Moreno</b>	<b>Secretario</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dra. Elisabeth Huber- Sannwald</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS APLICADAS  
EN LA OPCIÓN DE CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó la C.

**Angélica Jiménez Aguilar**

sobre la Tesis intitulada:

*Caracterización funcional de costras biológicas de suelo en un pastizal semiárido de San Luis Potosí*

que se desarrolló bajo la dirección de

**Dra. Elisabeth Huber- Sannwald**

El Jurado, después de deliberar, determinó

**APROBARLA**

Dándose por terminado el acto a las 14:00 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fé el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 15 días del mes diciembre de 2005.

  
**Dr. Marcial Bonilla Marín**  
Secretario Académico

  
**Mtra. Ma. Elisa Lucio Aguilar**  
Jefa del Departamento de Asuntos Escolares



## Dedicatorias

*Por el lujo de adueñarme del tiempo, no de un tiempo ficticio,  
sino de mi propio tiempo donde pueda flotar libremente.*

Esta tesis está dedicada a mi Mamá por todo su amor y comprensión, con quien a pesar de tener diferente filosofía de la vida siempre existe un punto de encuentro.

A mis abuelos (Claudio y Antonia) por enseñarme a luchar, mantener los pies sobre la tierra y recordarme que poseo un rico bagaje cultural.

Alejandro, Clarita, Alejandra y Carlos por su amor y apoyo a pesar de la distancia.

## **Agradecimientos**

A mis amigos Eduardo, Leonardo, Luis Felipe y Margarita, por sus sugerencias a mi tesis, apoyo constante en el trabajo de campo, y quienes con su ejemplo de lucha me han construido en estos últimos años.

A la Dra. Elisabeth Hubert-Sannwald por su dedicación en el trabajo de tesis, comprensión y cariño.

A la Dra. Viridiana por su disponibilidad a contribuir en este trabajo de tesis.

A la Dra. Jayne Belnap por su hospitalidad y conocimientos compartidos durante mi estancia en Moab, Utah

MC. Marlene Gómez Peralta y al Dr. Gustavo Montejano Zurita y colaboradores por su apoyo en la identificación y revisión de muestras de costras biológicas del suelo.

Al Dr. Tulio Arredondo por su disposición y continuo buen humor.

Al Dr. Ricardo Femat por su amistad y sus oportunos comentarios en momentos decisivos de mi formación.

Al Dr. Joel Flores por su amistad incondicional y apoyo desde mi llegada a San Luis Potosí.

A Dulce Partida por su hospitalidad y amistad cuando llegué a San Luis.

A todos los investigadores y técnicos del departamento por sus sugerencias y apoyo logístico.

A Víctor Mata por que además de ser muy eficiente en la búsqueda de bibliografía es un excelente amigo.

A Yazmín, Aron y Javier por su apoyo en campo y amena compañía.

A Pedro, Gaby, Gris, Pepe, Andrés, Bety, Sosa, Zamarrón, Rosangel, Rafa y Dr. David Lizarraga, por su amistad y por esa personalidad fuera de lo común que los caracteriza.

A Yareni y Jordán quienes no sólo han sido mis amigos, sino compañeros de vida.

# Contenido

Constancia de aprobación de la tesis	ii
Créditos institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatorias	v
Agradecimientos	vi
Lista de tablas	viii
Lista de figuras	ix
Anexos	x
Resumen	xii
Abstract	xiii
Introducción	1
Materiales y métodos	9
Sitio de estudio.	9
Diseño experimental y tipo de muestreo.	11
Análisis estadístico.	14
Resultados	17
Cobertura de vegetación y CBS a nivel de comunidad	17
Asociaciones de costras a nivel de macollo de gramíneas	21
Biomasa de raíces en relación a macollo de gramíneas	22
Porcentaje de C y N asociados con CBS a nivel de microestrato de suelo	23
Estabilidad de suelo a nivel de microestrato	26
Discusión	27
Funcionamiento de costras en el ciclo de C y N en diferentes escalas.	30
Funcionamiento de la costra en la estabilidad de suelo e implicaciones sobre procesos hidrológicos	32
Integridad biológica, estabilidad y procesos hidrológicos	33
Sugerencias futuras	34
Conclusión	36
Literatura citada	37
Anexo	43

## Lista de tablas

Tabla 2.1 Resumen de las características del suelo de San Sebastián, San Luis Potosí (EC-conductividad eléctrica; CEC-capacidad de intercambio catiónico, ds/m-10 <sup>-2</sup> /m; av-disponible, ex-intercambiable, ANP-potencial de neutralización ácida, MO-materia orgánica).	11
Tabla 3.1 Medias (± error estándar) del porcentaje de cobertura de especies de costras y arena en la superficie del suelo en transectos verticales. Letras iguales indican que no existieron diferencias significativas entre cobertura (P<0.0001).	21
Tabla 3.2 Medias retransformados (± error estándar) de porcentaje de C, N y medias de la relación C:N de las profundidades del suelo (costra, 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.5 cm) de cada una de las especies de costras consideradas.	25
Tabla 3.3 Porcentaje de material de suelo conservado en cada tipo de costra y microestrato de suelo por debajo de la costra al final de las pruebas de estabilidad (± error estándar) de los distintos tipos de costras (Acsc = <i>Acarospora schleicheri</i> , Busp = <i>Buellia</i> sp., Disp = <i>Diploschistes</i> sp., Pemi = <i>Peltula michoacanensis</i> y Plul = <i>Placynthiella uliginosa</i> ).	26



## Lista de figuras

Figura 2.1 Localización del sitio del estudio, San Sebastián, San Luis Potosí, México.	10
Figura 3.1 Medias retransformadas ( $\pm$ error estándar) del porcentaje de espacios abiertos en relación a la dirección con respecto a la pendiente ( $P < 0.045$ ).	17
Figura 3.2 Medias retransformadas ( $\pm$ error estándar) del porcentaje de categorías de espacios abiertos en dirección vertical y horizontal ( $P < 0.0001$ ).	18
Figura 3.3 Medias ( $\pm$ error estándar) del porcentaje de frecuencia de gramíneas, mantillo, costras, arena y suelo desnudo de transectos verticales en relación a la pendiente ( $P < 0.0001$ ).	18
Figura 3.4 Medias retransformadas ( $\pm$ error estándar) del porcentaje de cobertura de las dos especies de gramíneas más frecuentes en los transectos verticales en relación a la pendiente ( $P < 0.0001$ ).	19
Figura 3.5 Costras rugosas ( <i>Acarospora schleicheri</i> , <i>Buellia</i> sp, <i>Diploschistes</i> sp y <i>Placynthiella uliginosa</i> ) y costras planas ( <i>Peltula michoacanensis</i> y costra de hongos). Fotografías tomadas por la MC. Marlene Gómez Peralta.	20
Figura 3.6 Observación macroscópica de la costra de hongos (a), observación microscópica de las hifas de los hongos unidos a cristales (b, c y d) Fotografías tomadas por el Dr. Gustavo Montejano.	20
Figura 3.7 Medias ( $\pm$ error estándar) del porcentaje de cobertura de diferentes especies de CBS en la pendiente inferior (Inf) y superior (Sup) con respecto al macollos de gramíneas. Plul = <i>Placynthiella uliginosa</i> ( $P < 0.01$ ), Pemi = <i>Peltula michoacanensis</i> , Disp = <i>Diploschistes</i> sp. y Busp = <i>Buellia</i> sp.	22
Figura 3.8 Medias retransformados ( $\pm$ error estándar) del peso seco de raíces ( $\text{mg}/\text{cm}^3$ ) (Ardi= <i>Aristida divaricata</i> , Bogr= <i>Bouteloua gracilis</i> , Bosc= <i>B. scorpiodes</i> , Musp= <i>Muhlenbergia</i> sp.), $P < 0.0002$ .	23
Figura 3.9 Medias retransformados ( $\pm$ error estándar) de biomasa de raíces ( $\text{mg}/\text{cm}^3$ ) de 0-5 cm y 5-10 cm de profundidad en 10 cm pendiente superior (1) e inferior (5) del macollo, borde del macollo pendiente superior (2) e inferior (4), y en el centro del macollo (3).	24

## Anexo

### Tablas estadísticas

Tabla 1. ANOVA del porcentaje de espacios abiertos, examinando el efecto dirección del transecto (vertical y horizontal) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).	43
Tabla 2. ANOVA del porcentaje de categorías de espacios abiertos, examinando el efecto dirección del transecto (vertical y horizontal) categoría de apertura ( <20 cm, 20-50, 50-100 cm, 100-200 y >200 cm) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).	43
Tabla 3. ANOVA del porcentaje de cobertura basal total, examinando el efecto de estrato (gramíneas, mantillo CBS, arena, suelo desnudo) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).	44
Tabla 4. ANOVA del porcentaje de gramíneas, examinando el efecto de especie ( <i>Aristida divaricata</i> y <i>Bouteloua</i> sp.) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).	44
Tabla 5. ANOVA del porcentaje de tipo de costras, examinando el efecto de especie ( <i>Acarospora schlecheri</i> , <i>Buellia</i> sp, costra de hongos, <i>Disposchistes</i> sp, <i>Peltula michoacanensis</i> y <i>Placynthiella uliginosa</i> , suelo) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).	44
Tabla 6. ANOVA del porcentaje de cobertura de especies de costras ( <i>Buellia</i> sp, costra de hongos, <i>Disposchistes</i> sp, <i>Peltula michoacanensis</i> y <i>Placynthiella uliginosa</i> ) en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.	45
Tabla 7. ANOVA del número de especies de costras asociadas al macollo de gramíneas en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.	45
Tabla 8. ANOVA del porcentaje de cobertura de <i>Buellia</i> sp., en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.	45
Tabla 9. ANOVA del porcentaje de cobertura de costra de hongos, en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.	46
Tabla 10. ANOVA del porcentaje de cobertura de <i>Diploschistes</i> sp., en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.	46
Tabla 11. ANOVA del porcentaje de cobertura de <i>Peltula michoacanensis</i> , en la pendiente superior e inferior del macollo de	46

gramíneas.

Tabla 12. ANOVA del porcentaje de cobertura de *Placynthiella uliginosa*, en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas. 46

Tabla 13. ANOVA de la relación del porcentaje de raíces de las especies de gramíneas. 47

Tabla 14. ANOVA del porcentaje de C total a nivel de microestrato de suelo. 47

Tabla 15. ANOVA del porcentaje de N total a nivel de microestrato de suelo. 47

Tabla 16. ANOVA de la relación C:N a nivel de microestrato de suelo. 47

# Resumen

## Caracterización funcional de costras biológicas de suelo en un pastizal secundario semiárido de San Luis Potosí

**PALABRAS CLAVE.** Costras biológicas del suelo, sobrepastoreo, pastizales semiáridos, salud de agostaderos.

En zonas semiáridas del centro de México la sobreexplotación de pastizales ha ocasionado severa reducción de su productividad. Su fisonomía se caracteriza por espacios abiertos con presencia de costras biológicas del suelo. Aunque este tipo de paisaje es representativo de pastizales semiáridos de San Luis Potosí, no existe información relacionada con el papel de las costras biológicas. Por tal motivo el objetivo de éste estudio fue identificar y caracterizar la frecuencia y cobertura de costras biológicas del suelo de un pastizal degradado a nivel de comunidad y macollo de gramíneas, así como su influencia en la biomasa de raíces a nivel de macollo. El contenido de carbono y nitrógeno total, relación C:N y estabilidad del suelo fue evaluado a nivel de microestrato de suelo. Se observó una mayor frecuencia de espacios abiertos que de espacios con vegetación, siendo *Bouteloua* el género dominante de la vegetación. En el suelo, se identificaron seis tipos de costras con diferentes morfologías *Acarospora schleicheri*, *Buellia* sp., *Disploschistes* sp. y *Placynthiella uliginosa*, *Peltula michoacanensis* (fijadora de N<sub>2</sub>) y una costra de hongos. La mayor frecuencia a nivel de comunidad como de macollo fue de *P. uliginosa* y costra de hongos. A nivel de macollo de gramínea *P. uliginosa* presentó una mayor cobertura en la pendiente inferior del macollo. El contenido de biomasa de raíces disminuyó en relación a la distancia del macollo y profundidad del suelo. *Acarospora schleicheri* presentó mayor porcentaje de C y N total en el talo y C:N en relación a costras de hongos. Todas las especies de costras presentaron mayor estabilidad en relación a la costra de hongos. En el pastizal de San Sebastián donde la vegetación no tiene un arreglo en bandas con respecto a la pendiente, la presencia de costras resulta crucial en el aporte de C, N y estabilidad del suelo, asociados a patrones en la frecuencia y cobertura de costras. Debido a que las costras intervienen procesos relacionados con la estabilidad del suelo, función hidrológica e integridad biótica, es posible considerarlas indicadores de la salud del ecosistema.

## Abstract

### Functional characterization of soil biological crusts in a semiarid grassland in San Luis Potosi

KEY WORDS. Biological soil crust, overgrazing, semiarid grassland, rangeland health

In the semiarid region of Central Mexico, overgrazing has led to severe reduction in grassland productivity. Diverse biological soil crusts frequently cover open interspaces devoid of vegetation. Even though this ecosystem type is very abundant in the semiarid zones of San Luis Potosi, we have limited knowledge on the identity and functional role of biological crusts especially for total C and N contribution and soil stability. Hence, the objective of this study was to characterize the biological crusts of degraded grassland and to examine their influence on the total C and N content, and the C:N ratio and soil stability. We characterized the species composition of the vegetation and biological soil crusts and determined the proportion of basal cover (vegetation and crust) and gap size in the vertical and horizontal direction with respect to the slope. At the tussock level, we characterized the spatial distribution of the biological crust and vertical and horizontal distribution of roots biomass with respect to their position along the slope. Total soil C and N content, C:N ratio and soil stability were evaluated at the microscale level. Overall, the grass cover was lower than that of the biological crust. *Bouteloua scorpioides* was the dominant grass species. The soil was covered by six crust types with different morphologies, *Acarospora schleicheri*, *Buellia* sp., *Disposchistes* sp. and *Placynthiella uliginosa*, *Peltula michoacanensis* (N<sub>2</sub> fixer), and one fungal species. *Placynthiella uliginosa* and the fungal crust were the most abundant crust types at the landscape level and at the tussock level and *P. uliginosa* was more common and abundant below plant tussocks than above the tussock with respect to the slope. Root biomass was lower at greater distances from the tussocks and at greater soil depth. Crusts with a greater tallus conferred greater soil total C and N and stability than the thin films of fungi. The grass tussocks do not exhibit band arrangements, thus allowing for extensive run-off. Hence, the abundant crust cover in the interspaces appears crucial for the contribution to soil C and N, and soil stability to these degraded grassland ecosystems. This work is a first effort to improve our understanding on the functional role of the biological soil crusts in degraded grasslands and their contribution to rangeland health.

# 1. INTRODUCCIÓN

En zonas áridas y semiáridas de América la deforestación, sobreexplotación de pastizales y tierras destinadas para la agricultura de temporal y de riego han ocasionado en el último siglo un severo cambio en la cobertura vegetal, composición y estructura de las comunidades de plantas, que provocan erosión y pérdida del suelo y del funcionamiento de los ecosistemas en general (Van Auken, 2000). Los suelos de zonas áridas y semiáridas son especialmente vulnerables a la erosión por agua y aire, cuando son sometidos a períodos prolongados de sobrepastoreo (Neff *et al.*, 2005). De acuerdo al Atlas Mundial de Desertificación (UNEP, 1997) México, al igual que Estados Unidos, Bolivia, Perú, Chile y Argentina, se encuentra entre los países con severo grado de desertificación, ocupando ésta el 76% del total de sus zonas áridas y semiáridas (Kassas, 1995; Lopez-Ocaña, 1996)

En México el deterioro de zonas áridas y semiáridas por sobrepastoreo inició en 1546 con la conquista de los españoles de la Gran Chichimeca, quienes introdujeron ganado doméstico a las regiones centro y norte del país (West & Augelli, 1976). Aunado a la sobreexplotación del bosque y sobrepastoreo histórico, años con precipitación menor a 230 mm (1929, 1945, 1949, 1957, 1960, 1962, 1969, 1970, 1974 y 2000) en el último siglo (Moreno *et al.*, 2004), han resultado en la alteración del funcionamiento y la resiliencia de ecosistemas semiáridos del centro de México. Evaluaciones recientes puntualizan que a nivel estatal y de regiones ecológicas de matorrales y pastizales, los procesos de erosión hídrica con presencia de cárcavas, canales o movimiento de masas y pérdida de suelo superficial (laminar/lavado superficial), así como erosión eólica asociadas a sobrepastoreo, son los procesos más importantes de degradación de Zacatecas, Jalisco y San Luis Potosí (SEMARNAT, 2002).

Los agostaderos en México Central (Jalisco, Zacatecas y San Luis Potosí), están constituidos por pastizales naturales y secundarios, y matorrales desérticos

que en su conjunto cubren aproximadamente 75,000.00 Km<sup>2</sup> (Palacio-Prieto *et al.*, 2000), los cuales se encuentran bajo un régimen ejidatario que favorece la ganadería extensiva sin regulación de la carga animal, la cual agrava el estado de degradación. En San Luis Potosí los agostaderos (pastizales naturales - 2471 km<sup>2</sup>, secundarios - 6 747 km<sup>2</sup>, matorrales desérticos - 26841 km<sup>2</sup>), cubren aproximadamente 50% del área total del estado (Palacio-Prieto *et al.*, 2000) y por lo tanto, bajo este contexto la evaluación de la salud de estos sistemas cobra interés.

Para evaluar el impacto de la degradación en el funcionamiento de ecosistema y su capacidad de recuperarse después de perturbaciones externos (como pastoreo) se ha introducido un método de evaluación sobre la salud de agostaderos que implica la factibilidad de un ecosistema a balancear y sustentar la integridad del suelo, la vegetación y la hidrología (Pellent *et al.*, 2000). La condición de agostaderos es posible evaluarla por medio de tres atributos que colectivamente describen la “salud” de agostaderos; la estabilidad del suelo, la función hidrológica e integridad biótica del sistema (Pyke *et al.*, 2002). La estabilidad del suelo se define como la capacidad del suelo de evitar la pérdida de recursos (incluyendo materia orgánica y nutrientes) por viento y agua. Indicadores de la estabilidad de suelo son patrones de flujo de agua, pedestales, extensión de interespacios, resistencia a erosión, efectos de infiltración por plantas, y capas de compactación. La función hidrológica es la capacidad de un sitio de capturar, acumular y asegurar el flujo de agua de lluvia o de corrientes. Indicadores de la función hidrológica son el movimiento de mantillo, cantidad de mantillo sobre el suelo, cárcavas, y patrones de flujo de agua. La integridad de la comunidad biótica hace referencia a la capacidad de un sitio de mantener las características funcionales y estructurales de una comunidad. Los indicadores de la integridad biótica son la presencia de grupos funcionales, mortalidad de plantas, productividad anual, y resistencia a erosión (Pyke *et al.*, 2002; Herrick *et al.*, 2005).

Largos periodos de pastoreo y prolongados periodos de sequía son causas de la disminución drástica de la cobertura vegetal e incremento de interespacios entre plantas, que dan como resultado una escasa cobertura de gramíneas que se distribuye en manchones aislados que varían en forma y tamaño según el impacto de pisoteo, la estructura de los macollos, la microtopografía, la dinámica de la redistribución de mantillo y flujo de agua (Montaña, 1992; Ludwig & Tongway 1995; Aguiar & Sala, 1999; Rietkerk *et al.* 2000). En general, los interespacios de pastizales semiáridos sobrepastoreados con suelos tipo molisoles son bastantes compactados y forman una costra física por el pisoteo de los animales y los escurrimientos. Estos interespacios también pueden ser colonizados por costras biológicas del suelo (CBS). Esta cobertura a escala continental varia en función del clima mientras que a escala regional el sustrato es determinante (Belnap & Lange, 2001; Johansen 1993; Dougill & Thomas, 2004). En el desierto de Namib la mayor riqueza de especies de costras de líquenes se encontró en suelos yesíferos con una cobertura de 72%, mientras que la menor fue en ambientes de interdunas con 9% de cobertura, costras de cianobacterias en el desierto de Kalahari presentan una cobertura del 40% en suelos con 97% de arena, 2% de limo y 1% de arcilla, mientras que en un sustrato con 95% arena, 3% de limo y 2% de arcilla la cobertura es del 19%, sin embargo, en esta misma región suelos de sedimentos de roca presentan una cobertura de costras mayor al 50%, también la cobertura en puentes calcáreos y coluviales es mayor que en sustratos de arena (Lalley & Viles, 2005; Dougill & Thomas, 2004; Thomas & Dougill, 2004). Factores como intenso pastoreo también modificar está cobertura, en Australia, suelos de sedimentos y arenosos sobre los que se simuló presión severa de pastoreo presentaron sólo 7.8% y 1.5% de cobertura respectivamente (Eldridge & Leys, 2003). Diferente historial de uso de suelo muestran un gradiente entre 6% - 47% de cobertura de costras de cianobacterias en interespacios de agostaderos de Kalahari (Berkeley *et al.*, 2005).

Las CBS son asociaciones de algas, bacterias, cianobacterias, cianolíquenes, hongos y líquenes (Johansen, 1997; Cameron & Blank, 1996;



Evans & Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2001), que funcionan como una interfase entre la atmósfera y el suelo, modulando los flujos de materia y energía en función de las características climáticas del sistema y de las dinámicas de perturbación (Belnap *et al.*, 2003), las cuales determinan la composición de las especies, así como la estructura y morfología superficial de las CBS. En desiertos calientes caracterizados por alta evapotranspiración y temperaturas altas las CBS son formadas principalmente por cianobacterias, mientras que al disminuir la evapotranspiración y temperaturas del suelo > 0 °C líquenes son mas abundantes (Belnap, 2003a; Belnap & Eldrige, 2003; Dougill & Thomas, 2004; Berkeley *et al.*, 2005; Lalley & Viles, 2005).

Las especies de cianobacterias dominantes del desierto Chihuahuense en los Estados Unidos son *Microcoleus vaginatus*, *M. paludosus*, *Nostoc commune*, *Oscillatoria* sp., *Phormidium* sp., *Plectonema nostocurum*, *Schizothrix californica* Dr., *S. lamí* Gom., y *Scytonema hofmanii*, mientras que los líquenes son *Collema coccophorum*, *C. tenax*, *Catapyrenium squamulosum*, *C. Lacinulatum* (Arch) Breuss, *Heppia lutosa*, *Peltula obscurans* (Nyl.) Gyelnik, y *P. richardi*, *Lecidela lubiformis* (Wahl.) Hook., *Psora decipiens*, *Fulgensia desertorum*, *F. Bracteata* y *Toninia sedifolia* (Rosentreter & Belnap *et al.*, 2001). Estas especies forman diferentes tipos de costras y dependiendo de su composición contribuyen directamente o indirectamente al ciclaje de nitrógeno (N) y carbono (C) en los ecosistemas, y en la estabilidad del suelo (Evans & Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2001).

El N se mueve y distribuye a través de la atmósfera y suelo, por medio de fijación autotrófica y difusión pasiva. Después del agua, es el elemento que más limita a la productividad primaria de ecosistemas áridos y semiáridos (Paul & Clark, 1989). Varias costras biológicas, constituidas por cianobacterias como *M. vaginatus*, *Nostoc* sp., y *Scytonema myochors* y cianolíquenes como *Collema* sp., y *Peltula* sp., son fijadoras de N<sub>2</sub> y por tal motivo juegan un papel clave en la productividad de desiertos fríos y calientes (Belnap *et al.*, 1993; Evans &

Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2001; Belnap, 2002a; Belnap 2002b; Belnap 2002c; Billing *et al.*, 2003). La tasa de fijación de N<sub>2</sub> depende de la composición de especies de costras, de la temperatura, radiación, humedad, interacciones con otros organismos y fósforo disponible en el sistema (Belnap *et al.*, 1993; Belnap, 2000c; Billing *al.*, 2003; Hawkes, 2003). En desiertos fríos, los CBS exhiben una tasa de fijación de 10-100 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, mientras que en las mesetas de Colorado contribuyen con solamente 0.7-3.7 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, cantidad menor a la del desierto Sonorense donde la tasa de fijación es de 7-18 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, superior a la de Australia de 1.3 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (Belnap & Lange, 2001). Las tasas de fijación pueden ser altamente alteradas por disturbios como el fuego, sobrepastoreo, pisoteo humano y vehículos, que reducen la actividad de fijación hasta un 88% (Belnap, 2002b; Belnap *et al.*, 1993). También parte del N<sub>2</sub> fijado se fuga vía la volatilización en procesos de nitrificación y desnitrificación (Belnap & Lange, 2001; Evans & Johansen, 1999).

Las CBS también influyen sobre los flujos de carbono, debido a que muchos de las costras son capaces de fotosintetizar (Evans & Johansen, 1999), y alcanzan tasas máximas de fotosíntesis con solamente pulsos cortos de humedad. Por ejemplo, costras de cianobacterias, algas verdes y musgos del desierto de Negev, exhiben actividad fotosintética con solamente 0.1 mm de precipitación y líquenes como *Disposchistes diacapsis* y *Acarospora Schleicheri* alcanzan esta actividad con 0.04-0.27 mm de precipitación (Lange *et al.*, 1992; 1997; 1998). Observaciones en el desierto de Negev muestran que la fijación de CO<sub>2</sub> por parte de las costras biológicas depende también de la estructura física del suelo, la intensidad de radiación y de características topográficas, como dirección de la pendiente (Zaady *et al.*, 2000).

Características topográficas del suelo, asociadas a la estructura externa y composición de las CBS también regulan los flujos horizontales y verticales de agua y de nutrientes (Belnap *et al.*, 2005), importantes en la germinación de semillas, establecimiento y crecimiento de plantas vasculares (St. Clair *et al.*,

1984; Harper & Pendleton, 1993; Hawkes & Menges, 2003; Hawkes, 2004; Rivera-Aguilar *et al.*, 2005). Así una mayor biomasa de costras en los interespacios podría estimular un mayor contenido de C y N en el suelo, que retroalimente la biomasa ya existente y favorezca la agregación de partículas de suelo. La acumulación de materia orgánica en los interespacios, resultado de la presencia de polisacáridos extracelulares y filamentos de cianobacterias como *Microcoleus vaginatus* en suelos arenosos, limosos y yesíferos estabilizan las partículas del suelo en los primeros 4 mm o hasta 10 cm cuando no existe sobrepastoreo (Belnap & Gardner, 1993). Polisacáridos extracelulares y filamentos de *M. sociatus*, *Nostoc* sp., *Calothrix parietina* y *Gloecapsa* sp. asociadas a cuarzo son capaces de estabilizar las dunas del desierto de Negev (Lange *et al.*, 1992). Este papel importante de los exopolisacáridos y filamentos de cianobacterias en la estabilización de suelos, ha sido reafirmado recientemente en cianobacterias del desierto de Gurbantunggute en China (Yuanning, 2005). Además, los exopolisacáridos y filamentos de cianobacterias asociados a rizoides e hifas de líquenes (*Catepyrenium* sp. y *Collema tenax*) favorecen la estabilidad de suelos arenosos y limosos del desierto Chihuahuense, y evitan la pérdida de suelo por erosión eólica. Esta resistencia del suelo a la erosión se ve disminuida hasta un 80% por pisoteo de animales y vehículos, es decir existe una relación directa entre la cobertura de CBS y la formación de agregados del suelo en función del grado de disturbio (Belnap & Gillette 1998; Eldridge & Leys, 2003).

La influencia de un mayor aporte de materia orgánica y de la estabilidad del suelo se concentra en 1 mm por debajo de CBS de cianobacterias, profundidad donde se observa una mayor productividad a nivel de microescala en el desierto de Utah (García-Pichel & Belnap, 1996). La actividad fotosintética a esta microescala en el suelo por debajo de estas costras, también es afectada al igual que a nivel de paisaje por la estacionalidad (Belnap *et al.*, 2004; Zaady *et al.*, 2000), que determina una mortalidad mayor de cianobacterias al final de la primavera y principios del otoño, así como un aumento en la concentración de pigmentos fotoprotectores, antioxidantes y contenido de clorofila durante el otoño,

resultado del daño inducido por radiación UV o por déficit de carbono en las mesetas de Colorado, en Estados Unidos (Bowker *et al.*, 2002). A ésta microescala, las costras multiespecie de cianobacterias favorecen la protección de cianobacterias móviles (*Oscillatoria* sp y *M. vaginatus*), que se sitúan por abajo de las que poseen pigmentos fotoprotectores (*Nostoc* spp. y *Scytonema myochlorus*), y que con su migración modifican la biomasa y actividad fotosintética del suelo tanto espacialmente como temporalmente (García-Pichel *et al.*, 2001; García-Pichel & Belnap, 1996; García-Pichel & Pringault, 2001), y con ello a este nivel de microescala modifican la contribución de carbono y nitrógeno de todo el sistema.

La mayoría de los trabajos de CBS se han centrado en la estructura, distribución y composición taxonómica de las costras, así como en el papel que juegan en la fijación de C y N atmosférico y en la estabilidad de suelo (Belnap & Lange 2001) en procesos a nivel de la comunidad y ecosistemas. Son pocos los estudios que abarcan el papel de costras específicas a nivel de microescala, sin embargo existe suficiente evidencia de que los diferentes grupos de costras exhiben papeles funcionales muy distintos, y así pueden contribuir a una heterogeneidad espacial y temporal en procesos funcionales de ecosistemas. Además mucho de nuestro conocimiento sobre aspectos funcionales de las CBS se basa en estudios de laboratorio. Recientemente, se consideró el conocimiento sobre los patrones de distribución espacial de las CBS como uno de los elementos clave para entender el papel funcional de las CBS en el ecosistema (Maestre *et al.*, 2005). Se propuso un índice para el mapeo de CBS de áreas desérticas utilizando herramientas de satélite (Chen *et al.*, 2005), y la consideración de varias escalas espaciales para la explicación del papel de las costras en procesos hidrológicos de cuencas semiáridas (Belnap *et al.*, 2005). Sin embargo, fuera de los dos últimos trabajos no existe información donde se ligen diferentes escalas para explicar el funcionamiento de las costras biológicas en la contribución de C, N y estabilidad de suelo, y como éste papel multifuncional contribuye en la salud de ecosistemas bajo presión de sobrepastoreo.

En México de manera reciente se ha centrado la atención en la influencia de las costras en relación a la germinación en laboratorio de semillas de *Mimosa luisiana* y *Myrtillicactus geometrizzans* del Valle de Tehuacán Puebla (Rivera-Aguilar *et al.* 2005), y en la composición taxonómica de CBS de cianobacterias de suelos erosionados del bosque tropical seco de la península de Baja California (Maya & López-Cortéz, 2002). Información que resulta escasa considerando que las zonas áridas y semiáridas ocupan mas del 50% del territorio nacional de las cuales 85,000 km<sup>2</sup> corresponden a pastizal natural- (Palacio-Prieto *et al.*, 2000), donde la presencia de CBS es un elemento clave de estos ecosistemas, y de las cuales no se conoce prácticamente nada acerca de su composición, abundancia y papel funcional en estos ecosistemas. Por tal motivo y retomando la propuesta de Maestre *et al.* (2005) y Belnap *et al.* (2005) para entender el papel funcional de las CBS a nivel espacial a múltiples escalas, en el presente trabajo se plantearon dos grupos de preguntas centrales 1) ¿Qué abundancia y diversidad tienen las CBS a nivel de la comunidad en pastizales sobrepastoreados? Es posible, detectar patrones de asociaciones entre distintas especies de costra y macollos de gramíneas con respecto a su posición en la pendiente? ¿ Como influyen las CBS en la densidad de las raíces de plantas en diferentes profundidades del suelo? 2) ¿Cómo varía el papel funcional de diferentes grupos de CBS a nivel de microescala de suelo en la contribución de C, N y en la estabilidad del suelo y cuales son las implicaciones a nivel de ecosistema? Partiendo de estas preguntas se planteó la siguiente hipótesis:

Debido a que la presencia de materia orgánica favorece la estabilidad del suelo, la función hidrológica y la integridad biótica (salud del ecosistema), se espera que la presencia de las CBS favorezca la contribución de C y N total, y estabilidad a nivel de microescala de suelo, y que ésta influencia se vea reflejada en patrones de diversidad y cobertura de las mismas costras y de las plantas vasculares (integridad biótica) a distintas escalas del ecosistema.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El trabajo fue realizado cerca de la comunidad de San Sebastián, perteneciente al ejido de Escalerillas, cerca de la Sierra San Miguelito, San Luis Potosí, México (22° 02' 05" latitud N, y 101° 09' 26" longitud W, altitud 2330 msnm (Carta Topográfica 1:50000 INEGI, 2002) (Fig. 2.1). La vegetación es un pastizal secundario que surgió de la deforestación de bosque pino-encino. La extracción de piñón y leña favoreció el incremento de espacios abiertos y el remplazó de especies propias de bosque, por especies características de una vegetación más xérica (Romero-Manzanares & García-Moya, 2002), dominada por *Bouteloua scorpiodes* Lag., una especie resistente a sequía y suelos degradados por sobrepastoreo (Rzedowski, 1978; Alcocer *et al.*, 1989). *Bouteloua scorpiodes*, se distribuye en manchones asociada con otras especies como *Aristida divaricata* Humb & Bonpl, *Bouteloua gracilis* H. B. K. Lag. y *Muhlenbergia* sp., y *Lycurus phleoides* Kunth. En el sitio también se observa en menor abundancia *Jatropha dioica* Leatherstem, *Agave* sp. y *Opuntia* sp., particularmente en sitios con mayor disturbio.

El clima predominante es semiseco templado con lluvias en verano, y con temperaturas media anual entre 12° y 18 °C. La temperatura del mes más frío va de -3° a 18 °C y la del mes más cálido es mayor a 18 °C. La precipitación total anual varía entre 400 – 600 mm (INEGI, 2002). De acuerdo a la clasificación de la FAO el suelo corresponde a Rendzina o bien a Molisol de acuerdo a la clasificación de USA, y se caracteriza por ser franco areno-arcilloso con textura media, pH ácido (4.86-5.2), más o menos profundo, con un horizonte superficial fuertemente compactado por el pisoteo de vacas, ovejas y caballos, así como por vehículos de carga, pobre en contenido de materia orgánica (1.3-1.44 %) y alto contenido de carbonatos en los primeros 50 cm superficiales (Tabla 2.1) (INEGI, 2002).

En el paisaje destacan comunidades de pastizal secundario sobre lomeríos con pendiente menor a 8%, donde parches de gramíneas están separados por espacios abiertos formando una microtopografía contrastante. Estos pastizales se entre mezclan con tierras dedicadas a la agricultura de temporal de maíz y frijol, y áreas con exposición de roca madre y formación de cárcavas. En las laderas de los cerros con pendientes superiores a 45° de inclinación que rodean a estos lomeríos y que forman parte de la Sierra de San Miguelito, se observa además de la roca expuesta, bandas de caliche en la base de los cerros, así como vestigios de elementos de bosque de pino-encino, comunidad dominante de sitios conservados de la Sierra de San Miguelito. Estos mosaicos en el paisaje son el resultado de las condiciones climáticas, pero además del uso de suelo dominado por pastoreo y agricultura de temporal bajo un régimen ejidatario, presión que al parecer ha disminuido por el decremento de la población desde 1960 en San Sebastián (INEGI, 2000), y que ha permitido el establecimiento de vegetación secundaria.

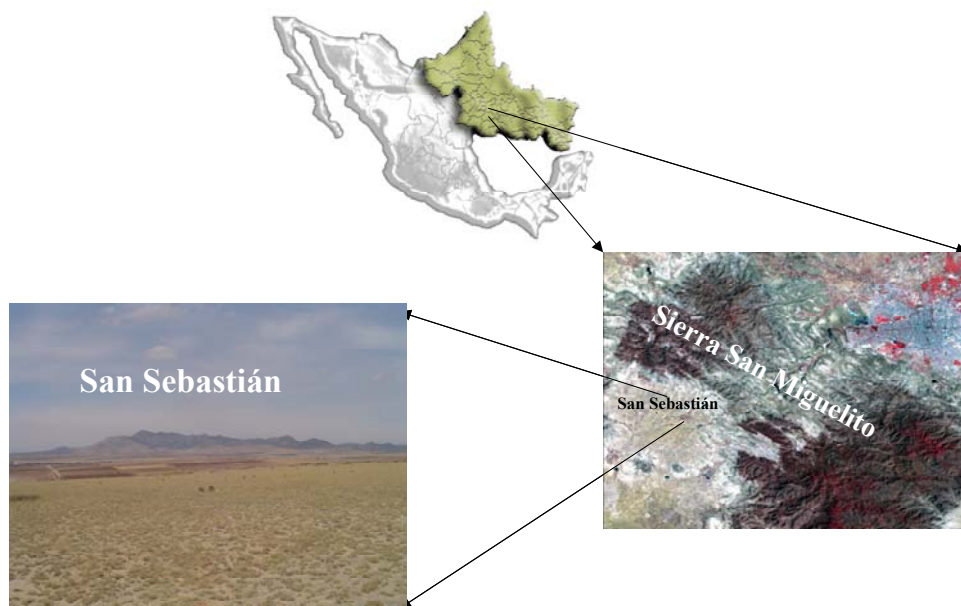


Figura 2.1 Localización del sitio del estudio, San Sebastián, San Luis Potosí, México.

Tabla 2.1 Resumen de las características del suelo de San Sebastián, San Luis Potosí (EC-conductividad eléctrica; CEC-capacidad de intercambio catiónico, ds/m-10<sup>-2</sup>/m; av-disponible, ex-intercambiable, ANP-potencial de neutralización ácida, MO-materia orgánica).

Parámetro	Rango	Parámetro	Rango
Cu	0.78-1.3 ppm	CEC	9.91-10.52 meq\100g
Fe	31.54-39.34 ppm	EC	0.21-0.38 ds\m
Mn	20.6-26.94 ppm	pH	4.86-5.2
N total	682.3-806.8 ppm	% CaCO <sub>3</sub> (ANP)	0.86-4.25
P	4.64-6.73 ppm	Textura	
K-av	240-316.8 ppm	Muy gruesa	2.43-3.61
Ca-ex	770-967.2 ppm	Gruesa	4.28-5.43
Mg-ex	108.44-133.28 ppm	Media	7.83-8.75
K-ex	331-403.6 ppm	Fina	13.12-14.11
Na-ex	55.72-66.4 ppm	% Arena	51.24-54.24
SO <sub>4</sub> -S	0.99-1.65 ppm	% Limo	24.2-26.2
% MO	1.3-1.44	% Arcilla	20.56-22.56

### Diseño experimental y tipo de muestreo

Se establecieron cinco bloques pareados de 20x20 m, un par consistió en una parcela con acceso a pastoreo y la otra con pastoreo excluido. Dentro de cada parcela se establecieron seis transectos permanentes de 20 m de longitud, dos en dirección horizontal y cuatro en dirección vertical en relación a la pendiente. A lo largo de los transectos se determinó el porcentaje de la cobertura vegetal y de los interespacios midiendo la longitud de espacios abiertos siguiendo la metodología de intercepción de espacios cubiertos y básales (Herrick *et al.* 2005). Se determinó en estos bloques pareados la estructura de la cobertura del suelo calculando el porcentaje de gramíneas, mantillo, costras, arena, y suelo desnudo implementando el método de puntos de intercepción en línea (Herrick *et al.*, 2005). Cada 10 cm sobre cada transecto vertical se colocó una varilla de 1mm de



diámetro aproximadamente, y se registraba todo lo que tocaba la varilla desde la base del suelo hasta aproximadamente 15 cm de altura.

Para la caracterización de las asociaciones entre costras biológicas y macollos de gramíneas se escogió 20 macollos de gramíneas y se identificó las especies y su distribución espacial en un área de 25 cm x 8 cm, perpendiculares a la pendiente. Se evaluó la cobertura en 10 cm en la pendiente superior e inferior de los macollos. El perímetro de cada tipo de CBS se marcó con alfileres de colores diferentes, posterior a ello se sacó una fotografía digital a cada macollo con las costras marcadas, y se calculó el área total de cada tipo de costra a nivel de macollo por medio del programa Sigma Scan Pro versión 5 (1998).

Para la colecta de costras, se colocó sobre la costra una caja petrí de 5 cm de diámetro, al mismo tiempo que se removía la costra del suelo con una espátula. Cuando el suelo estaba seco se aplicó agua con un aspersor para retirar la capa de costra. Una vez colocada la costra en la caja petrí, ésta fue sellada para evitar el movimiento y el rompimiento. Los géneros y especies de líquenes de las CBS fueron determinados por el Dr. Roger Rosentreter de *Bureau of Land Management, USA*. Después se verificaron las identificaciones vía microscopio y claves taxonómicas en colaboración con la MC. Marlene Gómez Peralta en el Herbario de la Facultad de Biología de la Universidad de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán. Otra revisión de las costras fue realizada por el Dr. Gustavo Montejano Zurita y colaboradores en el Laboratorio de Ficología del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, con la finalidad de detectar cianobacterias.

Para la determinación de evaluar la distribución vertical y horizontal de la biomasa de raíces de las gramíneas (*Aristida divaricata*, *Bouteloua scorpioides*, *B. gracilis* y *Muhlenbergia* sp.), se extrajeron 5 núcleos de suelo de 2.5 cm de diámetro en dos profundidades de 0-5 cm y de 5-10 cm asociados con 5 macollos (20cm x 10cm) de *Aristida divaricata*, *Bouteloua scorpioides*, *B. gracilis* y

*Muhlenbergia* sp, 10 cm en la pendiente superior y pendiente inferior del macollo, en el borde del macollo en la pendiente superior e inferior, y en el centro de macollo. Los núcleos de suelo, fueron colectados con un nucleador de 2.5 cm de diámetro y posteriormente colocadas en bolsas de plástico que fueron selladas, etiquetadas y llevadas al laboratorio. Una vez en el laboratorio las raíces fueron separadas del suelo por medio de mallas de 2 mm. Después de la separación las raíces fueron pesadas y secadas a 70°C por 48 horas, posterior al secado nuevamente se pesaron.

Para la determinación del contenido de C y N total del suelo en la capa de siete tipos de costras y en el suelo bajo de éstas, se colectaron la costra y se extrajeron tres núcleos de 5 cm<sup>2</sup> dividido en microestratos de suelo de 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.5 debajo de la misma costra. Para obtener las muestras primero se marcaron 5 x 5 cm en la superficie de cada tipo de costra que fueron humedecidos para facilitar la remoción con la ayuda de una espátula, una vez removida la costra se realizó un corte longitudinal del suelo en uno de los lados del cuadrado para construir un microperfil, en el que se marcó y se removió cada uno de los microestratos. Cada vez que se colectaba un microestrato se humedeció el suelo para facilitar la extracción del siguiente. Las muestras de costras y suelos fueron colocados en bolsas de plástico, etiquetadas y transportadas a laboratorio, donde se tamizaron con una malla de 1mm para separar piedras y raíces. Una vez tamizado el suelo fue secado a 70°C por 48 horas. Posteriormente el suelo fue molido en un molino de bolas (Retsch, Modelo MM200) por 30 seg., a 25 frecuencias. Las muestras fueron nuevamente secadas a 70 °C por 5 hrs., y de submuestras de 25-35 mg de suelo se determinó el porcentaje de C y N orgánico y la relación C:N, por medio de un analizador elemental de combustión (Costech, California, Modelo 1016).

Para evaluar la estabilidad en micrositios de seis tipos de costra, se extrajeron 5 núcleos de 8 mm de diámetro de cada tipo y una secuencia de microestratos de 0-1 mm y 1-3 mm debajo de las costras. Para los suelos

desnudos también se colectaron núcleos de 0-1 mm y 1-3 mm. Para la obtención de los núcleos se utilizó un bisturí que permitió extraer los núcleos finamente. Cada núcleo fue colocado en una malla de metal y sumergido en una caja de plástico saturada con agua cada 30 seg., hasta completar 300 seg., o una serie de 5 ciclos de inmersión. Si el fragmento perdía más del 50 % de su estructura en los primeros 5 seg se consideró como suelo inestable (1), si el fragmento perdía el 50 % de su estructura entre 5 –30 seg se asignó el grado de estabilidad 2, si la pérdida del 50 % de la estructura era entre 30-300 seg, o si menos del 10 % de la estructura se mantenía después de cinco ciclos de inmersión, se asignaba la estabilidad 3, si se conservaba del 10-25 % de la estructura después de los cinco ciclos de inmersión correspondía a la categoría 4, o bien a la 5 y 6 si se conservaba 25-75% y 75-100% respectivamente. Las costras con estabilidad 6 fueron puestas en un pequeño frasco con agua durante 30 seg, si la estructura no se desintegraba se consideró la estabilidad 7, si después de los 30 seg era agitado el frasco y no se destruía el fragmento, se le asignaba la categoría 8 y finalmente si en los minutos siguientes al ser agitada no se destruía se asignó la categoría 9 (Herrick *et al.*, 2005).

Cabe mencionar que las costras y microestrato de suelo tanto para determinar C, N total, como estabilidad se eligieron en interespacios por lo menos 20 cm de distancia en relación a macollos de plantas, con la finalidad de evitar la influencia de plantas en el contenido de C, N y estabilidad en los primeros centímetros del suelo.

### Análisis estadístico.

El modelo estadístico que se utilizó para las variables de respuesta de apertura de interespacio, tamaño de la apertura, porcentaje de cobertura total por grupos, porcentaje de cobertura por especies de gramíneas y de costras, fue un modelo mezclado de análisis de varianza (ANOVA). Para la variable de respuesta de apertura de interespacio se consideraron como factores principales bloque,

tratamiento y dirección del transecto. El factor bloque (n=5) fue considerado como efecto aleatorio, los efectos fijos fueron los factores tratamiento (con dos niveles; pastoreo y no pastoreo) y dirección (con dos niveles; horizontal y vertical). En el caso del tamaño de la apertura del interespacio bloque era el efecto aleatorio y tratamiento, dirección y categoría de apertura los factores fijos. Para la categoría de apertura se consideraron cinco niveles (<20 cm, 20-50cm, 50-100cm, 100-200cm y >200cm), en el resto de los factores se consideraron los niveles ya descritos. De acuerdo a la prueba de Shapiro Wilks los datos de porcentaje de apertura de interespacio y tamaño de la apertura no presentaron una distribución normal y por lo tanto fueron transformados por raíz cuadrada.

Para la variable de respuesta de cobertura del suelo (en porcentaje) por diferentes grupos funcionales, bloque, tratamiento y estrato fueron los factores principales en el modelo mezclado. Tratamiento y estrato fueron los efectos fijos y bloque el efecto aleatorio. Gramíneas, costra, mantillo, arena y suelo desnudo fueron los niveles del factor estrato. La abundancia de especies de gramíneas y de costras, se determinó considerando como factores principales bloque, tratamiento y especie. Las especies de gramíneas *A. divaricata* y *Bouteloua* sp. como niveles de la especie de gramíneas, y *Acarospora schecheri*, *Buellia* sp, *Disploschistes* sp, *Peltula michoacanensis*, costra de hongos y *Placynthiella uliginosa* como niveles de la especie de costra. Para ambos casos la prueba de efectos fijos consideró tratamiento, estrato y especie. En este caso los datos tuvieron una distribución normal de acuerdo a la prueba de Shapiro Wilks, por lo que no fue necesario transformarlos.

Para las variables de respuesta de cobertura de costras a nivel de macollo de gramínea, costras asociadas al macollo, porcentaje total de C y N total, y relación C:N se utilizó un modelo lineal general de ANOVA con un diseño completamente al azar. Para las dos primeras variables de respuesta, la posición fue el factor principal, con dos niveles (pendiente superior y pendiente inferior). Para el análisis de C, N y relación C:N los factores principales fueron especie y

profundidad, especie tuvo seis niveles (*Acarospora schecheri*, *Buellia* sp, *Disploschistes* sp, *Peltula michoacanensis*, *Placynthiella uliginosa* y suelo desnudo) y profundidad tuvo cuatro niveles (costra, 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.5 cm). Debido a que los datos en el análisis de C y N total no tuvieron una distribución normal en relación a la prueba de Shapiro Wilks, los datos fueron transformados por  $\log(x + 0.001)$ .

El modelo lineal general de ANOVA fue utilizado para evaluar la variable de respuesta de biomasa de raíces, se considero como factores principales especie, posición y profundidad. Se consideraron cuatro especies *A. divaricata*, *B. gracilis*, *B. scorpiodes* y *Muhlenbergia* sp., y cinco posiciones (10 cm en la pendiente superior y pendiente inferior del macollo, borde del macollo pendiente superior e inferior, y centro de macollo), y dos profundidades (0-5 cm y de 5-10 cm). Los datos no se distribuyeron normalmente de acuerdo a la prueba de Shapiro Wilks y se transformaron con raíz cuadrada.

Para todas las variables, posterior a los análisis se realizaron pruebas de comparación de medias de los efectos significativos por medio de un ajuste de Bonferroni. Los resultados son reportados en medias retransformadas  $\pm$  el error estándar y todos los análisis fueron ejecutados en SAS versión 6.1 (SAS, 1999).

### 3. RESULTADOS

#### Cobertura de vegetación y CBS a nivel de comunidad

El porcentaje de espacios abiertos en dirección horizontal (58%) fue mayor que en dirección vertical (54%) del pastizal secundario de San Sebastián (Fig. 3.1; dirección como factor principal;  $F_{1,34} = 4.6$ ;  $P = 0.040$ ; ver Tabla 1 en anexo). En ambas direcciones los espacios abiertos de 20-50 cm fueron los más frecuentes (25%), seguidos de los de 50-100 cm (20%), 100-200 cm (6.55%), <20 cm (0.15%) y >200 cm (0.4%), (Fig. 3.2; categoría de apertura como factor principal;  $F_{4,176} = 244$ ;  $P < 0.0001$ ; ver Tabla 2 en anexo).

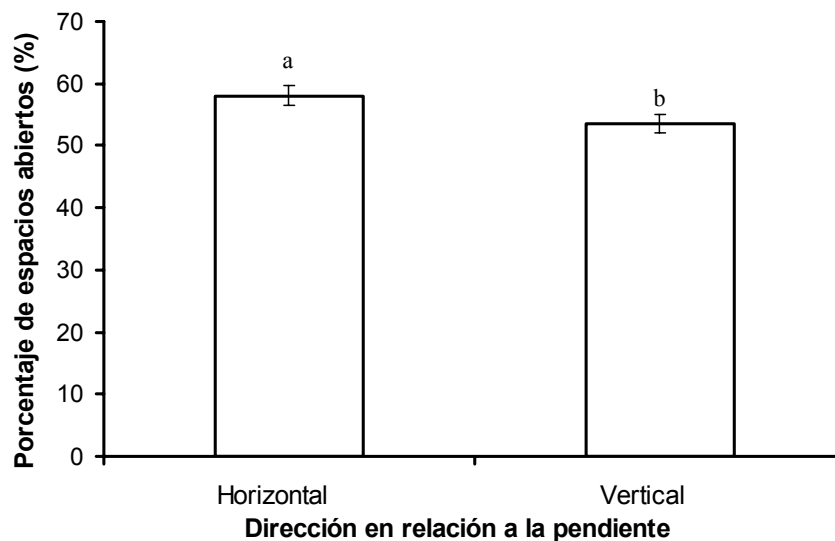


Figura 3.1 Medias retransformadas ( $\pm$  error estándar) del porcentaje de espacios abiertos en relación a la dirección con respecto a la pendiente ( $P < 0.040$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas.

La frecuencia de CBS en los transectos verticales fue mayor (40%) en relación a suelo desnudo (29%), la de gramíneas (21%), mantillo (14%) y porcentaje de arena (16%) (Figura 3.3; estrato como factor principal;  $F_{4,189} = 127$ ;  $P < 0.0001$ ; ver Tabla 3 en anexo). Sobre los mismos transectos, la cobertura de *Bouteloua* sp. (16 %) fue mayor a la de *Aristida divaricata* (4%). (Figura 3.4; especie como factor principal;  $F_{1,72} = 151$ ;  $P < 0.0001$ ; ver Tabla 4 en anexo). Las

especies *Muhlenbergia* sp. y *Lycurus phleoides* contribuyeron poco a la cobertura, por tal motivo no fueron consideradas en el análisis estadístico.

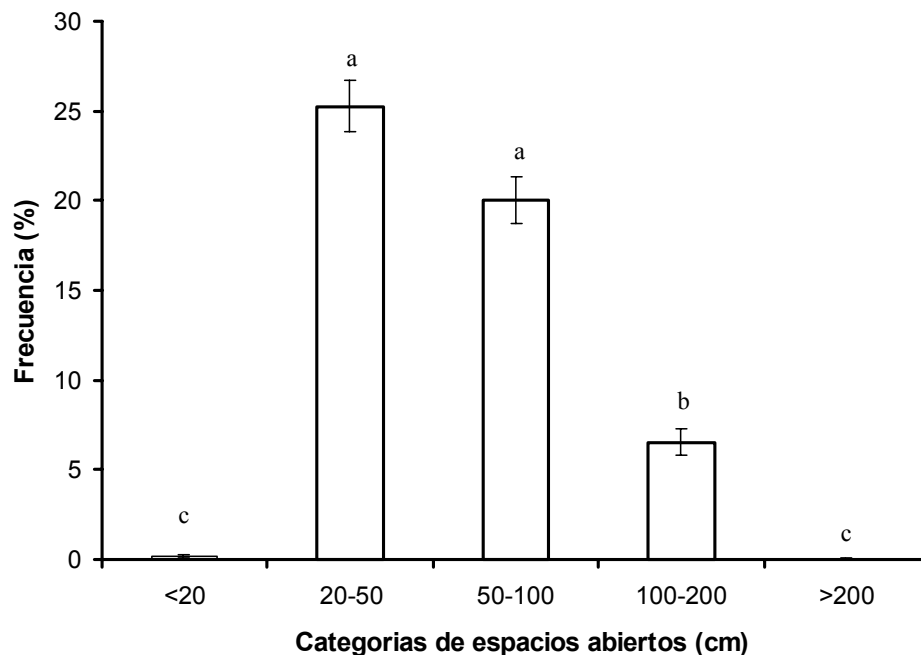


Figura 3.2 Medias retransformadas ( $\pm$  error estándar) del porcentaje de categorías de espacios abiertos en dirección vertical y horizontal ( $P < 0.0001$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas.

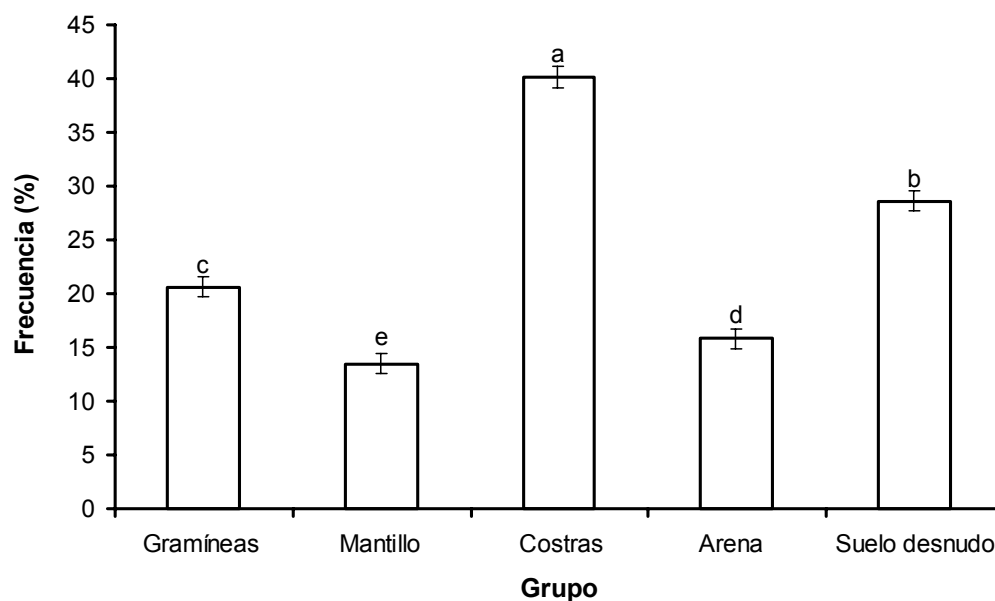


Figura 3.3 Medias ( $\pm$  error estándar) del porcentaje de frecuencia de gramíneas, mantillo, costras, arena y suelo desnudo de transectos verticales en relación a la pendiente ( $P < 0.0001$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas.

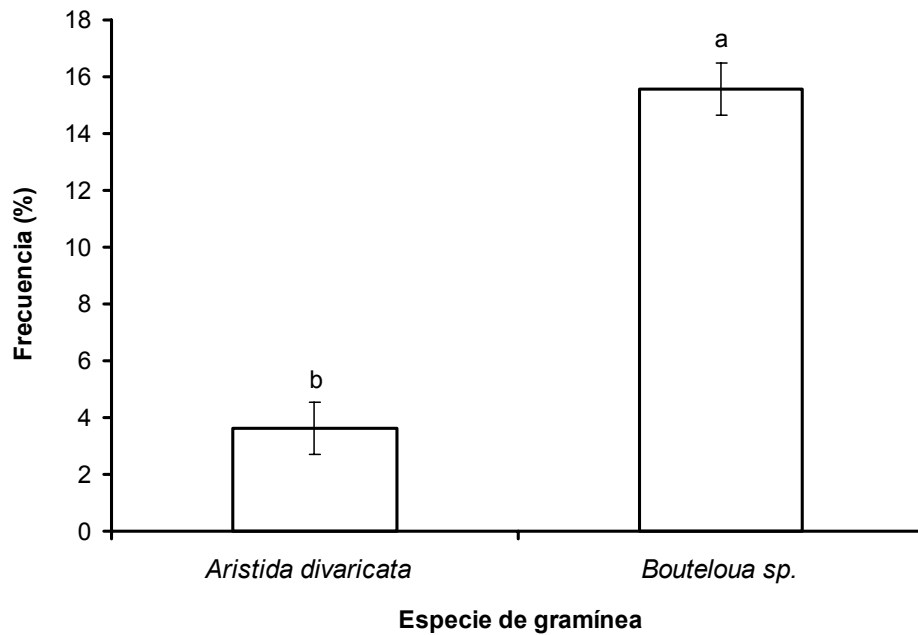


Figura 3.4 Medias retransformadas ( $\pm$  error estándar) del porcentaje de cobertura de las dos especies de gramíneas más frecuentes en los transectos verticales en relación a la pendiente ( $P < 0.0001$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas.

Se identificaron seis tipos de costras, en los transectos verticales a la pendiente, cuatro líquenes; *Acarospora schlecheri*, *Buellia sp.*, *Disploschistes sp.*, y *Placynthiella uliginosa*, un cianolíquen *Peltula michoacanensis* y hongos (Figura 3.5, 3.6). La frecuencia de *Placynthiella uliginosa* (19%) y costra de hongos (17%) fue mayor al resto de las costras presente en los transectos verticales (Tabla 3.1; especie como factor principal;  $F_{6,3}=192$ ;  $P < 0.0001$ ; ver Tabla 5 en anexo).





Tabla 3.1 Medias ( $\pm$  error estándar) del porcentaje de cobertura de especies de costras y arena en la superficie del suelo en transectos verticales. Letras iguales indican que no existieron diferencias significativas entre cobertura. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Tipo costra	Porcentaje (%) de cobertura	
<i>Acarospora schleicheri</i>	0.03 $\pm$ 0.6	d
<i>Buellia</i> sp.	1.4 $\pm$ 0.6	c
Costra muerta	1.7 $\pm$ 0.6	c
Costra de hongos	17 $\pm$ 0.6	b
<i>Diploschistes</i> sp.	0.4 $\pm$ 0.6	d
<i>Peltula michoacanensis</i>	2 $\pm$ 0.6	c
<i>Placynthiella uliginosa</i>	19 $\pm$ 0.6	a

### Asociaciones de costras a nivel de macollo de gramíneas

A nivel de macollo de gramíneas se encontraron en promedio tres tipos de costras tanto en la pendiente superior como inferior del macollo (posición como factor principal;  $F_1=0.03$ ;  $P > 0.9$ ; ver Tabla 6 en anexo), de estas especies dos estaban asociadas al macollo en ambas pendientes (posición como factor principal;  $F_1=0.93$ ;  $P > 0.3$ ; ver Tabla 7 en anexo). *Placynthiella uliginosa* fue más abundante en la pendiente inferior (38%) del macollo que en la pendiente superior (22%) (Figura 3.7; posición como factor principal;  $F_1=8.0$ ;  $P<0.01$ ; ver Tabla 12 en anexo). El resto de las costras presentaron los siguientes porcentajes en la pendiente inferior y superior abajo y arriba del macollo, respectivamente costra de hongos (51% y 61%); *Buellia* sp. (15% y 12%), *Peltula michoacanensis* (6% y 11%) y *Diploschistes* sp. (15% y 12%).

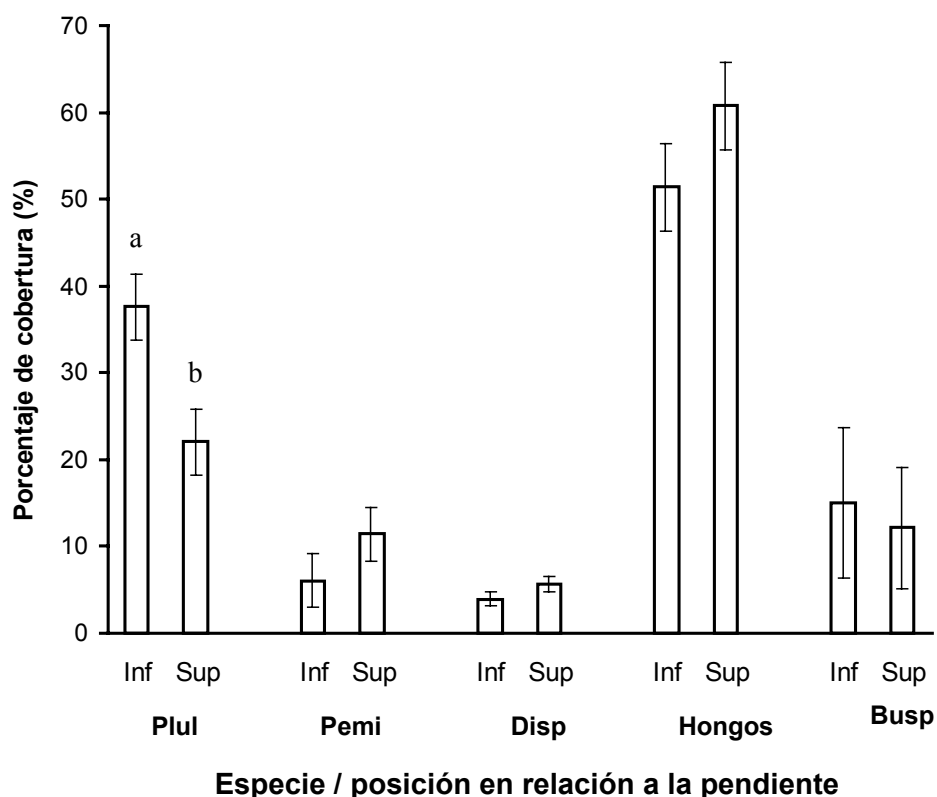


Figura 3.7 Medias ( $\pm$  error estándar) del porcentaje de cobertura de diferentes especies de CBS en la pendiente inferior (Inf) y superior (Sup) con respecto al macollos de gramíneas. Plul = *Placynthisiella uliginosa* ( $P < 0.01$ ), Pemi = *Peltula michoacanensis*, Disp = *Diploschistes* sp. y Busp = *Buellia* sp. Letras diferentes indican diferencias significativas.

### Biomasa de raíces en relación a macollo de gramíneas

La biomasa de raíces entre *Aristida divaricata* ( $80 \text{ mg/cm}^3$ ) y *Bouteloua scorpioides* Lag., ( $68 \text{ mg/cm}^3$ ) fue similar, y mayor con respecto a *B. gracilis* ( $41 \text{ mg/cm}^3$ ) y *Muhlenbergia* sp. ( $43 \text{ mg/cm}^3$ ), las cuales presentaron valores similares (Figura 3.8; especie como factor principal;  $F_3=6.2$ ;  $P < 0.0005$ ; ver Tabla 13 en anexo). Al considera la profundidad anidada en la posición como factor principal, la biomasa de raíces fue mayor en el centro del macollo de 0-5 cm, esta biomasa disminuyó hasta casi 10% de 5-10 cm en la misma posición, y fue similar a la

biomasa de las posiciones al borde del macollo pendiente superior e inferior, en profundidades de 0-5 cm y de 5-10 cm, sin embargo, esta biomasa disminuyó 10 cm con respecto al macollo pendiente superior e inferior tanto de 0-5 cm como de 5-10 cm (Figura 3.9; profundidad anidado en posición como factor principal;  $F_4=48$ ;  $P<0.0001$ ; ver Tabla 13 en anexo).

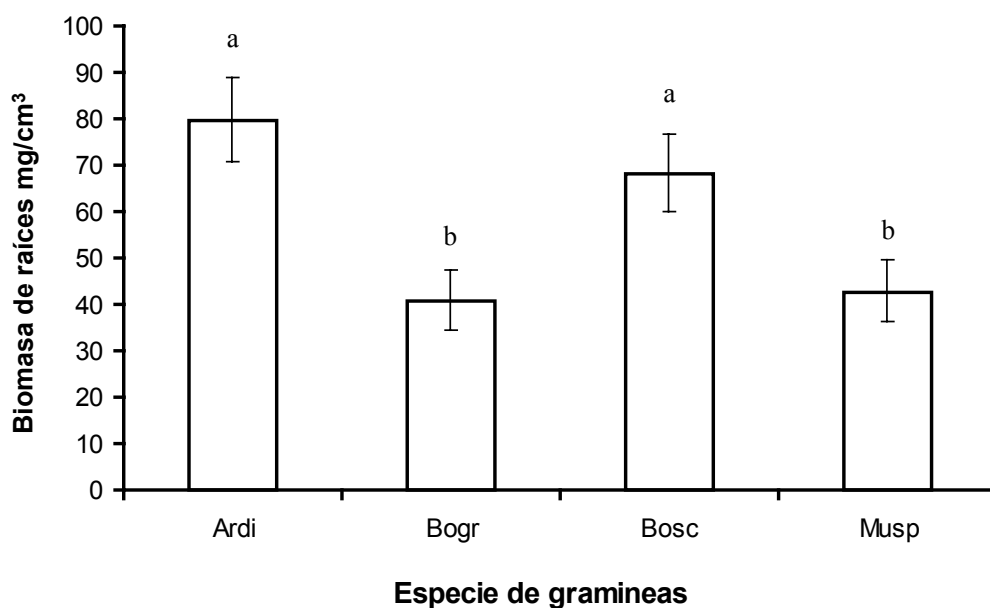


Figura 3.8 Medias retransformados ( $\pm$  error estándar) del peso seco de raíces ( $\text{mg}/\text{cm}^3$ ) (Ardi=*Aristida divaricata*, Bogr=*Bouteloua gracilis*, Bosc= *B. scorpiodes*, Musp=*Muhlenbergia* sp.),  $P<0.0002$ . Letras diferentes indican diferencias significativas.

### Porcentaje de C y N asociados con CBS a nivel de microestrato de suelo

El porcentaje de contenido de C total en el talo de *Acarospora schecheri* (4.69%) fue mayor en relación al talo de *Buellia* sp. (2.11%), *Disposchistes* sp. (2.83%), *P. michoacanensis* (1.91%) y costra de hongos (1.49%), además este porcentaje en el talo de *Acarospora schecheri*, fue mayor a las profundidades de 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.5 cm del suelo (Tabla 3.2; profundidad anidada en

especie como factor principal;  $F_{17}=12.40$ ;  $P<0.0001$ ; ver Tabla 14 en anexo). *Acarospora schecheri* (0.38%) presentó mayor porcentaje de N en su talo que *Buellia* sp. (0.19%), *Disposchistes* sp. (0.24%), *P. michoacanensis* (0.21%) y costra de hongos (0.18%), que también fueron mayores con respecto de la profundidades 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.5 cm (Tabla 3.2; profundidad anidada en especie como factor principal;  $F_{17}=14.33$ ;  $P<0.0001$ ; ver Tabla 15 en anexo). La relación C:N fue mayor en el talo de *Acarospora schecheri* (12.23) con respecto al talo de *P. michoacanensis* (8.95) y costra de hongos (8.41) (Tabla 3.2; profundidad anidada en especie como factor principal;  $F_{17}=5.88$ ;  $P<0.0001$ ; ver Tabla 16 en anexo),

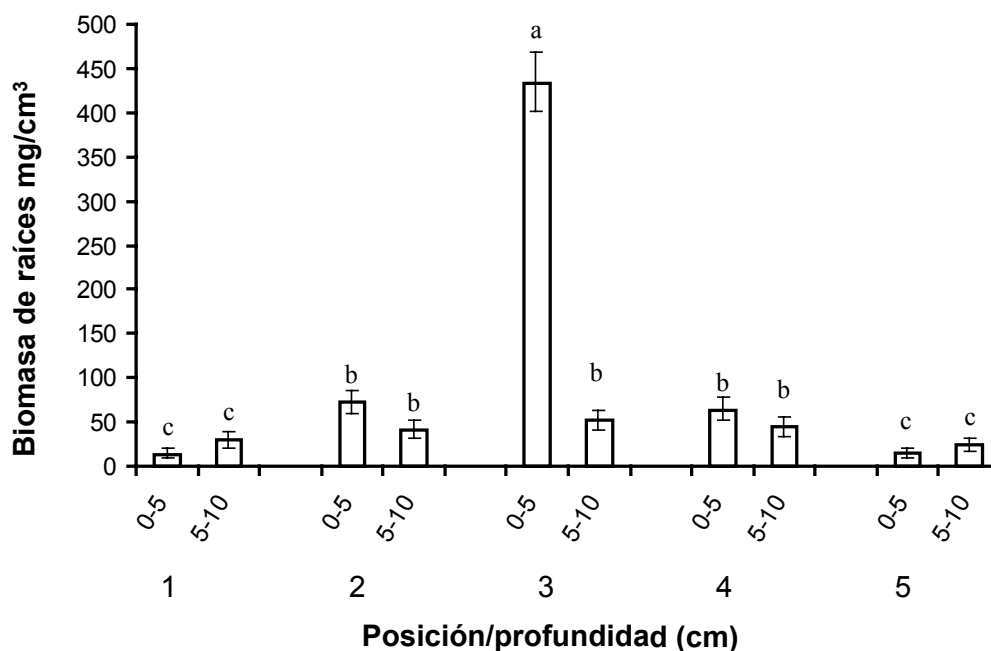


Figura 3.9 Medias retransformados ( $\pm$  error estándar) de biomasa de raíces ( $\text{mg}/\text{cm}^3$ ) de 0-5 cm y 5-10 cm de profundidad en 10 cm pendiente superior (1) e inferior (5) del macollo, borde del macollo pendiente superior (2) e inferior (4), y en el centro del macollo (3). Letras diferentes indican diferencias significativas.

Tabla 3.2 Medias retransformadas ( $\pm$  error estándar) del porcentaje de C, N, y medias sin transformar ( $\pm$  error estándar) de la relación C:N en talo, 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.5 cm de cada una de las especies de costras consideradas. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Especie de costra	Profundidad (cm)	C total (%)	N total (%)	Relación C:N
<i>A. schleicheri</i>	Costra	4.69 $\pm$ 0.74 a	0.38 $\pm$ 0.05 a	12.23 $\pm$ 0.38 a
	0-0.5	1.05 $\pm$ 0.17 d	0.11 $\pm$ 0.01 c	9.14 $\pm$ 0.38 b
	0.5-1.5	0.77 $\pm$ 0.12 d	0.08 $\pm$ 0.01 c	9.32 $\pm$ 0.38 b
	1.5-3.5	0.83 $\pm$ 0.13 d	0.09 $\pm$ 0.01 c	9.64 $\pm$ 0.38 b
<i>Buellia</i> sp.	Costra	2.11 $\pm$ 0.34 b	0.19 $\pm$ 0.02 b	11.27 $\pm$ 0.38 a
	0-0.5	1.40 $\pm$ 0.22 c	0.13 $\pm$ 0.02 c	10.69 $\pm$ 0.38 a,b
	0.5-1.5	0.80 $\pm$ 0.13 d	0.08 $\pm$ 0.01 c	10 $\pm$ 0.38 b
	1.5-3.5	0.79 $\pm$ 0.12 d	0.08 $\pm$ 0.01 c	9.94 $\pm$ 0.38 b
<i>Diploschistes</i> sp.	Costra	2.83 $\pm$ 0.45 b	0.24 $\pm$ 0.03a,b	11.80 $\pm$ 0.38 a
	0-0.5	0.90 $\pm$ 0.14 d	0.10 $\pm$ 0.01 c	8.96 $\pm$ 0.38 b
	0.5-1.5	0.78 $\pm$ 0.12 d	0.08 $\pm$ 0.01 c	9.43 $\pm$ 0.38 b
	1.5-3.5	0.80 $\pm$ 0.13 d	0.08 $\pm$ 0.01 c	9.67 $\pm$ 0.38 b
<i>P. michoacanensis</i>	Costra	1.91 $\pm$ 0.30 b	0.21 $\pm$ 0.03 b	8.95 $\pm$ 0.38 b
	0-0.5	0.79 $\pm$ 0.13 d	0.09 $\pm$ 0.01c	8.76 $\pm$ 0.38 b
	0.5-1.5	0.70 $\pm$ 0.11 d	0.07 $\pm$ 0.01c	9.73 $\pm$ 0.38 b
	1.5-3.5	0.75 $\pm$ 0.12 d	0.07 $\pm$ 0.01c	10.13 $\pm$ 0.38 a
Costra de hongos	Costra	1.49 $\pm$ 0.23b,c	0.18 $\pm$ 0.02 b	8.41 $\pm$ 0.38 b
	0-0.5	0.71 $\pm$ 0.11 d	0.08 $\pm$ 0.01c	8.71 $\pm$ 0.38 b
	0.5-1.5	0.58 $\pm$ 0.10 d	0.06 $\pm$ 0.01c	9.49 $\pm$ 0.38 b
	1.5-3.5	0.61 $\pm$ 0.10 d	0.07 $\pm$ 0.01c	9.11 $\pm$ 0.38 b
Suelo	0-0.5	0.71 $\pm$ 0.11 d	0.08 $\pm$ 0.01c	8.64 $\pm$ 0.38 b
	0.5-1.5	0.75 $\pm$ 0.12 d	0.08 $\pm$ 0.01c	9.57 $\pm$ 0.38 b
	1.5-3.5	0.82 $\pm$ 0.13 d	0.08 $\pm$ 0.01bc	9.75 $\pm$ 0.38 b

## Estabilidad de suelo a nivel de microestrato.

*Acarospora schleicheri*, *Buellia* sp., *Diploschistes* sp., *Peltula michoacanensis* y *Placynthiella uliginosa* conservaron en promedio el 70% de su estructura tanto a nivel de costra como en el suelo 0-1 mm y de 1-3mm después de 300 seg. La costra de hongos sólo conservó el 25% de su estructura antes de los primeros 5 seg, esta pérdida de estructura disminuyó con la profundidad en ese mismo tiempo, sin embargo conservó mayor estructura que el suelo desprovisto de costra en las profundidades de 0-1 mm y de 1-3mm (Tabla 3.3).

Tabla 3.3 Porcentaje de material de suelo conservado en cada tipo de costra y microestrato de suelo por debajo de la costra al final de las pruebas de estabilidad ( $\pm$  error estándar) de los distintos tipos de costras (Acsc = *Acarospora schleicheri*, Busp = *Buellia* sp., Disp = *Diploschistes* sp., Pemi = *Peltula michoacanensis* y Plul = *Placynthiella uliginosa*). Letras diferentes indican diferencias significativas.

Profundidad	Porcentaje de material de suelo conservada						Suelo
	en cada especie de costra						
	Acsc	Busp	Disp	Hongos	Pemi	Plul	
Costra	70 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	25 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	
0-1 mm	70 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	20 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7	
1-3 mm	70 $\pm$ 1.7	70 $\pm$ 1.7		13 $\pm$ 1.7			

## 4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el pastizal secundario semiárido de San Sebastián San Luis Potosí apoyan la hipótesis planteada de que existen patrones de frecuencia, diversidad y cobertura de CBS a nivel de macollo de gramíneas y de comunidad, que influyen en indicadores del funcionamiento del ecosistema como contenido total de C y N, y estabilidad de suelo, los cuales son pieza clave en procesos de resistencia a la erosión, infiltración, actividad biológica y ciclaje de nutrientes. Estos resultados son de los primeros en vincular atributos de las CBS e indicadores de la salud del ecosistema, a diferentes escalas del ecosistema. Anterior a este trabajo Maestre *et al.*, (2005) evaluaron la relación entre patrones espaciales, cobertura y diversidad de CBS, e indicadores del funcionamiento del ecosistema, entre ellos el contenido total de C y N, y estabilidad de agregados, pero no vincula diferentes escalas del ecosistema como proponen Belnap *et al.*, (2005) para explicar el papel que juegan las costras en la función hidrológica. Recientemente Bowker *et al.*, (2005) vinculan la distribución de costras y micronutrientes a pequeña y gran escala, en este caso consideran la composición de la comunidad vegetal a escala regional y como menor escala la escala de especie, a diferencia del presente trabajo donde se considera una serie de escalas la comunidad, el macollo de gramíneas y el microestrato de suelo a nivel de costras individuales. Los procesos y patrones dominantes a los diferentes escalas están controlados por diferentes factores abióticos y bióticos, y es importante integrarlos para entender los mecanismos claves que regulan el funcionamiento del ecosistema.

El sobrepastoreo y prolongadas períodos de sequía en los últimos décadas han ocasionado una pérdida significativa mayor al 60% de la cobertura de gramíneas en los pastizales de San Sebastián. Los interespacios permitieron la colonización de diversas CBS que juntas forman una capa protectora sobre el suelo que inhibe altas tasas de erosión. *Placynthiella uliginosa* y una capa delgada de hongos negros son los más abundantes componentes de la costra biológica en



esta zona. En comparación a las gramíneas, las CBS cubren una mayor área de estos pastizales. Con respecto a la distribución horizontal de la CBS, se observó que las asociaciones entre las costras biológicas y los macollos de plantas no ocurrieron aleatoriamente, pero éstas pueden haber sido influidas por el microclima asociado con los macollos y su posición con respecto a la pendiente causando diferencias en las condiciones biológicas, físicas y/o químicas del suelo. *Placynthiella uliginosa* ocurrió mas frecuentemente en la pendiente inferior de los macollos que en la pendiente superior, pero hasta ahora no se sabe que factores son responsables de este patrón.

También se observó un patrón en la biomasa de raíces. Contrario a lo esperado en el micrositio de los macollos de gramíneas, la mayoría de las raíces se encontró de 0-5 cm y solamente una fracción pequeña de 5-10 cm. Esto podría indicar que los nutrientes se acumulan de 0-5 cm. Con respecto a la distribución horizontal, todas las plantas distribuyeron sus raíces hasta 10 cm en la pendiente inferior y superior de la planta y no hubo diferencia con respecto a la profundidad. La biomasa de 5-10 cm en el centro del macollo disminuyó casi al 10% de la biomasa de 0-5 cm en la misma posición, y es similar a la biomasa de raíces al borde del macollo en la pendiente superior e inferior de 0-5 cm y de 5-10 cm. En relación a la contribución vertical de C y N total, y estabilidad de suelo a nivel de microescala, al parecer como sugiere Maestre *et al.*, (2005) es el resultado del efecto específico de cada tipo de costra aunque aun no es claro cuales son las relaciones que dirigen esta influencia a nivel de todo el ecosistema, sin embargo, atributos como la diversidad y riqueza de especies asociados a patrones espaciales de las costras influyen sobre los porcentajes de N y C total como sugiere su modelo teórico; los resultados de estabilidad de agregados aquí presentados además contradicen los resultados del modelo de Maestre *et al* (2005), pero apoyan la hipótesis que ellos se plantearon al inicio, de que la presencia de rizomas e hifas de líquenes contribuye a la estabilidad y estructura de la capa superior de suelo.

La escasa presencia de costras de líquenes y ausencia de musgos en el pastizal estudiado, es congruente con trabajos realizados en otros desiertos cálidos (Evans & Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2001; Dougill & Thomas, 2004;), donde las temperaturas son elevadas, y la precipitación y disponibilidad de nutrientes son escasas. Además de las presiones climáticas, para el caso de *Acarospora schleicheri* y *Buellia* sp. el sustrato también puede estar jugando un papel importante, ya que estas especies en el desierto de Namib se encontraron asociadas a suelos yesíferos y suelos mezclados de grava (Lalley & Viles, 2005). En costras de líquenes de San Sebastián, tanto el talo como los cuerpos fructíferos están expuestos sobre la superficie del suelo, lo cual posiblemente las hace más vulnerables al pisoteo de ganado y camiones de carga, que puede ser un factor importante que limita la presencia de *Acarospora schleicheri*, *Buellia* sp. y *Diploschistes* sp. tanto a nivel de macollo de gramínea, como de comunidad.

Costras de cianobacterias, a nivel de microestrato de suelo, macollo y de toda la comunidad a diferencia de lo que se esperaba estuvieron ausentes, posiblemente porque el muestreo se realizó en época de sequía, y como ya es conocido muchas especies de cianobacterias migran hacia suelo más profundo para evitar la exposición a radiación solar (García-Pichel & Belnap 1996) y sólo están presentes en la superficie cuando existe suficiente humedad para realizar fotosíntesis (Cameron & Blank, 1996; García-Pichel & Pringault, 2001; Belnap *et al.*, 2004), o bien mueren por la deficiencia de carbono o daño por radiación UV durante este lapso (Bowker *et al.*, 2002). Esta ausencia llama la atención, ya que en la mayoría de los desiertos calientes las CBS están dominadas por cianobacterias y estos organismos son característicos de superficies degradadas en todo tipo de regiones áridas y semiáridas (Evans & Johansen, 1999; Belnap & Eldridge, 2003). Sin embargo, aunque es necesario realizar estudios durante la época de lluvias para determinar la presencia de cianobacterias, también es importante una caracterización profunda de los cambios dinámicos en la composición de las especies de la CBS intra-anual e inter-anual.

## Funcionamiento de costras en el ciclo de C y N en diferentes escalas

El contenido de C y N en las costras reafirma que estas costras son núcleos de fertilidad a pequeña escala como reportó García-Pichel *et al.* (2003), núcleos que posiblemente extienden su influencia por lo menos en relación a la contribución de C y N total, más allá de los primeros milímetros del suelo (García-Pichel & Belnap, 1996, García-Pichel *et al.*, 2001; Boker *et al.*, 2002; y García-Pichel & Pringault 2001; García-Pichel *et al.*, 2003; Yeager *et al.* 2004). Sin embargo, la manera en como influye cada tipo de costra en la contribución de C y N a nivel de microestrato al parecer depende de la composición y estructura de cada una de ellas. Líquenes como *Acarospora schleicheri* y *Buellia* sp., presentaron mayor porcentaje de C y N en relación a la costra de hongos a nivel de micrositio, esto posiblemente porque las costras de líquenes poseen un talo de al menos 1-2 mm de grosor y son más complejos en composición que las costras de hongos (Cameron & Blank, 1996). En este contexto se podría considerar útil agrupar las costras en grupos funcionales, es decir grupos que forman estructuras con talos más recalcitrantes que promuevan la retención del material orgánico, y en aquellos que forman talos mas finos con formas de carbono mas lábiles como el cianolíquen *P. michoacanensis*, y así promover la mineralización y el ciclaje de C, N y otros elementos (Belnap & Lange, 2001).

*Peltula michoacanensis* no es tan frecuente como la costra de hongos o *Placynthiella uliginosa* a nivel de macollo de gramínea y comunidad, sin embargo el crecer entre la estructura del suelo de espacios abiertos, le confiere mayor resistencia tanto a las condiciones microclimáticas, como al pisoteo de ganado y de camiones de carga. Otra estrategia de esta especie, es la presencia de pigmentos fotoprotectores que le permiten establecerse en la superficie del suelo y fijar N<sub>2</sub> (García-Pichel & Belnap, 1996; Boker *et al.*, 2002). La capacidad de fijación de N<sub>2</sub>, así como su capacidad de permanecer expuesta en la superficie del suelo de espacios abiertos y su talo fino con presencia de cianobacterias, permiten

suponer que ésta es una especie clave en el ciclo de N y C no sólo a nivel de microestrato de suelo, sino también de macollo de gramínea, comunidad del ecosistema.

A pesar de que la calidad del C y N resultado del efecto de cada especie de CBS es importante a nivel de microestrato de suelo, atributos de las CBS como cobertura, diversidad y patrones espaciales a nivel de interespacio, macollo y comunidad elementos importantes en los procesos de mineralización y ciclaje de C, N y otros nutrientes. Por ejemplo aunque *Acarospora schleicheri* y *Buellia* sp., presentan mayor C y N total en relación a la costra de hongos, estas especies cubren una menor área a nivel de macollo, y son menos frecuentes a nivel de comunidad, en relación a la costra de hongos. Por tal motivo, es posible que la costra de hongos tiene un efecto más significativo en el ciclaje de C y N, aunque faltan estudios sobre la mineralización y ciclaje de nutrientes para comprobarlo. Por su estructura y composición (liquen) *Placynthiella uliginosa* dominó a nivel de macollo y de comunidad, sin embargo no se evaluó su contenido total de C y N, así que no es posible hacer inferencias en relación a su papel en el ciclaje de C y N.

Los datos de frecuencia de CBS a nivel de comunidad y macollo, cobertura a nivel de macollo de gramínea, y contenido de C y N aportado por las CBS a nivel de microestrato permiten suponer la existencia de una alta heterogeneidad en la distribución de nutrientes que a su vez es causada por dos procesos importantes que dominan a diferentes escalas; 1) la dinámica de la colonización y distribución horizontal de diferentes especies y grupos funcionales de CBS en los interespacios y 2) la dinámica de escurrimientos y la deposición de sedimentos y mantillo en obstáculos como son macollos o depresiones en el suelo. Mientras la dinámica de la heterogeneidad de la fertilidad del suelo ocurre a escala espacial pequeña, ocurre también a escalas temporales a largo plazo (patrones de colonización y ocupación por diferentes tipos de costras dura años hasta décadas), mientras la dinámica a escala espacial mayor (del paisaje) ocurre a

escala temporal a corto plazo (e.j. eventos extremos de precipitación provocando altas tasas de escurrimiento causando una predistribución de los recursos). De tal manera, que los procesos dominantes a corto plazo pueden rápidamente cambiar los procesos a largo-plazo, y así pueda emerger una dinámica entre factores internos (colonización de costras y contribución a la fertilidad del suelo) y externos (precipitación, pisoteo) que puedan causar cambios funcionales a nivel de ecosistema.

### Funcionamiento de la costra en la estabilidad de suelo e implicaciones sobre procesos hidrológicos

*Acarospora schleicheri*, *Buellia* sp., *Diploschistes*, *P. michoacanensis* y *P. uliginosa* presentaron mayor estabilidad, en relación a costras de hongos, posiblemente porque los líquenes y cianolíquenes son organismos más complejos desde el punto de vista de sus talos y estructuras morfológicas que los hongos (Cameron & Blank, 1996), estructuras como exopolisacáridos, rizomas e hifas de líquenes y cianolíquenes se unen a partículas de suelo y materia orgánica disponible (Belnap & Lange, 2001; Bowker *et al.*, 2004; Kindron *et al.*, 2003) y forman una matriz a nivel de microestrato de suelo que resulto ser mas estable que la matriz de costras de hongos. Sin embargo, a pesar de la debilidad aparente de las costras de hongos, cuando ésta matriz de hongos se analiza como un todo asociada a líquenes, cianolíquenes y macollos de gramíneas inmersas en el pastizal, resulta una verdadera malla capaz de constituir una capa de micelio de 1 mm de grosor, que une partículas de arena y residuos de materia orgánica resultado de la descomposición de plantas muertas y de sus productos (Friedmann & Galum, 1974; States *et al.*, 2001).

La estructura externa de la CBS modifica además de la estabilidad del suelo, patrones de infiltración, acumulación y escurrimiento de agua, cuando los pulsos de precipitación superan la capacidad de retención del sistema (Belnap 2003c, Belnap *et al.*, 2005). La dominancia de costras sin topografía en los

interespacios de plantas disminuye la infiltración de agua y favorece el escurrimiento sobre la superficie (Belnap, *et al* 2004), a diferencia de costras con topografía que favorecen la infiltración y retención de humedad (Evans y Johansen, 1999). De esta manera a nivel de microestrato de suelo, las costras de líquenes y cianolíquenes pueden favorecer la infiltración de agua y retención de humedad, mientras que la costra de hongos a nivel de gramíneas y comunidad pueden disminuir el tiempo de residencia del agua y la permeabilidad del suelo, al mismo tiempo que favorecen el escurrimiento y la pérdida de materia orgánica y disponibilidad de C y N.

Este mosaico en los interespacios de costras sin topografía mezcladas con una menor presencia de costras con talos de al menos 1-2 mm de altura y cianolíquenes que crecen inmersos en la estructura del suelo, resulta un elemento crucial en el movimiento de mantillo, cantidad de mantillo sobre el suelo, formación de cárcavas, y patrones de flujo de agua, en un sistema donde más del 50% corresponde a espacios desprovistos de vegetación entre 20–100 cm de apertura (Figura 1, 2). Las CBS al no existir vegetación favorecen la función hidrológica del sistema al capturar, acumular y asegurar el flujo de agua de lluvia o de corrientes por medio de su estructura externa.

### Integridad biológica, estabilidad y procesos hidrológicos.

Las CBS como interfase entre la atmósfera y suelo, cobran importancia en el pastizal secundario de San Sebastián, donde no existen bandas continuas de vegetación perpendiculares a la pendiente que modulen el movimiento de nutrientes, de los parches de vegetación hacia los interespacios y viceversa, durante los pulsos de precipitación. La presencia de CBS puede evitar la formación de corrientes intermitentes que pueden convertirse a mediano plazo en corrientes perennes que degraden el suelo hasta dejar expuesto el lecho rocoso y a largo plazo dar lugar a cárcavas (Belnap *et al.*, 2005), panorama frecuente en la región central de México (SEMARNAT, 2002). De esta manera además de evitar

la pérdida de estabilidad del suelo, también pueden evitar la pérdida de C y N, como ocurre en pastizales del desierto de Utah, donde el C y N del suelo disminuye del 60-70 % con la presencia de sobrepastoreo y ausencia de CBS, en relación a sitios donde existen CBS (Neff *et al.*, 2005). Estas costras al funcionar como islas de fertilidad a pequeña escala (García-Pichel & Belnap (1996) y García-Pichel & Pringault (2001), es decir son sitios potenciales que pueden generar mecanismos de retroalimentación en la distribución de materia orgánica y nutrientes, y por lo tanto contribuir a la distribución de biomasa tanto de plantas vasculares como de las mismas CBS a nivel de comunidad.

Así las CBS al proporcionar materia orgánica al suelo favorecen una mayor estabilidad y disponibilidad de C y N, esenciales en la productividad primaria e integridad biótica, al mismo tiempo que su estructura externa regula junto con la cobertura de plantas vasculares los patrones hidrológicos del pastizal. Como menciona Eldridge y Leys (2003) y Belnap (2002), las CBS pueden ser consideradas indicadores de estabilidad, fertilidad, productividad y sustentabilidad del ecosistema (García-Pichel y Belnap, 1996; Neff *et al.* 2005) o bien al ser elementos claves de los indicadores que determinan la estabilidad, hidrología e integridad biótica pueden ser consideradas como indicadores de la salud del ecosistema.

### Sugerencias futuras

Los resultados hasta ahora obtenidos son valiosos en relación a los tipos de costras en el sistema y de su influencia sobre la estabilidad del suelo y su contribución en C y N a nivel de microestrato. Sin embargo para asegurar que este C y N tienen como fuente inicial las CBS, será necesario examinar la contribución cuantitativa de cada tipo de costra al reservorio de C y N de la materia orgánica disponible, por medio de datos de abundancia natural de isótopos estables  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ . Esto es posible ya que las CBS discriminan  $^{13}\text{C}$  en rangos similares a las plantas CAM (-18 a -22‰) y los pastos C4 entre -12 a -16‰ (Belnap, información

personal). Así, es posible cuantificar la proporción de la materia orgánica proveniente de costras biológicas y de gramíneas que todas son C4. Además será interesante determinar la composición de las comunidades microbianas de bacterias y microhongos, asociadas a los diferentes especies y grupos funcionales de costras biológicas y como cambia la composición de las comunidades con diferentes profundidades del suelo por medio de la técnica de *Phospholipid fatty acids* (PLFA), con la finalidad de evaluar si los procesos de mineralización y ciclaje de nutrientes asociados a diferentes costras están asociados a comunidades microbianas específicas.

Además de la cantidad aportada de C y N al suelo por las CBS, también es importante conocer la calidad de la materia orgánica para los procesos de mineralización, por tal motivo será necesario determinar la calidad del tejido que constituyen a la costra, ya que se espera que elementos lábiles de la costra contribuyan a una mayor ciclaje de C y N y de otros nutrientes, que elementos recalcitrantes. Debido a que después del agua el elemento que limita la productividad primaria de los ecosistemas semiáridos es el N, también se planea determinar las especies de la CBS que fijan N<sub>2</sub> y como varía esta actividad en el transcurso del año

No sólo es importante caracterizar aspectos biológicos sino también aspectos físicos del suelo como la microtopografía que determina el movimiento de mantillo, cantidad de mantillo sobre el suelo y patrones de flujo de agua y de nutrientes, además de la infiltración y escurrimiento de agua relacionados con la morfología externa, grosor de las costras a nivel de micro, meso y macro escala, y como esto influye y afecta la infiltración, retención, escurrimiento y en general la hidrología del pastizal y consecuentemente el ciclo de C y N.



## 5. CONCLUSIÓN

El aporte de C y N de las costras biológicas se restringe a 1.5 cm por debajo de la costra, los líquenes contribuyen con una mayor cantidad de N y C, en relación a cianolíquenes y hongos a nivel de microestrato de suelo. Sin embargo, como son mucho mas abundantes los cianolíquenes y hongos a nivel de la comunidad y de ecosistemas estos últimos grupos de CBS contribuyen con mas N y C a los pastizales por su mayor expansión espacial. Debido a que el mayor aporte de materia orgánica contribuye con mayor estabilidad al suelo, las costras de líquenes aportan mayor estabilidad a nivel de microestrato de suelo. Igual por su expansión espacial horizontal mucho más amplio, el suelo de los pastizales cubiertos por los cianolíquenes y los hongos parece vulnerable a la erosión, especialmente bajo intenso pisoteo de ganado.

Las CBS de hongos además de contribuir con N y C en los interespacios, también pueden ser junto con *Placynthiella uliginosa* fuente de nutrientes disponibles para las raíces de gramíneas en el borde de macollos de gramíneas, donde la disponibilidad de nutrientes proveniente de las plantas empieza a disminuir. La heterogeneidad del sistema tanto espacial como temporalmente, regida de manera indirecta por factores microclimáticos a través de la estructura y composición de las costras, topografía del suelo e historial de disturbio permiten escalar los resultados de microestrato de suelo y concluir que estas costras biológicas son importantes en la contribución de C, N y estabilidad de suelo a nivel de pastizal, y por lo tanto pueden ser consideradas como en otras regiones semiáridas como indicadores de la salud del ecosistema.

## 7. LITERAURA CITADA

Aguiar M. R & O. E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Tree*. **14**(7): 273-277.

Alcocer M. R., R. Robberecht & D. C. Thill. 1989. The response of *Bouteloua scorpoides* to water stress at two phenological states. *Botanical Gazzete*. **150**:454-461.

Belnap J. & J. S. Gardner. 1993. Soil Microstructure in Soils of the Colorado Plateau: the Role of Cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalist*. **53**(1):40-47.

Belnap, J; K. J. Harper & S. D. Warren. 1993. Surface disturbance of cryptobiotic soil crust: nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research* **8**:1-8

Belnap, J. & D. A. Gillette. 1998. Vulnerability of desert biological soil crust to wind erosion: the influences of crust development, soil texture, and disturbance. *Journal of Arid Environment*. **39**:133-142.

Belnap J. & D. Eldridge. 2001. Disturbance and recovery of biological soil crust *in* Belnap J. y O.L. Lange, (eds.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, Vol. 150, pp. 1-503. Springer-Verlag, Berlin.

Belnap J. & O.L. Lange, (eds.) 2001. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, Vol. 150, pp. 1-503. Springer-Verlag, Berlin.

Belnap, J: 2002a. Biological soil crusts of Arabian Sabkhat. *Sabkha Ecosystems*, 227-237.

Belnap J. 2002b. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and Fertility of Soils* **35**:128-135.

Belnap J. 2002c Impacts of-road vehicles on nitrogen cycles in biological soil crusts: resistance in different U.S. deserts. *Journal of Arid Environments* **52**:155-165

Belnap J. 2003a The world at the your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**(5):181-189.

Belnap J. 2003b Biological soil crust in desert: a short review of their role in soil fertility, stabilization, and water relations. *Agrological Studies* **109**:113-126

Belnap J., C. V. Hawkes & M. K. Firestone. 2003 Boundaries in Miniature: Two Examples from Soil. *BioScience*. **53**(8):739-756

Belnap J., L. S. Phillips & E. M. Miller 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* **141**: 306–316

Belnap J., J. R. Welter, N. B. Grimm, N. Barged & J. A. A. Ludwig. 2005. Linkages between microbial and hydrologic processes in arid and semiarid watersheds. *Ecology*. **86**(2): 298-307.

Berkeley A., A. D. Thomas & A. J. Dougill. 2005. Cyanobacterial soil crusts and woody shrub canopies in Kalahari rangelands. *African Journal Ecology*. **43**:137-145.

Billing S. A., S. M. Schaeffer & R. D. Evans. 2003. Nitrogen fixation by biological soil crust and heterotrophic bacteria in an intact Mojave Desert ecosystem with elevated CO<sub>2</sub> and added soil carbon. *Soil Biology & Biochemistry* **35**:643-649.

Bowker, M. A., Belnap, J., Rosentreter R & B. Graham. 2004. Wildfire- resistant biological soil crust and fire-induced loss of soil stability in Palouse prairies, USA. *Applied Soil Ecology* **26**:41-52

Cameron, R.E. & G.B. Blank. 1966. Desert algae: soil crusts and diaphanous substrata as algal habitats. Jet Propulsion Laboratory Technical Report 32-971.

Chen, J., M, Y. Zhang, L. Wang, H. Shimazaki & M. Tamura. 2005. A new index for mapping lichen-dominated biological soil crust in desert areas. *Remote Sensing of Environment*. **96**:165-175

Dougill A. J. & A. D. Thomas. 2004. Kalahari sand soils: Spatial heterogeneity, biological soil crust and land degradation. *Land Degradation Development*. **15**:233-242.

Eldridge D.J. & J. F. Leys. 2003. Exploring some relationships between biological soil crust, soil aggregation and wind erosion. *Journal of Arid Environments* **53**:457-466

Evans, R. D. & J. R. Johansen. 1999. Microbiotic Crust and Ecosystem Processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*. **18**(2):183-225.

Friedmann, E. I. & M. Galum. Cap IV Desert algae, lichens and fungi in Brown, G. W. (Ed.) 1968 Desert Biology Vol.II: Special Topics on the Physical and Biological Aspects of Arid Regions Academic Press, New York

García-Pichel F. & J. Belnap. 1996. Microenvironments and microscale productivity of cyanobacterial desert crust. *Journal of Phycology*. **32**:774-782.

García-Pichel F., A. López-Cortés & U. Nübel. 2001. Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crust from the Colorado Plateau. *Applied and Environmental Microbiology*. **64**(4):1902-1910.

García-Pichel F. A. & O. Pringault. 2001 Cyanobacteria track water in desert soils. *NATURE* **413**: 380-381

Harper, K. T. & R. L. Pendleton 1993. Cyanobacteria and cyanolichens: Can they enhance availability of essential minerals for higher plants?. *Great Basin Naturalist* **53**(1):59-72.

Hawkes C. V. 2003. Nitrogen Cycling Mediated by Biological Soil Crusts and Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Ecology*, **84**(6):1553–1562.

Hawke C. V. & E. S. Menges 2003. Effects of lichens on seedling emergence in a xeric florida shrubland. *Southeastern Naturalist* **2**(2):223–234

INEGI 2002. Síntesis de Información Geográfica del Estado de San Luis Potosí.

Hawke C. V. 2004. Effects of biological soil crust on seed germination of four endangered herbs in a xeric Florida shrubland during drought. *Plant Ecology*. **170**:121-134.

Herrick J. E., J. W. Van Zee, K. M. Havstad, L. M. Burkett & W. G. Whitford. 2005. Monitoring Manual for Grassland Shrubland and Savanna Ecosystem. Vol. 1: Quick Start. USDA-ARS Jornada Experimental Range.

Johansen, J. R. 1997. Introduction to Microbiotic Crusts. Natural Resources Conservation Service. United States Department of Agriculture.

Johansen, J. R. 1993. Cryptogamic crust of semiarid and arid lands of North America *Journal of Phycology* **29**, 140-147

Kassas, M. 1995 Desertification: a general review. *Journal of Arid Environments* **30**:115-128.

Kindron G. J., A. Yair., A. Vonshak & A. Abeliovich. 2003. Microbiotic crust of runoff generation on sand dunes in the Negev Desert. *Water Resources Research* **39**(4)1-5

Lange O. L., G. J. Kindron, B. Búdel, A. Meyer, E. Kilian & A. Abeliovich. 1992. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the 'biological soil crust' covering sand dunes in the western Negev Desert. *Functional Ecology*. **6**:519-527

Lange O. L., J. Belnap, H. Reichenberger & A. Meyer. 1997. Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO<sub>2</sub> exchange. *Flora* **192**:1-15.

Lange O. L., J. Belnap & H. Reichenberger. 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 response of CO<sub>2</sub> exchange. *Functional Ecology* **12**:195-202

Lalley J. S. & H. A. Viles. 2005. Terricolous lichens in the northern Namib Desert of Namibia: distribution and community composition. *The Lichenologist* **37**(1): 77–91

Lopez-Ocaña, C. 1996. Effectiveness of international regimes dealing with desertification from the perspective of the South. Pages 125-135 in O. R. Young, G. J. Demko and K. Ramakrishna, editors. *Global Environmental Change and International Governance*. University Press of New England, Hanover, NH.

Ludwig, J. A., and D. J. Tongway. 1995. Spatial organization of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology* **10**:51–63.

Maestre F. T., A. Escudero, I. Martínez, C. Guerrero & A. Rubio 2005. Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crust. *Functional Ecology* **19**:566-573

Maya, Y. & A. López-Cortés. 2002. Cyanobacterial microbiotic crust in eroded soils of tropical dry forest in the Baja California Peninsula, México. *Geomicrobiology Journal*. **19**:505-518

Meyer S. E. & E. García-Moya. 1988. Plant community patterns and soil moisture regime in gypsum grasslands of north central Mexico. *Journal of Arid Environments*. **16**:147-155

Montaña, C. 1992. The colonization of bare areas in two phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* **80**:315–327.

Moreno, C. D., Campos, A. D. F & Cisneros, A. R. 2004. Estadística Climatológica del Observatorio Meteorológico de San Luis Potosí (1877-2000). Facultad de Ingeniería de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

Neff, J. C., R. L. Reynolds, J. Belnap, & P. Lamothe. 2005. Multi-decadal impacts of grazing on soil physical and biogeochemical properties in southeast Utah. *Ecological Applications*. **15**(1):87–95

Orlovsky L., M. Dourikov & A. Babaev. 2004. Temporal dynamics and productivity of biogenic soil crust in the central Karakum desert, Turkmenistan. *Journal of Arid Environments*. **56**:579-601

Palacio Prieto, J. L., G. Bocco, A. Velázquez, J. F. Mas, F. Takaki, A. Victoria, L. Luna González, G. Gómez Rodríguez, J. López García, M. Palma, I. Trejo Vázquez, A. Peralta, J. Prado Molina, A. Rodríguez Aguilar, R. Mayorga Saucedo y F. González Medrano (2000), "La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000", *Investigaciones Geográficas, Boletín*, **43**, Instituto de Geografía, UNAM, México, pp. 183-203.

Paul E. A., & F. E. Clark. 1996. Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, New York, New York, USA.

Pyke, D.A., J.E. Herrick, P. Shaver & M. Pellent. 2002. Rangeland health attributes and indicators for qualitative assessment. *Journal of Range Management* **55**:284-297.

Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 432 pág.

Rietkerk, M., P. Ketner, J. Burger, B. Hoorens, and H. Olf. 2000. Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. *Plant Ecology*. 148:207–224.

Rivera-Aguilar, V., H. Godínez-Alvarez, I. Manuell-Cacheux & S. Rodríguez-Zaragoza. 2005. Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory. *Journal of Arid Environments*. **63** (1):344-352.

Romero Manzanares, A., & E. García Moya. 2002. Stability and resilience of the floristic composition of pinyon pines communities from San Luis Potosí, Mexico. *Agrociencia*. **36**(2): 243-254.

Rosentreter, R. & J. Belnap. Cap. 2. Biological Soil Crusts of North America. In Belnap J. y O.L. Lange, (eds.) 2001. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management, Vol. 150, pp. 1-503. Springer-Verlag, Berlin.

SEMARNAT, 2002. Evaluación de la degradación del suelo causado por el hombre en la república mexicana escala 1:250:000. Memoria Nacional 2001-2002

St. Clair L. L., B. L. Webb, J. R. Johansen & G. T. Nebeker. 1984. Cryptogamic soil crust: enhancement of seedling establishment in disturbed and undisturbed areas. *Reclamation and Revegetation Research* **3**:129-136

States J. S., M, Christensen & C. L. Kinder. Cap 13 Soil fungi as components of biological soil crust. In Belnap J. y O.L. Lange, (eds.) 2001. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management, Vol. 150, pp. 1-503. Springer-Verlag, Berlin.

Thomas, A. D. & A. J. Dougill. 2004. Distribution and characteristics of cyanobacterial soil crust in the Molopo Basin, Southern Africa. *Journal of Arid Environments*.

UNEP. 1997. World Atlas of Desertification. London.

Van Auken O.W. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review in Ecology and Systematics* **31**: 197-215

West, R & J. P. Augelli. 1976. Middle America 2<sup>nd</sup>. Ed. Prentice –Hall, New Jersey  
*in* Vázquez, H. B. 1988. Respuestas demográficas y esfuerzo reproductivo de *Bouteloua gracilis* bajo pastoreo continuo y exclusión en “El gran tunal”, San Luis Potosí. Tesis profesional, Escuela de Agronomía, Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

Whitford W. G . 2002. Ecology of Desert System. Academic Press.

Yeager C. M., J. L. Kornosky, D. C. Housman, E. E. Grote, J. Belnap & C. R. Kuske. 2004. Diazotrophic Community Structure and Function in Two Successional Stages of Biological Soil Crusts from the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Applied and Environmental Microbiology* **70**(2): 973\_983.

Zaady, E., U. Kuhn, B. Wilske, S. L. Sandoval & J. Kesselmeier. 2000. Pattern of CO<sub>2</sub> Exchange in Biological Soil Crusts of Successional age. *Soil Biology and Biochemistry* **32**:959-966.

Zhang, Y. 2005. The microstructure and formation of biological soil crust in their early developmental stage. *Chinese Science Bulletin*. **50**(2):117-121.

## ANEXO

### Tablas estadísticas

Tabla 1. ANOVA del porcentaje de espacios abiertos, examinando el efecto dirección del transecto (vertical y horizontal) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).

Prueba de efectos fijos Fuente de variación	gl	F	P
Dirección	1,32	4.6	0.040
Tratamiento	1,32	3.4	0.075
Tratamiento x dirección	1,32	2.5	0.125
Varianza de componentes estimados			
Componente de varianza	gl	Estimación	ES
Bloque		0	
Residual		0.20	

*Nota:* Se utilizó un modelo mezclado de varianzas, los datos fueron transformados por raíz cuadrada antes del análisis.

Tabla 2. ANOVA del porcentaje de categorías de espacios abiertos, examinando el efecto dirección del transecto (vertical y horizontal) categoría de apertura (<20 cm, 20-50, 50-100 cm, 100-200 y >200 cm) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).

Prueba de efectos fijos Fuente de variación	gl	F	P
Dirección	1,176	2.42	0.119
Categoría de apertura	4,176	244	0.0001
Dirección x categoría de apertura	4,176	0.27	0.896
Tratamiento	1,176	0.34	0.559
Tratamiento x dirección	1,176	2.05	0.151
Tratamiento x categoría de apertura	4,176	0.37	0.829
Tratamiento x dirección x categoría de apertura	4,176	3.17	0.014
Varianza de componentes estimados			
Componente de varianza	gl	Estimación	ES
Bloque		0	
Residual		0.81	

*Nota:* Se utilizó un modelo mezclado de varianzas, los datos fueron transformados por raíz cuadrada antes del análisis.



Tabla 3. ANOVA del porcentaje de cobertura basal total, examinando el efecto de estrato (gramíneas, mantillo CBS, arena, suelo desnudo) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).

Prueba de efectos fijos Fuente de variación	gl	F	P
Estrato	4,189	127	0.0001
Tratamiento	4,189	0.04	0.835
Varianza de componentes estimados			
Componente de varianza	gl	Estimación	ES
Bloque		0	
Residual		37.4	

Nota: Se utilizó un modelo mezclado de análisis de varianzas.

Tabla 4. ANOVA del porcentaje de gramíneas, examinando el efecto de especie (*Aristida divaricata* y *Bouteloua* sp.) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).

Prueba de efectos fijos Fuente de variación	gl	F	P
Especie	1,72	151	0.0001
Tratamiento	1,72	7.5	0.007
Tratamiento x Especie	1,72	0.70	0.406
Varianza de componentes estimados			
Componente de varianza	gl	Estimación	ES
Bloque		1.8	
Residual		18.9	

Nota: Se utilizó un modelo mezclado de análisis de varianzas.

Tabla 5. ANOVA del porcentaje de tipo de costras, examinando el efecto de especie (*Acarospora schlecheri*, *Buellia* sp, costra de hongos, *Disploschistes* sp, *Peltula michoacanensis* y *Placynthiella uliginosa*, suelo) y tratamiento (pastoreo y no pastoreo).

Prueba de efectos fijos Fuente de variación	gl	F	P
Especie	6,3	192	0.0001
Tratamiento	1,162	0.13	0.726
Tratamiento x Especie	6,262	0.47	0.833

Varianza de componentes estimados			
Componente de varianza	gl	Estimación	ES
Bloque		0	
Residual		14.2	

Nota: Se utilizó un modelo mezclado de análisis de varianzas.

Tabla 6. ANOVA del porcentaje de cobertura de especies de costras (*Buellia* sp, costra de hongos, *Disploschistes* sp, *Peltula michoacanensis* y *Placynthiella uliginosa*) en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Posición	1	0.02	0.03	0.863
Error	38	0.83		

Nota: Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 7. ANOVA del número de especies de costras asociadas al macollo de gramíneas en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Posición	1	0.62	1.31	0.259
Error	38	0.5		

Nota: Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 8. ANOVA del porcentaje de cobertura de *Buellia* sp., en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Área total de la costra (covariable)	1	481	0.71	0.410
Posición	1	45	0.07	0.799
Error	20	682		

Nota: Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 9. ANOVA del porcentaje de cobertura de costra de hongos, en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Área total de la costra (Covariable)	1	1262	2.62	0.114
Posición	1	809	1.68	0.203
Error	35	481		

Nota: Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 10. ANOVA del porcentaje de cobertura de *Diploschistes* sp., en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Área total de la costra (covariable)	1	2.6	0.31	0.582
Posición	1	17	2.02	0.169
Error	22	8.5		

Nota: Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 11. ANOVA del porcentaje de cobertura de *Peltula michoacanensis*, en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Área total de la costra (covariable)	1	465	4.46	0.048
Posición	1	155	1.48	0.238
Error	19	104		

Nota: Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 12. ANOVA del porcentaje de cobertura de *Placynthiella uliginosa*, en la pendiente superior e inferior del macollo de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Área total de la costra (covariable)	1	266	0.93	0.341
Posición	1	2388	8.34	0.006
Error	37	286		

Nota: Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 13. ANOVA anidado de la relación de biomasa de raíces de las especies de gramíneas.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Especie	3	79	6.2	0.0005
Posición	4	610	48	0.0001
Profundidad (posición)	5	392	31	0.0001
Error	160	13		

*Nota:* Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 14. ANOVA anidado del porcentaje de C total a nivel de microestrato de suelo.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Especie	5	0.57	7.66	0.0001
Categoría (especie)	17	0.92	12.40	0.0001
Error	46	0.07		

*Nota:* Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 15. ANOVA anidado del porcentaje de N total a nivel de microestrato de suelo.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Especie	5	0.35	7.58	0.0001
Especie (profundidad)	17	0.77	14.33	0.0001
Error	46	0.054		

*Nota:* Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.

Tabla 16. ANOVA anidado de la relación C:N a nivel de microestrato de suelo.

Fuente de variación	gl	Cuadrado medio	F	P
Especie	5	3.87	8.71	0.0001
Categoría (especie)	17	2.6	5.88	0.0001
Error	46	0.44		

*Nota:* Se utilizó un modelo lineal general de análisis de varianzas.