



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
IZTAPALAPA

Efecto de *Mimosa luisana* (Leguminosae) y de las costras biológicas sobre la dinámica del carbono y del nitrógeno en el suelo de un ecosistema semiárido en México

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN BIOLOGÍA**

P r e s e n t a:

Q.F.B. Ana Lidia Sandoval Pérez

Directora de tesis: Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde

Asesores: Dr. Felipe García Oliva

Dr. Alejandro Alarcón

México, D.F.

Noviembre, 2011

**La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al
Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT**

Esta tesis se realizó en el laboratorio de Biosistemática-Ecología de UAM-Iztapalapa y el laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, CIEco-UNAM, bajo la tutoría de:

Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde (Directora, Departamento de Biología, UAM-I)

Dr. Felipe García Oliva (Asesor, Centro de Investigación en Ecosistemas de la UNAM)

Dr. Alejandro Alarcón (Asesor, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo)

Forma sugerida para citar esta tesis:

Sandoval-Pérez A.L. 2011. Efecto de *Mimosa luisana* (Leguminosae) y de las costras biológicas sobre la dinámica del carbono y del nitrógeno en el suelo de un ecosistema semiárido en México. **Tesis de Maestría.** Maestría en Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, Distrito Federal (102pp)

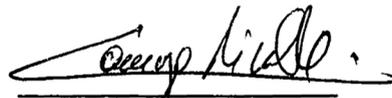
El jurado designado por las
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
De la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Q. F. B. Ana Lidia Sandoval Pérez

El día 25 de noviembre del 2011

Comité Tutoral

Directora: Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde



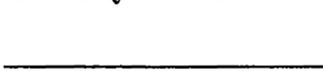
Asesor Externo: Dr. Felipe García Oliva



Asesor Externo: Dr. Alejandro Alarcón



Sinodal: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado



Sinodal: Dra. Yareni Perroni Ventura

DEDICATORIA

A mis padres: Con todo mi amor y admiración; gracias por ser mi soporte en mi vida

Armando Sandoval M. y Evangelina Pérez M.

A mis hermanos

Armando, Alejandro, Adrian y Eva

Por todos sus consejos, apoyo y respaldo incondicional cuando más lo necesite

A mis estrellitas

Janyne

*Por dar un poco de alegría a mi vida; y **Ma. Bárbara** que se que también lo hará en cuanto*

llege al mundo

A la Familia Ecobedo Tinajero

Por su apoyo al comienzo y final de mi formación

A mis amigos y amigas

Noé, Claudia, Adrian, Liliana, Sonia, Susy, Ana N., Víctor J. y Juan

Por todo su apoyo y cariño, pero sobre todo por enriquecerme como persona

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría (CVU/Becario.268167/224682).

Agradezco a Santander por la beca “Becas de Movilidad Santander Universia” (No de expediente 3499) otorgada para realizar cursos y estancia de investigación dentro del programa de la Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

Agradezco a la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, y particularmente a la Coordinación de Posgrado, por brindarme diversos apoyos económicos para la compra de reactivos, consumibles y asistencia a congresos.

Agradezco a la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, por mi formación académica dentro del posgrado de la Maestría en Biología.

A la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, directora de esta tesis, por todo su apoyo durante el desarrollo del proyecto, su paciencia y disposición, a las múltiples correcciones, así como sus valiosas aportaciones que permitieron cristalizar este trabajo de investigación.

A mis tutores, los doctores Alejandro Alarcón y Felipe García Oliva, por su tiempo, apoyo y correcciones a mi trabajo. Al Dr. Alarcón le agradezco mucho cada uno de sus comentarios oportunos durante los múltiples tutoriales realizados en los dos años de la maestría, Al Dr. Felipe, le estoy profundamente agradecida por su apoyo para realizar los análisis de este trabajo en el laboratorio de biogeoquímica de suelo del CIEco-UNAM, y el tiempo asignado a la revisión cuidadosa de cada uno de los datos aquí presentados, así como a esas largas charlas sobre la discusión de este trabajo las cuales contribuyeron a mi formación académica. Sus contribuciones fueron determinantes para la culminación de esta tesis.

Al Dr. José Alejandro Zavala y a la Dra. Yareni Perroni Ventura, por su participación como sinodales de mi examen de maestría, por su tiempo y sus útiles e importantes sugerencias para la obtención final de esta tesis.

A la M. en C. Irma Reyes Jaramillo, por permitirme trabajar en el laboratorio de Edafología (UAM-I) y por todas sus sugerencias hechas a esta tesis.

Al Dr. Noé Montaña Arias, estoy profundamente agradecida por sembrar en mí la semilla de la investigación, por todo su apoyo al inicio de este proyecto, así como todos sus invaluable comentarios durante el desarrollo del mismo; gracias Noé por ser mi gran amigo incondicional y maestro.

A la Dra. Alejandrina Ávila Ortiz y el M. en C. Marco Antonio Hernández Muñoz, por su ayuda en la identificación taxonómica de los grupos de los organismos de las CB que se realizó en el Herbario-FEZA, Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM.

A los M. en C. Maribel Nava Mendoza y Rodrigo Velázquez, por su asesoría, apoyo y disposición a resolver cualquier inconveniente técnico en el laboratorio, y a las horas extras que invirtieron conmigo, las cuales fueron fundamentales para concluir de forma exitosa cada uno de los análisis químicos del suelo.

Al Sr. Enrique Tapia agradezco el tiempo extra asignado a preparar el material del laboratorio.

A la Dra. Rosaura Grether por su ayuda en la identificación taxonómica de las especies de plantas recolectadas en las salidas de campo y por permitirme trabajar y hacer uso por varios meses del refrigerador y la germinadora del laboratorio de Biosistemática de Leguminosas de la UAM-I.

A Gilberto Hernández Cárdenas, por el espacio brindado en el laboratorio de Manejo de Recursos Naturales (UAM-I), así como el tiempo invertido en el vaciado y el análisis de datos de los sitios de estudios, y en la elaboración de los mapas que se presentan en esta tesis.

A los biólogos, Israel Castro, Claudia Sosa, Aileth Bazán, Carlos Sandoval, Laurent Martínez y Francisco Yépez así como a la M. en B. Susana Montaña, por su ayuda con todo el trabajo de campo, su compañía hizo que el trabajo de campo fuera más divertido.

Al Biól. Raúl Ahedo, al Ing. Heberto Ferreira, al Ing. Alberto Valencia, por dar soporte técnico de cómputo, y a su ayuda en la edición de mis carteles presentados en los distintos congresos donde se presentaron los datos de esta tesis.

A los doctores Víctor Jaramillo y Mayra Gavito, gracias por sus contribuciones intelectuales y personales que me han permitido crecer y mejorar como persona. A la Dra. Mayra por su apoyo incondicional al ofrecerme un espacio en el Laboratorio Interacción-Planta-Microbio del CIEco-UNAM, durante el período de obtención de datos de este trabajo así como por su amistad y consejos. Gracias jefita!

A Dr. Horacio Paz, por sus “porras” al inicio y al final de este proyecto, y por permitirme trabajar y hacer uso de algunos de los equipos del laboratorio de Ecología Funcional y Restauración Ecológica.

A mis compañeros biogeoquímicos, Bruno, Ofelia, Celeste, Yunuen y Cristina, por compartir el espacio de trabajo (laboratorio de Biogeoquímica), y el tiempo asignado a la discusión de ideas y dudas sobre mi trabajo.

A mis amigos y compañeros: Arturo Jiménez, Odette Amilpa, Ivannhoe Herrera, Claudia Torres, Moisés Andrade, Alejandro Flores, Felipe Gómez, Jiro Matsumoto, Jorge Gaspar, Rafael Calderón, Jesús Campos, Esperanza Córdova, Monserrat Jiménez, Omar Duran. Con los que tuve el gusto de compartir gratos momentos durante los dos años del posgrado, gracias a todos por el compañerismo y las largas horas compartidas en clases y fuera de estas. Especialmente estoy en deuda con Claudia de la Rosa, Esperanza Córdova, Moserrat, Jesús Campo y Omar Duran, por brindarme su valiosa amistad, además de los consejos y sugerencias durante la etapa final de este proyecto.

Asimismo, a mis maestros: Roció Zarate, Alejandro Zavala, Pedro Luis Valverde, Adolfo Espejo y Pablo Corcuera por sus excelentes cátedras. Particularmente al Dr. Pedro Luis Valverde que como parte de la Comisión del Posgrado de la Maestría en Biología, le dio seguimiento a este proyecto; muchas gracias Dr. por su tiempo y sus útiles e importantes sugerencias.

Finalmente, quiero agradecer a mi hermano Armando Sandoval y Adriana Zambrano por recibirme en su casa y por todo su apoyo moral y económico brindado. A la Familia Reséndiz y Barrios Martínez, quienes siempre me dieron ánimo a continuar aun en los días difíciles de este período, haciendo fácil y e inolvidable mi estancia en la bellísima Ciudad de la Esperanza.

RESUMEN

En el Valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán, *Mimosa luisana* Brandegee (Leguminosae) forma islas de recursos (IR); sin embargo, su asociación con costras biológicas (CB) del suelo no se ha estudiado. Se determinó la disponibilidad y transformación del carbono (C) y del nitrógeno (N) del suelo; así como la influencia de *M. luisana*-IR en la cobertura y riqueza de los constituyentes de las CB, en siete parcelas del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Por parcela, se colectó suelo debajo de la CB (0-3 cm), en tres microambientes: i) CB asociadas a *M.luisana*-IR (CB-IR), ii) CB fuera de IR (CB-FIR) y iii) Áreas abiertas (AA); así como 63 muestras de CB-IR y 63 de CB-FIR, en dos estaciones: secas y lluvias. Se determinaron las formas totales, disponibles y microbianas así como la mineralización de C y de N, y la nitrificación. Se cuantificaron los constituyentes de las CB (cobertura) por el método de punto de muestreo y se identificaron taxonómicamente. Los datos obtenidos se sometieron a un análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA, $p \leq 0.05$) con un factor entre grupos (CB-IR, CB-FIR y AA) y un factor dentro de grupos (dos estaciones). Los resultados muestran que la concentración de C lábil, N_{total} , N microbiano y la mineralización potencial de C del suelo, fueron significativamente mayores en CB-IR, intermedios en CB-FIR y menores en AA. La mayor concentración de carbono orgánico del suelo (COS) en CB-IR y CB-FIR, coincidió con una mayor concentración de C y de N microbiano, y de la mineralización potencial de C, de la misma manera que el C lábil correlacionó positivamente con el C y N microbiano, lo que sugiere que la disponibilidad de C incrementó la biomasa y actividad microbiana aumentando la disponibilidad de nutrimentos en el suelo de estos dos microambientes. Para ambas estaciones, la cobertura de musgos fue significativamente mayor en CB-IR (37-42 %) que en CB-FIR, en esta última, los líquenes fueron los organismos dominantes (39-47 %). Por el contrario, la cobertura de cianobacterias no varió entre CB-IR y CB-FIR ni entre estaciones. Asimismo, los microambientes CB-IR y CB-FIR presentaron, entre sí, una mayor disimilitud en composición de especies durante la estación de secas (95 %); mientras que en la estación de lluviosa, ésta fue menor (42 %). Este estudio demuestra el efecto positivo de las *M. luisana*-IR y de CB-FIR en los procesos microbianos que determinan la disponibilidad y transformación del C y del N del suelo, siendo posible considerar a las CB-FIR como “micro-islas de recursos” del suelo de este ecosistema.

PALABRAS CLAVE: biogeoquímica, costra biológica, ecosistema semiárido, *Mimosa luisana*, nutrimentos.

ABSTRACT

In the semi-arid Valley of Tehuacán-Cuicatlán, *Mimosa luisana* Brandege (Leguminosae) creates resource islands (RI); however, its association with biological soil crusts (BSC) has not been studied. Soil carbon (C) and nitrogen (N) availability and transformation were determined; as well as the influence of *M. luisana*-RI on the cover and richness of the BSC components, in seven plots, located at the Valley of Zapotitlán Salinas, Puebla. In each plot, the soil under the BSC was collected (0-3 cm), in three microenvironments: *i*) BSC associated with *M. luisana*-RI (BSC-RI), *ii*) BSC outside RI (BSC-ORI), and *iii*) Open areas (OA), 63 samples of BSC-RI and 63 BSC-ORI, during both dry and rainy seasons. Total, available, microbial and mineralization of C and N were determined, as well as nitrification by standard methods. BSC components were quantified (cover) by the point sampling method and taxonomically identified. Data were subjected to an analysis of variance with repeated measures (RMANOVA, $p \leq 0.05$) with one factor between groups (BSC-RI, BSC-ORI and OA), and one factor within groups (two seasons). The results show that labile C, N_{total} , microbial N and C mineralization potential of soil concentrations were significantly higher in BSC-RI, intermediate in BSC-ORI and lower in OA. The highest soil organic carbon (SOC) concentration was reported in BSC-RI and BSC-ORI, coinciding with a high C and microbial N concentrations, as well as a high potential C mineralization, suggesting that C availability increased microbial biomass and activity, thus nutrient availability in the soil of these two microenvironments. For both seasons, mosses cover was significantly higher in BSC-RI (37-42 %) than in BSC-ORI; in the latter, lichens were the dominant organisms (39-47 %). In contrast, cyanobacteria cover did not vary between BSC-RI and BSC-ORI, neither season. In addition, BSC-RI and BSC-ORI microenvironments showed a higher species dissimilarity composition during the rainy season (95 %) than during the dry season, where similarity was low (42 %). This study demonstrated a positive effect of *M. luisana*-RI and BSC-ORI on the microbial processes that determine C and N soil availability and transformation, being possible to consider BSC-ORI as soil “micro-resource islands” within this ecosystem.

KEY WORDS: biogeochemistry, biological crust, *Mimosa luisana*, nutrients, semi-arid ecosystem.

ÍNDICE GENERAL

1.	INTRODUCCIÓN.....	1
2.	ANTECEDENTES.....	9
3.	JUSTIFICACIÓN.....	18
4.	PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	19
5.	HIPÓTESIS.....	19
6.	OBJETIVOS.....	20
7.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
	7.1. Descripción del área de estudio.....	22
	7.1.1. Sitio de estudio.....	24
	7.2. Diseño experimental.....	24
	7.2.1. Recolecta del material biológico: mantillo, costras biológicas y suelo.....	27
	7.3. Métodos para el análisis del suelo.....	29
	7.3.1. Propiedades físicas del suelo.....	29
	7.3.2. Determinación de carbono (C _t) y nitrógeno (N _t) totales.....	30
	7.3.3. Determinación de carbono y de nitrógeno orgánicos e inorgánicos.....	31
	7.3.4. Biomasa microbiana y procesos microbianos.....	31
	7.3.5. Cobertura y determinación de los constituyentes de las costras biológicas.....	33
	7.4. Análisis estadístico.....	34
8.	RESULTADOS.....	36
	8.1. Propiedades físicas y/o químicas.....	36
	8.2. Mantillo y carbono (total, inorgánico, orgánico, lábil) del suelo.....	39
	8.3. Nitrógeno (N total y formas disponibles NH ₄ ⁺ y NO ₃ ⁻).....	41

8.4. Carbono y nitrógeno en la biomasa microbiana.....	43
8.5. Procesos microbianos: mineralización de carbono, nitrógeno, y nitrificación.....	44
8.6. Cobertura de organismos (musgos, líquenes y cianobacterias) que forman parte de las costras biológicas	46
8.7. Diagrama de síntesis de la dinámica de nutrimentos.....	51
9. DISCUSIÓN.....	54
10. CONCLUSIONES.....	65
11. PERSPECTIVAS.....	67
12. LITERATURA CITADA.....	68
13. ANEXOS.....	80

1. INTRODUCCIÓN

Los desiertos ocupan, en la actualidad, casi dos quintas partes de la superficie total de los continentes y están poblados por más de dos mil millones de personas (Reynolds *et al.* 2007). A nivel mundial, los cambios demográficos, tecnológicos y socioeconómicos han ejercido una presión excesiva sobre el 65-70 % de la superficie de este ecosistema (Reynolds *et al.* 2000), generando una intensa degradación del suelo; así como cambios en la cubierta vegetal y en los procesos ecológicos, biogeoquímicos e hidrológicos, desencadenado una pérdida de la diversidad y productividad biológica con graves consecuencias de desertificación (Reynolds 2007).

Estas regiones se han clasificado en función a la cantidad pluviométrica anual, la temperatura y la humedad que reciben (Ezcurra 2006). Meigs (1953), dividió las regiones desérticas de la Tierra en tres categorías de acuerdo con el total de lluvia anual que reciben: *i)* Zonas de extremada aridez, tienen por lo menos 12 meses consecutivos sin lluvia; *ii)* Zonas áridas, registran menos de 250 mm de lluvia anual; y *iii)* Zonas semiáridas, poseen una precipitación media anual entre 250 y 500 milímetros.

En el caso particular de México, los ambientes desérticos cubren ca. 60 % de su superficie (Challenger 1998). Las zonas de mayor aridez se encuentran cubriendo el Altiplano Mexicano y Baja California; aunque, existen regiones áridas y semiáridas que comprenden porciones de los estados de Querétaro, Hidalgo, Puebla y Oaxaca (Briones 1994, Valiente 1996). De acuerdo con Rzedowski (1978), en estas regiones se desarrolla una gran diversidad de especies vegetales y animales, muchas de éstas endémicas. En estos ambientes, la vegetación juega un papel fundamental en la conservación del suelo (Castillo *et al.* 1997) y en la marcada heterogeneidad de la distribución espacial de los

recursos y condiciones ambientales (Schlesinger y Pilmanis 1998). Esta heterogeneidad es causada, principalmente, por la escasez de precipitación, lo que impide la existencia de una cobertura vegetal continua, predominando formaciones abiertas en las que se alternan parches de vegetación dispuestos en una matriz de suelo desnudo (García-Moya y Mckell 1970, Aguiar y Sala 1999, Reynolds 2007).

Investigaciones recientes (i.e. Camargo-Ricalde *et al.* 2002, 2010, Camargo-Ricalde y Dhillion 2003, Perroni-Ventura *et al.* 2006, 2010) han demostrado que las propiedades edáficas que proporcionan algunas especies de leguminosas que conforman pequeños parches de vegetación formados por un sólo árbol o arbusto también denominados “islas de recursos” (IR), difieren de las aéreas circundantes carentes de vegetación (Carrillo-García *et al.* 1999, Reynolds *et al.* 1999).

El suelo en estas IR, contiene mayor cantidad de material orgánico que favorece la actividad de los microorganismos, nematodos y colémbolos, entre otros, lo que permite la disponibilidad de nutrimentos del suelo, los cuales se concentran bajo la cobertura de la planta formadora de la IR; ésta, a su vez, provee también un ambiente sombreado que reduce sustancialmente la temperatura y aumenta la humedad, creando microambientes ricos en recursos; por ejemplo, una mayor aportación de materia orgánica (MO), de carbono (C), de nitrógeno (N), de fósforo (P), de calcio (Ca), magnesio (Mg), y de potasio (K) entre otros, lo que permite condiciones ambientales que favorecen el establecimiento de otras plantas y de costras biológicas (CB) bajo su cobertura (Reynolds *et al.* 1999, Camargo-Ricalde *et al.* 2002, 2003 y 2010) (Figura 1). Algunos autores como Aguiar y Sala (1999) consideran que la formación, mantenimiento y dinámica de las IR depende, además de los aportes de las plantas que las forman, de los flujos de agua, sedimentos y arrastre de material orgánico y de semillas que, en muchos de los casos, proceden de las áreas desnudas circundantes.

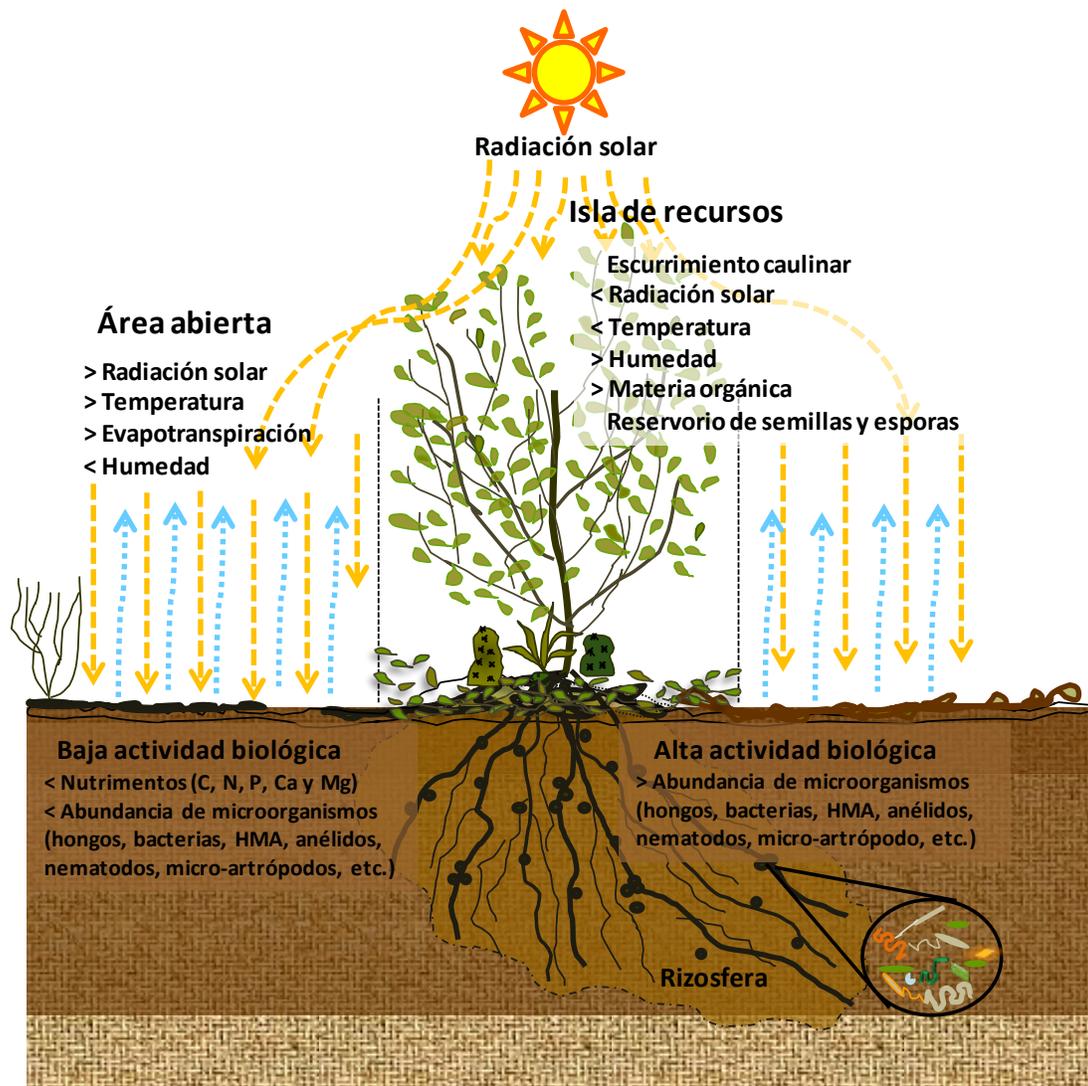


Figura 1. Esquema que muestra las diferencias bióticas y abióticas existentes entre una isla de recursos (IR) formada por el suelo bajo la copa de una planta y el suelo de una área abierta (suelo sin vegetación).

En varios ecosistemas semiáridos, se ha observado que bajo la copa de algunas plantas, es decir dentro de las IR, se encuentran también algunos tapetes costrosos conocidos como costras biológicas (CB) del suelo (Thompson *et al.* 2005; Maestre 2003, Rivera-Aguilar *et al.* 2005; Camargo-Ricalde obs. pers.). Las CB, son comunidades de microorganismos y pequeñas plantas no vasculares que crecen en capas muy delgadas (0–10 mm) sobre la superficie del suelo o inmediatamente bajo la superficie de éste y están

constituidas por cianobacterias, musgos, líquenes, algas, micromicetos, así como por bacterias heterótrofas y autótrofas (Eldridge y Rosentrete 1999, Belnap 2003a; Fig. 2). Estudios realizados en varios ecosistemas del mundo (Belnap y Lange 2003), reportan que las CB contribuyen a la fertilidad y estructura del suelo, y lo protegen frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento (Belnap 2003a, b y d). Asimismo, mejoran el estado nutricional (Harper y Belnap 2001b) e hídrico de las plantas (Defalco *et al.* 2001), y favorecen el establecimiento vegetal en condiciones adversas (Zaady *et al.* 1997, Prasse y Bornkamm 2000). Las CB, por ejemplo, facilitan la germinación de semillas y el crecimiento de las plantas, y son metabólicamente activas aún en condiciones de baja disponibilidad de agua; aunque son también extremadamente vulnerables a cambios climáticos y a los disturbios (Belnap 2003b).

Los trabajos realizados sobre CB se han llevado a cabo en dos tipos de ecosistemas: i) Árticos, en Kangerlussuaq un Parque Nacional al noroeste de Groenlandia (Green y Broady 2003), y ii) Desérticos, en los cordones dunares de la frontera entre Israel y Egipto (Yair y Almong 2007), en el desierto del Namib, en Namibia y Botswana, y en el sur del desierto del Kalahari, en Sudáfrica (Lalley y Viles 2005, Lalley *et al.* 2006, Thomas *et al.* 2008), así como, en algunas zonas desérticas de los Estados Unidos, tales como el desierto de Mojave (Thompson *et al.* 2005), el Parque Nacional de Canyolands, en Utah (Belnap 2002, Housman *et al.* 2006, Garcia-Pichel y Belnap 2003) y en el desierto Sonorense, en Arizona (Nagy *et al.* 2005); igualmente, se han llevado a cabo estudios en ecosistemas semiáridos del Mediterráneo, en la provincia de Alicante, al sureste de España (Maestre 2003), y en zonas áridas y semiáridas de Queensland, Australia (Eldridge y Leys 2003, Eldridge y Wong 2004, Williams *et al.* 2008). La mayoría de estos estudios han documentado la riqueza y composición de especies en las CB, su efecto sobre el mantenimiento de la humedad y conservación del suelo y su capacidad de fijación de N y C (Anexo1).

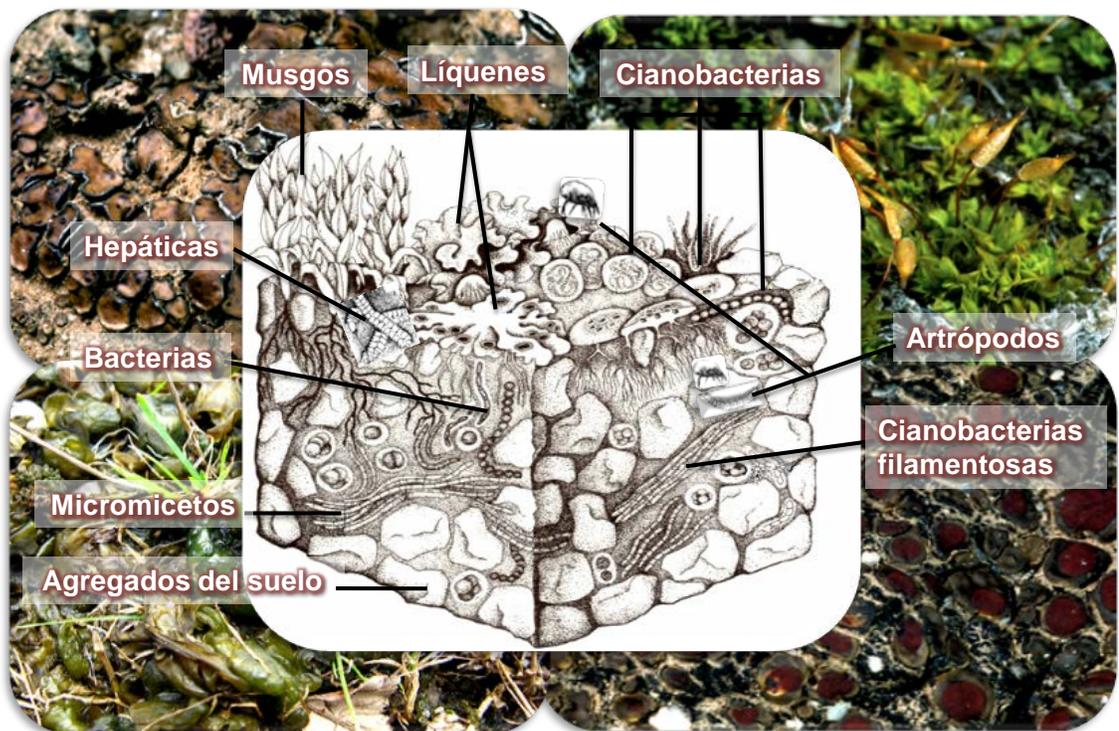


Fig. 2 Esquema de un corte tridimensional de una costra biológica (CB) del suelo que muestra los organismos característicos que la conforman (modificado a partir de Belnap y Lange 2001).

Büdel (2003), señala que existe similitud entre la composición específica de las CB en los distintos ecosistemas; por ejemplo, reporta que hay varias especies de cianobacterias, líquenes y musgos que están presentes en las CB del suelo de las zonas desérticas del norte y sur de América, Europa, África, Asia y Australia, hasta las zonas árticas de Groenlandia; aunque, existen zonas como el Valle de Zapotitlán Salinas, México, que presenta CB diferentes en composición, en comparación con lo reportado en zonas desérticas del norte de México y de parte de Estados Unidos. (Rivera-Aguilar *et al.* 2006). Estas discrepancias sugieren que la distribución de los organismos que constituyen las CB depende de factores específicos a los sitios de estudio, tales como la variación de los recursos (i.e. material parental) y condiciones bajo diferentes contextos históricos y ecológicos.

Los trabajos de CB en ecosistemas semiáridos de México son aún escasos, con sólo seis estudios hasta la fecha. Dos de estos estudios hacen una revisión taxonómica usando la secuenciación de fragmentos 16S rRNA de las cianobacterias y algas que constituyen las CB en la península de Baja California (Maya y López-Cortés 2002, López-Cortés *et al.* 2010) y un tercero cuantificó la composición taxonómica de las CB en el Valle de Zapotitlán Salinas, ubicado en la Reserva de la Biósfera “Tehuacán-Cuicatlán”, Puebla y Oaxaca (Rivera-Aguilar *et al.* 2006). Otros dos estudios en el Valle de Zapotitlán Salinas fueron realizados bajo condiciones controladas de laboratorio. Uno de estos estudios determinó el efecto positivo de las CB sobre la germinación de semillas de *Mimosa luisana* Brandegees (Leguminosae) y de *Myrtillocactus geometrizans* (Martius) Console (Cactaceae) (Rivera-Aguilar *et al.* 2005); mientras que el otro analizó la relación entre las propiedades físicas y químicas del suelo (MO, pH, conductividad eléctrica, densidad aparente y la capacidad de intercambio catiónico) así como la distribución de cianobacterias, musgos y líquenes al interior de la CB, donde se observó que, en el caso de los líquenes, su distribución al interior de la CB está fuertemente relacionada con el aumento en la densidad aparente del suelo y el aumento en el pH (Rivera-Aguilar *et al.* 2009). En este mismo sentido, otro estudio sobre CB del suelo en una zona semiárida de pastizal, ubicada en San Luis Potosí, identificó taxonómicamente los distintos morfotipos presentes en las CB y su influencia en la estabilidad del suelo sujeto a pastoreo y sin pastoreo, durante el periodo de lluvias y secas, reportando que los líquenes son el componente biótico más sensible al pastoreo y a la estación seca; además, señala que las CB constituidas por cianobacterias, en conjunto con los líquenes, son más resistentes a la erosión, y que la estabilidad de la estructura de los suelos depende del morfotipo y de la distribución espacial de los líquenes (Jiménez-Aguilar *et al.* 2009).

En el caso particular del Valle de Zapotitlán Salinas, las plantas vasculares son las principales responsables del mantenimiento de la fertilidad del suelo a través de la creación

de IR (Camargo-Ricalde *et al.* 2003, Perroni-Ventura *et al.* 2006; Camargo-Ricalde *et al.* 2010), como ocurre en otras regiones desérticas del mundo (García-Moya y Mckell 1970, Reynolds *et al.* 1999). La formación, mantenimiento y dinámica de las IR depende del flujo de agua y de la acumulación de mantillo, sedimentos, nutrientes, microorganismos y semillas en el suelo bajo la copa de las plantas (García-Moya y McKell 1970; Aguilar y Sala 1999; Reynolds *et al.* 1999). En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se ha demostrado que varias de las especies de *Mimosa*, entre ellas *M. luisana*, tienen bajo su copa, suelos con mayor contenido de MO, nutrientes (i.e. P, Ca, Mg y K, entre otros) y propágulos de hongos micorrizógenos arbusculares (Camargo-Ricalde *et al.* 2002; Camargo-Ricalde *et al.* 2003, Camargo-Ricalde y Dhillion 2003; Camargo-Ricalde *et al.* 2010), en contraste con áreas abiertas (AA). Asimismo, observaciones de campo recientes (Sandoval-Pérez, Montañó y Camargo-Ricalde, 2009, Obs. pers), reportan la presencia de CB en algunas de las IR formadas por *M. luisana*, en áreas del Valle de Zapotitlán Salinas. Las zonas áridas y semiáridas mexicanas, en particular las que están dentro del Valle de Zapotitlán, presentan suelos con baja disponibilidad de nutrientes y de agua que limitan el crecimiento y desarrollo de las especies vegetales, por lo que la presencia de las IR y de las CB en el suelo puede ser una ventaja para el establecimiento de plantas, ya que ambas podrían mejorar las condiciones ambientales y aumentar la actividad microbiana y, en consecuencia, la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Actualmente, en México no hay ningún estudio que señale la importancia de las CB en el mantenimiento de la fertilidad del suelo, así como el papel que estas juegan al formar parte de las IR generadas por leguminosas de zonas áridas y semiáridas tropicales (i.e. Belnap 2003a, Belnap y Lange 2003, Thompson *et al.* 2005, Castillo-Monroy y Maestre 2011). En efecto, los estudios sobre IR formadas por leguminosas se han realizado sin considerar la presencia de las CB como parte funcional de la IR, de ahí la relevancia de

determinar cuál es el papel funcional que juegan las CB fuera y dentro de las IR formadas por *M. luisana*, sobre la dinámica del C y del N del suelo. Asimismo, es necesario entender cómo la estacionalidad de la lluvia afecta la dinámica del C y N del suelo asociado a IR formadas por *M. luisana* y a las CB en la zona semiárida de la Reserva de la Biósfera “Tehuacán-Cuicatlán”.

El objetivo de este estudio fue determinar el efecto de las CB presentes bajo la copa de IR formadas por *M. luisana* y de las CB fuera de las IR; en la concentración de nutrimentos y procesos de disponibilidad del C y del N en el suelo; así como de la variación estacional en un ecosistema semiárido tropical, el Valle de Zapotitlán Salinas, ubicado en la Reserva de la Biósfera “Tehuacán-Cuicatlán”, Puebla, México.

2. ANTECEDENTES

Los ecosistemas áridos y semiáridos mexicanos, poseen una elevada diversidad, con alrededor de 6,000 especies de plantas y un alto porcentaje de endemismos, 65 % de los géneros y ca. 60 % de las especies (Rzedowski 1991). Sin embargo, en éstas zonas, la deforestación, sobreexplotación de pastizales y uso de suelo para la agricultura de temporal y de riego han ocasionado en los últimas décadas un severo cambio en la cobertura vegetal, composición y estructura de las comunidades de plantas, provocando el aumento en la erosión y pérdida del suelo así como del funcionamiento de estos ecosistemas (Reynolds *et al.* 2007). De acuerdo con el Atlas Mundial de Desertificación (UNEP 1997) México, al igual que Estados Unidos, Bolivia, Chile y Argentina se encuentran entre los países con severo grado de desertificación, en el que México ocupa un 76 % del total de las zonas áridas y semiáridas (Kassas 1995).

Estos ecosistemas áridos y semiáridos están considerados como altamente heterogéneos por sus variaciones climáticas, y por la presencia de distintos tipos de suelos con características contrastantes (Valiente-Banuet 1996). La heterogeneidad climática existente en estos ecosistemas provoca una gran diversidad biológica y un elevado número de especies endémicas, como es el caso del Valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla (Sosa y Dávila, 1994).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán está dominado principalmente por matorrales xerófilos y selvas bajas caducifolias, con gran diversidad de especies vegetales y de endemismos (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998). La distribución de la vegetación se da en parches constituidos principalmente por especies de las familias Leguminosae, Agavaceae, Cactaceae y Liliaceae, con herbáceas como gramíneas (Poaceae) y

compuestas (Asteraceae). Asimismo, las plantas vasculares contribuyen con los aportes de de MO, C, N, P, entre otros elementos, así como cambios en su condiciones ambientales que mejoran la fertilidad del suelo en el Valle; tal es el caso del género *Mimosa* L. (Camargo-Ricalde *et al.* 2002, Camargo-Ricalde *et al.* 2003).

El género *Mimosa* pertenece a la familia Leguminosae, subfamilia Mimosoidea, ubicada en la tribu Mimoseae. Las leguminosas son una de la seis familias de angiospermas más diversas a nivel mundial y mejor representadas en México (Sosa y Dávila 1994); comprende 650 géneros y alrededor de 18,000 especies, las cuales se extienden en todos los hábitats (Barneby 1991, Grether *et al.* 1996). A nivel mundial, las Mimosoideae con mayor número de especies son *Acacia* (1200-1225), *Mimosa* (480-500), e *Inga* (300-400) (Sousa y Delgado 1993). En México, *Mimosa* tiene entre 104-110 especies, lo que representa el 22 % de sus especies en el mundo, 62 de ellas (60 %) son endémicas (Grether *et al.* 1996), por lo que se considera a nuestro país como el segundo centro de distribución del género después de Brasil (Grether 1978). La mayoría de estas especies se encuentran distribuidas ampliamente en todo el país, desde el nivel del mar hasta los 2,750 m de altitud; además, las especies de este género se presentan en diversas formas biológicas; la mayor parte de las especies son arbustivas o arbóreas, y sólo unas cuantas son herbáceas o sufruticosas y bejucos (Camargo-Ricalde *et al.* 2001, Martínez-Bernal y Grether 2006).

Para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Martínez-Bernal y Grether (2006) reportan que *Mimosa* cuenta con 16 especies, cuatro de las cuales y una variedad son endémicas. Estas especies son comúnmente utilizadas de diferentes formas; tal es el caso que *in situ* son usadas como forraje para el ganado caprino y ovino, y otras son recolectadas para ser usadas como plantas medicinales, cercas vivas, como combustible (leña y/o carbón) y comestibles; así como material para construcción, ornamental, peletería (la corteza posee un

alto contenido de taninos) y en la elaboración de implementos agrícolas (Camargo-Ricalde *et al.* 2001, Camargo-Ricalde y Dhillion 2003).

Mimosa luisana es una especie que forma IR que favorecen el establecimiento de otras plantas bajo su copa, como ocurre con la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber) Backeb (“tetecho”) y otras herbáceas, permitiendo una relación de nodrizaje con las plantas (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Camargo-Ricalde *et al.* 2003). La estructura y el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos tienen fuertes controladores abióticos (i.e. humedad, temperatura y nutrientes) y bióticos (i.e. vegetación, meso y micro fauna y microorganismos). Las IR formadas por *M. luisana* pueden ser un controlador biótico crítico para el funcionamiento del Valle de Tehuacán-Cuicatlán porque aportan mayor cantidad de hojarasca (35.4 % de hojarasca y 62.9 % de raíces finas) y mejor calidad de material orgánico (37.9 % de N en hojarasca) por medio de su hojarasca y raíces, favoreciendo las propiedades físicas y químicas del suelo (Pavón y Briones 2000, Pavón *et al.* 2005; Camargo-Ricalde *et al.* 2003 y 2010), permitiendo el aumento en la biomasa microbiana como ocurre con otras Mimosoideae (Félix-Herrán *et al.* 2007; González-Ruiz *et al.* 2008). Un ejemplo de ello es lo reportado por Rodríguez-Zaragoza *et al.* (2008), en el que muestra que las poblaciones de bacterias fijadoras de N₂ de vida libre fueron mayores bajo *P. leavigata* ($4.8 \times 10^7 - 14 \times 10^7$ UFC g⁻¹ ss) y *P. praecox* (6.6×10^7) en comparación con los espacios abiertos ($1.6 \times 10^6 - 22 \times 10^5$ UFC g⁻¹ ss).

Además, algunas especies de *Mimosa*, entre ellas *M. luisana*, son funcionalmente importantes en los ecosistemas semiáridos ya que tienen la capacidad de enriquecer el suelo con N debido a que desarrollan nódulos en sus raíces, además, estas cuentan con un sistema radicular profundo y extendido el cual disminuye la erosión del suelo (Camargo-Ricalde *et al.* 2002, Camargo-Ricalde y Dhillion 2003, Camargo-Ricalde *et al.* 2010, Moody 2010).

Las IR pueden alterar las condiciones ambientales a su alrededor, modificando los flujos de recursos y energía dentro del ecosistema. La presencia en el suelo de costras físicas (agregación superficial del suelo por secado y humedecimiento del mismo, carente de estructura) y biológicas, así como de rocas y raíces, pueden jugar un papel en dichos flujos, como la acumulación de MO, semillas y nutrientes etc. (Poesen y Lavee 1994; Belnap 2003a y d, Harper y Belnap 2001a). Uno de los componentes superficiales del suelo son los grupos de organismos que constituyen las CB cuya riqueza específica, abundancia y efectos sobre los procesos ecosistémicos han sido poco estudiados (West 1990, Eldridge *et al.* 2000, Belnap *et al.* 2001, Castillo-Monroy y Maestre 2011), por lo que aún no está completa la información sobre su importancia para el funcionamiento de los ecosistemas semiáridos.

En los ecosistemas áridos de Australia, las CB tienen gran relevancia ecológica, ya que pueden llegar a cubrir hasta el 70 % de la superficie del suelo (Eldridge 2003). Estas zonas áridas son altamente vulnerables a la erosión hídrica y eólica puesto que en ellas existe una amplia área de suelo desprovista de vegetación (Leys 1998) y con la presencia de las CB, esta erosión puede disminuirse. Las CB se forman preferentemente en los suelos desnudos, en donde son promotoras del proceso sucesional del ecosistema (Belnap 2003a); en este proceso las cianobacterias (i.e. *Microcoleus*) son las primeras en iniciar el crecimiento de la CB. Las cianobacterias extienden sus filamentos en la superficie del suelo y agregan partículas minerales y MO mejorando las condiciones edáficas. Los “cianolíquenes”, como *Collema* sp., llegan posteriormente, permitiendo la entrada de C y N al suelo para dar paso, entonces, a la llegada de los líquenes y musgos. Por último, las algas verdes que, en conjunto con los organismos anteriores forman las CB, reducen la energía erosiva del agua al acentuar la rugosidad de la superficie del suelo y facilitar la infiltración del agua de lluvia (Eldridge y Greence 1994, Belnap y Gillette 1998, Castillo-Monroy y Maestre 2011). No obstante, el papel de las CB en el ciclo hidrológico no está del todo definido; ya

que estas dependen de varios factores (tipo de suelo, textura y estructura, así como el desarrollo y tipo de organismos que la forman), en el que se han observado que su influencia en los procesos hídricos puede ser positiva, negativa o neutra (Belnap 2006). Algunos estudios han demostrado que las CB tienen estructuras de filtración proporcionadas especialmente por las cianobacterias, líquenes y musgos, las cuales se entretajan en las capas superficiales del suelo y forman una red que atrapa partículas orgánicas y minerales, lo que permite la formación de un sistema de poros que favorece la infiltración del agua (Bar-Or y Danin, 1989). Por este mecanismo, las CB contribuyen a aumentar la humedad, la formación de agregados y a evitar la erosión del suelo (Eldridge y Leys 2003). Sin embargo, otros estudios sugieren que reducen la infiltración e incrementa la escorrentía (Eldridge *et al.* 2000, Quiñones-Vera *et al.* 2009). Por otra parte; McCalla (1946), mostró que la formación de los agregados del suelo dependía de los organismos que constituían a las CB y documentó que la presencia de musgos, algas y hongos formaban estos agregados. Asimismo, también se ha observado que los micromicetos, en conjunto con las cianobacterias, se encargan de segregar polisacáridos que sirven como agente cementante y, junto con el crecimiento y desarrollo micelial de los micromicetos, contribuyen, a la agregación del suelo (Belnap y Lange 2003, Jiménez-Aguilar 2005, Jiménez-Aguilar *et al.*, 2009). La formación de agregados es uno de los mecanismos de protección de la MO y de la actividad microbiana, esto tiene como resultado el almacenamiento y la incorporación de nutrimentos al suelo (Eldridge y Leys 2003, García-Oliva *et al.* 1995). García-Pichel y Belnap (2003) indican que la composición de las CB puede liberar exudados al medio que aumentan la alcalinidad de los suelos al cambiar el pH de 8 hasta 10, como parte de la actividad biológica de los componentes de las CB sobre la superficie del suelo. Un cambio en estos rangos del pH del suelo podría favorecer la disolución de minerales a partir del intemperismo

de la roca o bien reducir la disponibilidad de nutrimentos (Schwartzman y Volk 1989), lo cual, a su vez, podría provocar cambios en la actividad microbiana (McGill y Cole 1981).

Belnap *et al.* (2001) reportaron que alrededor del 50 % del C fijado por los musgos de las CB durante la fotosíntesis, es rápidamente secretado como polímeros de C, lo cual incrementa, hasta en un 300 %, el C orgánico en el suelo (COS) en los primeros 10 mm de profundidad. Otro estudio realizado en el desierto de Kalahari, Namibia, reportó que las concentraciones de C dentro de las CB pueden variar entre 60 y 140 g C·m⁻² en la superficie (los primeros 5 mm), en el que el COS se presenta en formas simples como glucosa. Además, mostraron que la concentración de C de los primeros 4-8 cm del suelo puede variar entre 180 y 400 g C·m⁻² (Mager 2010). El COS que se genera en la superficie de las CB podría estar en formas disponibles que pueden, a su vez, estimular la actividad de las bacterias heterótrofas (i.e. *Pseudomonas*, *Acinetobacter* y *Micrococcus*) y favorecer la mineralización de la MO (Hartley *et al.* 2007). Por otra parte, los líquenes (i.e. *Collema* y *Catapyrnum*) y las cianobacterias (i.e. *Microcoleus*, *Schizothrix* y *Nostoc*) participan en el ciclo del N por medio de la fijación del nitrógeno atmosférico (N₂) a formas orgánicas, las cuales, posteriormente, pueden ser mineralizadas a amonio (NH₄⁺) (Belnap 1996, 2003c). El N es considerado un nutrimento limitante en los suelos de las zonas áridas, siendo su principal ruta de incorporación la fijación biológica del N₂ realizada, principalmente, por plantas como las leguminosas (fijadoras de N) y por algunas cianobacterias y cianolíquenes de las CB, las cuales ingresan por esta vía, hasta 100 kg N ha⁻¹ año⁻¹ (Housman *et al.* 2006). La entrada de N al sistema por fijación, varía dependiendo de la biomasa de las CB y de las condiciones ambientales. Se ha observado que, por ejemplo, una alta salinidad del suelo o una elevada disponibilidad de N o un pH ácido, disminuye la fijación de N (Granhall 1970, Davey y Marchant 1983).

De la misma forma, la composición y abundancia de las CB de Zapotitlán Salinas podrían modificar las entradas de C y de N como ocurre en otros ecosistemas semiáridos (Jeffries *et al.* 1993, Lange 2003); por ejemplo, los líquenes y musgos pueden fotosintetizar a tasas equivalentes a una planta vascular, aún cuando su abundancia y biomasa relativa son menores; mientras que las cianobacterias fotosintetizar a tasas menores (Evans y Lange 2003). De igual forma, el incremento del P y K, también se ha relacionado positivamente con la presencia de las CB (Harper y Belnap 2001b).

En muchos casos, las CB representan una barrera física entre el suelo y la atmósfera que puede aumentar el intercambio de la materia y energía a nivel ecosistémico; así como influir en la distribución y abundancia de organismos tales como hierbas, arbustos y árboles (Belnap *et al.*, 2001, Castillo-Monroy y Maestre 2011). Según Zaady *et al.* (1997) y Prasse y Bornkamm (2000), la germinación de las semillas, la supervivencia y el crecimiento de plántulas son etapas críticas del ciclo de vida de las plantas vasculares que podrían ser directamente favorecidos por la presencia de las CB. Ante esta situación, las CB y los microorganismos que contienen, podrían ser determinantes en la distribución y la infiltración del agua y nutrimentos del suelo, creando micrositios donde las plantas podrían establecerse (Zaady *et al.* 1997, Belnap y Harper 1995, Belnap 2003a y d). Por ejemplo, los tejidos de tallos y hojas de las plantas de aquellas semillas que germinan encima de la superficie de las CB, tienen mayor contenido de algunos nutrimentos como N, K, Mg, Cu y Zn, que aquellos tejidos de semillas que germinan sobre suelos desprovistos de las CB (Harper y Belnap 2001b). Esto sugiere que las CB, al igual que las IR, podrían proporcionar a las plantas un microambiente de mayor fertilidad que los suelos desnudos a escala microecológica.

En México, son muy pocas las investigaciones que han explorado la relación entre las costras biológicas y la dinámica de nutrimentos del suelo. Un estudio realizado por Rivera-Agilar *et al.* (2006), en el Valle de Zapotitlán Salinas, determinó el patrón de distribución y

composición de los organismos que conforman las CB, identificando siete especies de cianobacterias, diecinueve de musgos y ocho de líquenes, las cuales son comparadas con especies de otras zonas desérticas del mundo, en los que se observa que las especies de cianobacterias y musgos del Valle de Zapotitlán Salinas son diferentes a las otras zonas, a pesar de contar con algunas especies cosmopolitas.

En otro estudio, realizado por Rivera-Aguilar *et al.* (2005) a nivel de laboratorio, reportaron los efectos de las CB (recolectadas en el Valle de Zapotitlán Salinas) sobre la germinación de dos especies de leguminosas (*M. luisana* y *M. geometrizzans*); mostrando como las CB proveen sitios con mejores condiciones de humedad y nutrimentos que favorecen la germinación de semillas de *M. luisana*, con un porcentaje de germinación de 37-56 %, y de *M. geometrizzans*, con un porcentaje de germinación de 59-85 %; en tanto que, el porcentaje de germinación de estas dos especies sin la presencia de la CB fue, del 37 y 59 %, respectivamente.

Por su parte, Yeager *et al.* (2004), realizaron un estudio en la Meseta de Colorado y en el desierto Chihuahuense, en el que determinaron la composición en dos tipos de CB y si existían diferencias en la fijación de N medida por la actividad de la enzima nitrogenasa. Los dos tipos de CB a evaluar fueron: CB maduras (mayor diversidad de organismos) y CB poco desarrolladas (dominadas por cianobacterias), Este estudio reveló que la fijación de N varió entre las CB maduras y las CB poco desarrolladas, siendo de 10 hasta 2.5 veces mayor la fijación de N, en las CB maduras que en las poco desarrolladas, para ambos sitios de estudio. Lo anterior pudo deberse a las diferencias en su composición, en que la CB maduras es conformada por *Nostoc* spp. y *Scytonema* spp; en cambio, las CB poco desarrolladas está conformada por *Microcoleus vaginatus*; Lo anterior muestra que las tasas de transformación de N son altamente dependientes de las composición de las CB.

Quiñones-Vera *et al.* (2009) evaluaron la infiltración del agua en un pastizal mediano abierto, del Municipio de Hidalgo, al norte de Durango; este pastizal está dominado por *Bouteloua gracilis* (Willd. ex Kunth) Lag. ex Griffiths) en áreas con y sin CB. El estudio mostró que el 28 % del suelo con CB tuvo mayor infiltración de agua que el suelo sin CB. Rivera-Aguilar *et al.* (2009) analizaron la relación entre la MO y las propiedades físicas y químicas del suelo (pH, conductividad eléctrica, densidad aparente y la capacidad de intercambio catiónico) y la distribución de los organismos que conformaban las CB; determinando una estrecha relación con la densidad aparente del suelo (0.8 g cm^{-3} - 1.2 g cm^{-3}) y el pH (7.1-8.1). Por otra parte, Jiménez *et al.* (2009), examinaron la influencia que tienen los diferentes organismos (i.e. musgos, líquenes, cianobacterias y hongos) que forman las CB, en la estabilidad del suelo bajo perturbación por pastoreo; reportando que las CB que están formadas en su mayoría por cianobacterias y líquenes, favorecen una mayor resistencia a la erosión, ya que la estabilidad del suelo depende del morfotipo y de la distribución espacial dentro de las CB.

En México, los estudios sobre CB han aumentado en los últimos 10 años, sin embargo, no se ha demostrado cómo la presencia o ausencia de las CB modifica la disponibilidad y transformación del C y del N en el suelo; así como el efecto que las CB tienen cuando se encuentran en interacción con una planta formadora de IR. Lo anterior es relevante ya que este estudio es una contribución al entendimiento de parte de los procesos biogeoquímicos que llevan a cabo las CB y las IR en ecosistemas semiáridos.

3. JUSTIFICACIÓN

Los estudios que señalan la importancia biogeoquímica de las CB en el mantenimiento de la fertilidad del suelo de zonas áridas y semiáridas, son escasos a nivel mundial (i.e. Belnap y Lange 2003, Belnap 2003c, Thompson *et al.* 2005) y no existen para México. En particular, cabe mencionar que, no hay ningún estudio sobre el efecto de las CB y de la interacción CB-IR de *Mimosa* en la disponibilidad y transformación del C y del N en el suelo del Valle semiárido de Zapotitlán Salinas, Puebla. Por lo que este estudio es el primero en evaluar y generar información en el contexto biogeoquímico sobre la interacción de especies clave como *M. luisana* (especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, formadora de IR) con las CB, sobre los procesos microbianos que determinan la disponibilidad y transformación del C y del N en el suelo de este ecosistema semiárido. Debido a que la variabilidad del clima es un factor determinante en el funcionamiento de los sistemas áridos y semiáridos, este estudio también aborda la variación estacional de la lluvia en la disponibilidad y procesos de transformación del C y del N en el contexto CB-IR.

Por lo que este trabajo aporta datos para el conocimiento de los controladores bióticos en el funcionamiento de los ecosistemas semiáridos, tomando como modelo el Valle de Zapotitlán Salinas.

4. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Las preguntas de esta investigación fueron:

- 1) ¿Cuál es el efecto de las CB sobre la concentración de las formas totales y disponibles del C y del N y de las transformaciones microbianas en el suelo de tres microambientes: *i*) Las CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR); *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) El suelo sin CB ni vegetación, área abierta (AA)?

- 2) ¿Cómo influye la variación estacional de la lluvia sobre el efecto de las CB en la concentración de las formas totales, disponibles y las transformaciones microbianas del C y del N del suelo en tres microambientes: *i*) Las CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR); *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) El suelo sin CB ni vegetación, área abierta (AA)?

5. HIPÓTESIS

- a) Si la presencia de las CB (CB-IR y CB-FIR) es uno de los factores que contribuye en la fertilidad del suelo de las zonas semiáridas, entonces, se esperaría que las CB (CB-IR y CB-FIR) tuvieran una mayor biomasa microbiana, disponibilidad y transformación (mineralización) de C y de N en el suelo, en contraste con AA.

- b) Si en la estación seca hay mayor acumulación de MO y en la estación lluviosa domina la descomposición de MO en el suelo y aumenta la demanda de nutrimentos por parte de las plantas y de los microorganismos, entonces la biomasa microbiana, disponibilidad y transformaciones potenciales de C y N del suelo de las CB (CB-IR y CB-FIR), serán mayores durante la estación seca que durante la estación lluviosa.

6. OBJETIVOS

6.1. Objetivo general

Evaluar la interacción CB-IR y la dinámica estacional en las concentraciones de formas totales, disponibles y las transformaciones microbianas del C y del N, en el suelo de tres microambientes: *i*) Las CB como parte de las IR formadas por *M. luisana* (CB-IR); *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) El suelo sin CB ni vegetación, área abierta (AA), en el suelo del ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

6.2. Objetivos particulares

1. Comparar las concentraciones totales y disponibles de C y de N, entre el suelo de tres microambientes: *i*) Las CB como parte de las IR formadas por *M. luisana* (CB-IR); *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) El suelo sin CB ni vegetación, área abierta (AA).
2. Cuantificar los cambios estacionales de las formas totales y disponibles del C y del N, en el suelo de tres microambientes.
3. Cuantificar la dinámica estacional de la biomasa microbiana, de la mineralización potencial del C y de las transformaciones del N (mineralización-nitrificación) en el suelo de tres microambientes.
4. Cuantificar la cobertura, riqueza y composición de las CB asociadas a IR formada por *M. luisana* (CB-IR) y las CB fuera de las IR (CB-FIR), así como explorar algunas

relaciones entre las CB y las propiedades físicas y/o químicas del suelo y los procesos de transformación de C y N.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Descripción del área de estudio

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, con una extensión de 10,000 km², se localiza en el sureste del estado de Puebla y noroeste de Oaxaca, entre los 17°20'-18°53' de latitud Norte y los 96°55'-97°44' de latitud Oeste (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

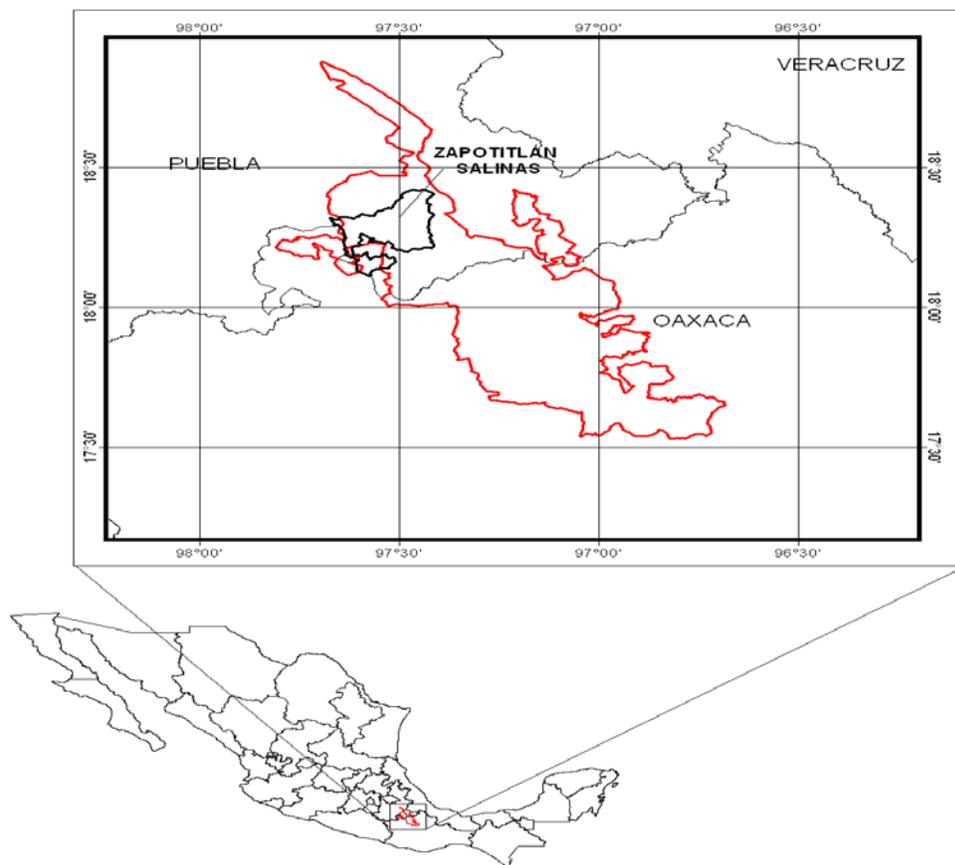


Fig. 3. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biósfera “Tehuacán-Cuicatlán”, localizada en los estados de Puebla y Oaxaca, México. El Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, El sitio en donde se llevó a cabo este estudio, se señala con una línea negra.

El Valle posee una gran diversidad de plantas, con alrededor de 3,000 especies, de las cuales el 30 % son endémicas (Dávila *et al.* 2002). Forma parte de la Región Xerofítica Mexicana, Provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski 1978; Morrone 2005). En 1998, parte del Valle Tehuacán-Cuicatlán (5,000 km²) fue declarado Reserva de la Biósfera (SEMARNAP 1998) (Fig. 3). El cual pertenece a la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur (SEMARNAP 1998). Se caracteriza por su relieve accidentado y por un complejo mosaico fisiográfico rodeado por la Cañada de Cuicatlán, perteneciente al estado de Oaxaca, y por extensos Valles, entre los que se encuentran el Valle de Tehuacán y el Valle de Zapotitlán, ubicados en el estado de Puebla (Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998). El clima del Valle de Zapotitlán es semiárido del tipo BS_ohw''(w)(e)g (clima seco, cálido, con una fluctuación térmica extremosa, marcha tipo ganges y con sequías interestivales) con una temperatura media anual de 21°C y una precipitación anual de 400 a 600 mm, con seis meses de lluvia en verano (mayo-octubre) y una canícula a mitad del período de lluvias, por lo cual se considera como una zona semiárida. (García 1981, Zavala-Hurtado y Hernández-Cárdenas 1998).

En este valle los suelos son poco profundos, caracterizados por presentar seis grupos de suelos dominantes, las cuales son clasificadas de acuerdo al sistema WRB 2007, en Leptosol lítico, L. réndzico, Feozem calcárico, Fluvisol calcárico, Regosol calcárico y R. eútrico en el que la mayor parte de estos grupos de suelos no tienen vocación agrícola (López-Galindo *et al.* 2003). Asimismo, estos suelos son principalmente, derivados de rocas sedimentarias y metamórficas del Cretácico (García-Oliva 1991). Esto tiene una profundidad promedio de 20 cm y tienen una textura franca, 3.1 % de materia orgánica y un pH alcalino de 8.1 (C. Montaña com. pers.).

7.1.1. Sitio de estudio

Este proyecto de investigación se llevó a cabo en el Valle de Zapotitlán Salinas (18°20'N, 97°28'O; INEGI 1999). En el Valle, el tipo de vegetación dominante es el matorral xerófilo; las especies más abundantes son *M. luisana* Brandegee, *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex Willd) M C. Johnston, *Parkinsonia praecox* (Ruiz y Pavón) Harms, *Castela tortusa* Liebm., *Celtis pallida* Torrey., *M. geometrizzans* (Mart.) DC., *Opuntia pumila* Rose y *Vallesia glabra* (Cav.), entre otras (Dávila *et al.* 2002). Muchas de estas especies, por sus múltiples usos, tienen importancia etnobotánica y ecológica en sistemas agroforestales del Valle, *M. luisana* es una de las especies más utilizadas y con potencial para iniciar sistemas de restauración ecológica (Camargo-Ricalde *et al.* 2001, Camargo-Ricalde y García-García 2001, Moreno-Calles y Casas 2010).

7.2. Diseño experimental

En un mismo tipo de vegetación, matorral xerófilo con presencia de *M. luisana* y de CB, tanto fuera como bajo la copa de esta leguminosa, se seleccionaron siete sitios dentro del Valle de Zapotitlán Salinas. En cada sitio, se estableció una parcela (unidad de muestreo), para obtener un total de siete parcelas (o sitios) que fueron consideradas como repeticiones. Los sitios fueron seleccionados en distintas localidades dentro del Valle de Zapotitlán (Cuadro 1, Fig. 4), tomando como base la carta edafológica del INEGI (1999), escala 1:250,000. La construcción de los poligonales de los cuadrantes de cada sitio, se realizó tomando como referencia la ubicación de vértices registrado con el GPS (Garmin etrex GPS localizador Waas) en seis puntos (cuatro lados extremos y dos centrales), por sitio. Los datos fueron vaciados a una hoja electrónica para su posterior introducción al sistema de información geográfica (SIG) ArcView 3.2. El conjunto de vértices de los seis puntos georreferenciados permitió generar el área que delimitó espacialmente cada una de los siete sitios dentro del Valle de Zapotitlán

Salinas. Los sitios fueron ubicados sobre dos principales unidades de suelo: Feozems calcárico y Leptosol lítico, dentro de la escala 1:20 000 reportado por López-Galindo *et al.* (2003). Con base en la Carta Edafológica INEGI 1999, la clasificación de los suelos en el que se establecieron los sitios de estudio son, Leptosoles, Vertisol pélico y Regosol calcárico (WRB 2007), en una escala 1:250 000.

Cada uno de los sitios o parcelas, tuvieron una superficie de 20 m x 50 m (1,000 m²) y fueron establecidas sobre una pendiente no mayor de 10° de inclinación (Fig. 5). Con la finalidad de minimizar la variabilidad que pueda existir en el muestreo dentro de los sitios; cada uno de estos fueron divididos en tres secciones (no consideradas como bloques) de manera perpendicular a la pendiente (de mayor a menor pendiente), cada sección fue de 16.66 m (333.33 m²). En cada sección del sitio, se seleccionaron cinco individuos de *M. luisana* con características estructurales similares (altura, de 2 a 3 m, y diámetro de copa, de 4 a 5 m) CB-IR, cinco puntos con la presencia de CB-FIR y cinco puntos de área abierta (AA, sin vegetación y sin CB); Asimismo, se recolectó mantillo y suelo en los tres microambientes, y las CB dentro y fuera de IR; además, se obtuvieron datos de temperatura y humedad del suelo. Estas variables fueron obtenidas para cada uno de tres microambientes: *i*) CB dentro de la IR formada por *M.luisana*, *ii*) CB fuera de la IR, y *iii*) Área abierta (AA). Las recolectas se hicieron en dos fechas durante el 2009: *i*) Estación seca (marzo) y *ii*) Estación de lluvias (septiembre).

Cuadro 1. Ubicación y georreferenciación de los sitios de estudio dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Parcelas	Georreferencia	Altitud (msnm)	Localización	Distancia entre parcelas
P1	18°18'42.0 N 97° 32'32.1 W	1615	A 3.7 km N-O de la entrada en dirección a San Juan Raya	1.2 km de la parcela 2
P2	18°18'16.4 N 97° 32'32.3 W	1580	A 2.7 km O de la entrada en dirección a San Juan Raya	2.2 km de la parcela 3
P3	18°17'55.0 N	1578	A 0.89 km S-O de la entrada al	2.9 km. de la parcela 4

	97° 31'21.5 W		municipio de San Juan Raya en dirección a Huajuapán sobre las carretera federal.	
P4	18° 17' 9.0 N 97° 29'52.7W	1590	A 2.9 km S-E de la entrada en dirección al municipio de Reyes Metzontla	6.4 km de la parcela 5
P5	18°19'44.6 N 97°27'24.1 W	1509	A 1.0 km S-E del poblado de Zapotitlán Salinas	0.29 km de la parcela 6
P6	18°19'36.9 N 97° 27'20.7 W	1460	A 1 km N-E del poblado de Zapotitlán Salinas	0.18 km de la parcela 7
P7	18°17'55.0 N 97° 31'21.5 W	1455	A 1 km N-E del poblado de Zapotitlán Salinas	

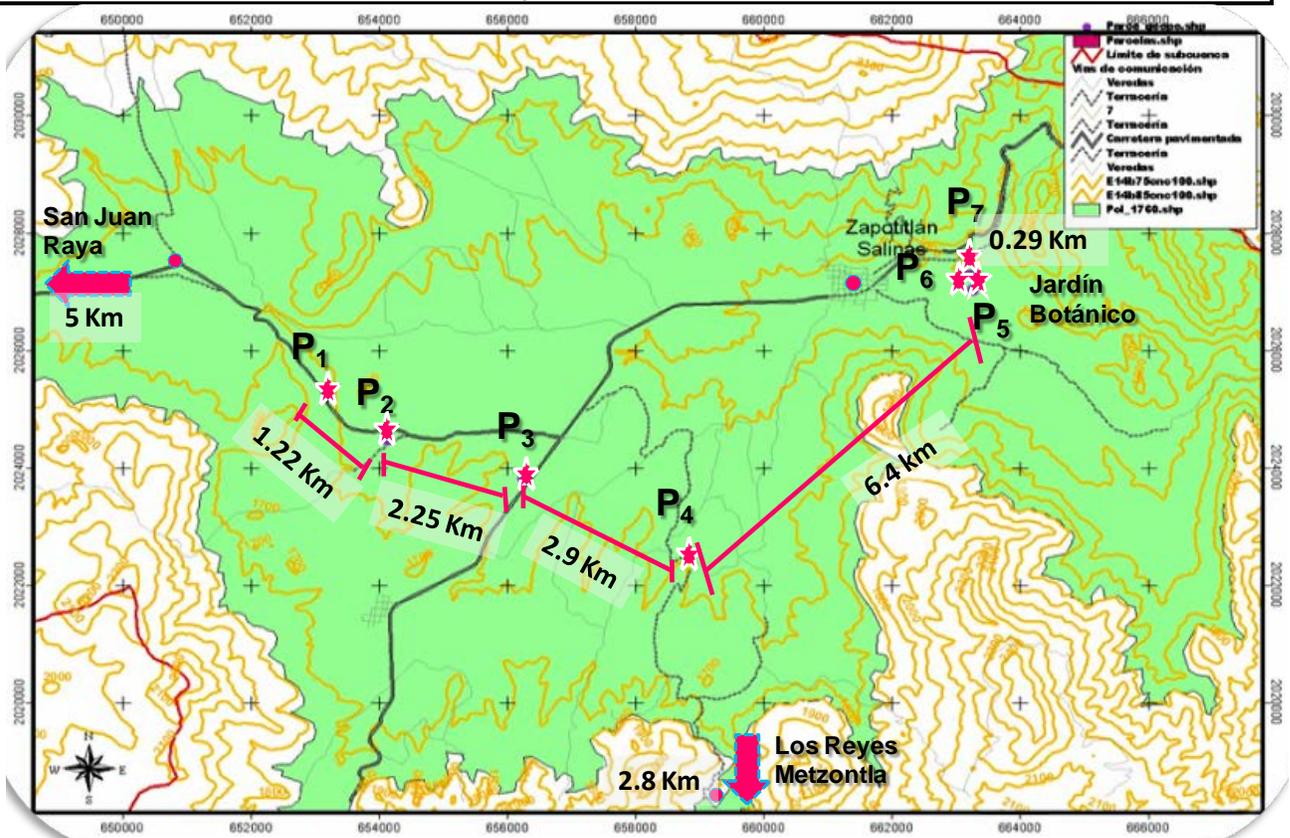


Fig. 4. Ubicación espacial de los siete sitios de muestreo representadas con una estrella rosa, en las distintas localidades dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

7.2.1. *Recolecta de material biológico: mantillo, costras biológicas y suelo*

El mantillo y el suelo fueron recolectados en la parte superior de tres microambientes: *i*) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR); *ii*) CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) Área abierta (AA); las CB sólo fueron recolectadas en los primeros dos microambientes (CB-IR y CB-FIR).

El mantillo de los tres microambientes se recolectó con una brocha y una espátula en un área de 23 x 15 cm (345 cm²), seleccionándose 9 puntos dentro del sitio, 3 puntos por sección, sobre cada uno de los tres microambientes, teniendo un total de 378 muestras para ambas estaciones (secas y lluvias). El mantillo del área de 345 cm² fue colocado dentro de bolsas de papel debidamente etiquetadas y almacenadas a temperatura ambiente hasta ser procesadas en el laboratorio. En el laboratorio, el mantillo del suelo fue tamizado simultáneamente en tamices de 2 mm y 1 mm, para poder eliminar gravas y suelo. Se pesó la muestra y posteriormente fue puesta dentro de las bolsas de papel las cuales fueron colocadas dentro de una estufa a 65°C, por 72 h, para registrar su peso seco. El peso del mantillo seco fue ajustado en g m⁻², con la finalidad de eliminar el peso del suelo excedente de las muestras; para esto se incineró una submuestra (molida hasta obtener un tamaño de partícula de 450 µm) en una mufla a 600°C por 4 h. El peso residual (expresado como porcentaje de la submuestra) de la incineración fue empleado como factor de corrección, por lo que se multiplicó este factor por el peso del mantillo seco (Cháve-Vergara 2010). El cálculo del contenido de mantillo, expresado en g m⁻², se realizó con base al peso seco ajustado de la muestra.

Con una espátula se recolectaron las CB en 9 puntos dentro del sitio, 3 puntos por sección, en dos microambientes (CB-IR y CB-FIR). Las CB recolectadas por sitio, fueron colocadas en cajas de petri estériles de 9 cm de diámetro; las cajas de petri, se sellaron con parafilm para evitar el movimiento y su rompimiento. Las CB fueron trasladadas al laboratorio para su identificación taxonómica y cobertura de los organismos que las conforman. Los organismos de las CB fueron identificados basándose en la "Guía de campo para costras

biológicas de suelos secos” de Rosentreter *et al.* (2007) y las claves taxonómicas de Sharp *et al.* (1994), Cárdenas y Delgadillo (2009), y Schultz y Büdel (2002). Las determinaciones de especies de cada grupo fueron corroboradas por especialistas que laboran en el herbario FEZA, de la Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, de la UNAM.

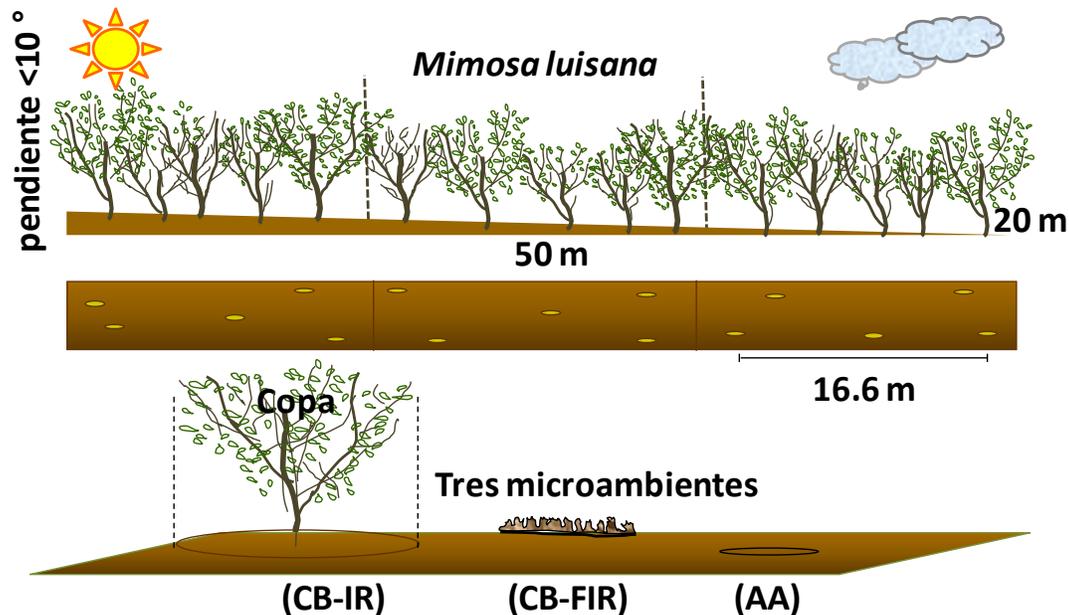


Fig. 5. Diseño experimental para el muestreo de mantillo, costras biológicas y suelo, en tres microambientes: CB-IR, costras biológicas en isla de recursos (IR), CB-FIR, costras biológicas fuera de la IR y AA, suelo desnudo, sin costra biológica ni vegetación.

Las muestras de suelo fueron recolectadas después de levantar las CB para los análisis biogeoquímicos; tomándose el suelo de los tres microambientes (CB-IR, CB-FIR y AA). El suelo se recolectó de los primeros 3 cm de profundidad, que es donde se concentran una mayor cantidad de C y N en el suelo (Jiménez-Aguilar 2005) En cada sección del sitio, se seleccionaron al azar cinco IR, cinco CB-FIR y cinco AA. El suelo fue recolectado en cinco puntos por sección por sitio, con un total de 15 puntos de muestreo (submuestras). Las submuestras, por microambiente, fueron mezcladas para formar una muestra compuesta por microambiente, por sitio. Es importante señalar que las muestras del suelo se recolectaron de

la parte central y directamente por debajo de la CB. Las muestras de suelo se almacenaron en bolsas negras etiquetadas y se refrigeraron a 4°C hasta ser procesadas en el laboratorio.

7.3. Métodos para el análisis del suelo

7.3.1. Propiedades físicas del suelo

La temperatura del suelo se registró *in situ* usando un termómetro (OBH Nórdica 4770), en 9 puntos dentro de cada parcela, 3 puntos por cada sección, y para los tres microambientes: *i*) Las CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR); *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) El suelo sin CB ni vegetación área abierta, (AA). Los registros de temperatura del suelo para cada uno de los microambientes, de los siete sitios, fueron sobre la marcha del día, obteniendo registros a partir de las 10:00 h hasta las 19:00 h del día. El año de muestreo (2009) registró una temperatura media anual de 20.8°C, con poca diferencia entre las temperaturas máximas (27.7°C) y mínima (14.9°C, Fig. 6). La precipitación media anual fue de 441.2 mm, 79.4 % concentrada entre los meses de agosto y octubre (Fig. 6). Los datos se obtuvieron de la estación meteorológica de Huajuapán de León, Oaxaca.

La humedad relativa (%) fue calculada por el método gravimétrico; secando el suelo a 75 °C por 72 h (Ortiz-Villanueva y Ortiz-Solorio 1999). El potencial hídrico fue medido por el método de punto de rocío con un potenciómetro hídrico (WP4-T. Dewpoint Potencial Meter). La acidez activa del suelo se midió por medio de una suspensión 1:2 p/v en agua desionizada y usando un potenciómetro (Conductronic pH 10). La conductividad eléctrica (CE) del suelo fue medida por medio de conductímetro (Modelo CL30), en una suspensión 1:5 p/v en agua desionizada.

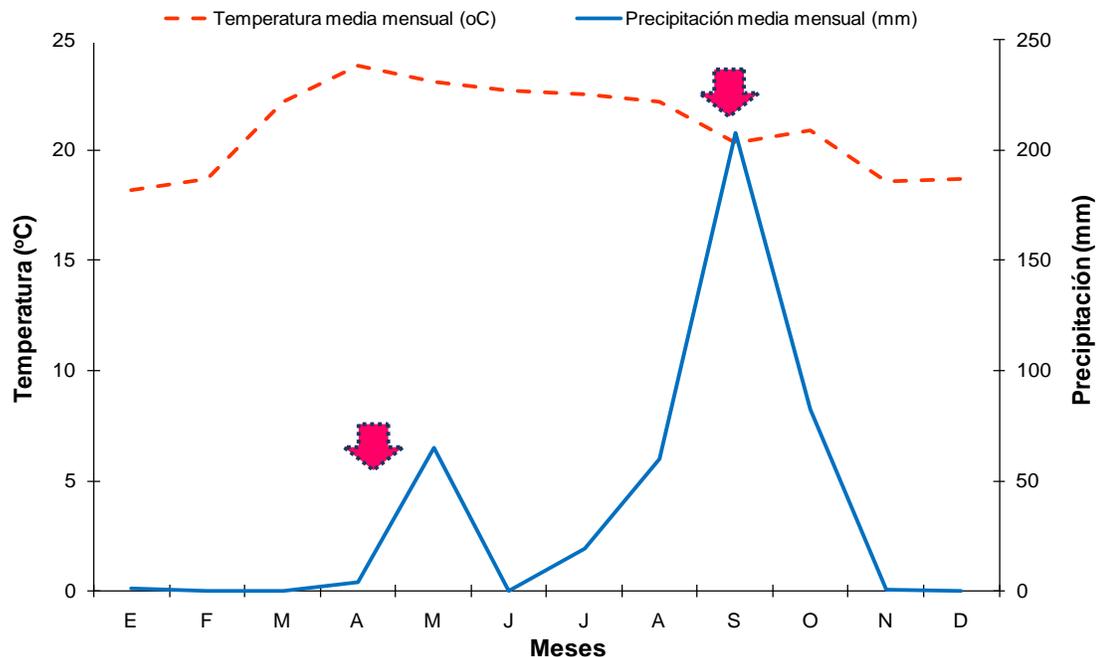


Fig. 6. Temperatura y precipitación media anuales del 2009 de la estación meteorológica de Huajuapán de León, Oaxaca. Las flechas corresponden a los meses en que se realizaron los muestreos para este estudio.

La densidad aparente del suelo se determinó usando un tubo de un diámetro de 5.5 cm y una altura de 3 y 10 cm. El tubo se enterró de forma uniforme en el suelo para obtener un bloque. El suelo fue secado en un horno a 75°C por 72 h y, una vez seco, se obtuvo la densidad aparente del suelo (Ortiz-Villanueva y Ortiz Solorio 1990). Se determinó la textura del suelo por el método del hidrómetro de Bouyoucos (Bouyoucos 1962). Estas variables sólo fueron calculadas para una sola estación de muestreo (seca). Asimismo, para poder detectar algún cambio en la densidad del suelo asociada a la actividad biológica en los microambientes, esta variable se midió en dos profundidades 0-3 y 0-10 cm.

7.3.2. Determinación de carbono (C_t) y nitrógeno (N_t) totales

Del suelo recolectado, se tomó una submuestra de cada uno de los microambientes estudiados; el suelo se secó y molió en mortero de ágata para su posterior análisis. El C total (C_t) se determinó por combustión seca con un analizador de C por el método coulométrico

(Mod. CM5012, UIC 1995). El N total (N_t) se determinó por el método de Kjeldahl (Bremmer, 1996) y los extractos fueron leídos por colorimetría en un auto-analizador (Braun+Luebbe Auto Analyzer III, Alemania; método No. 329-74W/B; Technicon Industrial System, 1977).

7.3.3. Determinación de carbono y de nitrógeno orgánico e inorgánico

El C orgánico del suelo (COS) fue obtenido por medio de la diferencia entre el C total y el C inorgánico. El C inorgánico fue determinado por medio de un analizador de C en el módulo de C inorgánico con HCl a 900°C y las formas inorgánicas fueron leídas por el método coulométrico (Mod. CM5012, UIC 1995). El C lábil se determinó por el método de Haynes (1999) mediante una extracción con sulfato de potasio (K_2SO_4 0.5 M) y los extractos fueron leídos como C total y C inorgánico en un analizador de C con columna para líquidos (Mod. CM5012 UIC 1995), la diferencia entre estas dos lecturas permitió obtener el C lábil.

Las formas inorgánicas disponibles de N (amonio, NH_4^+ y nitrato, NO_3^-) fueron extraídas con KCl 2N, los extractos se filtraron a través de papel Whatman No. 1 y fueron determinados por colorimetría por el método de fenol-hipoclorito (Robertson *et al.* 1999), y leídos en un auto-analizador Bran+Luebbe (Technicon Industrila System, 1977).

7.3.4. Biomasa microbiana y procesos microbianos

El C y N de la biomasa microbiana (C_{BM} y N_{BM}) fueron determinados por el método de fumigación y extracción (Brookes *et al.* 1985; Vance *et al.* 1987), usando una submuestra de suelo fresco (20 g) por duplicado; una de las submuestras fue fumigada con cloroformo, mientras que la otra se mantuvo sin fumigar. Posteriormente, el suelo fumigado y el no fumigado, fueron incubados a 25 °C durante 24 h y humedad constante (suelo a capacidad de campo). El C_{BM} fue extraído de muestras fumigadas y no fumigadas con 80 ml de sulfato de potasio (K_2SO_4) 0.5 M. El extracto fue filtrado a través de un papel Whatman No. 42 y el

C_{BM} (C orgánico microbiano) fue obtenido por medio de la diferencia entre el C total microbiano y el C inorgánico microbiano de los extractos determinado por combustión y coulometría usando un analizador de C con columna para líquidos (UIC 1995). El N_{BM} fue extraído con el mismo procedimiento utilizado para C_{BM} , pero éste fue filtrado a través de un papel Whatman No.1. Una alícuota del filtrado fue digerida en un medio ácido (H_2SO_4); el N_{BM} se determinó por el método de Kjeldahl y fue leído en el auto-analizador Bran+Luebbe (Technicon Industrila System, 1977). El C_{BM} y N_{BM} fueron calculados a partir de la concentración de C y N de las muestras fumigadas, menos el C y N de las muestras no fumigadas, dividiendo los valores por un factor de correlación (K_{EC} y K_{EN}) de 0.45 para el C (Brookes *et al.* 1985, Joergense 1996) y 0.54 para el N (Joergensen y Mueller 1996). Los valores de C y N en biomasa microbiana fueron expresados con base en el peso seco de suelo.

Las tasas potenciales de mineralización de C y de N fueron medidas en submuestras de suelo fresco (100 g). Cada submuestra se colocó en un tubo de PVC (cloruro de polivinilo), con una malla de 0.250 μm de apertura en la parte inferior (Robertson *et al.* 1999), las submuestras ya en el PVC fueron humedecidas a capacidad de campo con agua desionizada por medio de capilaridad e incubadas en un frasco de vidrio de 1L en condiciones aeróbicas durante 21 días a 25° C. La humedad del suelo fue ajustada a capacidad de campo cada dos o tres días. La mineralización de C se cuantificó monitoreando el dióxido de carbono producido (CO_2-C), el cual fue recolectado en un vial de vidrio que contenía una trampa de NaOH 0.5 M. Durante el período de 21 días de incubación, la trampa de NaOH (0.5 M) fue reemplazada periódicamente para evitar su saturación y en cada reemplazo fue determinar la cantidad de CO_2 atrapado en forma de carbonato. Los carbonatos se precipitaron por la adición de 1.5 M de $BaCl_2$ y se titularon con HCl 0.5 M usando fenolftaleína como indicador. La mineralización de C fue corregida por el

peso seco del suelo. Al término del período de incubación del suelo, las diferencias en los valores post y pre-incubación de la concentración de N inorgánico (NH_4^+ más NO_3^-) y de NO_3^- fueron utilizados para calcular la mineralización neta de N y la nitrificación, respectivamente (Robertson *et al.* 1999). En ambos casos, los valores fueron corregidos por el contenido de humedad y se reportan en peso seco del suelo.

7.3.5. Cobertura y determinación de los constituyentes de las costras biológicas.

La cobertura de los principales organismos que constituyen las CB (cianobacterias, líquenes y musgos) fue determinada por medio de una cuadrícula de 25 cm² (5 cm x 5 cm), colocada en el centro de la caja petri de cada una de las muestras colectadas. El interior del cuadro fue dividido en una cuadrícula de 100 cuadros, de 0.5 cm x 0.5 cm cada uno, y la cobertura de cada uno de los organismos de la superficie de las muestras fueron evaluadas por el método de Punto de Muestreo que implicó cubrir 100 puntos por muestra (Maestre *et al.* 2002). Cada uno de los 100 cuadros fue equivalente al 1 % de los distintos organismos que cubren la superficie de las CB. En el caso de los constituyentes de las CB (musgos, líquenes y cianobacterias) que no cubrieron en su totalidad el área del cuadro de 5 cm x 5 cm (100 puntos) dentro de la caja petri, se calculó su porcentaje total y éste fue estandarizado al 100 %. Los tres grupos principales que constituyen las costras fueron diferenciados con base en el manual de identificación de costras biológicas (Rosentreter *et al.* 2007) y las guías de identificación de musgos (Sharp *et al.* 1994, Cárdenas y Delgadillo 2009, Schultz y Büdel 2002).

La riqueza de las especies de musgos, líquenes y cianobacterias que constituyen las CB en los dos microambientes donde estuvieron presentes: *i*) Las CB como parte de las IR formadas por *M. luisana* (CB-IR); y *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR), fue estimada como el número de las diferentes especies que fueron identificadas (riqueza observada; Magurran 2004) en cada una de las muestras colectadas. La identificación taxonómica de los grupos

de los organismos de las CB se realizó en el Herbario-FEZA, Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, UNAM, por la Dra. Alejandrina Ávila Ortiz y el M. en C. Marco Antonio Hernández Muñoz, basándose en claves taxonómicas de musgos (Sharp *et al.* 1994, Cárdenas y Delgadillo 2009), líquenes (Schultz y Büdel 2002) y cianobacterias (Rosentreter *et al.* 2007). En el caso de las cianobacterias, se examinaron aquellas que fueron visibles; no obstante, se considera necesario realizar una identificación mediante métodos moleculares.

Los cambios en la composición de especies de musgos, líquenes y cianobacterias, entre microambientes (CB-IR y CB-FIR) y entre estaciones (seca y lluviosa), se analizaron mediante el Índice de Disimilitud (Magurran 2004), por el método de Ward con distancias euclidianas basado en datos de presencia-ausencia, el cual se realizó en el software Statistica 6.0. El índice es igual a 0 en los casos de disimilitud completa; es decir, cuando dos grupos de especies son idénticas, y es del 100 % si los microambientes no tienen especies en común (Magurran 2004). Este índice permitió estimar la proporción de especies de cianobacterias, líquenes y musgos que se comparten entre microambientes.

7.4. Análisis estadístico

Para el análisis de los datos de C y N totales, disponibles y sus transformaciones en el suelo; se empleó el modelo de análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA, $p \leq 0.05$), teniendo como factor “entre” grupos los microambientes (CB-IR, CB-FIR y AA) y un factor “dentro” de grupos las fechas de muestreo (dos estaciones). Cuando el RMANOVA indicó algún efecto significativo en los factores (Von Ende 1993, Sokal y Rohlf 1995), las medias se compararon usando una prueba de Tukey’s HSD ($p \leq 0.05$). Previo al análisis, los datos fueron sometidos a una prueba de homogeneidad de varianza cuando los datos no presentaron una simetría positiva, estos se transformaron a logaritmo base 10, para cumplir

con la premisa de normalidad (Sokal y Rohlf 1995); no obstante, los resultados se presentan en su escala original de medición. Se realizó un ANOVA de una sola vía ($p \leq 0.05$) para examinar las diferencias de la densidad aparente y texturas del suelo de una sola estación (seca), donde el factor principal fueron los microambientes. Las relaciones entre las variables edáficas y los procesos se exploraron con un análisis de correlación de Pearson. Se realizó un análisis de regresión múltiple por pasos para examinar cuáles variables edáficas (variables independientes) podrían controlar la mineralización potencial de C ($\text{CO}_2\text{-C}$), la mineralización de N y nitrificación neta (variables dependientes) medidas por incubación en el laboratorio en las dos estaciones (secas y lluvias). Los análisis se realizaron en el programa Statistica 6 (Statsoft 2000). Las medias se consideraron significativamente diferentes con una $p \leq 0.05$. Para la correlación, se consideró a la varianza explicada con una $p \leq 0.05$.

8. RESULTADOS

8.1. Variables físicas y/o químicas

El pH del suelo fue diferente en los tres microambientes. El pH del suelo de CB-IR fue menos alcalino (8.2), en CB-FIR intermedio (8.3) y en AA más alcalino (8.4; Cuadro 2 y 3). Los valores de pH fueron diferentes entre estaciones; el pH del suelo recolectado en la estación seca fue menos alcalino (8.02) que el recolectado en la estación lluviosa (8.64) (Cuadro 4).

Cuadro 2. Media (\pm error estándar) del pH, conductividad eléctrica y temperatura, de tres microambientes: *i)* Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por *M. luisana*; *ii)* Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii)* Áreas abiertas (AA), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

	Microambientes					
	CB-IR		CB-FIR		AA	
<i>Propiedades del suelo</i>	Media	\pm ES	Media	\pm ES	Media	\pm ES
pH (1:2 H ₂ O)	8.2 ^b	0.03	8.3 ^{ab}	0.04	8.4 ^a	0.04
CE (μ S/cm)	207.14 ^a	13.4	187.2 ^{ab}	16.75	168.1 ^b	11.6
Temperatura (°C)	25.4 ^b	1.1	32.9 ^a	2.5	35.7 ^a	2.75

Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes.

La conductividad eléctrica (CE) fue significativamente mayor en el microambiente CB-IR, intermedia en CB-FIR y menor en AA (Cuadros 2 y 3). En la estación seca, la C.E. del suelo fue mayor (205 μ S/cm) que en el suelo de la estación de lluvias (170 μ S/cm; Cuadro 4).

La humedad del suelo fue afectada por la interacción entre el microambiente y la estacionalidad de la lluvia (Cuadro 3). La humedad del suelo de la estación seca no fue diferente entre los microambientes. El suelo de la estación de lluvias tuvo mayor porcentaje de humedad en el microambiente CB-IR (0-3 cm de profundidad) que en los microambientes CB-FIR y AA (Figura 7).

Cuadro 3. Valores de *F* y sus niveles de significancia con un ANOVA de medidas repetidas para las variables del suelo de tres microambientes y dos estaciones (secas y lluvias), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Variables	Factor					
	Entre grupos		Dentro de grupos			
	Microambiente (M)		Estación (E)		M x E	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Propiedades del suelo						
pH (1:2) H ₂ O	8.8	<0.01	880.7	<0.0001	1.0	0.38
CE (μS/cm)	4.1	<0.05	12.6	<0.01	1.9	0.17
Humedad (%)	4.6	<0.05	376.7	<0.0001	5.4	0.01
Potencial hídrico (Mpa)	0.4	0.68	2277.8	<0.0001	0.4	0.69
Temperatura (°C)	8.6	<0.01	24.3	0.0001	3.0	0.07
Mantillo (g cm ⁻²)	5.3	0.01	16.5	<0.001	7.1	<0.01
Nutrientos						
C _{total} (mg C _t g ⁻¹)	0.5	0.6	0.03	0.8	1.0	0.3
C _{inorgánico} (mg C _i g ⁻¹)	0.1	1.0	0.5	0.5	1.9	0.2
C _{orgánico} (mg C _o g ⁻¹)	4.4	<0.05	0.01	0.9	1.9	0.2
C _{lábil} (mg C _l g ⁻¹)	5.1	0.01	59.1	<0.0001	2.6	0.1
C:N	9.3	0.001	1.0	0.3	5.8	0.01
N _{total} (mg N g ⁻¹)	14.4	<0.001	0.7	0.4	7.5	<0.01
NH ₄ ⁺ (μg N g ⁻¹)	2.2	0.1	275.3	<0.0001	1.3	0.3
NO ₃ ⁻ (μg N g ⁻¹)	3.0	0.07	19.3	<0.001	1.8	0.2
Biomasa microbiana						
C _{BM} (μg C g ⁻¹)	7.9	<0.001	6.5	<0.05	0.07	0.93
N _{BM} (μg N g ⁻¹)	9.9	0.001	25.3	<0.0001	1.9	0.17
C _{BM} :N _{BM}	2.4	0.12	9.7	0.005	1.7	0.21
Procesos microbianos						
CO ₂ -C (μg CO ₂ -C g ⁻¹ d ⁻¹)	9.39	0.001	6.08	<0.05	1.5	0.05
Mineralización (μg NH ₄ ⁺ g ⁻¹)	0.48	0.62	45.58	<0.0001	1.9	0.17
Nitrificación (μg NO ₃ ⁻ g ⁻¹)	1.91	0.17	11.03	<0.01	1.0	0.38
Cobertura en CB						
Musgos (%)	55.4	<0.0001	0.5	0.5	0.04	0.8
Líquenes (%)	47.4	<0.0001	39.1	<0.0001	4.8	<0.05
Cianobacterias (%)	3.5	0.09	1.1	0.3	2.4	0.1

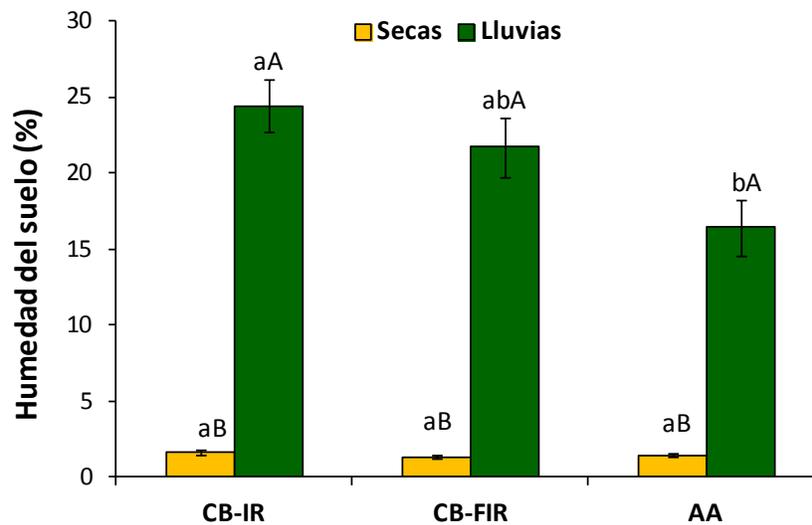


Figura 7. Media del porcentaje de humedad en el suelo, en tres microambientes: i) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR), ii) CB fuera de las IR (CB-FIR), y iii) Área abierta (AA), en dos estaciones: a) secas y b) lluvias, en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes y las letras mayúsculas indican diferencias entre las estaciones dentro de un mismo microambiente.

El potencial hídrico (Mpa) del suelo no fue afectado por el microambiente, pero, sí por la estacionalidad (Cuadro 3). El valor más negativo fue registrado en la estación seca; mientras que en la estación de lluvias, el valor indicó que el suelo estuvo cercano al punto de saturación (Cuadro 4). Los datos de densidad aparente para las profundidades de 0-3 cm (1.43 g/cm^3) y 0-10 cm (0.91 g/cm^3); así como la textura del suelo (56 % de arenas, 25 % de limos y 18 % de arcillas), no presentaron cambios significativos en los microambientes

Cuadro 4. Media (\pm error estándar) de pH, conductividad eléctrica, potencial hídrico y temperatura, de dos estaciones (secas y lluvias), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Variables	Estaciones			
	Secas		Lluvias	
	Media	\pm ES	Media	\pm ES
Propiedades del suelo				
pH (1:2) H ₂ O	8.03 ^b	0.05	8.63 ^a	0.03
Conductividad eléctrica ($\mu\text{S/cm}$)	204.9 ^a	16.2	170.1 ^b	11.6
Potencial hídrico (Mpa)	172.8 ^a	6.2	0.16 ^b	0.09
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	35.43 ^a	2.6	27.16 ^b	1.5

Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las estaciones.

El microambiente y la estacionalidad afectaron la temperatura *in situ* del suelo (Cuadro 3). La mayor temperatura fue registrada en los microambientes CB-FIR y AA; mientras que el suelo bajo las CB asociadas a *M. luisana*-IR, presentó la menor temperatura en la estación seca (Cuadro 4). El suelo de la estación seca tuvo mayor temperatura que el suelo de la estación lluviosa (Figuras 8a y 8b).

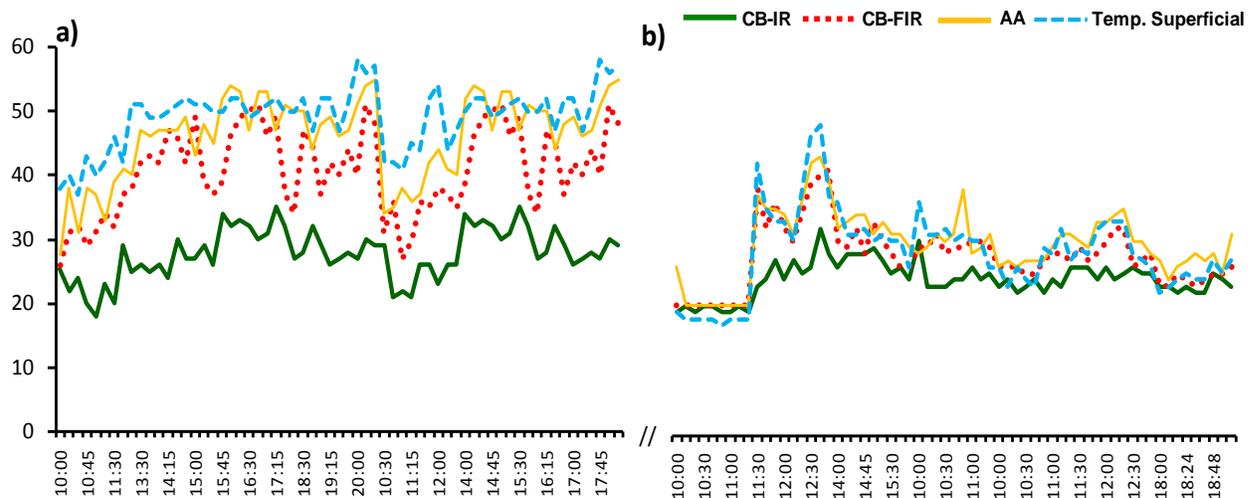


Figura 8. Marcha de la temperatura del suelo en el transcurso del día (horas) en los tres microambientes: i) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR), ii) CB fuera de las IR (CB-FIR), y iii) Área abierta (AA), así como la temperatura superficial, en dos estaciones: a) secas y b) lluvias, en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

8.2. Mantillo y carbono (total, inorgánico, orgánico y lábil) del suelo

La masa de mantillo (g) sobre el suelo se vio influida significativamente por la interacción entre el microambiente y la estación (Cuadro 3). La mayor masa de mantillo se encontró en el microambiente de CB-IR, en las dos fechas de muestreo; asimismo, los microambientes CB-IR y CB-FIR presentaron similar masa de mantillo durante la estación de lluvias. La masa de mantillo fue menor en el microambiente AA, en ambas fechas de

muestreo; en general, CB-FIR y AA tuvieron mayor masa de mantillo en la estación de lluvias (Figura 9).

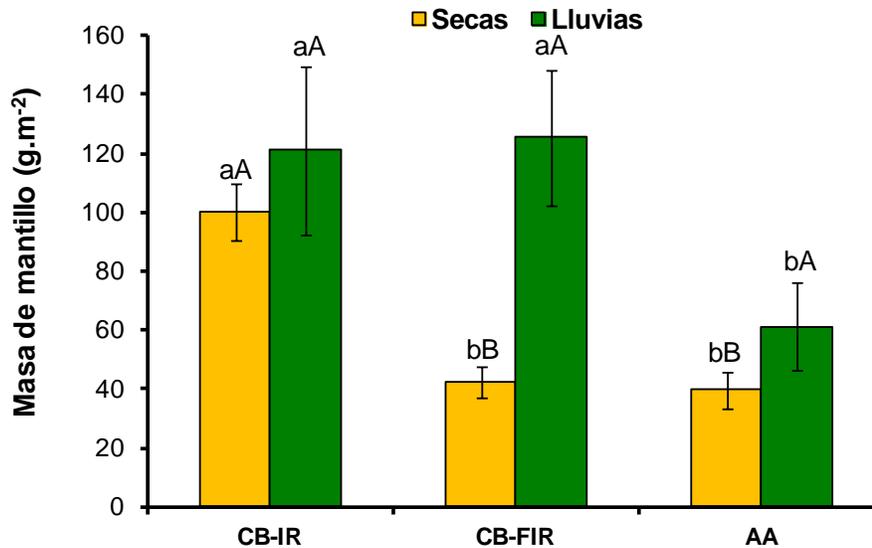


Figura 9. Media de la masa de mantillo, en tres microambientes: i) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por *M. luisana*; ii) CB fuera de las IR (CB-FIR); y iii) Áreas abiertas (AA), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes y las letras mayúsculas indican diferencias entre las estaciones dentro de un mismo microambiente.

La concentración de C orgánico del suelo (COS) presentó diferencias significativas entre el microambiente, pero no por la estacionalidad (Cuadro 3). El microambiente CB-IR registró una mayor concentración de COS que disminuyó en el microambiente CB-FIR y fue más baja en el AA (Cuadro 5).

La concentración de C lábil presentó diferencias entre los microambientes y la estacionalidad (Cuadro 3). La mayor concentración de C lábil fue para el microambiente de CB-IR ($0.05 \text{ mg C}_l \text{ g}^{-1}$), el microambiente de CB-FIR tuvo una concentración intermedia y la menor concentración de C lábil fue para el microambiente AA, en ambas estaciones. Asimismo, la mayor concentración de C lábil se registró en la estación seca ($0.07 \text{ mg C}_l \text{ g}^{-1}$);

mientras que en la estación de lluvias, el C lábil fue muy bajo ($0.004 \text{ mg C}_l \text{ g}^{-1}$) en los tres microambientes (Cuadro 5 y 6).

Cuadro 5. Medias (\pm error estándar) de los nutrientes y biomasa microbiana en el suelo de tres microambientes: *i*) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por *M. luisana*; *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) Áreas abiertas (AA), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

	Microambientes					
	CB-IR		CB-FIR		AA	
Nutrientes						
C orgánico ($\text{mg C}_o \text{ g}^{-1}$)	25.9 ^a	3.79	17.81 ^{ab}	2.02	13.79 ^b	2.05
C lábil ($\text{mg C}_l \text{ g}^{-1}$)	0.05 ^a	0.02	0.04 ^{ab}	0.01	0.02 ^b	0.006
Biomasa microbiana						
C _{BM} ($\mu\text{g C g}^{-1}$)	1027.5 ^a	136.9	726.8 ^{ab}	106.1	499.5 ^b	71.1
N _{BM} ($\mu\text{g N g}^{-1}$)	101.5 ^a	13.9	71.2 ^a	9.8	42.85 ^b	8.8

Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes.

Cuadro 6. Medias (\pm error estándar) de los nutrientes, biomasa microbiana y procesos microbianos de dos estaciones (secas y lluvias), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Variables	Estaciones			
	Secas		Lluvias	
	Media	\pm ES	Media	\pm ES
Nutrientes				
C lábil ($\text{mg C}_l \text{ g}^{-1}$)	0.07 ^a	0.02	0.004 ^b	0.001
Biomasa microbiana				
C _{BM} ($\mu\text{g C g}^{-1}$)	689.6 ^b	80.7	812.9 ^a	128.6
N _{BM} ($\mu\text{g N g}^{-1}$)	61.6 ^b	10.1	82.1 ^a	11.5
C _{BM} :N _{BM}	689.6 ^b	108.2	816.0 ^a	162.1
Procesos microbianos				
Mineralización de N ($\mu\text{g NH}_4^+ \text{ g}^{-1}$)	62.7 ^a	16.0	4.7 ^b	2.7
Nitrificación ($\mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1}$)	-2.2 ^a	1.5	-6.4 ^b	1.6

Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las estaciones.

8.3. Nitrógeno (N total y formas disponibles, NH_4^+ y NO_3^-)

La concentración de nitrógeno total (N_t) presentó diferencias significativas por la interacción entre el microambiente y la estacionalidad (Cuadro 3). Una mayor concentración

de N_t se registró en el microambiente CB-IR; mientras que CB-FIR, presentó una concentración intermedia y AA reportó la concentración más baja en la estación seca. En la estación lluviosa, la concentración de N_t fue diferente entre los microambientes, donde CB-IR tuvo la mayor concentración, mientras que CB-FIR registró una concentración intermedia y el microambiente de AA tuvo la menor concentración, lo cual sucedió para las dos estaciones (Cuadro 7). El cociente C:N se vio influido por la interacción entre el microambiente y la estación (Cuadro 3). El cociente C:N fue menor en el microambiente CB-IR que en los microambientes CB-FIR y AA, en la estación seca. En tanto que en la estación lluviosa, el cociente C:N fue distinto entre los tres microambientes, siendo CB-IR el microambiente con el menor cociente C:N durante lluvias. El valor del cociente C:N, en ambas estaciones, fue más alto en el microambiente AA (Cuadro 7).

Cuadro 7. Media (\pm error estándar) de N total y del cociente C:N del suelo de tres microambientes: *i*) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por *M. luisana*; *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) Áreas abiertas (AA), en secas y lluvias, del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México.

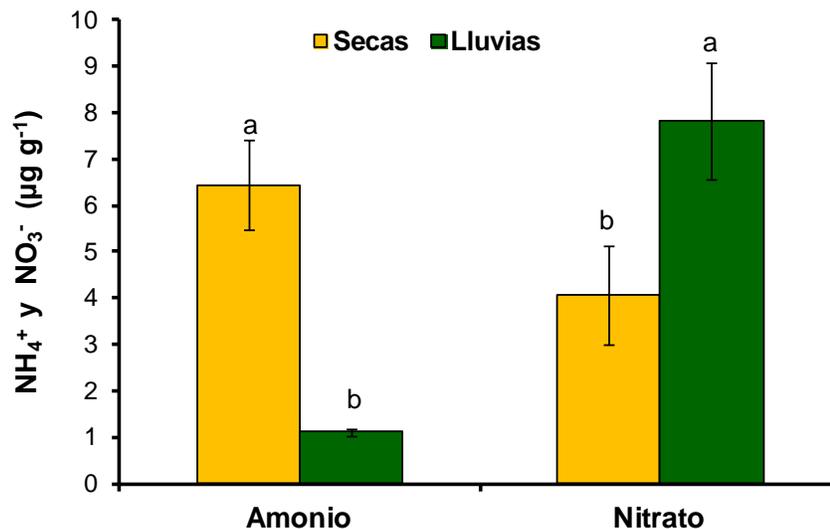
	Microambientes					
	CB-IR		CB-FIR		AA	
Nutrientos	Media	\pm ES	Media	\pm ES	Media	\pm ES
N_{total} (mg N g ⁻¹)						
Estación seca	2.8 ^{aa}	0.5	1.6 ^{abA}	0.3	1.4 ^{ba}	0.2
Estación lluviosa	3.4 ^{aa}	0.4	1.8 ^{ba}	0.4	0.9 ^{cb}	0.1
C:N						
Estación seca	20.3 ^{bb}	2.2	31.3 ^{aa}	4.7	39.2 ^{aa}	9.5
Estación lluviosa	16.8 ^{cb}	1.7	30.8 ^{ba}	3.8	56.6 ^{aa}	10.9

Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes (filas) y las letras mayúsculas indican diferencias ($p \leq 0.05$) entre las estaciones dentro de un mismo microambiente.

Las concentraciones de las formas disponibles de N, amonio (NH_4^+) y nitratos (NO_3^-), presentaron diferencias entre las estaciones (Cuadro 3). La concentración de NH_4^+ fue mayor en la estación seca que en la estación de lluvias (Figura 10). En tanto que, la concentración

de NO_3^- mostró un patrón estacional opuesto a la del NH_4^+ . La menor concentración de NO_3^- ocurrió durante la estación seca y ésta incrementó, significativamente, en la estación de lluvias

Figura



(Cuadro 3;

10).

Figura 10. Concentraciones de las formas disponibles de nitrógeno (NH_4^+ y NO_3^-) en dos estaciones (secas y lluvias) en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las estaciones.

8.4. Carbono y nitrógeno en la biomasa microbiana

La concentración de carbono en la biomasa microbiana (C_{BM}) del suelo, fue diferente entre los microambientes y entre las fechas de muestreo (Cuadro 3). El microambiente CB-IR presentó mayor concentración de C_{BM} que el microambiente AA; mientras que el CB-FIR tuvo una concentración intermedia (Cuadro 5). La mayor concentración de C_{BM} se registró durante la estación de lluvias; mientras que en la estación seca, el C_{BM} fue menor en los tres microambientes (Cuadro 6). La concentración de nitrógeno en la biomasa microbiana (N_{BM}) del suelo, fue afectada por el microambiente y la estacionalidad (Cuadro 3). La mayor concentración de N_{BM} ocurrió en los microambientes CB-IR y CB-FIR; mientras que la menor concentración, se presentó en el microambiente AA (Cuadro 5). La estación seca registró

una menor concentración de N_{BM} que la estación lluviosa (Cuadro 6). El cociente $C_{BM}:N_{BM}$, fue afectado únicamente por la estacionalidad (Cuadro 3), éste fue menor en la estación de secas y mayor en la estación de lluvias, en los tres microambientes (Cuadro 6).

8.5. Procesos microbianos: mineralización del carbono, nitrógeno, y nitrificación

La tasa potencial de mineralización de carbono del suelo (CO_2-C), fue afectada significativamente por la interacción entre el microambiente y la estación (Cuadro 3). La tasa potencial de carbono del suelo fue mayor en el microambiente CB-IR y menor en el AA; mientras que el CB-FIR, registró una concentración intermedia en la estación seca. En contraste, en la estación lluviosa, la mineralización de carbono en los microambientes CB-IR y CB-FIR, fue mayor que en el microambiente AA. Las diferencias en la tasa potencial de mineralización de carbono del suelo sólo se presento en CB-FIR para ambas estaciones (Cuadro 5; Figura 11 y 12).

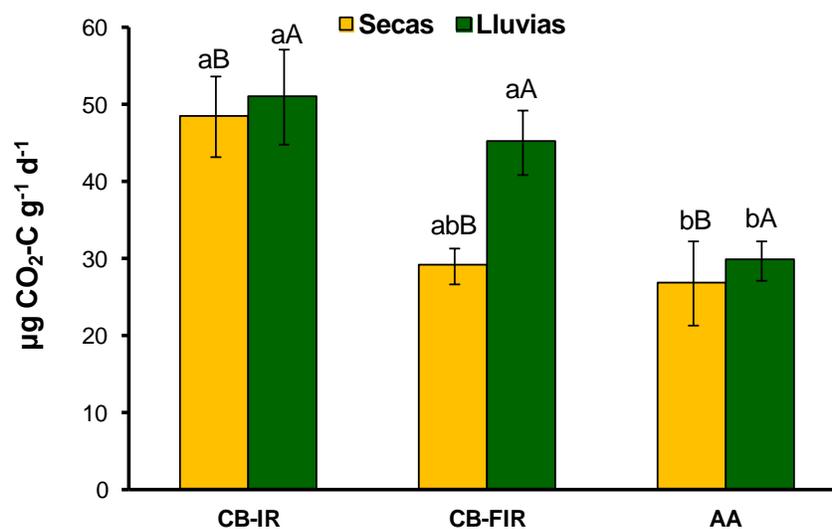
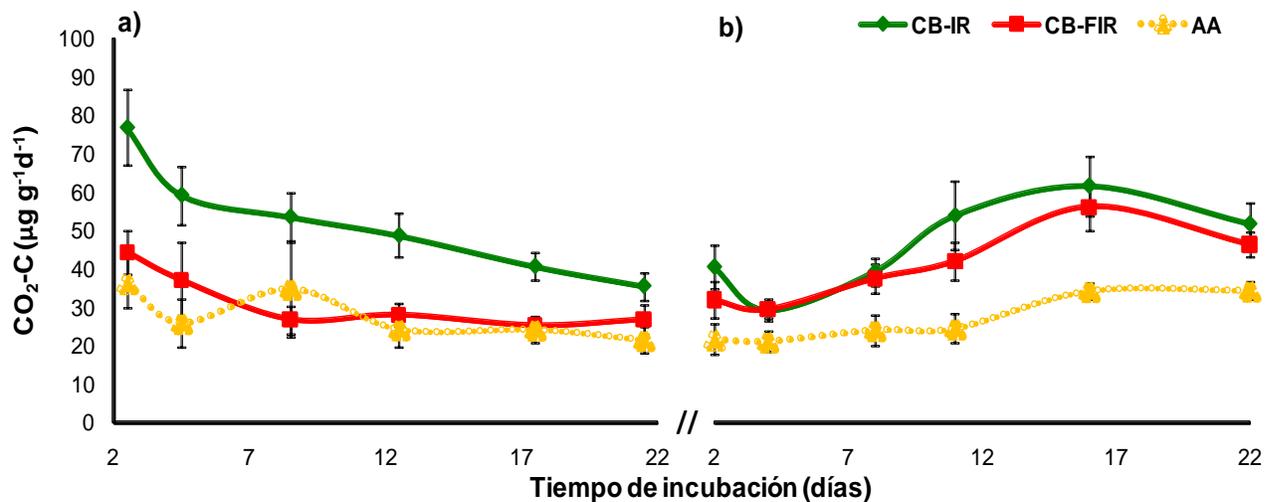


Figura 11. Media de la tasa potencial de mineralización de carbono en el suelo, de tres microambientes: i) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por *M. luisana*; ii) CB fuera de las IR (CB-FIR); y iii) Áreas abiertas (AA), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq$



0.05) entre los microambientes y las letras mayúsculas indican diferencias entre las estaciones dentro de un mismo microambiente.

Figura 12. Tasa potencial de mineralización de carbono del suelo (CO₂-C), medida en incubaciones de 21 días, en el suelo colectado en tres microambientes: *i*) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR), *ii*) CB fuera de las IR (CB-FIR), y *iii*) Área abierta (AA), en dos estaciones: a) estación de secas y b) estación de lluvias, en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México.

La mineralización neta de N presentó diferencias significativas estacionales (Cuadro 3). La mineralización de N fue mayor en la estación de secas y menor en la estación de lluvias (Cuadro 6). La nitrificación neta mostró una variación estacional similar a la mineralización neta de N (Cuadro 3 y 6). La mayor nitrificación de N ocurrió en la estación de secas y menor en la estación de lluvias (Cuadro 6).

El análisis de regresión múltiple por pasos mostró, para la estación de secas, que la tasa potencial de mineralización de C fue positiva y significativamente explicada por el C lábil, C_{BM} y el NH₄⁺ (Cuadro 8). La mineralización neta de N registró una relación positiva con la concentración de C lábil, C_{BM} y el N mineral. En tanto que la nitrificación de N fue explicada positivamente por el C orgánico de suelo (Cuadro 8). En la estación lluviosa, la tasa potencial de mineralización de carbono fue explicada positivamente por el N_{BM} y el NO₃⁻.

La varianza del modelo para la mineralización neta de N fue explicada por el C lábil y el C_{BM} . Sin embargo, la nitrificación neta fue explicada por otras fuentes de energía como el NH_4^+ , C_{BM} o N_{BM} (Cuadro 8).

Cuadro 8. Análisis de regresión múltiple por pasos (Stepwise) para la tasa potencial de mineralización de C (CO_2 -C), así como la mineralización y nitrificación neta de nitrógeno medidas por incubaciones de laboratorio en dos estaciones (secas y lluvias). Los suelos fueron recolectados en tres microambientes: i) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR), ii) CB fuera de las IR (CB-FIR), y iii) Área abierta (AA), en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Variables dependientes	Todos los factores (variables)	Factores significativos en el modelo	Coficiente	R ²
Estación de secas				
CO ₂ -C	C org ^a , C láb ^b C _{BM} ^c , N _{BM} ^d , NH ₄ ^{+e} , NO ₃ ^{-f}	C lábil	0.33	0.72 ***
		C _{BM}	0.39	
		NH ₄ ⁺	0.41	
Mineralización de N	C org ^a , C láb ^b C _{BM} ^c , N _{BM} ^d , N mn ^g	C lábil	0.53	0.60**
		C _{BM}	1.04	
		N mineral	0.55	
Nitrificación	C org ^a , C láb ^b C _{BM} ^c , N _{BM} ^d , NH ₄ ^{+e}	C orgánico	1.31	0.21**
Estación de lluvias				
CO ₂ -C	C org ^a , C láb ^b C _{BM} ^c , N _{BM} ^d , NH ₄ ^{+e} , NO ₃ ^{-f}	N _{BM}	0.55	0.68***
		NO ₃ ⁻	0.39	
Mineralización de N	C org ^a , C láb ^b C _{BM} ^c , N _{BM} ^d , N mn ^g	C lábil	0.43	0.56**
		C _{BM}	1.0	
Nitrificación	C org ^a , C láb ^b C _{BM} ^c , N _{BM} ^d , NH ₄ ^{+e}	NH ₄ ⁺	1.67	0.51*
		C _{BM}	2.22	
		N _{BM}	3.30	

^a Carbono orgánico, ^b Carbono lábil, ^c Carbono en biomasa microbiana; ^d Nitrógeno en biomasa microbiana, ^e Amonio, ^f Nitrato, ^g Nitrógeno mineral (NH₄⁺ + NO₃⁻) n = 42; Los * indican diferencias significativas (* p ≤ 0.05; ** p ≤ 0.01; ***p ≤ 0.001).

8.6. Cobertura de organismos (musgos, líquenes y cianobacterias) que forman parte de las costras biológicas

La cobertura de los musgos fue diferente entre los microambientes; sin embargo, no cambió entre las dos estaciones (Cuadro 3). El porcentaje de cobertura de los musgos fue mayor en el microambiente CB-IR (39.77 %) y menor en el microambiente CB-FIR (10.47 %). La cobertura de líquenes resulto ser significativamente diferente como consecuencia de la

interacción entre el microambiente y la estacionalidad (Cuadro 3). La cobertura de líquenes fue mayor en el microambiente CB-FIR y disminuyó bajo *M. luisana*-IR (CB-IR). La cobertura de líquenes fue mayor en la estación de secas y menor en la estación lluviosa, particularmente para el microambiente de CB-IR (Figura 13). La cobertura de las cianobacterias, no presentó diferencias significativas entre los microambientes ni entre las estaciones (Cuadro 3).

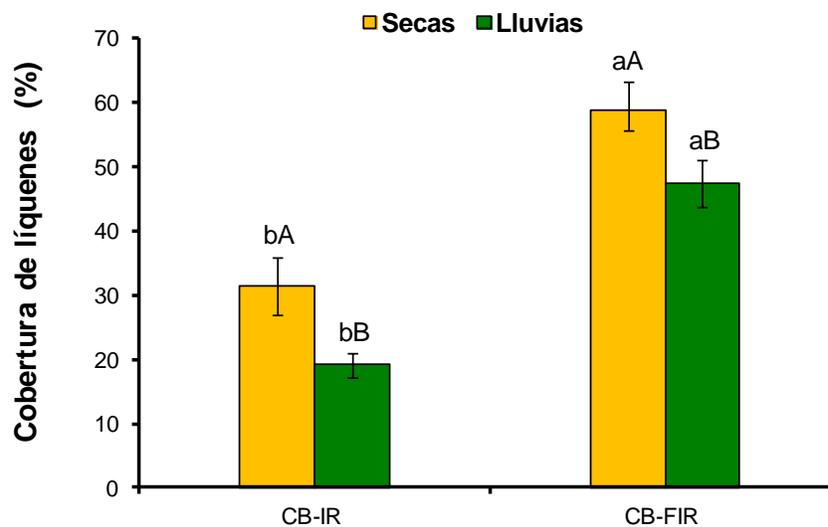


Figura 13. Porcentaje de cobertura de líquenes en las costras biológicas (CB), en dos microambientes: i) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR) y ii) CB fuera de las IR (CB-FIR), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes; mientras que las letras mayúsculas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las fechas de muestreo dentro de un mismo microambiente.

En el Cuadro 9 se enlistan las especies registradas de los principales grupos de organismos que constituyen las costras biológicas del suelo. Se identificaron 10 especies de musgos, 8 especies de líquenes y 7 especies de cianobacterias; el mayor número de especies se registró en la estación seca para ambos microambientes (Cuadro 9).

Cuadro 9. Listado de especies registradas de musgos, líquenes y cianobacterias que constituyen las costras biológicas (CB) del suelo en dos microambientes: *i*) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR) y *ii*) CB fuera de las IR (CB-FIR), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Musgos	Microambiente			
	Seca		Lluvias	
	CB-IR	CB-FIR	CB-IR	CB-FIR
1 <i>Aloina hamulus</i> (C. Muell.) Broth	X	X	X	X
2 <i>Brackymenium exile</i> (Dosz et Molk.) Bosch et Lac	X	X	X	
3 <i>Brackymenium sp.</i> Schwaegr	X	X	X	X
4 <i>Bryum argenteum</i> Hedw	X			
5 <i>Didymodon rigidulus var. gracilis</i> (Hook. y Grev.) Zand	X	X		
6 <i>Neohyophyla sp.</i>				
7 <i>Pseudocrossidium aureum</i> (Bartr.) Zand	X	X	X	X
8 <i>Pseudocrossidium replicatum</i> (Tayl.) Zand	X	X		
9 <i>Trichostomum brachydontium</i> Bruch ex F. Muell.	X			
10 <i>Weissia sp.</i> Hedw	X			
Líquenes	CB-IR	CB-FIR	CB-IR	CB-FIR
1 <i>Gloeoheppia sp.</i>	X	X	X	
2 <i>Lempholemma sp.</i>	X	X	X	X
3 <i>Lichinella sp. 1</i>	X	X		X
4 <i>Lichinella sp. 2</i>	X	X	X	X
5 <i>Peltula euploca</i> (Ach.) Poelt		X		
6 <i>Peltula patellata</i> (Bagl.) Swinscow & Krog	X	X	X	X
7 <i>Placidium laciniatum</i> (Ach.) Breuss	X	X	X	X
8 <i>Psora crenata</i> (Taylor) Reinke	X	X	X	X
Cianobacterias	CB-IR	CB-FIR	CB-IR	CB-FIR
1 <i>Anabaena sp.</i>	X	X		
2 <i>Chroococcus turgidus</i> (Kutzing) Nägeli	X			
3 <i>Microcoleus chthonoplastes</i>	X			
4 <i>Oscillataria sp.</i>	X			
5 <i>Oscillatoria agardhii</i> (Gomont)	X			
6 <i>Schizothrix sp.</i>	X			
7 <i>Scytonema javanicum</i> (Kütz) Bonet ex Born et Flah.	X	X		

En la estación seca, el microambiente CB-IR reportó mayor cobertura y riqueza de especies de musgos, líquenes y cianobacterias que el microambiente CB-FIR; en tanto que

el número de especies de líquenes y musgos fue menor en la estación lluviosa. El índice más alto de disimilitud de las especies que constituyen las CB, se registró para los microambientes, CB-IR y CB-FIR, en la estación seca (100 %). Por el contrario, el menor porcentaje de disimilitud (42 %) en ambos microambientes, se reportó en la estación de lluviosa (Figura 14).

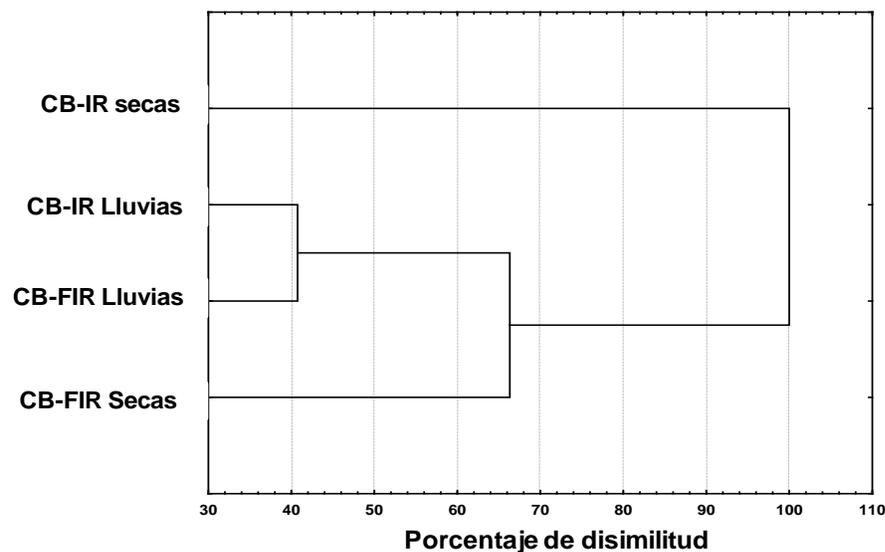


Figura 14. Análisis de disimilitud (Cluster, por el método de Ward con base en presencia-ausencia de especies y calculado con distancias euclidianas) mostrando las diferencias en la composición de especies (musgos+líquenes+cianobacterias) entre las costras biológicas (CB) de dos microambientes: i) CB como parte de la IR formada por *M. luisana* (CB-IR) y ii) CB fuera de las IR (CB-FIR), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

En el Cuadro 10, se presentan los resultados del análisis de correlaciones de Pearson de las formas activas de los nutrimentos del suelo. En la estación de secas, la humedad del suelo correlacionó positivamente con el NH_4^+ y negativamente con el NO_3^- , mientras que en la estación de lluvias, esta correlación fue positiva con el NO_3^- y con la cobertura de musgos; sin embargo, resultó negativa con la cobertura de las cianobacterias. Asimismo, el pH correlacionó negativamente con ambas estaciones para NH_4^+ y N_{BM} ; así

como para la cobertura de musgos. En la estación seca, el C lábil correlacionó positivamente con el N_{BM} , lo cual cambió en la estación de lluvias, siendo positiva para C_{BM} y negativa para las cianobacterias. El NH_4^+ en la estación seca correlacionó positivamente con C_{BM} y N_{BM} ; aunque, en la estación de lluvias, esta correlación sólo se mantuvo para el N_{BM} . Asimismo, el C_{BM} correlacionó positivamente en ambas estaciones para N_{BM} y negativamente con las cianobacterias en la estación de lluvias. Por último, el N_{BM} de la estación seca, sólo correlacionó positivamente con la cobertura de musgos (Cuadro 10).

Cuadro 10. Coeficientes de correlación de Pearson en dos estaciones (secas y lluvias) para las variables de humedad, pH, formas disponibles y microbianas del C y del N del suelo y las coberturas de musgos, líquenes y cianobacterias en las CB del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

SECAS	Humedad	pH	Cl ^a	NH ₄ ^{+b}	NO ₃ ^{-c}	C _{BM} ^d	N _{BM} ^e
Humedad	1.00						
pH	-0.43	1.00					
Cl	0.28	-0.49	1.00				
NH ₄ ⁺	0.61*	-0.59*	0.33	1.00			
NO ₃ ⁻	-0.39*	-0.45	0.41	0.05	1.00		
C _{BM}	0.43	-0.83*	0.40	0.70*	0.28	1.00	
N _{BM}	0.29	-0.79*	0.58*	0.60*	0.32	0.92*	1.00
Musgos	0.44	-0.77*	0.40	0.41	0.09	0.55	0.58*
Líquenes	-0.03	0.63*	-0.26	-0.15	0.30	-0.40	-0.46
Cianobac.	-0.19	-0.10	-0.15	-0.18	-0.54	0.07	0.02
LLUVIAS	Humedad	pH	Cl ^a	NH ₄ ^{+b}	NO ₃ ^{-c}	C _{BM} ^d	N _{BM} ^e
Humedad	1.00						
pH	-0.53	1.00					
Cl	0.39	-0.13	1.00				
NH ₄ ⁺	0.44	-0.48*	0.61*	1.00			
NO ₃ ⁻	0.72*	-0.55*	0.09	0.18	1.00		
C _{BM}	0.47	-0.48	0.58*	0.39	0.30	1.00	
N _{BM}	0.53	-0.61*	0.53	0.64*	0.51	0.88*	1.00
Musgos	0.70*	-0.66*	0.44	0.40	0.45	0.53	0.52
Líquenes	-0.30	0.35	-0.43	-0.29	-0.23	-0.20	-0.23
Cianobac.	-0.63*	0.42	-0.62*	-0.53	-0.08	-0.55*	-0.39

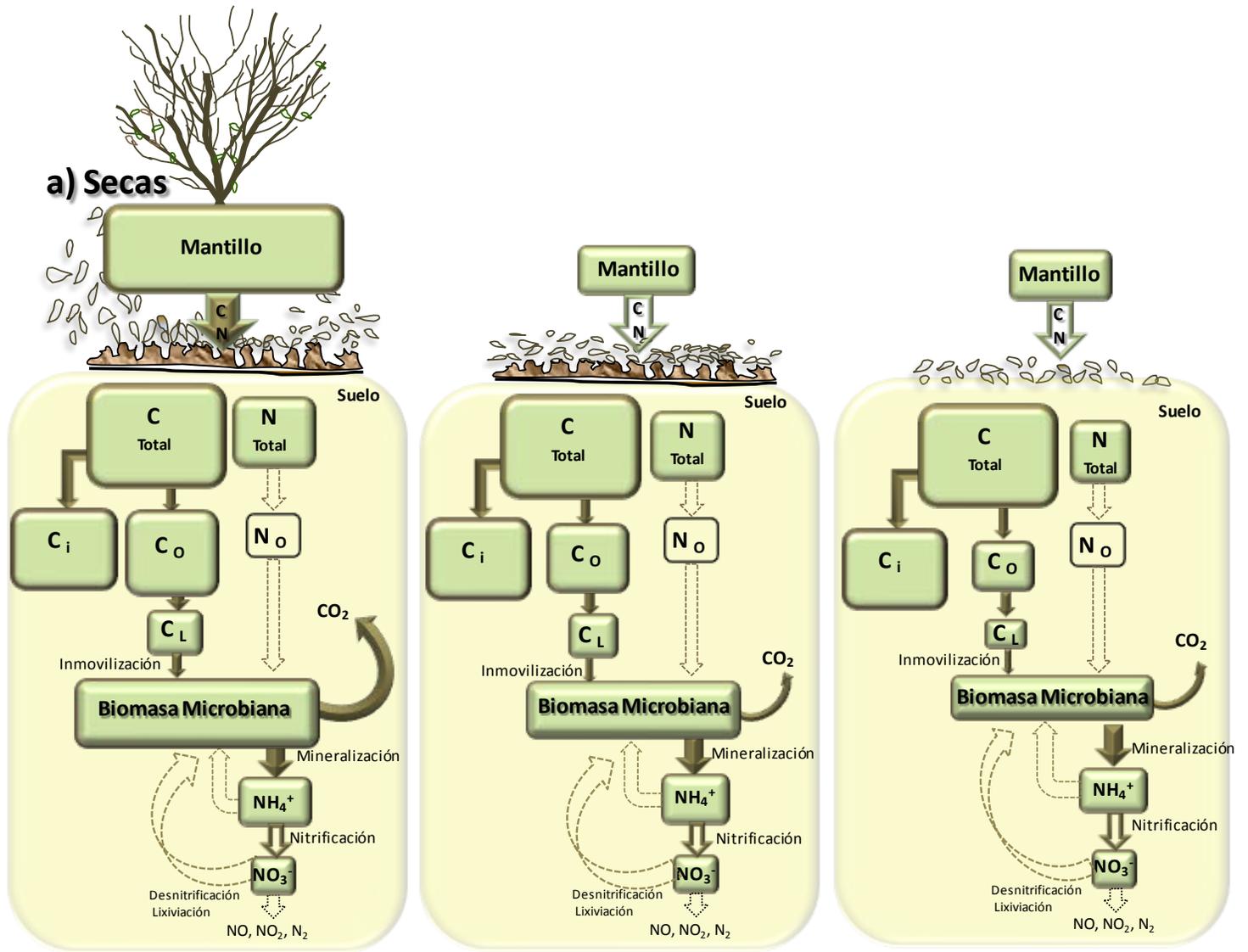
^a C lábil, ^b Amonio, ^c Nitratos, ^d C en biomasa microbiano y ^e N en biomasa microbiana.

8.7. Diagrama de síntesis de la dinámica de nutrimentos.

De manera integral y sintética, para ambas estaciones, los tres microambientes presentan diferencias en la incorporación de MO a partir del mantillo, lo que permite aumentar el almacén de COS y $C_{\text{lábil}}$ en el suelo, repercutiendo en un tamaño distinto de la biomasa microbiana (BM) y en la magnitud de las transformaciones de C y N (Fig. 15 a y b). En la estación de secas, el microambiente CB-IR mostró mayor disponibilidad de C, lo que favoreció la actividad de los microorganismos heterótrofos del suelo, reflejándose como el microambiente con mayor mineralización de C y N (Fig. 15a).

En contraste, una mayor disponibilidad de agua durante la estación lluviosa, mantuvo constante la actividad de los microorganismos heterótrofos, provocando una reducción en la disponibilidad de C en el suelo de los tres microambientes y, posiblemente, activar otras vías autotróficas (i.e. microorganismos que hacen uso de las formas disponibles de N como fuente de energía para llevar a cabo sus procesos metabólicos) (Fig. 15b). Bajo estas condiciones, las bacterias nitrificantes compiten por el NH_4^+ que está en el suelo y lo nitrifican, donde parte del NO_3^- puede ser incorporado a la biomasa microbiana y otra parte puede estar disponible en el suelo lo cual explica la mayor concentración de nitratos durante esta estación. Es necesario resaltar que, en la estación de lluvias, la magnitud de los almacenes y flujos de C y N en el suelo (Fig. 15b), bajo las CB del microambiente FIR, fueron similares a aquellos presentes en el suelo bajo las CB del microambiente CB-IR de *M. luisana*. Estas semejanzas entre microambientes (CB-IR y CB-FIR) estarían explicadas, en parte, por la semejanza existente entre los organismos que conforman a las CB durante la estación lluviosa.

Finalmente, este diagrama permite visualizar la contribución de las CB en la disponibilidad y transformación del C y del N, cuando hay disponibilidad de agua en el ecosistema.



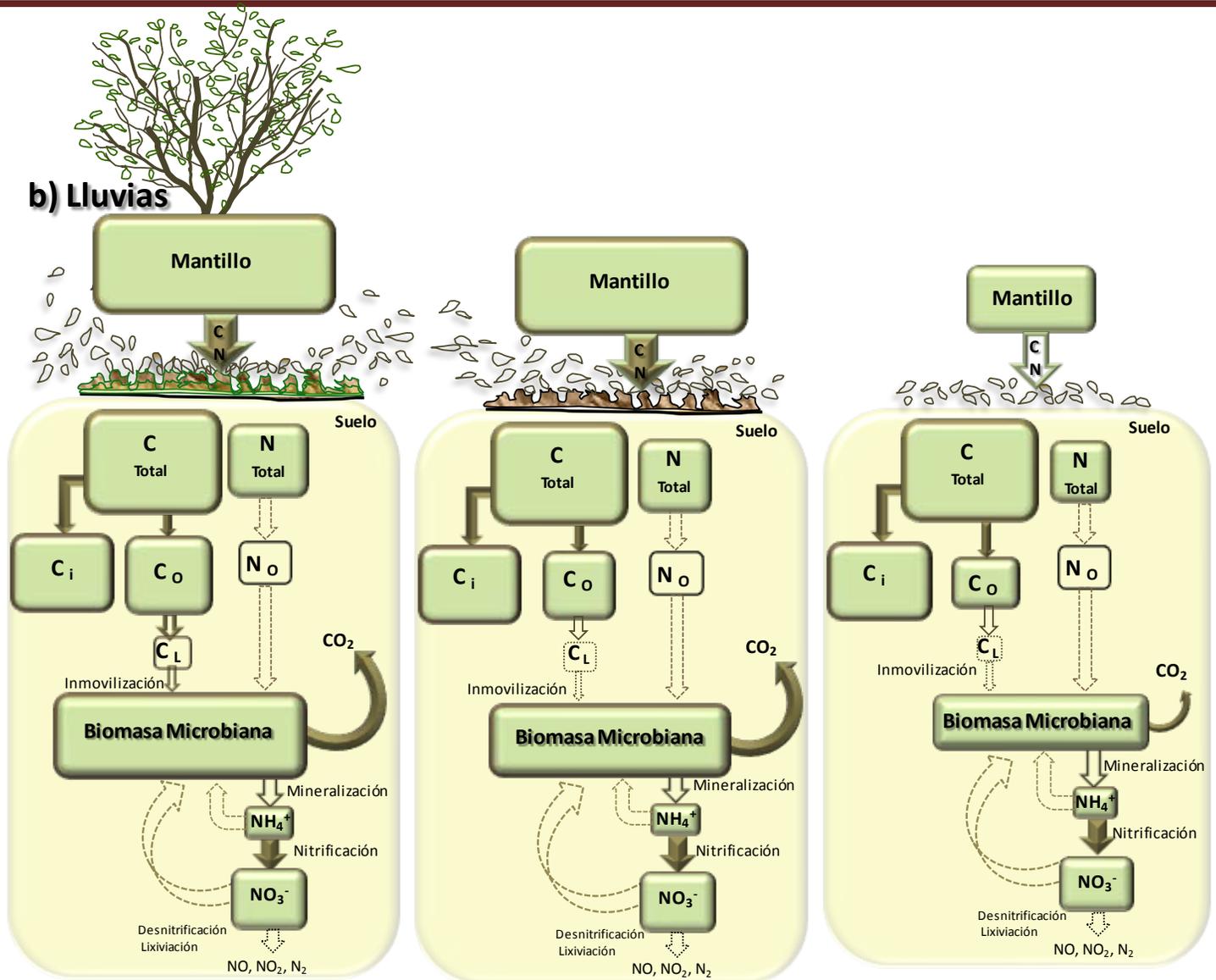


Figura 15. Diagrama de síntesis del efecto de tres microambientes (CB-IR, CB-FIR y AA) sobre la dinámica de C y N del suelo en la estación **a) secas** y **b) lluviosa**, en un ecosistema semiárido ubicado en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Las diferencias en el tamaño de las cajas representa un cambio de los almacenes; mientras que el grosor de las flechas indica diferente magnitud de los procesos; las flechas punteadas señalan la posible dirección de los procesos no evaluados.

9. DISCUSIÓN

9.1. Dinámica de nutrientes

Los resultados obtenidos indican que, en comparación con el microambiente AA, el microambiente de las CB bajo la copa de la *M. luisana*-IR y de las CB-FIR contribuyen de manera importante al almacén de mantillo sobre el suelo, permitiendo una mayor incorporación de COS y C lábil, lo que promueve mayor actividad microbiana que, a su vez, se refleja en una mayor mineralización de las formas orgánicas de C y N del suelo.

9.1.1. Almacén de mantillo en el suelo de tres microambientes (CB-IR, CB-FIR y AA)

La contribución del mantillo por parte del microambiente CB-IR, puede estar enriqueciendo con C y N el suelo bajo la copa de *M. luisana*-IR. En el que la acumulación de C y de N puede deberse a la deposición de hojarasca y a la producción de raíces por parte de esta leguminosa (Pavón y Briones 2000 y 2001, Pavón *et al.* 2005); así como a la contribución de otras plantas como las cactáceas y las herbáceas (anuales y bianuales) que crecen en mayor abundancia bajo su copa en comparación con las AA (Valiente-Banuet *et al.* 1991; Camargo-Ricalde *et al.* 2003). Cabe señalar que la abundancia de *M. luisana*, en las parcelas de estudio, fue de 45 plantas en 1000 m², lo cual puede estar jugando un papel importante en las aportaciones de mantillo en el suelo. Por su parte, Pavón *et al.* (2005), reportaron que en algunas localidades del Valle de Zapotitlán Salinas, *M. luisana*-IR contribuye con una producción total de hojarasca de hasta un 35.4 %, en relación con otras especies que forman IR como *Prosopis laevigata* (12.5 %), *Parkinsonia praecox* (9.5 %), *Ipomoea arborescens* (6.5 %), *Mascagnia seleriana* (4.5 %) y que su producción se incrementa durante la estación seca. Además, Pavón *et al.* (2001), señala que *M. luisana* y

otras especies (i.e. *C. melanadania* y *I. arborescens*) presentan una segunda producción de hojas, si se dan periodos extraordinarios de lluvias de más de 50 mm de precipitación (el Valle presenta una canícula a mitad del periodo de lluvias), aportando una contribución extra de hojarasca en el suelo; lo que no permite marcar una diferencia significativa en el microambiente CB-IR entre estaciones.

En el caso del microambiente CB-FIR, durante la estación lluviosa se demuestra como la presencia de las CB sin la influencia de la IR, también contribuye significativamente a la acumulación y retención del mantillo, en comparación con lo reportado para las AA. Lo anterior puede deberse a que *i*) Las CB-FIR presentan una micro-topografía rugosa porque están constituidas por musgos, líquenes y algas filamentosas (Belnap 2003a, Zhang *et al.* 2006). Eldridge *et al.* (2000), y a que *ii*) Durante la estación lluviosa estos constituyentes aumentan su actividad y crecimiento, liberando polímeros orgánicos (carbohidratos) que les confieren una mayor adhesividad a las partículas orgánicas de suelo (Belnap *et al.* 2001, Belnap 2003a y b, Zhang *et al.* 2006, Mager 2010, Mager y Thomas 2011). Lo anterior demuestra como las CB, al igual que las IR formadas por *M. luisana* (Camargo-Ricalde y Dhillion 2003), funcionan como una trampa de partículas de suelo y mantillo, contribuyendo de manera significativa a la entrada de energía orgánica para los procesos de mineralización de C y N, lo que determina la disponibilidad de nutrimentos en el suelo.

En contraste, la baja cantidad de mantillo sobre el suelo de las AA está asociada a un proceso de erosión (eólica e hídrica) más intenso que remueve el mantillo de estas áreas tan rápidamente como es depositada, transportándolo hacia áreas donde se encuentran las IR y las CB (Aguilar y Sala 1999, Eldridge *et al.* 1999, Camargo-Ricalde *et al.* 2002, Camargo-Ricalde *et al.* 2003, Eldridge y Leys 2003).

9.1.2. Formas disponibles de C y N en el suelo

La mayor concentración de las formas disponibles y microbianas de C y N en el suelo bajo las CB-IR y las CB-FIR, coincide con los datos registrados de la acumulación de MO (mantillo) en ambos microambientes; de esta manera, se ha reportado (i.e Pavón *et al.* 2005), que especies de leguminosas, como *M. luisana*, son poco eficientes en la reabsorción del N de sus hojas, permitiendo que la mayoría de este nutrimento sea incorporado al suelo vía hojarasca, lo cual favorece el crecimiento de las poblaciones microbianas heterótrofas que mineralizan N, aumentando las formas disponibles de NH_4^+ en el suelo.

Es relevante hacer notar que los valores de COS de las CB-IR (0-3 cm de profundidad) son consistentes con los datos obtenidos por González-Ruiz *et al.* (2008) y por Perroni-Ventura *et al.* (2010), en el suelo de IR sin CB, en el Valle de Zapotitlán Salinas. Estos autores reportan que el COS es mayor bajo la copa de *P. laevigata*, en comparación con las AA. Resultados similares han sido reportados para *M. luisana*, *M. lacerata* y *M. polyantha* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Camargo-Ricalde *et al.* 2010); así como para *M. biuncifera*, *Prosopis* spp y *Acacia tortuosa* en el norte de Guanajuato (Luna-Suarez *et al.* 2000, Reyes-Reyes *et al.* 2002) y para *M. monancistra* en pastizales semiáridos de Aguascalientes (Flores *et al.* 2007).

Asimismo, el microambiente CB-FIR también contribuye de manera importante a la entrada de COS y del N_t en el suelo, en comparación con las AA. La entrada de C y N por parte de las CB-FIR puede explicarse por, al menos, dos mecanismos: i) El C y N en el mantillo atrapado en la superficie de las CB, puede ser incorporado mediante solubilización o descomposición al inicio de la estación de lluvias, ya que la disponibilidad de agua solubiliza formas orgánicas del C, permitiendo su incorporación al suelo (Martínez *et al.* 2008, Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2008, Fornara *et al.* 2009, Camargo Ricalde *et al.* 2010), y además ii) Las CB pueden incorporar formas orgánicas de C y N como producto de su

actividad metabólica. Se ha reportado que de manera individual, los constituyentes de las CB tienen la capacidad de aportar C y N al suelo a distintas tasas. Por ejemplo, la tasa de entrada de C varía entre 0.4-2.3 g/m²/año en las cianobacterias, 12-37 g/m²/año en los líquenes y 24-80 g/m²/año en briofitas (Bisbee *et al.* 2001; Swanson y Flanagan 2001; Evans y Lange 2003). Asimismo, estos constituyentes aportan, a través de la fotosíntesis, hasta un 50 % del C fijado durante este proceso, el cual incrementa el COS hasta en un 300 % en los ecosistemas desérticos (Belnap *et al.* 2003, Mager y Thomas 2011, Castillo-Monroy *et al.* 2010, Castillo-Monroy y Maestre 2011).

Por otra parte, los valores de N_i reportados para CB-IR son congruentes con los reportados para otras especies que forman IR sin CB y que influyen, significativamente, en la concentración del N_i del suelo (Camargo-Ricalde *et al.* 2010). La contribución a la entrada de N por parte de los musgos (46 mg N m⁻² año⁻¹), líquenes (38.1 mg N día⁻¹) y cianobacterias (192 mg N m⁻² año⁻¹) que constituyen las CB, es sumamente importante para la entrada de formas orgánicas que son la materia prima para las formas disponibles de N (NH₄⁺ y NO₃⁻) en el suelo (Hitch y Stewart 1973, Christie 1987).

De acuerdo con los resultados obtenidos, la estacionalidad fue determinante en la transformación de las formas inorgánicas de N (NH₄⁺ y NO₃⁻). Cuando el suelo es humedecido, éste estimula la actividad microbiana de los heterótrofos, los cuales utilizan el C lábil del suelo como fuente de energía para mineralizar el N orgánico a formas inorgánicas (NH₄⁺) que son susceptibles a ser tomadas por las plantas y/o inmovilizadas por la biomasa microbiana (Castillo-Monroy y Maestre 2011) o bien, ser oxidadas a NO₃⁻, que, finalmente, se transforman y se pierden como óxidos de N (Paul y Clark 1989, Chaen y Stark 2000, Thompson *et al.* 2005, Montaña *et al.* 2007). Los resultados obtenidos en las incubaciones controladas en el laboratorio muestran como, durante la estación húmeda, las

concentraciones de la mineralización y la nitrificación disminuyen, apoyando lo antes mencionado.

9.1.3. Biomasa microbiana y procesos de mineralización de C y transformación del N

La disminución de las formas lábiles de C y N en el suelo durante la estación de lluvias en las CB asociadas a *M. luisana*-IR y a CB-FIR, se explica por el crecimiento de la biomasa microbiana y el incremento en la demanda de estos nutrimentos por parte de los microorganismos y las plantas que se encuentran bajo la copa de *M. luisana*. La inmovilización fue favorecida debido a una mayor disponibilidad de C lábil en el suelo bajo los microambientes CB-IR y CB-FIR, los cuales tuvieron una mejor calidad de la MOS, lo que es sugerido por presentar un cociente C:N menor que las AA. Siendo los microorganismos los que funcionan como un almacén y fuente de nutrimentos que se pueden acumular de forma biológicamente activa durante esta estación. De esta manera, se puede reducir la pérdida de nutrimentos en el suelo en estos microambientes. Finalmente, varios estudios han cuantificado las poblaciones microbianas en el suelo de IR formadas por leguminosas, en ausencia de CB, como *P. laevigata*, (González-Ruiz *et al.* 2008, Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2008), y *M. monacistra* (Félix-Herrán *et al.* 2007) reportando, por ejemplo, que la abundancia de bacterias y de hongos es favorecida por la presencia de estas leguminosas, en comparación con las AA. Asimismo, Yépez-Hernández *et al.* (2010, 2011), determinaron que las CB asociadas a *M. luisana*-IR y CB-FIR reportaron una mayor abundancia de bacterias totales, actinomicetos, bacterias fijadoras de N₂ en vida libre y solubilizadores de fosfatos de calcio que en el suelo de las AA, en un ecosistema semiárido de Zapotitlán Salinas. Estas evidencias apoyan la hipótesis de que los microambientes con mayor disponibilidad de C, N y agua, favorecen el crecimiento y actividad de los microorganismos heterótrofos.

Por otra parte, los resultados de las incubaciones de suelo indican que la mineralización de C del suelo de las CB-IR es dependiente de la disponibilidad de C y de la estacionalidad. De esta manera, durante la estación lluviosa, los microorganismos del suelo asociados bajo la CB, favoreciendo el aumento en la mineralización de COS en CB-FIR en una magnitud equiparable a la ocurrida en el microambiente CB-IR. Esto sugiere que las comunidades microbianas que se encuentran asociadas en el suelo (0-3cm) bajo la CB contribuyen de manera importante en la mineralización y disponibilidad de nutrimentos en el suelo, pero que dicha contribución también es regulada por la disponibilidad de C. Se ha observado que la baja concentración de C lábil durante la estación de lluvias, pudo haber permitido un recambio en las comunidades microbianas; posiblemente inhibiendo la actividad microbiana de los heterótrofos, activando otras vías autotróficas, haciendo uso de las formas de N, debido al agotamiento del C disponible (Hart *et al.* 1994, Chen y Stark 2000, Booth *et al.* 2005).

Lo anterior, es apoyado por el análisis de regresión múltiple, en el que se muestra como la mineralización de C durante la estación de lluvias, es dependiente de la disponibilidad del N. De esta manera, se puede explicar la reducción en la concentración del NH_4^+ producido por la mineralización neta de N durante la estación lluviosa en la que los organismos nitrificantes obtienen energía de la oxidación del NH_4^+ y no del COS como lo hacen los heterótrofos durante la estación seca.

Por otro lado, los valores negativos de nitrificación neta en la estación de lluvias, puede explicarse por dos mecanismos: i) Parte del NH_4^+ fue nitrificando y/o se perdió por volatilización de óxidos de N (proceso no cuantificado, Paul y Clark 1989), o ii) El NH_4^+ fue inmovilizado en la biomasa microbiana debido a que los microorganismos requieren de otras fuentes de energía distintas al C lábil, tal como se ha observado en ecosistemas tropicales (Verhagen y Laanbroek 1991, Jha *et al.* 1996, Chen y Stark 2000, Vitousek *et al.* 2002,

Montaño *et al.* 2007) y semiáridos (Perroni-Ventura *et al.* 2010). Los resultados sustentan este último mecanismo, ya que el aumento del C y del N en BM durante la estación de lluvias, permitiendo que, de manera temporal, estos nutrimentos no queden disponibles sobre la matriz del suelo, en que estos nutrimentos son susceptibles a ser transformados o lixiviados saliendo de sistema. Lo anterior, sugiere que los microorganismos tiene una función importante en la protección y retorno de los nutrimentos disponibles de C y de N en el suelo.

9.2. Cobertura, riqueza y composición de las CB

Los cambios en la cobertura de las CB, así como en su riqueza y composición están relacionados con las condiciones microambientales y edáficas que ofrece el microambiente CB-IR. La formación de IR-*M. luisana* ofrece condiciones que favorecen el establecimiento de las CB dominadas por musgos al disminuir la temperatura, bajar la incidencia solar y aumentar la humedad del suelo, provocando cambios en la cobertura y la riqueza de los otros constituyentes de las CB del suelo (Castillo-Monroy y Maestre 2011). Maestre (2003) reportó que *Stipa tenacissima* L. (Poaceae), una gramínea de la zona semiárida del mediterráneo, modifica la distribución espacial de los constituyentes de las CB favoreciendo, principalmente, la dominancia de musgos.

Asimismo, Rivera-Aguilar *et al.* (2006) reportaron que la mayoría de las 19 especies de musgos recolectadas en el Valle de Zapotitlán Salinas, están asociadas a cactáceas y arbustos, ya que prefieren los sitios con mejores condiciones climáticas, en comparación con microambientes fuera de la influencia de la vegetación. Sin embargo, la dominancia de líquenes en las CB del microambiente CB-FIR, sin la presencia de plantas que las protejan, se debe a que los líquenes tienen una mayor capacidad de tolerar altas temperaturas, por lo que son más resistentes a los posibles daños estructurales y funcionales que provocan lo

rayos UV en comparación con los otros constituyentes de las CB, favoreciendo una mayor cobertura en las CB-FIR (Belnap 2003a y d, Lalley y Viles 2005); mientras tanto, las cianobacterias son los constituyentes más comunes sobre la superficie de todas las CB y se encuentran ampliamente distribuidas en los microambientes CB-IR y CB-FIR, debido a que la mayoría de las cianobacterias tienen la capacidad de asociarse a musgos y líquenes (Belnap 2003a, López-Cortés *et al.* 2010).

En el caso de los musgos, Rivera-Aguilar *et al.* (2006) determinaron que la mayoría de las especies de musgos se localizaban bajo la copa de arbustos espinosos y de cactáceas. Por ejemplo, este último estudio reportó que 17 de las 19 especies de musgos recolectadas estaban asociadas a alguno de los dos microambientes: i) Matorral espinoso, o ii) Cactáceas columnares, lo cual es consistente con lo reportado en las parcelas de trabajo, ya que el 90 % de los musgos recolectados estaban ubicados en el suelo de *M. luisana*-IR. Sin embargo, el estudio de Rivera-Aguilar *et al.* (2006) no comparó entre los constituyentes que pueden estar conformando las CB-FIR o sin la influencia de la vegetación. De las seis especies de musgos identificadas en las CB-FIR, al menos cuatro: *Aloina hamulus*, *Brackymenium* sp., *Didimodon rigidulus* var. *gracilis*, *Pseudocrossidium aureum* y *P. replicatum*, se han reportado en áreas sin la influencia de la vegetación de zonas áridas de Australia (Eldridge y Rosentrete 1999).

Es posible que lo anterior, se deba a que estos musgos poseen características morfológicas que los protegen de la desecación. Por ejemplo, la presencia de antocianinas les permite una regulación térmica al elevar los niveles de lípidos en los filidios; otra estrategia, es la fuerte unión de los filidios alrededor del talo de manera helicoidal, lo cual disminuye la pérdida de agua y, finalmente, la agrupación de filidios en forma laminar, aumentando su grosor y área fotosintética, actuando como un filtro solar (Bell 1982, Zander 1993, Eldridge y Rosentrete 1999).

Por otra parte, las especies de líquenes en los microambientes CB-IR y CB-FIR fueron distintas a las reportadas por Rivera-Aguilar *et al.* (2006). Dos de las especies de líquenes reportadas en esta tesis *Placidium lacinalatum* y *Psora crenata*, son escuamulosas y están presentes en ambos microambientes (CB-IR y CB-FIR). De acuerdo con Breuss y McCune (1994), Rosentreter y Belnap (2003) y Rosentreter *et al.* (2007), la forma de vida escuamulosa es muy común en las zonas áridas del Oeste de América del Norte; inclusive, Eldridge y Greene (1994) y Lalley *et al.* (2006) señalan que este tipo de líquenes pueden cubrir entre un 57-97 % de la superficie del suelo en zonas desérticas de Australia. Por otra parte, es importante señalar que las diferencias en la cobertura, riqueza y constitución de las CB del suelo están fuertemente controladas por los factores bióticos y abióticos que ofrece cada microambiente. Castillo-Monroy y Maestre (2011) mencionan que la cobertura, riqueza y composición de las CB están ligadas a la microtopografía y a procesos de fijación del C y del N; así como a la disponibilidad de estos nutrimentos en el suelo, repercutiendo en el funcionamiento del ecosistema.

En este sentido, Maestre *et al.* (2005), Castillo-Monroy *et al.* (2010) y Castillo-Monroy y Maestre (2011), han mostrado a nivel microescala, como las CB contribuyen en la fijación del C y del N al suelo; así como su transformación en el suelo. Estos autores concluyen que muchos de los procesos biogeoquímicos que ocurren en las CB, están estrechamente relacionados con la abundancia y composición de cada organismo que las conforman. Asimismo, Maestre *et al.* (2005) observó que el tipo de organismos que conforman a las CB es fundamental para la cuantificación del CO₂ en el suelo, reportando la existencia de una relación positiva entre la cobertura total de las CB y la respiración del suelo en una zona semiárida en España. De forma similar, en un experimento realizado bajo condiciones controladas, Castillo *et al.* (2008), reportaron un efecto significativo de la riqueza de uno de los constituyentes de las CB (líquenes) en la respiración del suelo. Lo anterior, explicaría las

diferencias obtenidas en la tasa potencial de mineralización de C, en el que las diferencias en los constituyentes de las CB registradas en este estudio podrían influir en la composición de las comunidades microbianas del suelo entre los microambientes CB-IR y CB-FIR durante la estación de secas; CB-IR registraron un efecto mayor sobre la mineralización del C, donde las condiciones microambientales proporcionadas por *M. luisana*-IR favorecieron la presencia de los musgos bajo su copa, permitiendo mayor entrada de C lábil y, con esto, una mayor actividad de los microorganismos heterótrofos, manteniendo la mineralización del C.

Asimismo, algunos estudios indican que el tamaño y composición de las comunidades microbianas se incrementan de acuerdo con la disponibilidad de C (Vitousek y Matsón 1988, Bernhardt y Likens 2002, Carney *et al.* 2004, Montañaño *et al.* 2009); aunque, otros trabajos han reportado que la biomasa y composición microbiana varían bajo diferentes condiciones ambientales (i.e. temperatura, humedad, salinidad, etc.) a las que están expuestas (i.e. Yépez-Hernández *et al.* 2011, Castillo-Monroy y Maestre 2011) así como a los efectos que tiene la vegetación, provocando cambios fundamentales en la estructura de los constituyentes de las CB, los cuales afectan la composición de las comunidades microbianas (i.e. Rajaniemi y Allison 2009, Castillo-Monroy y Maestre 2011).

Además, en CB-FIR, la menor mineralización de C durante la estación seca, pudo deberse a las diferencias en la composición de las comunidades microbianas en el suelo bajo las CB (dominadas por líquenes), los cuales están sometidos a condiciones ambientales más extremas que los microorganismos de las CB-IR. Las diferencias en las condiciones ambientales, posiblemente inhibieron la actividad de los microorganismos heterótrofos y, en consecuencia, la mineralización de C disminuyó. Por ejemplo, Castillo-Monroy *et al.* (2011), reportaron que los cambios en la riqueza y abundancia de las especies de líquenes afectaron a la composición de las comunidades bacterianas asociadas a las CB, lo que repercutió en la actividad de tres enzimas (β -glucosidasa, ureasa y fosfatasa) relacionadas con la

disponibilidad de nutrientes (C, N y P) en el suelo de una zona semiárida en España. Sin embargo, aún no son muy claras las relaciones entre la diversidad de las comunidades microbianas del suelo y dichos procesos.

10. CONCLUSIONES

- La presencia de las CB en el suelo bajo y fuera de la copa de *M. luisana*-IR (CB-FIR y CB-IR), contribuye a la incorporación y retención de MO (mantillo); así como a la concentración de COS, C lábil y N_t sobre el suelo (0-3 cm de profundidad), lo cual revela el efecto positivo que tiene la presencia de las CB en el suelo sobre la dinámica del C y del N en este ecosistema semiárido.
- En cuanto a los almacenes totales de C y de N, la variación estacional no fue significativa. Sin embargo, la estacionalidad influye significativamente en la dinámica y la disponibilidad de los nutrimentos. La estación lluviosa favoreció: *i*) El almacén de MO, *ii*) El aumento y aprovechamiento de las formas lábiles y orgánicas del C, *iii*) El aumento y aprovechamiento de las formas lábiles y orgánicas del N, y *iv*) El incremento de la actividad microbiana.
- La variación estacional afectó significativamente la dinámica de los nutrimentos de origen microbiano; así como la disponibilidad de éstos en el suelo, determinando que los valores más altos del C y del N de la biomasa microbiana, se reportaron en la estación lluviosa, durante la cual las comunidades microbianas inmovilizan el C y el N como un mecanismo de protección de estos nutrimentos en el suelo. Asimismo, la disponibilidad del agua favoreció la actividad metabólica de los constituyentes de las CB, estimulando el crecimiento y la actividad microbiana, aumentando la mineralización de C en ambos microambientes.
- La cobertura, riqueza y constitución de las CB, son dependientes de las condiciones microambientales, contrastando significativamente entre microambientes, en donde los musgos son los elementos dominantes en las CB-IR y los líquenes en las CB-FIR. Asimismo,

las disimilitudes entre los constituyentes de las CB durante la estación de lluvias, contribuyó al aumento en la disponibilidad de nutrimentos (mineralización de C) en el suelo.

- Debido a que las CB-FIR también enriquecen con MO y regulan los procesos microbianos que determinan la dinámica de C y de N del suelo, de forma similar a *M. luisana*-IR, es posible considerar a las CB-FIR como “micro-islas de recursos”, ya que su presencia es importante para el mantenimiento de la fertilidad del suelo, en los primeros 3 cm de profundidad, en el ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

11. PERSPECTIVAS

Este estudio demostró que las CB del suelo contribuyen de manera importante en los procesos biogeoquímicos del suelo, sugiriendo que las CB funcionan como “micro-islas de recursos” y que, bajo un enfoque ecosistémico, se resalta la importancia de la conservación de las CB del suelo en este ambiente, ya que no sólo contribuyen al ciclaje de nutrimentos, sino también en el mantenimiento y conservación del suelo y de la biodiversidad de microorganismos, mesofauna y plantas; además, de ser un hábitat para éstos.

Por otro lado, el conocimiento acerca de la composición específica y ecología de las CB en nuestro país, es aún incipiente. Por esta razón y, con la finalidad de completar los datos de este estudio a futuro, sería importante determinar los aportes del C y del N al suelo por parte de los componentes individuales de las CB, con base en la identificación de los morfotipos y sus comunidades microbianas, a partir de claves taxonómicas o mediante técnicas moleculares (extracción de ADN y electroforesis de productos de PCR de genes de rARN y DGGE, entre otros).

Asimismo, establecer cuál es el efecto de la estacionalidad sobre el recambio (o sucesión) de los componentes individuales de las CB y, por tanto, de las comunidades microbianas, las cuales variarán en abundancia y en su actividad, lo que conlleva a la modificación de los procesos biogeoquímicos en este ecosistema semiárido.

Finalmente, es importante explorar la potencialidad de las CB del suelo en procesos “microprocesos” de restauración o rehabilitación ambiental en el Valle de Zapotitlán Salinas.

12. LITERATURA CITADA

- Aguilar M.R., O.E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.
- Barneby E. 1991. *Sensitivae Censitae*. A description of the genus *Mimosa* L. (Mimosaceae) the New World. *Memoirs of New York Botanical Garden*. 65: 1-835.
- Bar-Or Y., A. Danin. 1989. Mechanisms of cyanobacteria crust formations and soil stabilization in the northwestern Negev. *Israel Society of Microbiology* 13: 55-64.
- Bell G. 1982. Leaf morphology of arid-zone moss species from South Australia. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 53: 147-151.
- Belnap J., K.T. Harper. 1995. The influence of cryptobiotic soil crusts on elemental content of tissue of two desert seed plants. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9: 107-115.
- Belnap J. 1996. Soil surface disturbance in cold desert: effect on nitrogenase activity in cyanobacterial-linche soil crusts. *Biology and Fertility of Soils* 23: 362-367.
- Belnap J., D.A. Guillette. 1998. Vulnerability of desert biological soil crust to wind erosion: the influences of crust development, soil texture, and disturbance. *Journal of Arid Environments* 39: 133-142.
- Belnap J., K.J. Hilty, R. Rosentreter, J. Williams, S. Leonard, D. Eldridge. 2001. *Biological soil crusts: ecology and management*. United States Department of the Interior, Bureau of Land Management, Printed Materials Distribution Center, Denver, Colorado. pp 1-84.
- Belnap J. 2002. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and Fertility of Soils* 35: 128-135.
- Belnap J. 2003a. Biological soil crust: characteristics and distribution. En: Belnap J, Lange O.L. (eds). *Biological soil crust: structure, function and management*. Springer. pp 3-30.
- Belnap J. 2003b. The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 181-189
- Belnap J. 2003c. Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts. En: Belnap J, Lange O.L. (eds). *Biological soil crust: structure, function and management*. Springer. pp 241-261.
- Belnap J. 2003d. Biological soil crusts in desert: a short review of their role in soil fertility, stabilization and water relations. *Agrological Studies* 109: 113-126.
- Belnap J., O.L. Lange. 2003. Structure and functioning of biological soil crusts: synthesis. En: Belnap J, Lange O.L. (eds). *Biological soil crust: structure, function and management*. Springer. pp 471-481.
- Belnap J., L.S. Phillips, E.M. Miller. 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* 141: 306-316.

- Bernhardt E.S., G. Likens. 2002. Dissolved organic carbon enrichment alters nitrogen dynamics in a forest stream. *Ecology* 83: 1689-1700.
- Bisbee K.E., S.T. Gower, J.M. Norman, E.V. Nordheim. 2001. Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest. *Oecologia* 129: 261-270.
- Booth M.S., J.M. Stark, E. Rastetter. 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology* 75: 139-157.
- Bouyoucos G.J. 1962. Hydrometer improved method for making particles size analysis of soil. *Agronomy Journal* 54: 464-465.
- Bremner J.M. 1996. Nitrogen-Total. In: Spark D.L., A.L. Page, M.E. Summer, M.A. Tabatabai, P.A. Helmke. (eds). *Methods of Soil Analyses Part 3: Chemical Analyses. Soil Science Society of America, Madison, WI*. pp 1085-1121.
- Breuss O., B. McCune. 1994. Additions to the pyrenolichen flora of North America. *Bryologist* 97: 365-370.
- Briones O.L. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia* 45: 263-279.
- Brookes P., A. Landman, G. Pruden, D. Jenkinson. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 17: 837-842.
- Büdel B. 2003. Biological soil crusts of European temperate and Mediterranean regions. En: Belnap J, Lange O.L. (eds). *Biological soil crust: structure, function and management*. Springer. pp 75-86.
- Camargo-Ricalde S.L., R. Grether, A. Martínez-Bernal, V. García-García, S. Barrios del Rosal. 2001. Especies útiles del género *Mimosa* (Fabacea-Mimosoideae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68: 33-44.
- Camargo-Ricalde S.L., V. García-García. 2001. El género *Mimosa* L. (Fabaceae) y la restauración ecológica. *Contactos* 39: 34-42.
- Camargo-Ricalde S.L., S.S. Dhillion, R. Grether. 2002. Community structure of endemic *Mimosa* species and environmental heterogeneity in a semi-arid Mexican valley. *Journal of Vegetation Science* 13: 697-704.
- Camargo-Ricalde S.L., S.S. Dhillion. 2003. Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal "resource islands" within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Mycorrhiza* 13: 129-136.
- Camargo-Ricalde S.L., S.S. Dhillion, C. Jiménez-González. 2003. Mycorrhizal perennials of the "matorral xerófilo" and the "selva baja caducifolia" communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Mycorrhiza* 13: 77-83.
- Camargo-Ricalde S.L., I. Reyes-Jaramillo, N.M. Montaña. 2010. Forestry Insularity effect of four *Mimosa* L. species (Leguminosae-Mimosoideae) on soil nutrients of a Mexican semiarid ecosystem. *Agroforestry Systems* 80: 385-397.

- Cárdenas Ma. A., C. Delgadillo. 2009. *Musgos del Valle de México*. 1^{era} Edición, Cuadernillo 40 del Departamento de Botánica Instituto de biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp 283.
- Carney K.M., P.A. Matson, B.J. Bohannan. 2004. Diversity and composition of tropical soil nitrifiers across a plant diversity gradient and among land-use types. *Ecology Letters* 7: 648-694.
- Carrillo-García A., J.L. León de la Luz, Y. Bashan, G. J. Bethlenfalvay. 1999. Nurse plants, mycorrhizae and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7: 321-335.
- Castillo V.M., M. Martínez-Mena, J. Albaladejo. 1997. Runoff and soil loss response to vegetation removal in semiarid environment. *Soil Science Society of America Journal* 61: 1116-1121.
- Castillo-Monroy A.P., F.T. Maestre, M. Delgado-Baquerizo, A. Gallardo. 2010. Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: insights from a Mediterranean grassland. *Plant and Soil* 333: 21-34.
- Castillo-Monroy A.P., F.T. Maestre. 2011. La costra biológica del suelo: avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 1-21.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. *Agrupación Sierra Madre*, S.C. México. pp 845.
- Chávez-Vergara B. 2010. *Efecto de dos especies de género Quercus sobre la dinámica de C, N y P en un fragmento forestal de la Cuenca de Cuicteo, Michoacán*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. pp 92.
- Chen J., J.M. Stark. 2000. Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 47-57.
- Christie P. 1987. Nitrogen in two contrasting Antarctic bryophyte communities. *Journal of Ecology* 75: 73-94.
- Davey A., H.J. Marchant. 1983. Seasonal variation in nitrogen fixation by *Nostoc commune* Vaucher at the Vestfold Hills, Antarctica. *Phycologia* 22: 377-385.
- Dávila P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas, R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- DeFalco L.A., J.K. Detling, C.C. Tracy, S.D. Warren. 2001. Physiological variation among native and exotic winter annual plants associated with microbial crust in the Mojave Desert. *Plant and Soil* 234: 1-14.
- Eldridge D.J., R.S.B. Greene. 1994. Microbial soil crusts: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research* 32: 389-415.
- Eldridge D.J., R. Rosentrete. 1999. Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. *Journal of Arid Environments* 41: 11-25.

- Eldridge D.J., E. Zaady, M. Shachak. 2000. Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel. *Catena* 40: 323-336.
- Eldridge D.J. 2003. Biological soil crusts and water relations in Australian desert. En: Belnap J, Lange O.L. (Eds.). *Biological soil crust: structure, function and management*. Springer-Verlag. pp 315-326.
- Eldridge D.J., J.F. Leys. 2003. Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. *Journal of Arid Environments* 53: 457-466.
- Eldridge D.J., V.N.L. Wong. 2004. Clumped and isolated trees influence soil nutrient levels in an Australian temperate box woodland. *Plant and Soil* 270: 331-342.
- Evans R.D., O.L. Lange. 2003. Biological soil crusts and ecosystem N and C dynamics. En: Belnap J, O.L. Lange (eds). *Biological soil crust: structure, function, and management*. Springer NY. pp. 263-279.
- Ezcurra E. 2006. *Global deserts outlook*. United Nations Environment Programme. pp 164.
- Felix Herrán J., Angoa, P.M., Serrato, F.R., Frías, H.J., P.V. Olalde. 2007. Impacto de la densidad de gatuño (*Mimosa monancistra*) en la microflora de suelos del semiárido del estado de Aguascalientes. *Ra Ximhai* 3: 461-480.
- Flores E., J. Frías, P. Jurado, V. Olalde, J.D. Figueroa, A. Valdivia, E. García. 2007. Efecto del gatuño sobre la fertilidad del suelo y la biomasa herbácea en pastizales del centro de México. *Terra Latinoamericana* 25: 311-319.
- Fornara D.A., D. Tilman, S.E. Hobbie. 2009. Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates. *Journal of Ecology* 97: 48-56.
- García E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática Köeppen*. 3ª ed. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp 252.
- García-Moya E., C.M. Mckell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- García-Oliva F. 1991. Influencia de la dinámica del paisaje en la distribución de las comunidades vegetales en la Cuenca del río Zapotitlán. Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, *Investigaciones Geográficas* 23: 53-70
- García-Oliva F., J.M. Maass, L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* 34: 2491-2498.
- González-Ruiz T., S.R. Zaragoza, R.F. Cerrato. 2008. Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, México. *Journal of Arid Environments* 72: 1202-1212.
- Granhall O. 1970. Acetylene reduction by blue-green algae isolated from Swedish soils. *Oikos* 21: 330-334.

- Green T.G., P.A. Broady. 2003. Biological soil crusts of Antarctica. En: Belnap J. y Lange O.L. (Eds.) *Biological soil crust: structure, function and management*. Springer. pp 133-139.
- Grether R. 1978. A general review of the genus *Mimosa* in México. *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 6: 45-50.
- Grether R., S.L. Camargo-Ricalde, A. Martínez-Bernal. 1996. Especies del género *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 149-152.
- Harper K.T., J. Belnap. 2001a. The influence of biological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. *Journal of Arid Environments* 41: 11-25.
- Harper K.T., J. Belnap. 2001b. The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. *Journal of Arid Environments* 47: 347-357.
- Hart S., G.E. Nason, D. Myrold, D.A. Perry. 1994. Dynamics of gross nitrogen transformation in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75: 880-891.
- Hartley A., N. Barger, J. Belnap, G. Okin. 2007. Dryland ecosystems. En: Marschner P, Rengel Z (eds). *Soil Biology Vol. 10. Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. Springer-Verlag, NY. pp 272-307.
- Haynes R.J. 1999. Labile organic matter fractions and aggregate stability under short-term, grass-based leys. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1821-1830.
- Hitch C.J.B., W.D.P. Stewart. 1973. Nitrogen fixation by lichens in Scotland. *New Phytologist* 72: 509-524.
- Housman D.C., H.H. Powers, A.D. Collins, J. Belnap. 2006. Carbon and nitro fixation differ between succession stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 66: 620-634.
- IUSS Grupo de Trabajo WRB. 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. FAO, Roma.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1999. Carta Edafológica escala 1:250 000, Carta de Orizaba E14-06.
- Jeffries D.L., S.O. Link, J.M. Klopatek. 1993. CO₂ fluxes of cryptogamic crusts. I. Response to resaturation. *New Phytologist* 125: 163-173.
- Jha P.B., J.S. Singh, A.K. Kashyap. 1996. Dynamics of viable nitrified community and nutrient availability in dry tropical forest habitat as affected by cultivation and soil texture. *Plant and Soil* 180: 277-285.
- Jiménez-Aguilar A. 2005. *Caracterización funcional de costras biológicas de suelo en un pastizal semiárido de San Luis Potosí*. Tesis de Maestría. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. pp 99.
- Jiménez-Aguilar A., E. Huber-Sannwald, J. Belnap, D.R. Smart, J.T. Arredondo Moreno. 2009. Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments* 73: 1-12.

- Joergensen R.G. 1996. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of K_{EC} Value. *Soil Biology Biochemistry* 28: 25-31.
- Joergensen R.G., T. Mueller. 1996. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EN} -factor. *Soil Biology Biochemistry* 28: 33-37.
- Kassas M. 1995. Desertification: a general revuew. *Journal of Arid Environments* 30: 115-128.
- Lalley J.S., H.A. Viles. 2005. Terricolous lichens in the northern Namib Desert of Namibia: distribution and community composition. *The Lichenologist* 37: 77-91.
- Lalley J.S., H.A. Viles, J.R. Henschel, V. Lalley. 2006. Lichen-dominated soil crusts as arthropod habitat in warm deserts. *Journal of Arid Environments* 67: 579-593.
- Lange O.L., G.J. Kidron, B. Buedel, A. Meyer, E. Kilian. 1992. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the 'biological soil crusts' covering sand dunes in the western Negev Desert. *Functional Ecology* 6: 519-527.
- Lange O.L. 2003. Photosynthesis of soil-crust biota as dependent on environmental factors. En: Belnap J, Lange OL (eds). *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer, Berlin Heidelberg New York. pp 217-240.
- Leys J.F. 1998. Win erosion processes and sediments in southeastern Australia. Unpublished PhD thesis, Griffith University, Brisbane. pp 282.
- López-Cortés A., Y Maya, J.Q. García-Maldonado. 2010. Diversidad filogenética de *Microcoleus* de las costras biológicas de suelo de la península de Baja California, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 1-7.
- López-Galindo F., D. Muñoz-Iniestra, M. Hernández-Moreno, A. Soler-Aburto, M. Castillo-López, I. Hernández-Arzate. 2003. Análisis integral de la toposecuencia y su influencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la Subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Geologica Mexicana* 1: 19-41.
- Luna-Suárez S., J.T. Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal, L. Dendooven. 2000. Catclaw (*Mimosa buincifera*): a pest or a means to restore soil fertility in heavily eroded soil from the central highlands of Mexico? *Biology and Fertility of Soils* 32: 109-113.
- Maestre F.T., M. Huesca, E. Zaady, S. Bautista, J. Cortina. 2002. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 895-898.
- Maestre F.T. 2003. Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 35-46.
- Maestre F.T., A. Escudero, I. Martínez, C. Guerrero, A. Rubio. 2005. Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology* 19: 566-573.

- Mager D.M. 2010. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 313-318.
- Mager D.M., A.D. Thomas. 2011. Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: a review of their role in dryland soil processes. *Journal of Arid Environments* 75: 91-97.
- Magurran A.E. 2004. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton. pp 256.
- Martínez-Bernal A., R. Grether. 2006. *Mimosa*. En: Novelo A. y Medina-Lemus R. (eds). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 44. Inst. Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp 42-99.
- Martínez H.E., E.J.P. Fuente, H.E. Acevedo. 2008. Carbono orgánico y propiedades del suelo. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*. 69: 68-96.
- Maya Y., A. López-Cortés. 2002. Cyanobacterial microbiotic crusts in eroded soils of a tropical dry forest in the Baja California Peninsula, Mexico. *Geomicrobiology Journal* 19: 505-518.
- McCalla T.M. 1946. Influence of some microbial groups on stabilizing soil structure against falling water drops. *Soil Science Society of America Proceedings* 11: 260-263.
- McGill W.B., C.V. Cole. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and through soil organic matter. *Geoderma* 26: 267-286.
- Meigs P. 1953. World distribution of arid and semiarid homoclimates. En: Arid Zone Hydrology, UNESCO. *Arid Zone Research Series* 1: 203-209.
- Montaño N.M., F. García-Oliva, V.J. Jaramillo. 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and Soil* 295: 265-277.
- Montaño N.M., A.L. Sandoval-Pérez, F. García-Oliva, J. Larsen, M.E. Gavito. 2009. Microbial activity in contrasting conditions of soil C and N availability in a tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 25: 1-13.
- Moody S. 2010. *The symbiotic bacteria of wild Mexican Mimosa*. Proyecto de pregrado. Universidad de York. pp 1-44.
- Moreno-Calles A., A. Casas. 2010. Agroforestry systems: restoration of semiarid zones in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Ecological Restoration* 28: 361-368.
- Morrone J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- Nagy Moria L., A. Pérez, F. Garcia-Pichel. 2005. The prokaryotic diversity of biological soil crusts in the Sonoran Desert (Organ Pipe Cactus National Monument, AZ). *Microbiology Ecology* 54: 233-245.
- Ortiz-Villanueva B., C.A. Ortiz-Solorio. 1990. *Edafología. Propiedades físicas del suelo*. Séptima edición. Editorial: Universidad Autónoma Chapingo. pp 393.

- Paul E.A., F.E. Clark. 1989. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, San Diego, Calif. pp 273.
- Pavón N.P., O. Briones. 2000. Root distribution, standing crop biomass and belowground productivity in a semidesert in México. *Plant Ecology* 146: 131-136.
- Pavón N.P., O. Briones. 2001. Phenological patterns of perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environment* 49: 265-278.
- Pavón N.P., O. Briones, J. Flores-Rivas. 2005. Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* 60: 1-13.
- Perroni-Ventura J., C. Montaña, F. García-Oliva. 2006. Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment. *Journal of Vegetation Science* 17: 719-728.
- Perroni-Ventura Y., C. Montaña, F. García-Oliva. 2010. Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil from a tropical semi-arid ecosystem. *Functional Ecology* 24: 233-242.
- Poesen J., H. Lavee. 1994. Rock fragments in top soils: significance and processes. *Catena* 23: 1-28.
- Prasse R., R. Bornkamm. 2000. Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecology* 150: 65-75.
- Quiñones-Vera J.J., E. Castellanos-Pérez, C.M. Valencia-Castro, J.J. Martínez-Ríos, T. Sánchez-Olvera, C.A. Montes-González. 2009. Efecto de la costra biológica sobre la infiltración de agua en un pastizal. *Terra Latinoamericana* 27: 287-293.
- Rajaniemi T.K., V.J. Allison. 2009. Abiotic conditions and plant cover differentially affect microbial biomass and community composition on dune gradients. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 102-109.
- Reyes-Reyes G., L. Baron-Ocampo, I. Cualí-Alvarez, J.T. Frias-Hernandez, V. Olalde-Portuga, L. Varela-Fregoso, L. Dendooven. 2002. C and N dynamics in soil from the central highlands of Mexico as affected by mesquite (*Prosopis* spp.) and huizache (*Acacia tortuosa*): a laboratory investigation. *Applied Soil Ecology* 19: 27-34.
- Reynolds J.F., R.A. Virginia, P.R. Kemp, De A.G. Soyza, D.C. Tremmel. 1999. Impact of drought on desert shrubs effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* 69: 69-106.
- Reynolds J.F., P.R. Kemp, J.D. Tenhunen. 2000. Effects of long-term rainfall variability on evapotranspiration and soil water distribution in the Chihuahuan Desert: a modeling analysis. *Plant Ecology* 150: 145-159.
- Reynolds J.F., D.M. Stafford Smith, E.F. Lambin, B.L. Turner, M. Mortimore, S.P.J. Batterbury, T.E. Downing, H. Dowlatabadi, R.J. Fernández, J.E. Herrick, E. Huber-Sannwald, R. Leemans, T. Lynam, F.T. Maestre, M. Ayarza, B. Walker. 2007. Global desertification: building a science for dryland development. *Science* 316: 847-851

- Rivera-Aguilar V., G. Montejano, S. Rodríguez-Zaragoza, A. Durán-Díaz. 2006. Distribution and composition of cyanobacteria, mosses and lichens of the biological soil crusts of the Tehuacán Valley, Puebla, Mexico. *Journal of Arid Environments* 67: 208-225.
- 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 conditions. *Journal of Arid Environments* 63: 344-352.
- Rivera-Aguilar V., H. Godínez-Álvarez, R. Moreno-Torres, S. Rodríguez-Zaragoza. 2009. Soil physico-chemical properties affecting the distribution of biological soil crusts along an environmental transect al Zapotitlán Drylands, México. *Journal of Arid Environments* 73: 1023-1028.
- Robertson P.G., D.C. Coleman, C.S. Bledsoe, P. Sollins. 1999. *Standard soil methods for long-term ecological research (LTER)*. Oxford University Press. pp 457.
- Rodríguez-Zaragoza S., T. González-Ruíz, E. González-Lozano, A. Lozada-Rojas, E. Mayzlish-Gati, Y. Steinberger. 2008. Vertical distribution of microbial communities under the canopy of two legume bushes in the Tehuacán Desert, Mexico. *European Journal of Soil Biology* 44: 373-380.
- Rosentreter R., J. Belnap. 2003. Biological soil crust of North America. En: Belnap J, Lange O.L. (eds). *Biological soil crust: structure, function and management*. Springer. pp 31-51.
- Rosentreter R., M. Bowker, J. Belnap. 2007. *A field guide to biological soil crusts of drylands*. Printing Office, Denver Colorado. pp. 103.
- Ruiz T.G., S.R. Zaragoza, R.F. Cerrato. 2008. Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, México. *Journal of Arid Environments* 72: 1202-1212.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. pp 417.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-22.
- Schlesinger W.H. 1997. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press, San Diego, CA. USA. pp 588.
- Schlesinger W.H., A.M. Pilmanis. 1998. Plan-soil interactions in desert. *Biogeochemistry* 42: 169-187.
- Schultz M., B. Büdel. 2002. Key to the genera of the Lichinaceae. *Lichenologist* 34: 39-62
- Schwartzman D.W., T. Volk 1989. Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth. *Nature* 340: 457-460
- SEMARNAP (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca) 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de Reserva de la Biósfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán, ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla. Diario Oficial de la Federación. Viernes 18 de septiembre de 1998, México. pp. 8-20.

- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) 2003. Informe de la situación del medio ambiente en México. Compendio de estadísticas ambientales. Capítulo 2. En uso del suelo y vegetación. pp 77.
- Sharp A.J., G. Haward, P.M. Eckel. 1994. *The moss flora of Mexico*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York. Part one 1-580 and Part two: 581-1143.
- Sokal R.R., F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3rd ed. Freeman and Company, San Francisco, CA. pp. 887
- Sosa V., P Dávila. 1994. Una evaluación del conocimiento florístico de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 749-757.
- Sousa M., A. Delgado. 1993. Mexican Leguminosae: phytogeography, endemism and origins. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. Y Fa J. (eds). *Biological diversity of Mexico; origins and distribution*. Oxford University Press. pp 459-514.
- Statsoft, INC. 2000. *Statistica for Windows vers. 6*. Tulsa. OK, Tulsa.
- Swanson R.V., L.B. Flanagan. 2001. Environmental regulation of carbon dioxide exchange at the forest floor in a boreal black spruce ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology* 108: 165-181.
- Technicon. 1977. *Technicon Industrial System*. Method No. 329-74W/B determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial Sys, New York
- Thomas A.D., S.R. Hoon, P.E. Linton. 2008. Carbon dioxide fluxes from cyanobacteria crusted soils in the Kalahari. *Applied Soil Ecology* 39: 254-263.
- Thompson D.B., L.R. Walker, F.H. Landau, L.R. Stark. 2005. The influence of elevation, shrub species, and biological soil crust on fertile islands in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments* 61: 609-629.
- UIC. 1995. Operation manual for the CM5012 CO2 Colourmeter. Joliet IL., USA.
- UNEP (United Nations Environment Programme). 1997. World Atlas of Desertification. London
- Valiente-Banuet A. 1996. La conservación de los desiertos: un desafío. *PRONATURA* 4: 34-37
- Valiente-Banuet A., E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971
- Valiente-Banuet A., F. Vite, A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Vance E.D., A.C. Brookers, D.S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19: 703-707
- Velázquez A., J.F. Mas, R. Mayorga, J.L. Palacio, G. Bocco, G. Gómez-Rodríguez, L. Luna, I. Trejo, J. López-García, M. Palma, A. Peralta, J. Prado-Molina, F. González-Medrano. 2001. El Inventario Forestal Nacional 2000. *Ciencias* 64: 12-19.

- Verhagen F.J., H.J. Laanbroek. 1991. Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *Applied and Environmental Microbiology* 57: 3255-3263
- Vitousek P.M., P.A. Matson. 1988. Nitrogen transformation in a range of tropical forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 20: 361-367
- Vitousek P.M., K. Cassman, C. Cleveland, T. Crews, C.B. Field, N.B. Grimm, R.H. Howarth, R. Marino, L. Marynelli, E.B. Rastetter, J.I. Sprent. 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 58: 1-45
- Von Ende C.N. 1993. Repeated measures analysis: growth and other time-dependent measures. pp. 113-1337. En: Sheiner SM, Gurevitch J, (eds). Design and analysis of ecological experiments. NY: Chapman.
- West N.E. 1990. Structure and function of microphytic soil crusts in wild land ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*. 20: 179-223.
- Williams J.W., D.J. Eldridge, B.M. Alchin. 2008. Grazing and drought reduce cyanobacterial soil crusts in an Australian *Acacia* woodland. *Journal of Arid Environments* 72: 1064-1075.
- Yair A., R. Almog. 2007. Negative and positive effects of topsoil biological crusts on water availability along a rainfall gradient in sandy arid area. *Catena* 70: 437-442.
- 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: 973-983.
- Yépez-Hernández F.J., N.M. Montaña Arias, S.L. Camargo-Ricalde, A. Alarcón. 2010. Efecto de *Mimosa luisana* y costras biológicas sobre la abundancia de comunidades microbianas del suelo de un ecosistema semiárido. XXXVII Congreso Nacional de Microbiología. 29 de junio al 2 de julio del 2010. Morelia, Michoacán, México.
- Yépez-Hernández F.J., N.M. Montaña Arias, A. Alarcón, G. Cruz-Flores, S.L. Camargo-Ricalde. 2011. Costras biológicas bajo *Mimosa luisana*: abundancia-antagonismo de microorganismos vs fitopatógenos. III Congreso Mexicano de Ecología. 3 al 7 de abril del 2011. Boca del Río, Veracruz, México.
- Zaady E., Y. Gutterman, B. Boeken. 1997. The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert. *Plant and Soil* 190: 247-252.
- Zander R.H. 1993. Genera of the Pottiaceae: mosses of harsh environments. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* 32: 1-378.
- Zavala-Hurtado J.A., G. Hernández-Cárdenas. 1998. Estudios de caracterización y diagnóstico del área propuesta como Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Autónoma Metropolitana-Instituto Nacional de Ecología (SEMARNAP). Reporte Técnico.

Zhang Y.M., H.L. Wang, X.Q. Wang, W.K. Yang, D.Y. Zhang. 2006. The microstructure of microbiotic crust and its influence on wind erosion for a sandy soil surface in the Gurbantunggut Desert of Northwestern China. *Geoderma* 132: 441-449.

13. ANEXO

Anexo 1. Resultados de algunos estudios realizados sobre costras biológicas (CB) del suelo en distintas zonas áridas y semiáridas del mundo.

Autores	Ecosistema	Tipo de estudio	Resultados
Yair y Among 2007	Desierto. Zonas arenosas y dunares a lo largo de la frontera entre Israel y Egipto	Patrones en la disponibilidad del agua, trazado a lo largo de un gradiente de precipitación. Trabajo en campo	Este estudio evaluó las diferencias en el desarrollo de las CB del suelo sobre un gradiente de precipitación (90-170 mm) en el que establecieron cinco sitios de monitoreo en la frontera entre Israel y Egipto. Los resultados de este estudio, mostraron que los sitios que tenía una mayor humedad (160 mm de precipitación anual) y mayor acumulación de MO, favoreció el desarrollo de CB más gruesas, con una mayor biomasa, las cuales absorben una mayor cantidad de agua de lluvia, lo que limitó la infiltración y la disponibilidad de agua de la lluvia al suelo y a la vegetación perenne circundante a las CB. Por otra parte, los sitios que presentaron una menor precipitación y aportación de material orgánico, desarrollaron CB finas con una menor biomasa, en las que se observó un aumento en la infiltración y disponibilidad del agua de la lluvia al suelo, permitiendo una mayor supervivencia de las plantas perennes circundantes. Lo anterior mostró como los distintos tipos de CB del suelo juegan un papel importante en la disponibilidad de agua y distribución de la cobertura vegetal de este ecosistema desértico.
Thomas <i>et al.</i> 2008	Desierto En una pequeña región de Botswana. al Sur de Sudáfrica	Flujos de CO ₂ en CB del suelo formadas por cianobacterias	En este estudio se tomó en cuenta la estructura y composición de las CB; así como la actividad metabólica de las CB conformadas por cianobacterias. Se cuantificó <i>in situ</i> el flujo de CO ₂ del suelo en dos estaciones seca y húmeda en Botswana. Reportándose que en la estación seca (agosto de 2005), el flujo de CO ₂ es negativo y muy bajo durante

		Trabajo en campo	<p>el día ($-6.15 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), y que al inicio de la estación de humedad, la superficie de las CB conformadas por cianobacterias liberan, de forma inmediata, una mayor cantidad de CO_2 durante el día, siendo hasta de $75 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, teniendo una tasa fotosintética neta mayor cuando hay una mayor disponibilidad de agua para que las cianobacterias sean metabólicamente activas. En tanto que, tras un prolongado período húmedo, se produjo una salida positiva de CO_2 de hasta $60 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, considerándose que el CO_2 es una contribución directa de la respiración de bacterias heterótrofas, contribuyentes de forma importante en la salida de CO_2 en estas zonas. Los resultados, permiten concluir que el flujo de C es afectado por la duración y frecuencia de los eventos de la lluvias, en el que los períodos largos de lluvia sólo conducen a una pérdida neta de C en el suelo de estos ecosistemas.</p>
Belnap 2002	Desierto. Una zona desértica dentro del Parque Nacional Canyolands, Utah	<p>Fijación de N en las CB del suelo de Utah</p> <p>Trabajo en campo</p>	<p>Este trabajo midió la tasa de fijación de N (por actividad de la enzima nitrogenasa) por período quincenal durante 2 años. Se seleccionaron tres distintos tipos de CB i) Costras claras ($< 98 \%$ de <i>Microcoleus vaginatus</i>); ii) Costras oscuras (80% de <i>M. vaginatus</i>, 20% de <i>Nostoc</i> y <i>Scytonema myochrous</i>), y iii) Costras dominadas por líquenes (<i>Collema sp.</i>). Los resultados, mostraron como las CB dominadas por líquenes (<i>Collema sp.</i>), registraron una mayor actividad de la nitrogenasa ($13 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), que en las costras oscuras ($9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y las claras ($1.4 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). El monitoreo en la fijación de N por parte de las CB durante los dos años, permitió observar que los tres tipos de costras respondieron de forma similar a los cambios en la temperatura y precipitación, en el que la actividad de la nitrogenasa es menor después de un evento corto de lluvia, seguido de un largo</p>

			período de sequía. Los datos obtenidos de este estudio permitieron concluir que la composición de las CB es fundamental en el proceso de fijación de N (1 cm de profundidad), principalmente el de las cianobacterias de las CB claras y oscuras (primeras en conformar las CB en el suelo), lo cual es importante en el funcionamiento de estas zonas desérticas.
Housman <i>et al.</i> 2006	Desierto. En la Meseta del Colorado (Canyonlands) y el Desierto de Chihuahuense (área correspondiente a los Estados Unidos de América)	Evaluación en la fijación de nitrógeno y de carbono en distintas etapas sucesionales de las CB del suelo Trabajo en campo y laboratorio	Este trabajo evaluó la composición de las CB del suelo (cianobacterias, líquenes y musgos); así como las especies que llegan después de que las costras han sido perturbadas. La composición de los constituyentes de las CB fueron identificado y registrada por porcentaje de cobertura de cada uno de los de esta manera, se marco el tipo de sucesión presente en los sitios de Canyonlands y el Desierto de Chihuahuaense, en el que, para ambos sitios, al inicio de la sucesión se tiene un alto porcentaje de cianobacterias y menor de líquenes y musgos. Los resultados en la fijación de C fueron menores al inicio de la sucesión ($0.4 \text{ g C m}^2 \text{ año}^{-1}$, dominadas por cianobacterias) que al final ($2.3 \text{ g C m}^2 \text{ año}^{-1}$, dominados por líquenes), la fijación de C aumentó con la disponibilidad del agua. La fijación de N fue similar a la fijación de C; en el que las CB, al inicio de la sucesión, fue menor (1.4 kg N ha^{-1}) que en las CB más desarrolladas (9.0 kg N ha^{-1}). Lo anterior, permitió concluir que, la entrada de C y N al ecosistema es mayor en las CB con una etapa sucesional avanzada que al inicio de ella. También se concluyó que las condiciones ambientales (temperatura y humedad) en las que se encuentran las CB son determinantes para llevara acabo el proceso de fijación de C y N.
Nagy <i>et al.</i> 2005	Desierto Sonorense (área correspondiente a los	Estructura de la comunidad procarióticas y la	Se analizaron las comunidades procarióticas usando (DGGE) y la separación del ADN por PCR y

	Estados Unidos de América)	composición de especies de las CB del suelo. Trabajo en campo y laboratorio	amplificación de fragmentos de DNAr 16S, en las CB del suelo bajo la influencia de dos distintos tipos de plantas (<i>Larrea tridentata</i> y <i>Opuntia</i> spp.) y fuera de ellas. El análisis de las comunidades, mostró que no hay diferencias significativas en la diversidad y composición microbiana de las CB que están bajo la copa de las plantas (con menor variabilidad interna) que las que están fuera. La estructura de las comunidades microbianas en las CB fue distinta en fechas de muestreo con temperatura y precipitación contrastantes. El análisis filogenético reveló una gran variedad de bacterias, siendo las más comunes las cianobacterias, <i>Proteobacterias</i> , <i>Actinobacteria</i> y <i>Acidobacteria</i> . <i>Bacteriodetes</i> , <i>Chloroflexi</i> , <i>Gemmatimonadetes</i> , este último no fue abundante pero si estaba presente en todos los sitios. Lo anterior, les permitió sugerir que la independencia de las comunidades de procariotas que conforman las CB puede resultarles útil para la obtención de recursos en estos ecosistemas.
Maya y López-Cortez 2002	Zona de transición (árido y tropical)	Identificación de especies de cianobacterias en las CB y su actividad como fijadoras de N de la Península de Baja California Sur. Trabajo en campo y laboratorio	Este estudio identificó los distintos morfotipos de cianobacterias que están presentes en las CB, en una zona de transición (zona semiárida a bosque tropical seco). Por medio de una análisis de microscopía electrónica se identificaron los grupos de cianobacterias presentes en las CB; así como su papel como trampas de partículas del suelo. Reportaron que, las CB están conformadas, en su mayoría, por especies de <i>Scytonema cf. ocellatum</i> ; <i>Scytonema sp.</i> , <i>Microcoleus cf. paludosus</i> ; <i>M. cf. sociatus</i> ; <i>Calothrix cf. elenkinii</i> ; <i>C. cf. marchica</i> ; <i>Nostoc cf. microscopicum</i> ; y <i>Phormidium sp.</i> Las especies de cianobacterias presentes en las CB de este estudio, fueron diferentes a las especies registradas en otros estudios (desiertos fríos y cálidos) en los que las especies como

			<p><i>Microcoleus</i> cf. <i>vaginatus</i> y <i>Nostoc</i> cf. La actividad de la nitrogenasa mediada por reducción de acetileno sólo se presentó en <i>Scytonema</i> ($0.449 \text{ mg N g}^{-1} \text{ (biomasa)h}^{-1}$) y <i>Calothrix</i> ($0.083 \text{ mg N g}^{-1} \text{ (biomasa)h}^{-1}$), en tanto que las otras especies no pudieron reducir el acetileno. El análisis de microscopía, reveló que los filamentos de las cianobacterias tienen la capacidad de atrapar partículas de suelo. Lo anterior, permitió concluir que las cianobacterias que conforman las CB juegan un papel importante en la entrada de N al sistema y en la reducción de la erosión del suelo en este ecosistema.</p>
Maestre 2003	Zona semiárida del Mediterráneo. al sureste de España	<p>Variación en el patrón espacial, a pequeña escala, de los constituyentes de la CB</p> <p>Trabajo en campo y laboratorio</p>	<p>Este estudio revisó, a pequeña escala los constituyentes de las CB en un microambiente proporcionado por <i>Stipa tenacissima</i> L. y la distribución espacial de los líquenes foliáceos y los musgos. Los resultados identificaron el patrón de distribución agregado de los constituyentes de las CB, principalmente de los líquenes foliáceos y los musgos, en el que el microambiente proporcionado por <i>S. tenacissima</i> sólo mostró cambios significativos en el patrón espacial de los líquenes. Concluyendo que, las condiciones microclimáticas proporcionadas por <i>S. tenacissima</i> modifican la distribución espacial, a pequeña escala, de los componentes de las CB, particularmente para los líquenes.</p>
Eldridge y Leys 2003	Zona semiárida en Queensland, Australia	Diversidad en las CB, agregación de suelo y erosión eólica	<p>Este estudio se realizó con el uso de un túnel de viento portátil en el que se probó la contribución de la diversidad biológica y las propiedades físicas de las CB para genera agregación del suelo. Para lograr lo anterior, las CB fueron sometidas a una perturbación moderada y a una simulación de erosión eólica. Después de la perturbación, se encontró que las CB favorecieron la agregación de suelo, en el que se reportó que el 90 % de agregados en las CB son</p>

		Trabajo en campo	arcillosos y 76 % son arenosos. Las zonas con una mayor erosión del suelo fueron las zonas que no presentaron cobertura de CB. Asimismo, un análisis de regresión lineal permitió obtener una relación positiva ($r^2 = 0.72$) entre la cobertura de las CB y los niveles de agregación del suelo, permitiendo calcular cuál sería el transporte de sedimentos para el control de erosión; en el que $5 \text{ gr}^{-1}\text{s}^{-1}$, para 65 km h^{-1} con vientos a 10 m de altura, es necesario contar con un 20% de la cobertura de las CB para evitar la pérdida de suelo. Este estudio desarrolló un modelo conceptual que integra la cobertura de las CB y la gregación del suelo, permitiendo predecir el impacto que tendrían los cambios en la cobertura de las CB y su influencia en la agregación del suelo.
Williams <i>et al</i> 2008	Pastizales semiáridos Australia	en Cambios en la composición de las CB dominadas por cianobacterias en respuesta a distintos períodos de sequía, en sitios con pastoreo continuo. Trabajo en campo	Este estudio revisó los cambios en la cobertura de las CB dominadas por cianobacterias en cuatro períodos de secas (antes de la sequía, en la sequía, antes de terminar la sequía y después de la sequía), en el que también se establecieron tres puntos con disponibilidad de agua (puntos de riego) sobre dos transectos de 500 m (con y sin pastoreo). Los resultados mostraron que, en general, la cobertura de las CB tuvo una mayor abundancia de cianobacterias, en las que se reportaron tres especies, <i>Scytonema sp.</i> , <i>Stigonema ocellatum</i> y <i>Porphyrosiphon notarissi</i> . Asimismo, determinaron que la abundancia de las especies de cianobacterias es afectada por la distancia existente a los puntos de riesgo, en el que la diversidad y abundancia, fueron significativamente mayores en las zonas sin pastoreo, a 100 m de distancia del punto de riego y después de la sequía. Lo anterior, les permitió concluir que los cambios en la composición de las especies de CB dominadas por

			cianobacterias, se ve afectada después de largos períodos de sequía y al sobrepastoreo que existe en la zona de estudio.
--	--	--	--

Anexo 2. Media (\pm error estándar) de la humedad, de la masa de mantillo y de la tasa potencial de mineralización de carbono del suelo de tres microambientes: *i*) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por *M. luisana*; *ii*) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y *iii*) Áreas abiertas (AA), en dos estaciones de muestreo (secas y lluvias), en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Variables	Microambientes					
	CB-IR		CB-FIR		AA	
	Media	\pm ES	Media	\pm ES	Media	\pm ES
Humedad (%)						
Estación seca	1.6 ^{aB}	0.19	1.3 ^{aB}	0.12	1.5 ^{aB}	0.16
Estación lluviosa	24.4 ^{aA}	1.73	21.7 ^{abA}	1.31	16.4 ^{bA}	1.82
Mantillo (g m²)						
Estación seca	100.08 ^{aA}	9.60	42.45 ^{bB}	5.15	39.72 ^{bB}	6.10
Estación lluviosa	120.99 ^{aA}	28.33	125.44 ^{aA}	22.87	61.29 ^{bA}	14.97
Procesos microbianos						
CO₂-C						
Estación seca	48.5 ^{aA}	5.2	29.0 ^{abB}	2.3	26.9 ^{bB}	5.5
Estación lluviosa	48.5 ^{aA}	5.8	42.7 ^{aA}	4.4	29.0 ^{bB}	2.4

Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes, las letras mayúsculas indican diferencias entre las estaciones.

Anexo 3. Valores promedio (\pm error estándar) de los principales organismos que constituyen las costras biológicas (CB) del suelo de dos microambientes: i) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por *M. luisana* y ii) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); en dos estaciones de muestreo (secas y lluvias), en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Variables	Microambientes			
	CB-IR		CB-FIR	
	Media	\pm ES	Media	\pm ES
Cobertura de los organismos de las CB				
Musgos				
Estación seca	37.00 ^a	3.01	9.53 ^b	2.97
Estación lluviosa	42.54 ^a	1.78	11.41 ^b	2.30
Líquenes				
Estación seca	31.33 ^{bA}	4.44	58.65 ^{aA}	1.90
Estación lluviosa	19.16 ^{cB}	2.94	47.34 ^{aB}	3.60
Cianobacterias				
Estación seca	14.42 ^{ns}	2.15	14.75 ^{ns}	1.43
Estación lluviosa	9.75 ^{ns}	2.27	15.28 ^{ns}	1.63

Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los microambientes.

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1	Esquema que muestra las diferencias bióticas y abióticas existentes entre una isla de recursos (IR) formada por el suelo bajo la copa de una planta y el suelo de una área abierta (suelo sin vegetación).....	3
Figura 2.	Esquema de un corte tridimensional de una costra biológica (CB) del suelo que muestra los organismos característicos que la conforman (modificado a partir de Belnap y Lange 2001).....	5
Figura 3.	Ubicación geográfica de la Reserva de la Biósfera “Tehuacán-Cuicatlán”, localizada en los estados de Puebla y Oaxaca, México, y del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. El sitio en donde se llevó a cabo este estudio, se señala con una línea negra.....	22
Figura 4.	Ubicación espacial de los siete sitios de muestreo representadas con una estrella rosa, en las distintas localidades dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	26
Figura 5.	Diseño experimental para el muestreo de mantillo, costras biológicas y suelo, en tres microambientes: CB-IR, costras biológicas en isla de recursos (IR), CB-FIR, costras biológicas fuera de la IR y AA, suelo desnudo, sin costra biológica ni vegetación.....	28
Figura 6	Temperatura y precipitación media anual del 2009 de la estación meteorológica de Huajuapán de León, Oaxaca. Las flechas corresponden a los meses en que se realizaron los muestreos para el estudio.....	30
Figura 7.	Media del porcentaje de humedad en el suelo, en tres microambientes: <i>i</i>) CB como parte de la IR formada por <i>M. luisana</i> (CB-IR), <i>ii</i>) CB fuera de las IR (CB-FIR), y <i>iii</i>) Área abierta (AA), en dos estaciones: a) secas y b) lluvias, en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	38
Figura 8.	Marcha de la temperatura del suelo en el transcurso del día (horas) en los tres microambientes: CB como parte de la IR formada por <i>Mimosa luisana</i> (CB-IR); CB fuera de las IR (CB-FIR); y área abierta (AA), así como la temperatura superficial, en dos estaciones: a) secas y b) lluvias, en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	39
Figura 9.	Media de la masa de mantillo en el suelo de tres microambientes: las CB	

	asociadas a IR (CB-IR) formadas por <i>Mimosa luisana</i> ; CB fuera de las IR (CB-FIR); y áreas abiertas (AA), en dos estaciones (secas y lluvias) en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	40
Figura 10.	Concentraciones de las formas disponibles de nitrógeno (NH_4^+ y NO_3^-) en dos estaciones (secas y lluvias) en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las estaciones.....	43
Figura 11.	Tasa potencial de mineralización de carbono en el suelo, de tres microambientes: <i>i</i>) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por <i>M. luisana</i> ; <i>ii</i>) CB fuera de las IR (CB-FIR); y <i>iii</i>) Áreas abiertas (AA), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	44
Figura 12.	Tasa potencial de mineralización de carbono del suelo ($\text{CO}_2\text{-C}$), medida en incubaciones de 21 días, en el suelo colectado en tres microambientes: <i>i</i>) CB como parte de la IR formada por <i>M. luisana</i> (CB-IR), <i>ii</i>) CB fuera de las IR (CB-FIR), y <i>iii</i>) Área abierta (AA), en dos estaciones: a) estación de secas y b) estación de lluvias, en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	45
Figura 13.	Porcentaje de cobertura de líquenes en las costras biológicas (CB), en dos microambientes: <i>i</i>) CB como parte de la IR formada por <i>M. luisana</i> (CB-IR) y <i>ii</i>) CB fuera de las IR (CB-FIR), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	47
Figura 14.	Análisis de disimilitud (Cluster, por el método de Ward con base en presencia- ausencia de especies y calculado con distancias euclidianas) mostrando las diferencias en la composición de especies (musgos+líquenes+cianobacterias) entre las costras biológicas (CB) de dos microambientes: <i>i</i>) CB como parte de la IR formada por <i>M. luisana</i> (CB-IR) y <i>ii</i>) CB fuera de las IR (CB-FIR), en dos estaciones (secas y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	49
Figura 15.	Diagrama de síntesis del efecto de tres microambientes (CB-IR, CB-FIR y AA) sobre la dinámica de C y N del suelo en las estaciones secas y lluviosa, en un ecosistema semiárido ubicado en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.	52

Cuadro 1.	Ubicación y georreferenciación de los sitios de estudio dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	25
Cuadro 2.	Media (\pm error estándar) del pH, conductividad eléctrica y temperatura, de tres microambientes: <i>i</i>) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por <i>M. luisana</i> ; <i>ii</i>) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y <i>iii</i>) Áreas abiertas (AA), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	36
Cuadro 3.	Valores de <i>F</i> y sus niveles de significancia con un ANOVA de medidas repetidas para las variables del suelo de tres microambientes y dos estaciones (secas y lluvias), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	37
Cuadro 4.	Media (\pm error estándar) de pH, conductividad eléctrica, potencial hídrico y temperatura, de dos estaciones (secas y lluvias), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	38
Cuadro 5.	Valores promedio (\pm error estándar) de los nutrimentos y biomasa microbiana en el suelo de tres microambientes: <i>i</i>) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por <i>M. luisana</i> ; <i>ii</i>) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y <i>iii</i>) Áreas abiertas (AA), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	41
Cuadro 6.	Media (\pm error estándar) de los nutrimentos, biomasa microbiana y procesos microbianos de dos estaciones (secas y lluvias), del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	41
Cuadro 7.	Media (\pm error estándar) de N total y del cociente C:N del suelo de tres microambientes: <i>i</i>) Las CB asociadas a IR (CB-IR) formadas por <i>M. luisana</i> ; <i>ii</i>) Las CB fuera de las IR (CB-FIR); y <i>iii</i>) Áreas abiertas (AA), en seca y lluvias, del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México.....	42
Cuadro 8.	Análisis de regresión múltiple por pasos (Stepwise) para la tasa potencial de mineralización de C (CO ₂ -C), así como la mineralización y nitrificación neta de nitrógeno medidas por incubaciones de laboratorio en dos estaciones (seca y lluvias). Los suelos fueron colectados en tres microambientes (CB-IR, CB-FIR y AA) dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	46
Cuadro 9.	Listado de especies de musgos, líquenes y cianobacterias que constituyen las costras biológicas (CB) del suelo en dos microambientes: CB como parte de la IR formada por <i>Mimosa luisana</i> (CB-IR) y CB fuera de las IR (CB-FIR), en dos	

	estaciones (seca y lluvias), en un ecosistema semiárido del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	48
Cuadro 10.	Coeficientes de correlación de Pearson en dos estaciones (secas y lluvias) para las variables de humedad, pH, formas disponibles y microbianas del C y del N del suelos del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	50