

TESIS DE GRADO

# ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DE LA COSTRA BIOLÓGICA DEL SUELO EN EL MONTE AUSTRAL, PROVINCIA DE NEUQUÉN

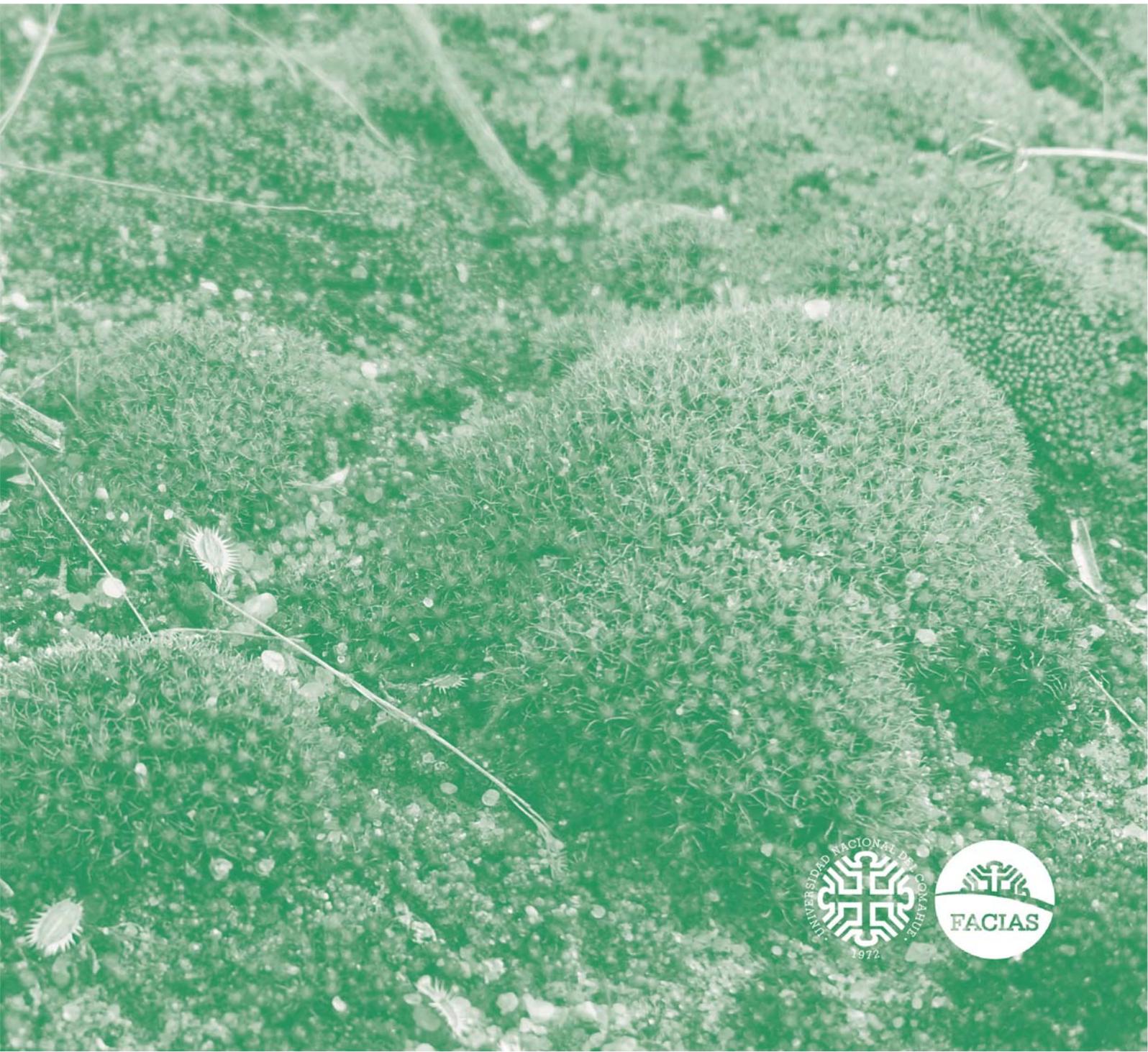
---

**Bustos, Maximiliano Juan**

Directora: Doctora Cech, Norma  
Co-Directora: Doctora Garibotti, Irene

---

**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE  
FACULTAD DE CIENCIAS DEL AMBIENTE Y LA SALUD**





Tesis de grado para obtener el título de “Licenciado en Saneamiento y Protección Ambiental”

## “Estructura y función de la costra biológica del suelo, en el Monte austral, Provincia de Neuquén”

**Tesista:** Bustos, Maximiliano Juan

**Legajo:** 124869

**DNI:** 36.669.197

**Directora:** Doctora Cech, Norma

**Co-Directora:** Doctora Garibotti, Irene

**Fecha de aprobación del Plan de tesis:** 8 de Mayo 2020

**Fecha de finalización de tesis:** 14 de Julio 2020



## Agradecimientos

A mi familia, mamá, papá, hermanos, en especial a Iván que me llevaba a campo cada vez que podía y sobre todo a Vero que me introdujo en la cuestión ambiental.

Gracias a mis directoras, Norma e Irene, quienes me acompañaron en esta investigación, desde el campo, hasta los problemas estadísticos y la interpretación.

Un enorme gracias a Ceci por las horas en el monte tomando mates y charlando.

Gracias a mis amigas y amigos, de la vida y de la Facultad, Ivanna, Martín, Facu, Abi, Anto. Sé que siempre están ahí.

A Cami por su ayuda.

A Martín por el diseño de la tapa

A Marina Gonzalez Polo y al Laboratorio de Suelos del INIBIOMA

Y en especial gracias a Mauro que siempre me preguntaba: "¿y la tesis?", ahora le puedo decir "acá está".



## ÍNDICE

1 - RESUMEN.....	8
2 - ABSTRACT .....	9
3 - INTRODUCCIÓN .....	10
4 - OBJETIVOS .....	11
4.1 GENERAL.....	11
4.2 ESPECÍFICOS.....	11
5 - MARCO TEÓRICO .....	12
5.1 ANTECEDENTES.....	15
6 - MATERIALES Y MÉTODOS .....	17
6.1 ÁREA DE ESTUDIO .....	17
6.2 DISEÑO DE MUESTREO.....	19
<i>Metodología para la Escala Local.....</i>	<i>21</i>
<i>Metodología para la Escala de Microambientes.....</i>	<i>22</i>
<i>Análisis estadístico de los datos.....</i>	<i>27</i>
7 - RESULTADOS.....	29
7.1 ESCALA LOCAL .....	29
7.2 CARACTERÍSTICAS DE LAS CBS EN LOS MICROAMBIENTES ESTUDIADOS.....	31
7.3 FUNCIÓN DEL ECOSISTEMA .....	35
<i>Protección frente a la erosión.....</i>	<i>35</i>
<i>Regulación hídrica.....</i>	<i>36</i>
<i>Fertilidad del suelo.....</i>	<i>38</i>
8 - DISCUSIÓN.....	41
8.1 LA CBS COMO UN COMPONENTE ESTRUCTURAL DEL ECOSISTEMA.....	41
8.2 LA CBS COMO COMPONENTE FUNCIONAL DEL ECOSISTEMA .....	42
9 - CONCLUSIONES .....	45
10 - BIBLIOGRAFÍA .....	47
11 - ANEXOS.....	54



## FIGURAS

- Figura 1:** Ubicación del área de estudio, sobre la terraza de meseta al Norte de la ciudad de Plottier. .... 17
- Figura 2:** Temperaturas medias máximas y mínimas mensuales y anuales en el periodo 2019. .... 18
- Figura 3:** Precipitaciones acumuladas mensuales (expresadas en mm) durante el periodo 2019. . 18
- Figura 4:** Vista del área de estudio, ubicada sobre terraza de meseta. Al Sur se observa la ciudad de Plottier, en el valle del río Limay. .... 19
- Figura 5:** Ejemplo de microambientes estudiados. En la parte superior se observan montículos de *Larrea cuneifolia* con desarrollo de CBS conspicua e inconspicua en observaciones a ojo desnudo en el campo; abajo Intermontículos con desarrollo de CBS conspicua e inconspicua. .... 20
- Figura 6:** Esquema de una transecta para la estimación de la cobertura vegetal y de CBS mediante el método de Point Quadrat modificado, con mediciones en un intervalo de 20 cm. .... 21
- Figura 7:** Parcela de muestreo de 50 x 50 cm utilizada para estimar la cobertura de CBS conspicua en microambiente de Montículo. .... 22
- Figura 8:** Submuestras de suelos con CBS conspicua (arriba) e inconspicua (abajo) en placas de Petri de 90 mm de diámetro. .... 23
- Figura 9:** Microscopio estereoscópico utilizado para observación de las submuestras. Imagen de submuestra en la interfaz del programa SamplePoint. .... 23
- Figura 10:** Fragmento de suelo en intermontículo con CBS inconspicua; a la derecha estado del fragmento después de 5 segundos de inmersión. .... 24
- Figura 11:** Fragmento de suelo en microambiente dominado por arbusto, con presencia de CBS. a) Fragmento antes de la inmersión; b) después de 5 segundos de inmersión; c) estado después de 20 segundos de inmersión; d) estado del fragmento después de 60 segundos de inmersión. .... 25
- Figura 12:** Infiltrómetro de 5 cm de diámetro interno, utilizado para la estimación de la tasa de infiltración. .... 26
- Figura 13:** Montículo de vegetación arbustiva, dominado por *Larrea divaricata* – *Atriplex lampa*, con desarrollo de CBS de musgos y en menor medida líquenes. .... 30
- Figura 14:** Montículos dominados por arbustos (*Larrea cuneifolia*, *Atriplex lampa*, *Lycium chilense*), con presencia de CBS dominada por musgos como componente más visible. .... 31
- Figura 15:** Cobertura media porcentual de CBS en las parcelas seleccionadas en los distintos microambientes por observarse con/sin cobertura conspicua de CBS (CC y CI, respectivamente), según relevamientos a ojo desnudo realizados en el campo. (n=40). Letras distintas indican



- diferencias significativas  $p < 0,05$ , según comparaciones múltiples a posteriori de un análisis de la varianza de dos factores. .... 32
- Figura 16:** Ejemplos de composición de la CBS en submuestras de los microambientes estudiados. Vistas de (a) musgos, (b) líquenes y (c) cianobacterias observados bajo microscopio estereoscópico. Las submuestras con cobertura de cianobacterias (c) presentan una dureza de color oscuro en el suelo. .... 33
- Figura 17:** Estructura de las CBS en cuanto a su composición y cobertura media porcentual de musgos, líquenes y cianobacterias, en los microambientes montículos e intermontículos con CBS conspicua (CC) o inconspicua (CI) ( $n = 40$ ). Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en la estructura de las comunidades, según comparaciones múltiples a posteriori de un análisis de varianza de dos factores. .... 34
- Figura 18:** Análisis de componentes principales de la cobertura y composición de las CBSs en micrositios en montículos e intermontículos para CBS conspicuas e inconspicuas a ojo desnudo (CC y CI, respectivamente). .... 35
- Figura 19:** Clases de estabilidad del suelo observadas en micrositios en montículos e intermontículos para CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente). Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ . .... 36
- Figura 20:** Fragmentos estables de suelo con presencia de (a) líquenes y (b) musgos, después de 60 segundos de inmersión en agua. En las observaciones bajo microscopio estereoscópico se identifica la presencia de (c) rizinas de líquenes y (d) rizoides de musgos, en estrecha relación con el suelo. .... 36
- Figura 21:** Valores de (a) tasa de infiltración base (cm/h) y (b) % de humedad, en micrositios, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) para CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente). Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ , según comparaciones múltiples a posteriori de un análisis de varianza de dos factores. .... 37
- Figura 22:** Propiedades del suelo según microambiente (M=montículo; I=intermontículo) para CBS conspicuas e inconspicuas a ojo desnudo (CC y CI, respectivamente): (a) nitrógeno total; (b) carbono total; (c) fósforo inorgánico; (d) nitratos; y (e) amonio. Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ , según comparaciones múltiples a posteriori. .... 39
- Figura 23:** Propiedades del suelo: (a) pH y (b) conductividad eléctrica ( $\mu\text{Sv/cm}$ ) según microambiente (M=montículo; I=intermontículo) para CBS conspicuas e inconspicuas a ojo desnudo (CC y CI, respectivamente). .... 40



## TABLAS

<b>Tabla 1:</b> Clases de estabilidad del suelo, definidas por Oliva y otros 2010. ....	24
<b>Tabla 2:</b> Cobertura media porcentual (y error estándar) de la vegetación y CBS en montículos e intermontículos, según mediciones a campo realizadas a lo largo de transectas (n=5). ....	29
<b>Tabla 3:</b> Cobertura media porcentual (error estándar) de las especies de plantas vasculares en el área de estudio. ....	30
<b>Tabla 4:</b> Resultados de un PERMANOVA de dos factores sobre la cobertura media porcentual de CBS según relevamientos a ojo desnudo realizados en campo, evaluando diferencias entre microambientes (montículo e Intermontículo) y CBS conspicua e inconspicua (n=40). ....	32
<b>Tabla 5:</b> Resultados de PERMANOVA de dos factores sobre la composición y cobertura de los componentes de las CBS (musgos, líquenes y cianobacterias), evaluando diferencias entre microambientes (montículo e Intermontículo) y CBS conspicua e inconspicua (n=40). ....	34
<b>Tabla 6:</b> Resultados del ANOVA con distribución ordinal multinomial, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y la presencia de CBS inconspicuas sobre la clase de estabilidad. ....	35
<b>Tabla 7:</b> Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y presencia de CBS (CBS conspicua e inconspicua) sobre la regulación hídrica. p-valor <0,05 se indica en negrita. ....	37
<b>Tabla 8:</b> Resultados del análisis de la varianza de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y presencia de CBS (CBS conspicua e inconspicua) sobre la infiltración base (cm/h) y Humedad (%). p-valor <0,05 se indica en negrita. ....	37
<b>Tabla 9:</b> Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y presencia de CBS (CBS conspicua e inconspicua) sobre el ciclado de nutrientes. p-valor <0,05 se indica en negrita. ....	38
<b>Tabla 10:</b> Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y la presencia de CBS (conspicua e inconspicua) sobre el contenido de nitrógeno total, carbono total, fósforo inorgánico amonio y nitratos en el suelo (n=40). p-valor <0,05 se indica en negrita. ....	39
<b>Tabla 11:</b> Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y la presencia de CBS (conspicua e inconspicua) sobre el pH y conductividad eléctrica ( $\mu\text{Sv/cm}$ ) (n=40). p-valor <0,05 se indica en negrita. ....	40
<b>Tabla 12:</b> Coordenadas de ubicación de los puntos de muestreo. ....	54
<b>Tabla 13:</b> Comparaciones múltiples a posteriori de un PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) y CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente), sobre la cobertura de la CBS observada	



en campo (n=40). La comparación de a pares se realizó mediante la corrección de Bonferroni. p-valor <0,05 se indica en negrita. .... 55

**Tabla 14:** Estructura de las CBS en cuanto a su composición y cobertura media porcentual (error estándar) de musgos, líquenes y cianobacterias, en los microambientes montículos e intermontículos con CBS conspicua (CC) o inconspicua (CI) (n= 40). .... 55

**Tabla 15:** Comparaciones múltiples a posteriori de un PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) y CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente), sobre la cobertura y componentes de la CBS (n=40). La comparación de a pares se realizó mediante la corrección de Bonferroni. p-valor <0,05 se indica en negrita. .... 55

**Tabla 16:** Resumen de las funciones del ecosistema relacionadas a la regulación hídrica y fertilidad del suelo, en los microambientes montículos e intermontículos con CBS conspicua (CC) o inconspicua (CI) (n= 40). Datos corresponden a valores medios (error estándar). .... 56

**Tabla 17:** Comparaciones múltiples a posteriori de un PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) y CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente), sobre la concentración de nitratos (n=40). La comparación de a pares se realizó mediante la corrección de Bonferroni. p-valor <0,05 se indica en negrita. .... 56



---

## 1 - RESUMEN

---

El objetivo de este estudio es dar a conocer la estructura y función de la CBS en un sector del Monte Austral ubicado al Norte de la ciudad de Plottier. A escala local, se utilizó el método de Point Quadrat modificado para estimar la estructura (composición y cobertura de especies) de la vegetación y de la CBS, identificándose de ésta última los componentes visibles a ojo desnudo en el campo. A escala de microambiente, se evaluó la estructura (composición y cobertura de musgos, líquenes y cianobacterias) y funcionalidad de la CBS en montículos dominados por *Larrea spp.* e intermontículos. La estructura de la CBS se analizó en el laboratorio bajo microscopio estereoscópico, y los aspectos funcionales se analizaron en el campo y el laboratorio, incluyendo análisis de la fertilidad del suelo (concentración de nitrógeno total e inorgánico, carbono y fósforo), la protección frente a la erosión (estabilidad del suelo) y la regulación hídrica (humedad e infiltración del suelo). En el área de estudio la vegetación se distribuye en montículos dominados por arbustos de *Larrea spp.* y *Atriplex lampa*, cubriendo aproximadamente el 66,3% de la superficie del suelo. En el campo, se observaron CBS conspicuas formadas por musgos y líquenes cubriendo un 38,9% de la superficie del suelo, pero este valor subestima la cobertura total de las CBS en el área de estudio debido a la presencia ubicua de cianobacterias en suelo aparentemente desnudo, cuya identificación fue posible en el laboratorio. La estructura de las CBS conspicuas difiere significativamente entre los microambientes, siendo los montículos dominados por musgos, mientras que en los intermontículos se desarrollan comunidades mixtas de cianobacterias, líquenes y musgos. Las CBS contribuyen significativamente al funcionamiento del ecosistema aumentando la estabilidad y la concentración de carbono y fósforo del suelo. Las plantas vasculares tienen un efecto significativo en la humedad, infiltración y el contenido de nitrógeno en el suelo. En conclusión, el presente estudio demuestra que las CBS son un componente estructural y funcional importante en el ecosistema de estudio, complementado por la función de las plantas vasculares. Por ello es necesario profundizar en el conocimiento de la CBS en la región, dada la importancia de su conservación y su aplicabilidad en prácticas de restauración ecológica de ambientes degradados.

*Palabras clave:*

---

Líquenes, musgos, cianobacterias, estabilidad del suelo, regulación hídrica, fertilidad del suelo



---

## 2 - ABSTRACT

---

The aim of this study is to present the structure and function of Biological Soil Crusts (BSC) in a sector of the Monte Austral, located in the north of Plottier city. On a local scale, modified Point Quadrat method was used to estimate the structure (composition and cover of species) of vegetation and BSC, identifying the components visible (in the field) to the naked eye. On microsite scale, structure (composition and coverage of mosses, lichens and cyanobacteria) and functionality of the BCS in mounds dominated by *Larrea spp.* and intermounds, were evaluated. The structure of the BSC was analyzed in laboratory under a stereoscopic microscope, and functional aspects were analyzed in the field and in the laboratory, including analyzes of soil fertility (concentration of total and inorganic nitrogen, carbon and phosphorous), protection against to erosion (soil stability) and water regulation (humidity and soil infiltration). In the study area vegetation is distributed in mounds dominated by shrubs of *Larrea spp.* and *Atriplex lampa*, covering approximately 66.3% of the soil surface. In the field, It was observed that conspicuous BSC formed by mosses and lichens covered 38.9% of the soil surface. However, this value underestimates the total coverage of BSC in the study area due to the ubiquitous presence of cyanobacteria in apparently naked soil, whose identification was possible in the laboratory. Structure of conspicuous BSC differs significantly among microenvironments, with mounds dominated by mosses, while mixed communities of cyanobacteria, lichens, and mosses develop in intermounds. BSC contribute significantly to ecosystem functioning by increasing the stability and concentration of carbon and phosphorus in soil. Vascular plants have a significant effect on moisture, infiltration, and nitrogen content in soil. In conclusion, the present study demonstrates that BSC are an important structural and functional component in the study ecosystem, complemented by function of vascular plants. Therefore, it is necessary to deepen the knowledge of BSC in the region, given the importance of its conservation and its applicability in practices of ecological restoration of degraded environments.

*Key words:*

---

Lichens, mosses, cyanobacteria, soil stability, water regulation, soil fertility



---

### 3 - INTRODUCCIÓN

---

Las tierras secas incluyen todas las regiones de la superficie terrestre cuya característica principal es la escasez de agua, ocupando aproximadamente el 41% de la superficie del planeta y albergando a 2000 millones de personas (Evaluación de los Ecosistemas del Milenio, 2005). En este contexto global, Argentina cuenta con un 75% de su superficie continental caracterizada como tierras secas (Abraham, Corso y Maccagno, 2011).

En la Provincia de Neuquén el clima predominante es árido a semiárido, permitiendo el desarrollo del ambiente del Monte, caracterizado por una estepa arbustiva dominada por *Larrea spp.* y *Atriplex lampa* entre otras (Bran, Ayesa y Lopez, 2002). Si bien la población se encuentra concentrada en algunas ciudades y pueblos principales, existe una fuerte presión de uso del ambiente debido a la producción ganadera, principalmente caprina, y a la explotación de hidrocarburos y minerales.

El sitio particular de estudio se encuentra localizado en el borde de meseta, en cuyo pedemonte se localiza la ciudad de Plottier. En este sector convive la actividad hidrocarburífera y la explotación de áridos, así como también, los usos recreativos por parte de los pobladores locales.

Estas presiones sobre el ambiente conllevan al riesgo de desertificación, definida como la pérdida de la capacidad a largo plazo de suministro de bienes y servicios a las poblaciones humanas por parte de los ecosistemas (Abraham, et al., 2011), y es el resultado de una combinación entre las actividades de sobrecarga de los seres humanos y las severas condiciones ambientales, en particular, las variaciones del clima y la sequía. Consecuentemente, resulta imperante conocer la biodiversidad y la dinámica ecológica de este ambiente para la toma de decisiones en relación a su conservación, manejo y recuperación. En la provincia de Neuquén, la desertificación alcanza el 92% de la superficie (Del Valle, Elissalde, Gagliardini y Milovich, 1998).

La salud de los ambientes áridos y semiáridos ha sido clásicamente analizada a partir del estudio de la vegetación. Sin embargo, en los últimos años se han acumulado evidencias acerca del rol preponderante que cumplen las costras biológicas del suelo (CBS), que son comunidades bióticas que crecen sobre la superficie del suelo y cumplen funciones importantes en la regulación de la dinámica hídrica, la protección frente a la erosión, la fertilidad del suelo, entre otras. Los estudios de estas comunidades en la Argentina son aun escasos, por lo que en esta tesis se propone estudiar la estructura y funcionalidad de las CBS en un ambiente de la barda del río Limay, en la localidad de Plottier. Se espera que esta tesis contribuya a mejorar el conocimiento de la dinámica de este ambiente, y sea de aplicación en la toma de decisiones.



---

## 4 - OBJETIVOS

---

### 4.1 General

---

- Caracterizar y evaluar la variabilidad espacial de la costra biológica del suelo en cuanto a su estructura y función en un sector del Monte austral neuquino.

### 4.2 Específicos

---

- Cuantificar la cobertura de la comunidad vegetal y de la CBS en el área de estudio.
- Evaluar la distribución espacial de la CBS en relación a la comunidad vegetal.
- Analizar la estructura de la CBS (cobertura y composición de musgos, líquenes y cianobacterias).
- Analizar la funcionalidad de la costra biológica en montículos con vegetación e intermontículos con respecto a la estabilidad, infiltración y el ciclo de los nutrientes en el suelo.



---

## 5 - MARCO TEÓRICO

---

Los ecosistemas desérticos, son controlados por el agua, que se presenta en forma de pulsos infrecuentes, discretos y muy impredecibles (Noy-Meir, 1973). La cobertura vegetal en estos ecosistemas es generalmente menor al 60%, y se dispone en un mosaico de dos fases, compuesto de parches con alta cobertura vegetal dispersos sobre una matriz de baja cobertura (Aguiar y Sala, 1999; Bisigato, Villagra, Ares y Rossi, 2009). Estos parches de vegetación conforman montículos que actúan como “sumideros” de recursos.

La formación y mantenimiento de la dinámica de los montículos de vegetación en los ambientes áridos depende de los flujos de agua, sedimentos, nutrientes y semillas desde las áreas abiertas (intermontículos) (Aguiar y Sala, 1999; Maestre y Cortina, 2002). Esta redistribución de los recursos origina “islas de fertilidad”, asociadas a plantas como arbustos o gramíneas, donde el contenido de nutrientes, materia orgánica y la infiltración son mayores, y la evaporación es menor, en comparación con los interespacios (Noy-Meir, 1979; Schlesinger, Raikes, Hartley y Cross, 1996; Aguiar y Sala, 1999).

La concentración de recursos en los parches de vegetación resulta en un incremento de la supervivencia, productividad y diversidad (Noy-Meir, 1979; Aguiar y Sala, 1999). Esta reserva de recursos inicia un pulso de actividad biológica (producción de biomasa) cuando las condiciones climáticas son favorables, principalmente por entradas de agua (Noy-Meir, 1973).

Tanto los parches de vegetación como los espacios entre plantas son colonizados por CBS (Garibotti, Gonzalez Polo y Tabeni, 2018). Estas costras resultan de la íntima asociación entre las partículas del suelo y microorganismos como cianobacterias, algas, hongos y bacterias, y organismos macroscópicos poiquilohídricos como líquenes y briofitas (Belnap, Weber y Büdel, 2016). Estos organismos viven dentro, o inmediatamente por encima de los milímetros superiores del suelo (Belnap, Büdel y Lange, 2003).

Se considera a estas comunidades como la “piel viviente” de la superficie del suelo (Bowker, Reed, Maestre y Eldridge, 2018; Belnap, Weber y Büdel, 2016), que controla la mayoría de las entradas, transferencias y pérdidas de materia y energía entre la atmósfera y el suelo (Castillo-Monroy, et al. 2011; Belnap, Weber y Büdel, 2016).

Las costras biológicas del suelo son “ingenieros del ecosistema” al realizar numerosas funciones importantes en el ecosistema (Bowker, Belnap y Miller, 2006; Eldridge, et al., 2010). La función del ecosistema se refiere a la variedad de procesos e interacciones que ocurren entre los componentes biológicos. Estos procesos pueden ser ecológicos, biogeoquímicos o evolutivos (Rozzi, Feinsinger, Massardo y Primack, 2001).

Varios roles han sido descritos para las costras, incluyendo efectos en la estabilidad del suelo, humedad y concentración de nutrientes, contribución a la fijación de nitrógeno, y mejora en el establecimiento de plántulas (Belnap, 1992). En las tierras secas, las propiedades funcionales de la CBS, tales como la estabilidad frente a la erosión y la infiltración, así como su contribución en los



ciclos de los nutrientes, son fuertes indicadores de la salud del ecosistema (Jones, 2000; Gómez, et al. 2012).

La cobertura del suelo por CBS puede mejorar la capacidad del mismo para resistir la erosión del agua y del viento (Zhao y Xu, 2013; Colesie, Felde y Büdel, 2016). Esta característica del suelo para resistir la erosión se denomina estabilidad (Tongway y Hindley, 2004), y reduce la redistribución y la pérdida de recursos (incluidos nutrientes y materia orgánica) por los agentes erosivos (Herrick, Van Zee, Havstad, Burkett y Whitford, 2009).

La estructura del suelo es esencial para conservar el espacio de poros a través de los cuales se mueven los gases, el agua y los organismos en el suelo. Al mismo tiempo, la mayor actividad microbiana ocurre en la superficie de los agregados de suelo, y por lo tanto, es donde ocurren las transformaciones de nutrientes (Belnap, et al., 2008).

Las características de las cianobacterias y algas como la capacidad de formar filamentos, permite a los organismos involucrarse alrededor de las partículas del suelo, así como conectarlas juntas en agregados; algunas secretan exo-polisacáridos, que adhieren los filamentos a las partículas del suelo y otros organismos (Belnap y Büdel, 2016).

Para líquenes y musgos, entre los factores más importantes que confieren estabilidad se menciona el tamaño del talo continuo en la superficie y los órganos de anclaje. Las estructuras superficiales previenen que el viento toque el suelo y lo protege del impacto de gotas de lluvia. La profundidad y extensión de las estructuras de anclaje (rizinas de líquenes y rizoides de musgos) que mantienen a los organismos arraigados, crean agregados del suelo y extienden la estructura estabilizada en profundidad (Belnap y Büdel, 2016; Colesie, Felde y Büdel, 2016).

La CBS también afecta la regulación de la dinámica hídrica, a través de su cobertura y composición, e indirectamente, a través de la modificación de las propiedades del suelo (Chamizo, Belnap, Eldridge, Cantón y Malam Issa, 2016). La infiltración define el movimiento del agua a través de la superficie del suelo hacia su interior, producido por la acción de las fuerzas gravitacionales y capilares (Martínez de Azagra y Navarro Hevia, 1996). El agua que ingresa al suelo queda disponible para las plantas, mientras que el agua que escurre superficialmente, se pierde del sistema transportando materiales (suelo, nutrientes y semillas) (Tongway y Hindley, 2004).

Los organismos de la CBS absorben parte del agua; modifican la rugosidad de la superficie del suelo, lo que incrementa el tiempo de retención de agua y disminuye la velocidad de escurrimiento; algunas producen exopolisacáridos que absorben grandes cantidades de agua e incrementan la conductividad hidráulica; favorecen la agregación del suelo, creando macroporos que mejoran la infiltración. Por otro lado, la CBS puede disminuir la infiltración debido a que los organismos y los exopolisacáridos se hinchan al absorber agua, y a la captura de partículas, colmatando los poros del suelo. Algunas especies de la CBS presentan características hidrofóbicas (Chamizo, et al., 2016).

Después del agua, la disponibilidad de nutrientes, particularmente nitrógeno, fósforo y carbono, se convierte en factor limitante y crítico para el desarrollo de la vegetación (Navas Romero, 2019).



El ciclado de nutrientes se define como la efectividad con la que la materia orgánica es reciclada, devolviendo los nutrientes al suelo (Tongway y Hindley, 2004; Oliva, et al., 2010). Las CBS intervienen en los ciclos de nutrientes, fijando carbono y nitrógeno. Estos nutrientes son liberados a partir de pulsos de lluvia, quedando disponibles para las plantas vasculares y para los microorganismos del suelo (hongos, bacterias y actinomicetes) (Belnap, 2003).

La CBS juega un rol significativo en el ciclo del nitrógeno (N) en los ecosistemas áridos y semiáridos, ya que contribuyen a mayores ingresos de N, vía fijación biológica y captura de polvo debido a la rugosidad del suelo (Barger, Weber, Garcia-Pichel, Zaady y Belnap, 2016).

El ciclo del nitrógeno por la CBS, regula la disponibilidad de N del suelo a corto plazo, lo que sostiene el crecimiento de las plantas vasculares, así como la acumulación de N a largo plazo y el mantenimiento de la fertilidad del suelo (Barger, et al., 2016).

La composición de la comunidad de la CBS influencia la fijación de N de manera directa. El nivel de fijación de N aumenta con el nivel de desarrollo de la CBS (Barger, et al., 2016).

Como las CBS pueden fijar el carbono (C) a través de su actividad fotosintética, son importantes en el ciclo del C a escalas locales (Sancho, Belnap, Colesie, Raggio y Weber, 2016). Los suelos asociados a CBS pueden tener un alto contenido de carbono. Los organismos de la CBS son capaces de altas tasas de fotosíntesis, que ocurre sólo en periodos cortos después de eventos de lluvia. La pérdida de carbono a través de la respiración puede ser sustancial (Evans y Johansen, 1999).

El rol de las CBS en los niveles de fósforo (P) es mucho más controversial y su conocimiento es escaso. Se sabe que algunos microhongos septados formadores de las CBS secretan ácidos que rompen los enlaces químicos que mantienen el fósforo no disponible para las plantas. Los microhongos también pueden mejorar la adquisición de P para especies de la CBS y, por lo tanto, influyen de manera diferente en el éxito relativo de las cianobacterias, los líquenes o los musgos en un suelo determinado (Belnap y Lange, 2003). Las CBS bien desarrolladas de musgos y líquenes pueden capturar partículas de polvo con contenido de P, y se ha demostrado que las plantas que crecen junto a estas CBS toman mayores cantidad de P, que aquellas sin cobertura de CBS (Belnap, 2011) El rol del fósforo en estos sistemas es crucial y está profundamente relacionado con la fijación de N, al estimular la actividad de la enzima nitrogenasa (Navas Romero, 2019).

El pH del suelo afecta la disponibilidad de nutrientes minerales para las plantas así como muchos procesos del suelo, mientras que la conductividad eléctrica refleja el contenido de sales solubles, presentes en la solución del suelo (FAO, 2009). Las variaciones en el pH y conductividad eléctrica pueden afectar la distribución de la CBS (Ponzetti y McCune, 2001; Ochoa Hueso, Hernandez, Pueyo y Manrique, 2011).



## 5.1 Antecedentes

---

Si bien las CBS se han observado desde siempre en los ecosistemas de tierras secas, recién en las últimas décadas se empezó a tener en cuenta su importancia ecológica, y en los últimos años se puede observar un interés creciente en su estudio. Las áreas geográficas en las que más han sido estudiadas son Estados Unidos, Europa y Australia. Más recientemente han aumentado los estudios en Asia, principalmente en China. Sudamérica es uno de las áreas menos estudiadas, existiendo algunos estudios puntuales en Ecuador, Chile y Argentina. A continuación, se resumen los principales resultados de los estudios realizados en Argentina:

Durante el año 2007 se revisó la información disponible en relación a las interacciones biológicas en el desierto del Monte, incluyendo la relación de las costras biológicas (criptogámicas), con la presión del pastoreo. Se concluyó que, por efecto del pastoreo, se reduce la riqueza de especies de líquenes en el desierto del Monte. La información disponible hasta ese momento era extremadamente escasa (Bertiller, Marone, Baldi y Ares, 2009).

En el año 2009, en la estación experimental Río Mayo (INTA), se determinó cómo la heterogeneidad espacial provocada por la vegetación crea características microambientales y biogeoquímicas, que modulan el crecimiento y la actividad microbiana en una estepa patagónica semiárida. Los resultados demostraron que tanto la forma de vida (arbustos, pastos, musgos y suelo desnudo) como la estación, ejercieron fuertes controles sobre todas las características abióticas (temperatura del suelo y contenido de agua gravimétrico del suelo, nitrógeno inorgánico, pH y C y N totales) y bióticas (biomasa microbiana y actividad de la enzima  $\beta$ -glucosidasa) medidas (Gonzalez-Polo y Austin, 2009).

Las CBS se distribuyen tanto en parches de vegetación como en interespacios, y cumplen funciones asociadas a la dinámica del agua, el ciclo de nutrientes y el potencial de erosión. En el año 2018, en la provincia de San Luis, se obtuvo que, en los parches de vegetación, la infiltración, la estabilidad del suelo y la mineralización de nitrógeno es mayor que en los interespacios. Al mismo tiempo, la presencia de CBS mejora estas funciones en el ecosistema del suelo para ambos microambientes, por lo que se considera un sustituto de la vegetación vascular en la estabilización del suelo y regulación del agua en los interespacios (Garibotti, Gonzalez Polo y Tabeni, 2018).

En otros estudios realizados en ambientes áridos, semiáridos e hiperáridos del monte central se encontró que las CBS ejercen importantes funciones en los ciclos biogeoquímicos y resistencia a la erosión en los interparches, mientras que la infiltración y retención de humedad está relacionada a los parches de vegetación (Navas Romero, 2019).

En el año 2013, se reporta la presencia de musgos, cianobacterias, algas y líquenes en costras biológicas de suelos del Monte en la Provincia de Río Negro. Según los resultados, las costras son más frecuentes en las proximidades de los arbustos que en las áreas adyacentes desnudas. Se destaca que las costras actúan reteniendo semillas de las especies arbustivas y herbáceas que conforman las islas de fertilidad, lo que sumado a la mayor retención de agua en relación al suelo desnudo, podría facilitar el establecimiento de plántulas (Calabrese, Rovere y Zeberio, 2013).



Si bien las costras retienen semillas, no siempre favorecen la emergencia de plántulas. Tal es el caso de las costras biológicas dominadas por musgos y su efecto sobre la germinación de *Poa ligularis* en condiciones de invernadero. La experiencia realizada concluye que las costras de musgos tienen efectos negativos en la germinación, no así en la supervivencia de las plántulas (Funk, Loydi y Peter, 2014).

Las CBS pueden ser utilizadas para identificar y monitorear los efectos de la degradación. En la reserva MaB de Ñacuñán, provincia de Mendoza, se realizó un estudio para conocer la recuperación de la CBS a partir de la exclusión de pastoreo a largo plazo. Para estudiar el efecto, se estimó la composición, cobertura y distribución espacial de la CBS, y su influencia en el nitrógeno del suelo (Gómez, et al., 2012).

En dicha investigación se consideraron dos escalas, una escala de paisaje, donde se estimó la cobertura vegetal y de CBS en sitios pareados de arbustales de *Larrea spp.* bajo pastoreo y sin pastoreo; y una microescala donde se evaluó la influencia de *Larrea cuneifolia* (jarilla macho) sobre la cobertura de costra. Los resultados que obtuvieron indican un efecto positivo en la exclusión de pastoreo, permitiendo a la costra crecer en interespacios (Gómez et al., 2012).

Utilizando métodos de muestreo basado en puntos sobre imágenes digitales para describir la composición y cobertura de la vegetación y la costra biológica, se llegó a la conclusión de que las CBS se desarrollan bajo la sombra de arbustos en sitios pastoreados, y muestran repulsión a gramíneas y a la acumulación de mantillo en los sitios no disturbados, debido a que compiten por el espacio habitable (Tabeni, Garibotti, Pissolito y Aranibar, 2014).

El pastoreo provoca la reducción de la biomasa, riqueza y cobertura total de la CBS. En la provincia de Chubut se encontró que existe una relación directa entre la intensidad del pastoreo y la degradación de la costra. Tras la exclusión del pastoreo por 20 años, en sitios de aridez media, la biomasa, cobertura total y riqueza de CBS aumenta considerablemente, lo que significa que las tasas de recuperación natural después del abandono del pastoreo son rápidas (Velasco Ayuso, Oñatibia, Maestre y Yahdjian, 2020).

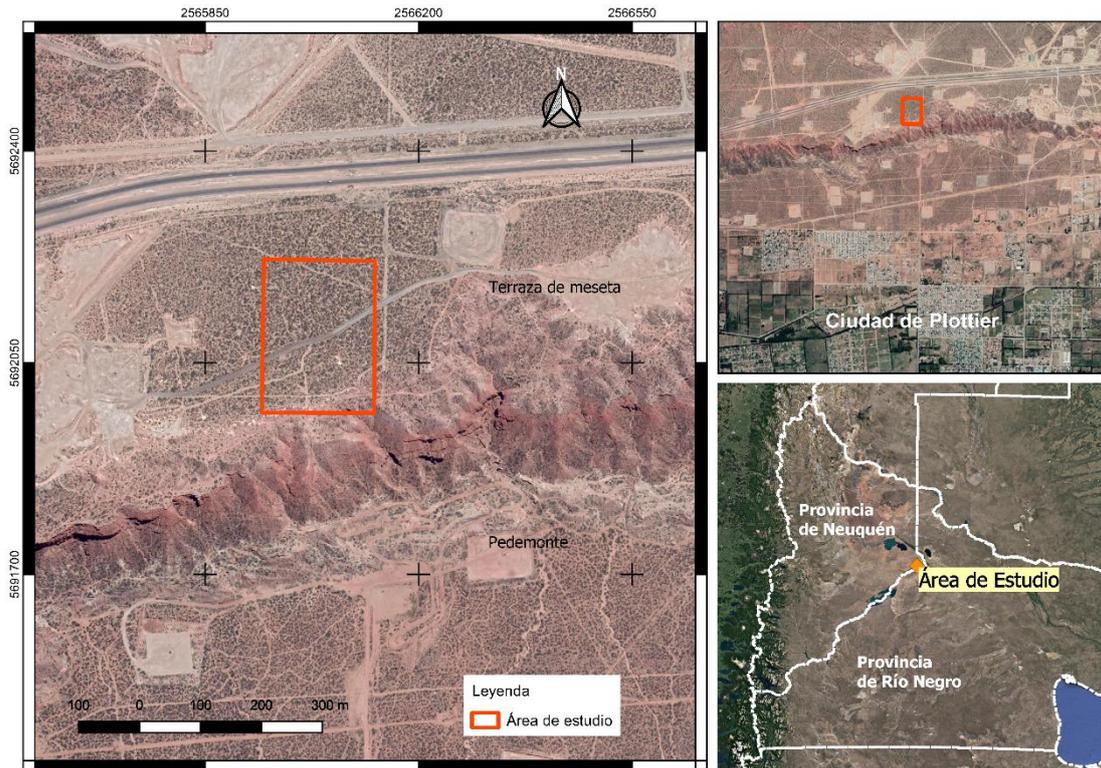
En el marco de las tesis de grado de la Licenciatura en Saneamiento y Protección Ambiental, se menciona la Tesis de Cynthia García (2012), que realiza un análisis de la funcionalidad del paisaje en el monte austral. En esta investigación se observa que la vegetación en el monte austral conforma parches complejos y voluminosos, compuestos por distintos estratos o tipos de vegetación, materia orgánica y costras biológicas, intercalados con parches pequeños, dominados por herbáceas (García C. , 2012). En otras tesis se estudió la presencia de microorganismos como bacterias, actinomicetes y hongos micorrícicos arbusculares asociados a parches de vegetación vascular y su influencia en la dinámica de los nutrientes del suelo (Re, 2019), aunque no se consideraron los organismos de la CBS.



## 6 - MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Área de Estudio

El estudio se realizó en un sector de la terraza de meseta de la localidad de Plottier, al norte del casco urbano de la ciudad, en las coordenadas geográficas WGS-84 Latitud: 38°55'11.20"S Longitud: 68°14'19.48"O, durante los meses de Julio y Octubre de 2019.



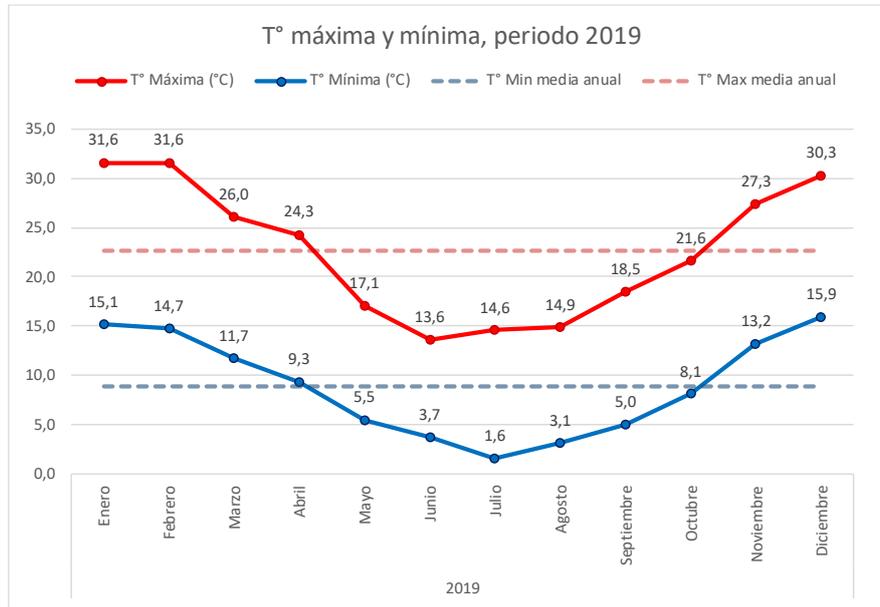
**Figura 1:** Ubicación del área de estudio, sobre la terraza de meseta al Norte de la ciudad de Plottier.

En esta región el clima es árido, con alta evaporación, incrementada especialmente por las condiciones ventosas (Abraham et al., 2009). Los vientos tienen direcciones predominantes desde el sector Sudoeste – Oeste, con intensidad media de 3.8 m/s y 2.9 m/s. Cogliati y Mazzeo (1999) clasifican al clima de la región como desértico frío, con veranos cálidos. Las precipitaciones son escasas, en torno a los 100 y ocasionalmente 200 mm anuales, con régimen del tipo mediterráneo (lluvias de invierno) (Burkart, Bárbaro, Sánchez y Gómez, 1999).

Según los datos proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional, durante el año 2019, para la estación meteorológica ubicada en el Aeropuerto Juan Domingo Perón, de la ciudad de Neuquén, la temperatura máxima media anual ronda los 22,6°C y la mínima media anual alrededor de 8,9°C (Figura 2). Las temperaturas máximas superan los 40°C en Diciembre – Febrero, y las mínimas se encuentran por debajo de 0°C, en los meses de Mayo a Septiembre. Las precipitaciones

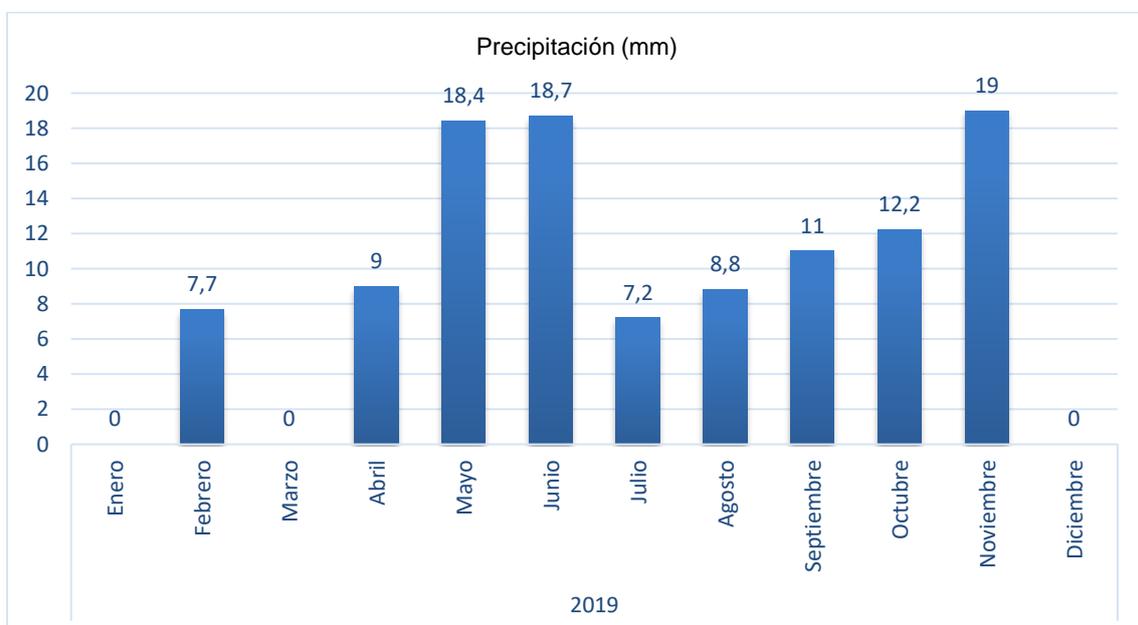


sumaron un total de 112 mm, concentradas principalmente en los meses de otoño y primavera (Figura 3).



Fuente: Servicio Meteorológico Nacional (2020)

Figura 2: Temperaturas medias máximas y mínimas mensuales y anuales en el periodo 2019.



Fuente: Servicio Meteorológico Nacional (2020)

Figura 3: Precipitaciones acumuladas mensuales (expresadas en mm) durante el periodo 2019.

Los suelos son clasificados como Fase plana de Petrocalcides típicos / Petroargides típicos // Torripsamientos típicos, con texturas gruesas en superficie, y como rasgo diferencial un horizonte



enriquecido en carbonato de calcio fuertemente cementado y con abundante grava. La geomorfología corresponde a antiguas planicies aluviales pedemontadas o "terrazas estructurales por cementación calcárea", con inclinaciones menores al 2% (Ferrer, Irisarri y Mendía, 1990).

La vegetación en el área de estudio, según la clasificación de Movia, et al. (1982) corresponde a la unidad E2, descrita como una estepa arbustiva media a alta de *Larrea divaricata* dominante, *Atriplex lampa* codominante junto con diversas especies acompañantes. La altura media de la vegetación es de 1,20 m (Movia, Ower y Pérez, 1982).



**Figura 4:** Vista del área de estudio, ubicada sobre terraza de meseta. Al Sur se observa la ciudad de Plottier, en el valle del río Limay.

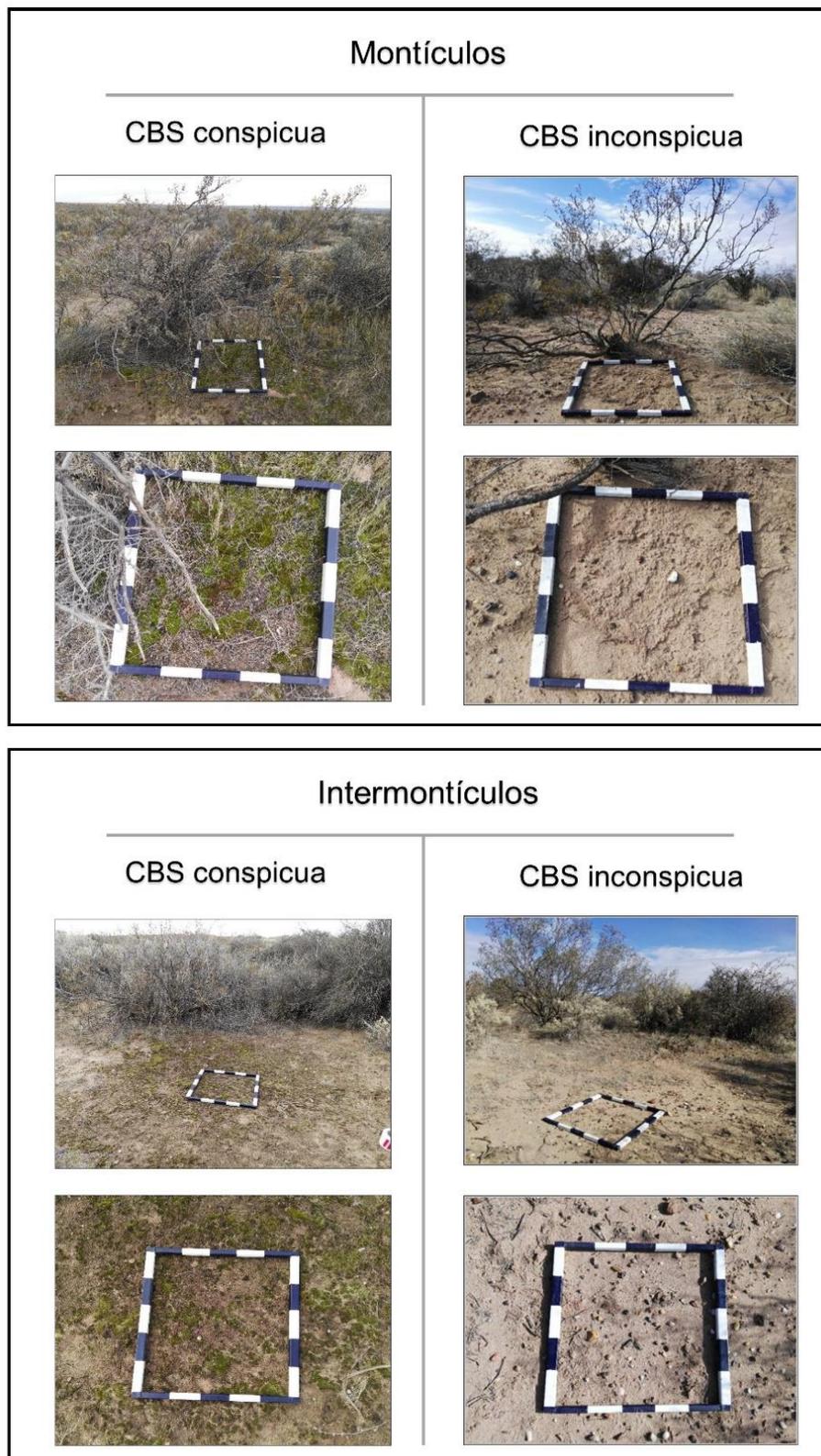
## 6.2 Diseño de muestreo

El muestreo se realizó en dos escalas espaciales. La escala local se empleó para caracterizar la estructura de la vegetación organizada en microambientes de montículos e intermontículos, la composición de especies vegetales y la distribución de la CBS. Para ello se realizaron 5 transectas lineales mediante el método de Point Quadrat modificado, en puntos seleccionados al azar.

La escala de microambientes permitió el estudio de los componentes de la CBS, su estructura y función. Se definieron dos microambientes, *Montículos* (con vegetación arbustiva, dominada por *Larrea divaricata* y *Larrea cuneifolia*) e *Intermontículos* (sin vegetación perenne). Se seleccionaron 20 réplicas de cada microambiente, la mitad de las réplicas con *CBS conspicua* (CC) y las restantes con predominancia de suelo desnudo o *CBS inconspicua* (CI), no visible a ojo desnudo. La selección se realizó de manera intencional, siguiendo el procedimiento recomendado por Bowker et al. (2006) para cubrir la heterogeneidad espacial de la CBS y medir sus efectos sobre la funcionalidad del ecosistema. Este diseño constituye un modelo de dos factores fijos, considerando el tipo de



microambiente, montículo o intermontículo, y la presencia de CBS conspicua o inconspicua (Figura 5)



**Figura 5:** Ejemplo de microambientes estudiados. En la parte superior se observan montículos de *Larrea cuneifolia* con desarrollo de CBS conspicua e inconspicua en observaciones a ojo desnudo en el campo; abajo Intermontículos con desarrollo de CBS conspicua e inconspicua.

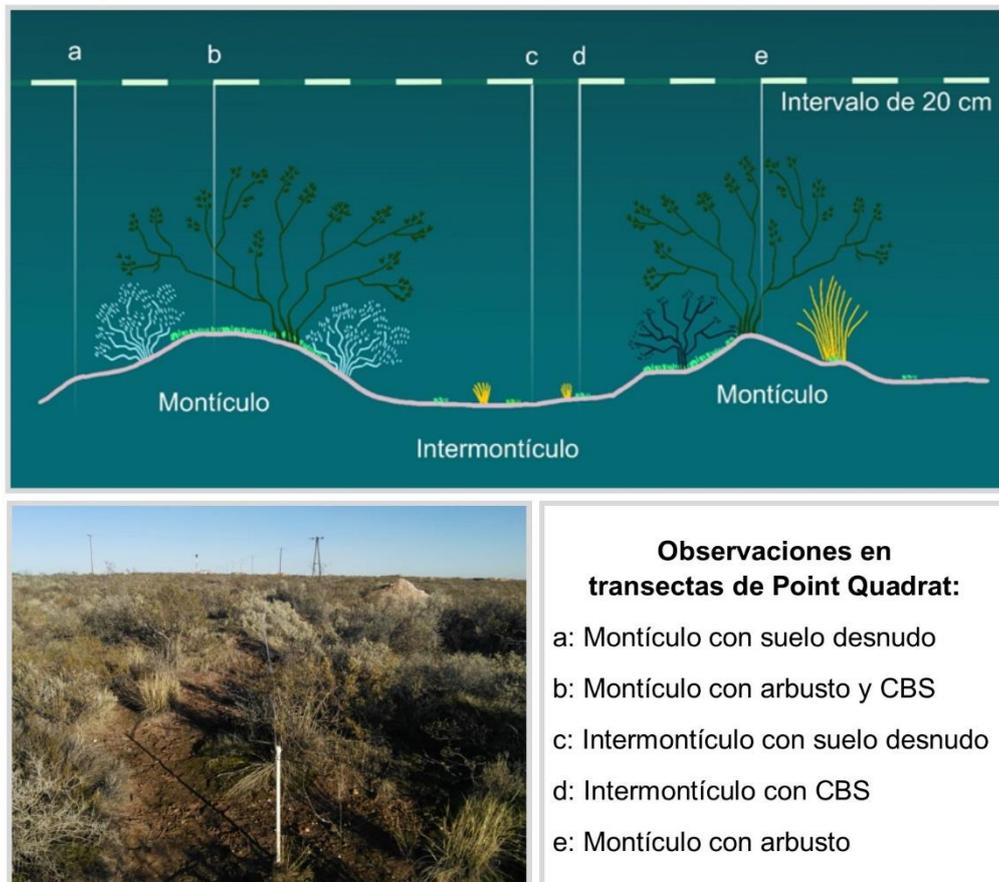


## Metodología para la Escala Local

Mediante el método Point Quadrat modificado se cuantificó la superficie de microambientes (montículos e intermontículos), el porcentaje de cobertura de la vegetación, y la proporción de suelo cubierta por la CBS en cada uno de ellos (Oliva et al., 2010; Gómez et al., 2012; Garibotti et al., 2018). Las mediciones se realizaron a lo largo de 5 transectas de 25 m de longitud, en las que, cada 20 cm se registró si el punto corresponde a montículo o intermontículo, con presencia/ausencia de vegetación aérea, discriminando la composición específica, y presencia/ausencia de costra biológica del suelo (Figura 6).

La técnica de estimar la cobertura a partir de unidades muestrales puntuales consiste en registrar la presencia/ausencia de una especie en cada uno de un conjunto de puntos ((Matteucci y Colma, 2002). La técnica se basa en el hecho de que en cada unidad puntual existen solo dos alternativas: que la especie esté ausente o esté presente. Por lo tanto, la proporción de puntos en los que la especie está presente ( $m_i$ ), derivados de un número infinito de unidades muestrales posibles ( $M_i$ ), equivale a la cobertura de dicha especie ( $x_i$ ):

$$x_i = (m_i/M_T) \times 100$$



**Figura 6:** Esquema de una transecta para la estimación de la cobertura vegetal y de CBS mediante el método de Point Quadrat modificado, con mediciones en un intervalo de 20 cm.



A los fines de describir la estructura de la comunidad vegetal se midió la longitud de intermontículos a lo largo de la transecta de 25 m, y la longitud y el ancho de montículos, de manera perpendicular. Se estimó la superficie del montículo asumiendo una forma elíptica. También se registró la altura de la vegetación en ellos.

### Metodología para la Escala de Microambientes

En las 40 réplicas utilizadas para la escala de microambiente se seleccionaron parcelas de 0,5 x 0,5 m (0,25 m<sup>2</sup>) en la que se estimó visualmente el porcentaje de cobertura total de CBS. Se tomaron muestras de suelo para medir algunas funciones del ecosistema y submuestras de CBS para su posterior análisis en el laboratorio.



**Figura 7:** Parcela de muestreo de 50 x 50 cm utilizada para estimar la cobertura de CBS conspicua en microambiente de Montículo.

### Caracterización de la costra

En cada parcela se tomó una submuestra superficial del suelo mediante la inserción de placa de Petri de 90 mm de diámetro. Estas submuestras fueron analizadas en el laboratorio para caracterizar la estructura de la comunidad de CBS, en cuanto a su composición y cobertura. Para ello, se tomaron imágenes de cada submuestra usando cámara digital, y se analizaron mediante el programa Sample Point desarrollado por USDA-ARS (Booth, Cox y Berryman, 2006). Este programa superpone una grilla de análisis de 15 x 15 puntos, y cada punto se clasifica manualmente por el operador según la presencia de uno de los principales grupos funcionales que conforman la CBS (musgos, líquenes o cianobacterias) o como suelo desnudo. A partir de estos datos se estimó



la cobertura porcentual de cada componente de la CBS. La clasificación se realizó con el soporte de microscopio estereoscópico, para poder observar los componentes microscópicos de la CBS.



Figura 8: Submuestras de suelos con CBS conspicua (arriba) e inconspicua (abajo) en placas de Petri de 90 mm de diámetro.



Figura 9: Microscopio estereoscópico utilizado para observación de las submuestras. Imagen de submuestra en la interfaz del programa SamplePoint.



## Función de la costra en el ecosistema

En cada parcela de muestreo se realizaron determinaciones para estimar las siguientes funciones del suelo:

### Protección frente a la erosión

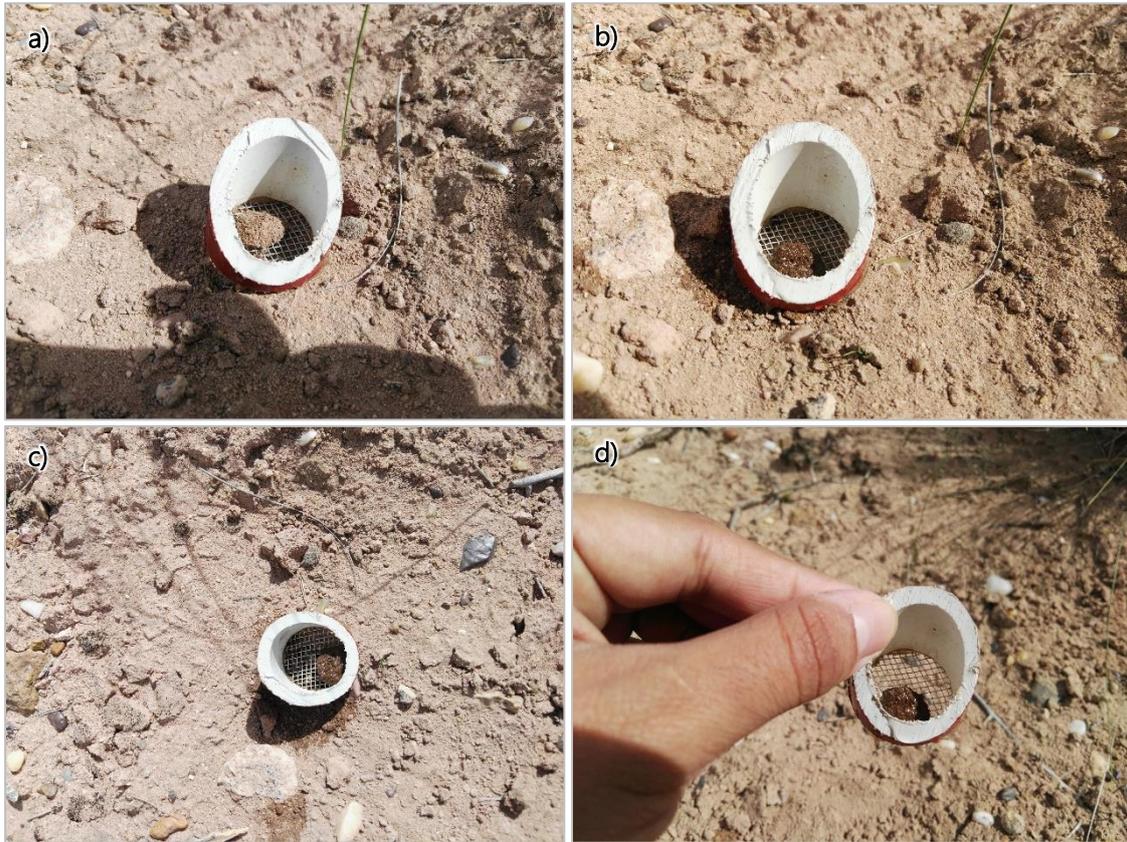
La estabilidad del suelo es una medida del grado de desarrollo estructural del suelo y la resistencia a la erosión (Herrick, Van Zee, Havstad, Burkett y Whitford, 2009. El test de estabilidad denominado Slake Test (Tongway y Hindley, 2004) mide la estabilidad del suelo cuando es expuesto a humedecimiento rápido. Para ello, durante los trabajos de campo se tomó una muestra de suelo de aproximadamente 6-8 mm de diámetro y 1 cm de profundidad utilizando una pequeña espátula, e incluyendo la cubierta de CBS si estaba presente. La muestra se colocó en un tamiz de malla aproximada de 1.5 mm que fue construido con un tubo de PVC, se sumergió en agua dulce, y se extrajo a los 5, 20 y 60 segundos. Luego de cada inmersión, se evaluó la disgregación de la muestra, y se la clasificó en distintas clases de estabilidad según el tiempo que tarda en perderse el 90% del material de los agregados (Tabla 1).

**Tabla 1:** Clases de estabilidad del suelo, definidas por Oliva y otros 2010.

Clase	Características de los agregados
0	No coherente: No se forman agregados. Ejemplo: arena
1	Muy inestable: fragmentos colapsan en menos de 5 segundos
2	Inestable: fragmentos colapsan en 5-20 segundos
3	Moderadamente estable: fragmentos colapsan en 20-60 segundos
4	Estable: los fragmentos permanecen estables más de 60 segundos



**Figura 10:** Fragmento de suelo en intermontículo con CBS inconspicua; a la derecha estado del fragmento después de 5 segundos de inmersión.



**Figura 11:** Fragmento de suelo en microambiente dominado por arbusto, con presencia de CBS.  
a) Fragmento antes de la inmersión; b) después de 5 segundos de inmersión; c) estado después de 20 segundos de inmersión; d) estado del fragmento después de 60 segundos de inmersión.

### Regulación Hídrica

En relación a la función de la CBS en la dinámica hídrica del ecosistema, en esta tesis se estimó la infiltración y la humedad del suelo.

La humedad del suelo está relacionada con la conservación del agua en el sistema. En este caso los datos se limitan a una medición puntual en la fecha de muestreo. La humedad se estimó gravimétricamente utilizando 20g de suelo que fue secado a 105 °C durante 48h.

La infiltración está relacionada con la forma en que se aprovechan las precipitaciones, sea como agua de escorrentía que redistribuye los recursos y se pierde del sistema, y/o agua que queda disponible en el suelo para ser usada por las plantas. La infiltración se estimó en cada parcela de estudio mediante el empleo de un infiltrómetro de doble anillo, con diámetro interior de 5 cm.

Se introducen en el suelo dos anillos concéntricos de acero, a una profundidad de entre 5 y 10 cm, y se vierte agua en ambos. El anillo interior se utiliza para realizar las mediciones, y el anillo exterior cumple la función de impedir que el agua del anillo interior se extienda lateralmente. La tasa de infiltración se obtiene midiendo el descenso de la lámina de líquido con ayuda de una reglilla y de un cronómetro (Martínez de Azagra y Navarro Hevia, 1996).



La velocidad de infiltración se estimó utilizando el modelo exponencial propuesto por Kostiakov (1932), el cual desarrolló de manera empírica, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$I = K \times t^n$$

I= velocidad de infiltración, en cm/h

K= factor numérico adimensional, que representa la velocidad de infiltración en cm/h durante el intervalo inicial (t=0). Es el parámetro de ajuste de los datos de campo al modelo.

n= exponente que varía de -1 a 0. Representa la tasa de cambio de la variable dependiente (I), respecto de la variable independiente (t).

t= tiempo de infiltración en minutos.

Los parámetros n y K de la ecuación de infiltración se obtienen mediante la aplicación de la ecuación de los mínimos cuadrados. La infiltración básica se define como la etapa final del proceso cuando el ingreso de agua en el suelo se hace constante o aquella etapa en que la pendiente de la curva de velocidad de infiltración es igual o menor a -0.1, aumentando así la cercanía a la pendiente asintótica con respecto a la abscisa (Sánchez, 2014).



**Figura 12:** Infiltrómetro de 5 cm de diámetro interno, utilizado para la estimación de la tasa de infiltración.

### Fertilidad del suelo

El ciclado de nutrientes es definido como el nivel de efectividad con que la materia orgánica se recicla, y determina la fertilidad del suelo (Tongway y Hindley, 2004). Para su evaluación se tomaron muestras de suelo en cada parcela de estudio empleando un sacabocados construido con un tubo de PVC de 5 cm de diámetro, el cual se insertó en el suelo hasta una profundidad de 10 cm, extrayendo el volumen de suelo. En cada punto seleccionado para el muestreo se extrajeron dos submuestras de suelo, colocadas en una misma bolsa plástica.



Como indicadores de la fertilidad del suelo se estimó la concentración de los principales macronutrientes. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Suelos del INIBIOMA, UNCo y CONICET. Las muestras se tamizaron con malla de 2 mm. El P Inorgánico se estimó mediante el método de Olsen con  $\text{NaHCO}_3$  y determinado por el método del ácido ascórbico molibdato (Kuo, 1996). El nitrógeno total (N) y el carbono orgánico (C) fueron determinados por combustión seca (Thermo Electron, FlashEA 1112). El N inorgánico fue extraído mediante KCl, determinando amonio a través del método azul-indofenol, y nitratos por reducción del Cd cuperizado (Keeney y Nelson, 1982).

En las muestras de suelo también se estimó el pH y la conductividad eléctrica, que son variables que pueden ser modificadas por el desarrollo de las CBS y afectar la dinámica de nutrientes (Delgado Baquerizo, et al, 2015). Las muestras se tamizaron con malla de 2 mm, y se secaron al aire para la medición de pH en agua y conductividad eléctrica (1:2.5 y 1:5 suelo:agua, respectivamente).

### Análisis estadístico de los datos

---

En la escala local, los datos de cobertura fueron analizados mediante el cálculo de la media y el error estándar a los fines de describir la estructura de montículos e intermontículos, CBS y cobertura específica de plantas vasculares.

Los datos de las variables a estudiar fueron analizados en los supuestos de normalidad y homocedasticidad de la varianza. Para el primero se empleó el test de Shaphiro-Wilk y Q-Q plot, mientras que para el segundo se recurrió al test de Levene.

La mayoría de las variables bajo análisis no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de los datos, por lo que fueron analizados mediante análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) de dos factores, basado en distancia Euclídea. En caso de interacción significativa entre los factores microambiente y CBS, se realizaron comparaciones *a posteriori* de a pares para todas las combinaciones de los dos factores, utilizando el mismo test F en el que está basado el PERMANOVA, y corregidas por Bonferroni. PERMANOVA es un test semi-paramétrico de diferencias significativas entre dos o más grupos basado en medidas de distancia, usando permutaciones de las observaciones (Anderson, 2005).

La estructura y función de la costra biológica también se analizó recurriendo a análisis de componentes principales (ACP), que ordena las muestras según la estructura de las comunidades de CBS (composición y cobertura), permitiendo visualizar asociaciones y patrones de cambios entre las observaciones dados por las variables bajo estudio (Balzarini, et al., 2008).

La contribución de la CBS y del microambiente a la infiltración se analizó mediante un ANOVA de dos factores, y comparación de a pares mediante la prueba de Tukey, ya que esta variable cumple con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. El ANOVA bifactorial es un modelo que



prueba la hipótesis nula donde varias muestras tienen la misma media en cada uno de dos factores, y que no existen interacciones entre ellos (Devore, 2008).

La estabilidad del suelo, al tratarse de una variable categórica, se analizó usando un modelo de regresión logística multinomial ordinal (Hegre, 2011), considerando únicamente los valores obtenidos para CBS inconspicuas, dado que el 100% de los datos de CBS conspicuas corresponden a una única clase de estabilidad.

Para el análisis estadístico de los datos se utilizaron los programas estadísticos PAST 3.24 (Hammer, Harper y Ryan, 2001), InfoStat 2018 (Di Rienzo et al., 2018) y STATISTICA 12 (StatSoft. Inc, 2014).



## 7 - RESULTADOS

### 7.1 Escala local

En el área de estudio, la superficie ocupada por montículos es de aproximadamente  $66,7 \pm 4,5$  % (Tabla 2), siendo en promedio sus dimensiones  $10,2 \text{ m}^2$  y  $1,3 \text{ m}$  en altura de la vegetación. Las dimensiones de los montículos varían desde  $<0,1 \text{ m}^2$  a unos  $57,40 \text{ m}^2$  aproximadamente, en función de la especie vegetal que le da estructura. Los más pequeños corresponden a matas de *Pappostipa spp.* o arbustos aislados de *Acantholippia seriphoides* (tomillo), mientras que los más extensos corresponden a arbustos de *Prosopis flexuosa* (alpataco).

Estos montículos están conformados por  $45,9 \pm 4,2$  % de arbustos, dominados principalmente por *Larrea divaricata* (jarilla hembra), *Larrea cuneifolia* (jarilla macho) y *Atriplex lampa* (zampa), y  $6,1 \pm 1,7$  % es la cobertura de herbáceas, incluyendo efímeras y anuales como *Schismus barbatus* y *Plantago patagonica*, y gramíneas como *Pappostipa sp.* (coirón). En algunas transectas se observan muertos en pie. En la Tabla 3 se listan las especies vasculares presentes y su cobertura específica.

La superficie de intermontículos es aproximadamente  $33,3 \pm 4,5$  %, siendo su longitud media  $1,3 \text{ m}$ , variando entre  $0,4$  y  $4 \text{ m}$ . Se observa presencia de pequeñas plantas efímeras y anuales, como *Schismus barbatus* y *Plantago patagonica*.

A ojo desnudo y en el campo, se observa que las CBS cubren aproximadamente  $38,9$  % de la superficie del suelo en el área estudiada, encontrándose  $26,4 \pm 0,8$  % en montículos y  $12,5 \pm 2,2$  % en los intermontículos. De la CBS en montículos,  $17,8 \pm 1,5$  % se encuentra por debajo de la vegetación arbustiva-herbácea, y  $8,6 \pm 2,0$  % se encuentra descubierta, tal como se observa en la Figura 13. Musgos y líquenes constituyen los grupos visibles a ojo desnudo en ambos microambientes.

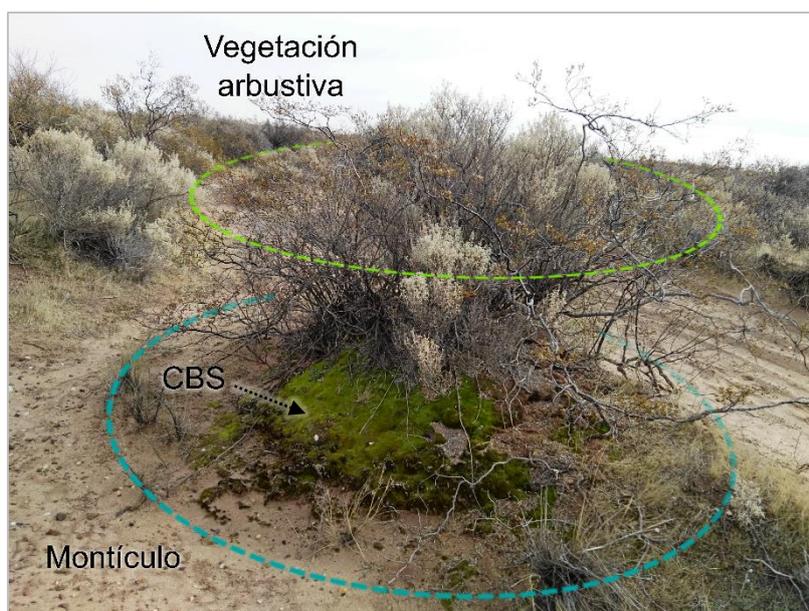
**Tabla 2:** Cobertura media porcentual (y error estándar) de la vegetación y CBS en montículos e intermontículos, según mediciones a campo realizadas a lo largo de transectas (n=5).

Microambiente		Cobertura (EE) %	
<b>Montículo</b>		66,7 (4,5)	
Vegetación	Arbustos	45,9 (4,2)	52,0 (3,5)
	Herbáceas	6,1 (1,7)	
Muerto en pie		2,1 (1,0)	
Suelo desnudo en montículos		4,0 (1,4)	
<b>CBS</b>		<b>26,4 (0,8)</b>	
<b>Intermontículo</b>		33,3 (4,5)	
Suelo desnudo		18,7 (2,7)	
Herbáceas		2,1 (0,7)	
<b>CBS</b>		<b>12,5 (2,2)</b>	



**Tabla 3:** Cobertura media porcentual (error estándar) de las especies de plantas vasculares en el área de estudio.

Especie	Cobertura (EE) %
<i>Atriplex lampa</i> (zampa)	13,8 (2,3)
<i>Larrea cuneifolia</i> (jarilla macho)	11,4 (4,8)
<i>Larrea divaricata</i> (jarilla hembra)	8,8 (2,9)
<i>Lycium chilense</i> (yaoyín)	6,4 (1,5)
<i>Prosopis flexuosa</i> (alpataco)	4,0 (2,8)
<i>Cyclolepis genistoides</i> (palo azul)	3,5 (1,2)
<i>Monttea aphylla</i> (matasebo)	1,9 (1,9)
<i>Senna aphylla</i> (pichanilla)	1,0 (0,6)
<i>Acantholippia seriphioides</i> (tomillo)	0,8 (0,4)
<i>Bougainvillea spinosa</i> (montenegro)	0,5 (0,5)
<i>Sphaeralcea medoncina</i>	0,2 (0,2)
<i>Chuquiraga erinacea</i> (chirriadera)	0,2 (0,2)
<i>Pappostipa</i> sp. (coirón)	3,8 (1,4)
Efímeras ( <i>Plantago patagonica</i> y <i>Schismus barbatus</i> )	12,0 (2,1)



**Figura 13:** Montículo de vegetación arbustiva, dominado por *Larrea divaricata* – *Atriplex lampa*, con desarrollo de CBS de musgos y en menor medida líquenes.



**Figura 14:** Montículos dominados por arbustos (*Larrea cuneifolia*, *Atriplex lampa*, *Lycium chilense*), con presencia de CBS dominada por musgos como componente más visible.

## 7.2 Características de las CBS en los microambientes estudiados

En campo se relevaron parcelas con CBS conspicuas, las que en montículos de arbustos de *Larrea divaricata* y *Larrea cuneifolia*, presentaron según estimaciones a ojo desnudo, una cobertura de  $83,0 \pm 4,3$  %, dominada por musgos. Por otro lado, las parcelas que fueron seleccionadas con CBS inconspicua, presentan una cobertura de  $1,2 \pm 0,7$  %, conformada por musgos distribuidos en forma dispersa y predominancia de suelo aparentemente desnudo, en las observaciones de campo.

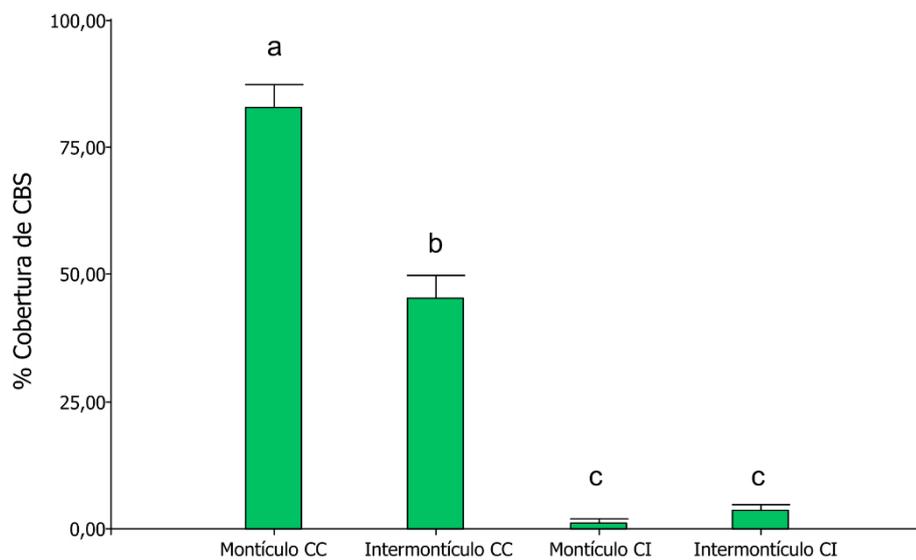
En los intermontículos, la cobertura en las parcelas con CBS conspicua es  $45,5 \pm 4,3$  %, y en su composición se observan principalmente musgos y líquenes. Las parcelas con CBS inconspicua, presentan menor cobertura que las anteriores, alcanzando un  $3,7 \pm 1,1$  %, observándose también musgos y líquenes en menor proporción.

Cuando se comparan las observaciones de cobertura en campo, mediante un análisis de la varianza no paramétrico, se evidencian diferencias significativas entre microambientes y CBS (Tabla 4). Los microambientes con CBS conspicua difieren entre sí, mientras que aquellos con CBS inconspicua no presentan diferencias significativas (Figura 15).



**Tabla 4:** Resultados de un PERMANOVA de dos factores sobre la cobertura media porcentual de CBS según relevamientos a ojo desnudo realizados en campo, evaluando diferencias entre microambientes (montículo e Intermontículo) y CBS conspicua e inconspicua (n=40).

Fuente	F	p-valor
Microambiente	31.694	0,0001
CBS	393.61	0,0001
Interacción	41.169	<b>0,0001</b>



**Figura 15:** Cobertura media porcentual de CBS en las parcelas seleccionadas en los distintos microambientes por observarse con/sin cobertura conspicua de CBS (CC y CI, respectivamente), según relevamientos a ojo desnudo realizados en el campo. (n=40). Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ , según comparaciones múltiples a posteriori de un análisis de la varianza de dos factores.

La composición de las CBS se analizó con mayor detalle a partir de la inspección bajo microscopio estereoscópico de las submuestras tomadas en caja de Petri, en los cuatro tratamientos bajo consideración. Los componentes identificados son musgos, líquenes y cianobacterias, según se ejemplifica en la Figura 16.

Lo primero que surge de este análisis es que todas las muestras presentan mayor cobertura de CBS y menor de suelo desnudo de lo que se había observado a simple vista en el campo (comparar Figuras 15 y 17). Esto es principalmente debido a la presencia de cianobacterias que se perciben a ojo desnudo como una dureza en el suelo, de color más oscuro, y bajo microscopio estereoscópico con aumento 2x se identifican como filamentos verdosos en estrecha relación con el suelo (ver Figura 16c). En efecto, las submuestras que fueron seleccionadas como representativas de CBS inconspicua, presentan aproximadamente el 50% de su superficie con cobertura de cianobacterias.



Las CBS conspicuas, en ambos microambientes están dominadas por musgos. Sin embargo, los intermontículos presentan también una alta proporción de líquenes y cianobacterias (Figura 17).



**Figura 16:** Ejemplos de composición de la CBS en submuestras de los microambientes estudiados. Vistas de (a) musgos, (b) líquenes y (c) cianobacterias observados bajo microscopio estereoscópico. Las submuestras con cobertura de cianobacterias (c) presentan una dureza de color oscuro en el suelo.

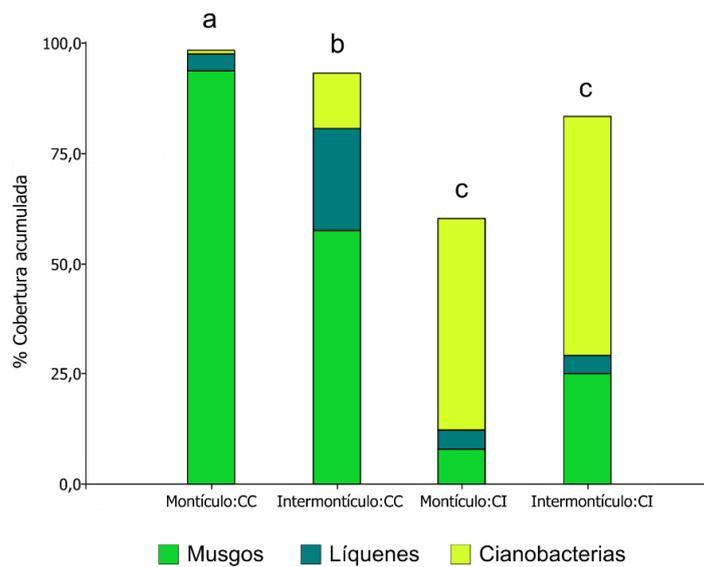
El análisis de la composición y cobertura de la CBS por medio de un análisis de varianza no paramétrico de dos factores, muestra diferencias significativas entre los distintos micrositos y entre CBS conspicuas e inconspicuas (Tabla 5). Las CBS conspicuas en ambos microambientes están dominadas por musgos, pero difieren significativamente en su estructura por la presencia en los intermontículos de una alta proporción de líquenes y cianobacterias (Figura 17). Las CBS inconspicuas no presentan diferencias significativas según el tipo de microambiente, estando ambas dominadas por cianobacterias. Sin embargo, las CBS inconspicuas en los intermontículos



presentan una proporción mayor de musgos que en los montículos, y en ambas la cobertura de líquenes es relativamente baja (Figura 17).

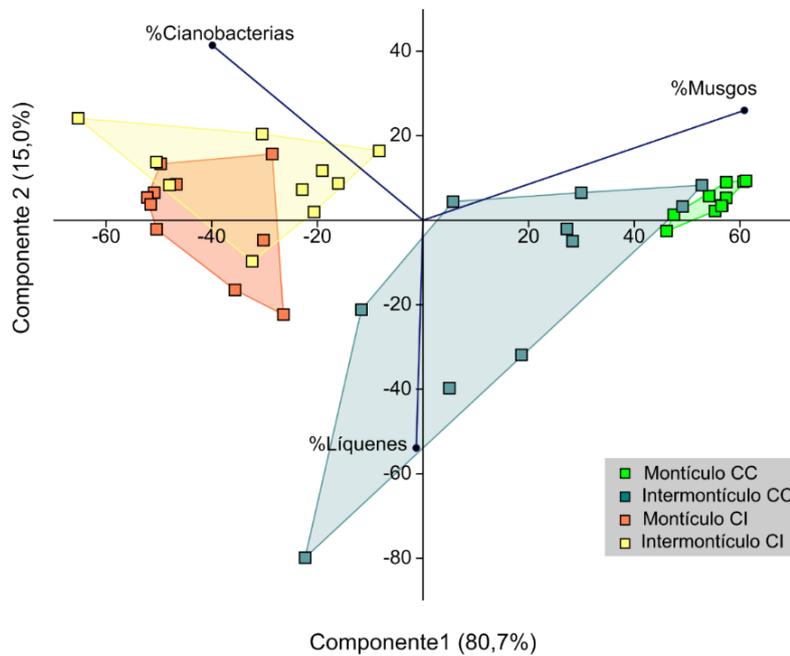
**Tabla 5:** Resultados de PERMANOVA de dos factores sobre la composición y cobertura de los componentes de las CBS (musgos, líquenes y cianobacterias), evaluando diferencias entre microambientes (montículo e Intermontículo) y CBS conspicua e inconspicua (n=40).

Fuente	F	p-valor
Microambiente	4,124	0,0309
CBS	73,770	0,0001
Interacción	12,105	<b>0,0006</b>



**Figura 17:** Estructura de las CBS en cuanto a su composición y cobertura media porcentual de musgos, líquenes y cianobacterias, en los microambientes montículos e intermontículos con CBS conspicua (CC) o inconspicua (CI) (n= 40). Letras distintas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en la estructura de las comunidades, según comparaciones múltiples a posteriori de un análisis de varianza de dos factores.

El análisis multivariado de ordenación de la composición y cobertura de las CBS explica 80,7 % de la variabilidad de los datos a lo largo del primer eje, mostrando la separación de las muestras correspondientes a microambientes con CBS conspicuas, mientras que en aquellos con CBS inconspicua no se observa una separación evidente entre los microambientes. Las CBS conspicuas se caracterizan por una correlación positiva con la cobertura de musgos, mientras que las inconspicuas presentan una mayor cobertura de cianobacterias.



**Figura 18:** Análisis de componentes principales de la cobertura y composición de las CBSs en micrositios en montículos e intermontículos para CBS conspicuas e inconspicuas a ojo desnudo (CC y CI, respectivamente).

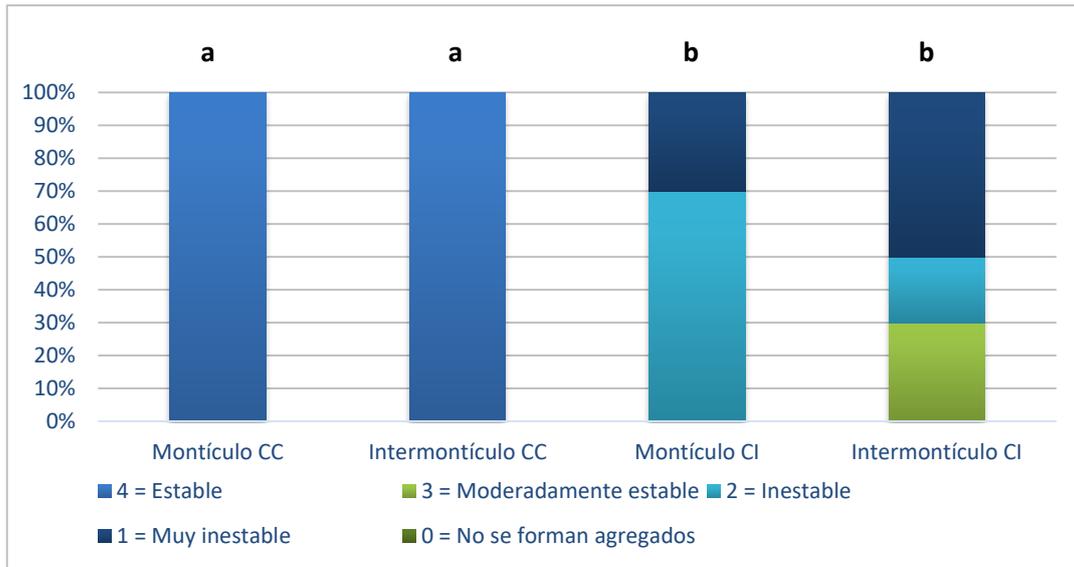
### 7.3 Función del Ecosistema

#### Protección frente a la erosión

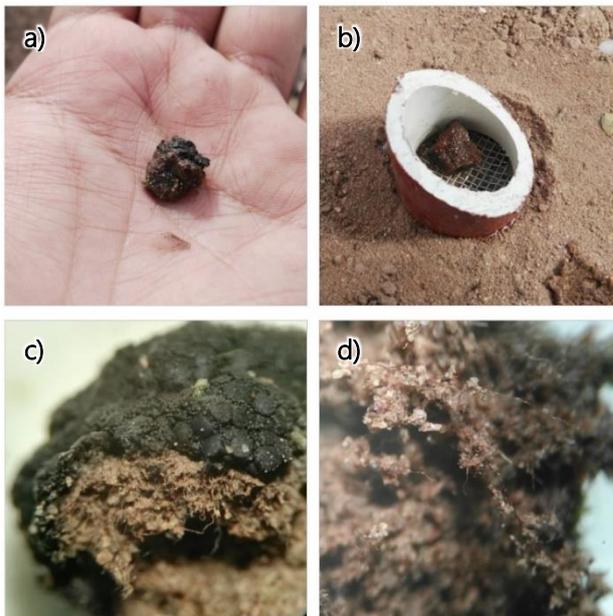
La estabilidad del suelo muestra diferencias significativas entre los tratamientos con CBS conspicua e inconspicua (Figura 19). La totalidad de las parcelas con CBS conspicua presentaron la superficie del suelo estable en ambos microambientes estudiados. Por el contrario, en las parcelas con CBS inconspicua, la superficie del suelo es muy inestable a inestable en los montículos, y muy inestable a moderadamente estable en los intermonículos. No existen diferencias significativas entre micrositios, con CBS inconspicua al compararse mediante ANOVA con distribución ordinal multinomial (Tabla 6). En las muestras de superficie de suelo estable se observó la presencia de rizoides de musgos y rizinas de líquenes, que probablemente contribuyen en mantener las partículas de suelo fuertemente unidas.

**Tabla 6:** Resultados del ANOVA con distribución ordinal multinomial, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermonículo) y la presencia de CBS inconspicuas sobre la clase de estabilidad.

Fuente	Clase de estabilidad	
	$\chi^2$	p-valor
Microambiente	0.955753	0.328259



**Figura 19:** Clases de estabilidad del suelo observadas en micrositios en montículos e intermontículos para CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente). Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ .



**Figura 20:** Fragmentos estables de suelo con presencia de (a) líquenes y (b) musgos, después de 60 segundos de inmersión en agua. En las observaciones bajo microscopio estereoscópico se identifica la presencia de (c) rizinas de líquenes y (d) rizoides de musgos, en estrecha relación con el suelo.

### Regulación hídrica

El análisis conjunto de los valores de infiltración y humedad del suelo muestra diferencias significativas entre los micrositios, mientras que no hay diferencias significativas entre parcelas con presencia de CBS conspicuas o inconspicuas (Tabla 7).

La infiltración base está condicionada principalmente por el microambiente (Tabla 8), siendo mayor en montículos, en comparación con intermontículos. Si bien no se observan diferencias significativas entre las parcelas con CBS conspicua e inconspicua, en general la infiltración fue mayor en esta última (Figura 21).



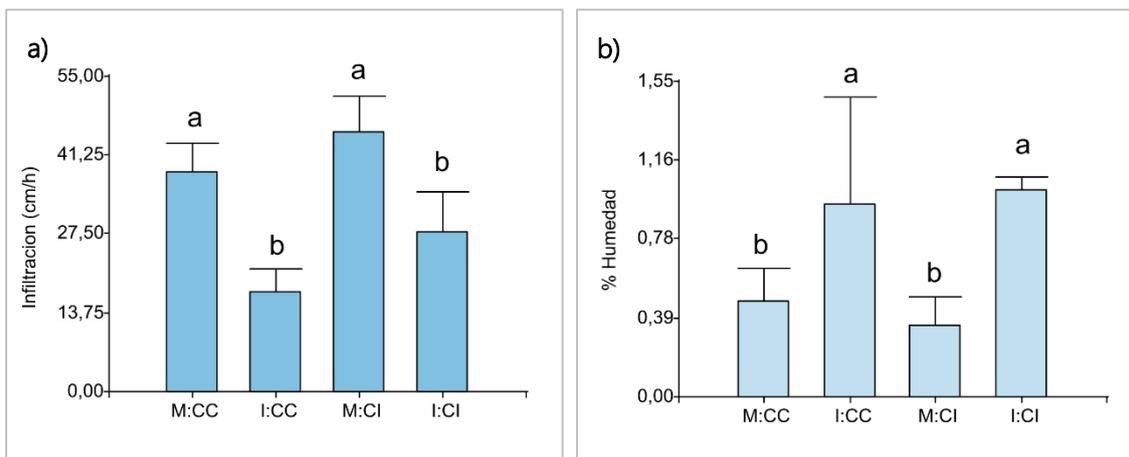
La humedad relativa en las muestras de suelo es muy baja en todos los microambientes, siendo en promedio menor al 1,5%. La mayor humedad relativa se presenta en los microambientes de intermontículos en comparación con los montículos de vegetación.

**Tabla 7:** Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y presencia de CBS (CBS conspicua e inconspicua) sobre la regulación hídrica. p-valor <0,05 se indica en negrita.

Fuente	Regulación hídrica	
	F	p
Microambiente	11,283	<b>0,0021</b>
CBS	2,3437	0,1345
Interacción	0,08684	0,7699

**Tabla 8:** Resultados del análisis de la varianza de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y presencia de CBS (CBS conspicua e inconspicua) sobre la infiltración base (cm/h) y Humedad (%). p-valor <0,05 se indica en negrita.

Fuente	Infiltración base (cm/h)		Humedad (%)	
	F	p	F	p
Microambiente	11,3	<b>0,0018</b>	4,1005	<b>0,0275</b>
CBS	2,35	0,1341	0,008	0,947
Interacción	0,087	0,7699	0,112	0,8144



**Figura 21:** Valores de (a) tasa de infiltración base (cm/h) y (b) % de humedad, en micrositios, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) para CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente). Letras distintas indican diferencias significativas  $p < 0,05$ , según comparaciones múltiples a posteriori de un análisis de varianza de dos factores.



## Fertilidad del suelo

El análisis de varianza multivariado de los datos de la concentración de nutrientes es significativo para el factor CBS (Tabla 9), indicando la importancia de estas comunidades determinando la dinámica de nutrientes. Sin embargo, el análisis por separado del contenido de nitrógeno presenta diferencias significativas entre los microambientes, pero no según el tipo de CBS (Tabla 10). El contenido de nitrógeno total es aproximadamente 1,3 veces mayor en los montículos que en los intermontículos (ver Figura 22, a). La concentración de nitratos ( $\text{NO}_3^-$ ) es relativamente baja en todos los tratamientos estudiados, exceptuando una concentración significativamente mayor en los suelos con CBS inconspicua en montículos (Tabla 10, Figura 22d). La concentración de amonio no difiere significativamente entre microambientes y presencia de CBS (Tabla 10, Figura 22e).

El carbono total en el suelo está determinado por la presencia de CBS (Tabla 10), siendo significativamente mayor en las parcelas con CBS conspicuas a comparación de las parcelas con CBS inconspicua. Las CBS conspicuas tienen 1,2 y 1,3 veces mayor concentración de C que las CBS inconspicuas en los montículos y los intermontículos, respectivamente. Los valores más bajos se encuentran en los intermontículos con CBS inconspicua (Figura 22b).

La concentración de fósforo inorgánico en el suelo difiere significativamente según la presencia de CBS (Tabla 10), siendo mayor la concentración en las parcelas con CBS inconspicua que en parcelas con CBS conspicua (Figura 22d).

El pH no presenta diferencias significativas, cuando se evalúa el efecto del microambiente y la presencia de CBS (Tabla 11), siendo alcalino en todos los microambientes sin distinción. La conductividad eléctrica difiere significativamente, siendo mayor en montículos con CBS inconspicua. El suelo se clasifica como no salino ( $< 750 \mu\text{Sv/cm}$  según FAO 2009) en todos los microambientes.

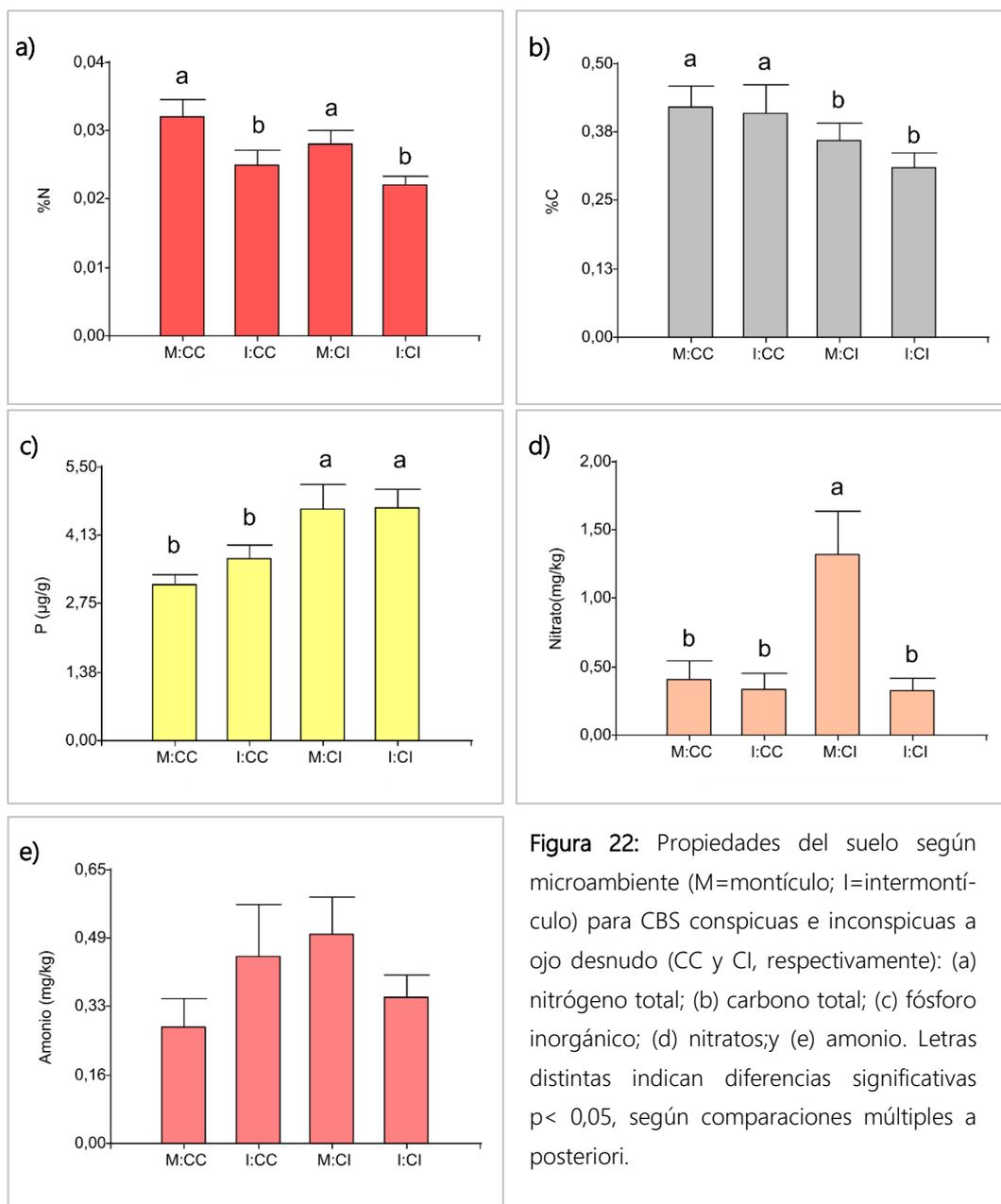
**Tabla 9:** Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y presencia de CBS (CBS conspicua e inconspicua) sobre el ciclado de nutrientes. p-valor  $< 0,05$  se indica en negrita.

Fuente	Regulación hídrica	
	F	p
Microambiente	2,0548	0,1364
CBS	10,518	<b>0,0003</b>
Interacción	1,7222	0,1836



**Tabla 10:** Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Intermontículo) y la presencia de CBS (conspicua e inconspicua) sobre el contenido de nitrógeno total, carbono total, fósforo inorgánico amonio y nitratos en el suelo (n=40). p-valor <0,05 se indica en negrita.

Fuente	% N		% C		P inorgánico (µg/g)		Amonio (mg/kg)		Nitratos (mg/kg)	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Microambiente	9,9412	<b>0,0032</b>	0,6022	0,4084	0,5834	0,4661	0,0147	0,9032	7,6964	0,006
CBS	2,8824	0,0796	4,2825	<b>0,0488</b>	12,58	<b>0,0007</b>	0,5059	0,4891	5,6135	0,0223
Interacción	0,0588	0,685	0,2677	0,5473	0,4542	0,5049	3,3605	0,0717	5,8909	<b>0,0195</b>

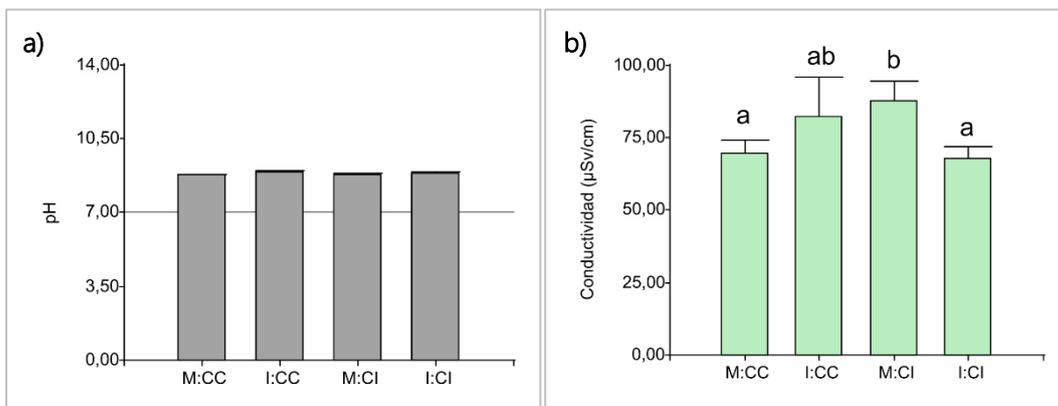


**Figura 22:** Propiedades del suelo según microambiente (M=montículo; I=intermontículo) para CBS conspicuas e inconspicuas a ojo desnudo (CC y CI, respectivamente): (a) nitrógeno total; (b) carbono total; (c) fósforo inorgánico; (d) nitratos; y (e) amonio. Letras distintas indican diferencias significativas p < 0,05, según comparaciones múltiples a posteriori.



**Tabla 11:** Resultados del PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente (Montículo e Inter montículo) y la presencia de CBS (conspicua e inconspicua) sobre el pH y conductividad eléctrica ( $\mu\text{Sv/cm}$ ) ( $n=40$ ). p-valor  $<0,05$  se indica en negrita.

Fuente	pH		Conductividad eléctrica ( $\mu\text{Sv/cm}$ )	
	F	p	F	p
Microambiente	3,5023	0,0563	0,22504	0,6963
CBS	0,077689	0,822	0,050609	0,8562
Interacción	0,35673	0,602	4,0205	<b>0,0355</b>



**Figura 23:** Propiedades del suelo: (a) pH y (b) conductividad eléctrica ( $\mu\text{Sv/cm}$ ) según microambiente (M=montículo; I=intermontículo) para CBS conspicuas e inconspicuas a ojo desnudo (CC y CI, respectivamente).



---

## 8 - DISCUSIÓN

---

### 8.1 La CBS como un componente estructural del ecosistema

---

El área de estudio en la Provincia de Neuquén presenta vegetación típica del Monte Austral, dominada por vegetación vascular de arbustos, dispuestos en montículos, alcanzando una cobertura aproximada de 66,3 % (Tabla 2). La dinámica de esta región biogeográfica ha sido descrita clásicamente por el modelo de fuente-sumidero, con preponderancia funcional dada a los parches de vegetación vascular, por su rol reteniendo recursos tales como el agua y los nutrientes, los que son utilizados para la producción de un pulso de productividad y mineralización de nutrientes (Noy-Meir, 1973; Schlesinger, Raikes, Hartley y Cross, 1996). Sin embargo, el presente estudio muestra que las CBS constituye un componente estructural importante del sistema, desarrollando una cobertura conspicua (visible en campo) de aproximadamente 38,9 % (Tabla 2) y observándose en laboratorio, bajo microscopio estereoscópico, que su cobertura es aún mayor, debido a que gran proporción de los componentes son inconspicuos, mayoritariamente cianobacterias que no se reconocen a ojo desnudo, en el campo, al menos durante el período climático seco estudiado (Figura 15 y Figura 16c). Así, la cobertura de CBS en el área estudiada es muy superior a la encontrada en algunos sectores del Monte Central de Mendoza y San Luis (Navas Romero 2019, Garibotti et al. 2018, Tabeni et al. 2014), y del Monte Austral Patagónico (Bertiller et al. 2011, Velasco Ayuso et al. 2020).

Las CBS se distribuyen en el área de estudio tanto en los montículos con vegetación como en los intermontículos, representando por lo tanto un componente importante en toda la superficie del suelo (Tabla 2). Es importante mencionar que los musgos, considerados componentes tardíos del proceso de sucesión, se encontraron en ambos micrositios (Figura 17). Esto puede deberse a la ausencia de presión de pastoreo y otros disturbios en el área de estudio. En efecto, Velasco Ayuso et al. (2020) demostraron que el disturbio intensivo creado por el pastoreo ha producido fuertes alteraciones en las CBS, reduciendo su biomasa, cobertura y riqueza de especies en distintas regiones de la Patagonia. En estudios llevados a cabo en áreas protegidas del Monte Central, también se observa una menor cobertura de CBS en los espacios expuestos, en los que crecen líquenes y cianobacterias, pero no musgos, por lo que podrían ser comunidades en estadios iniciales de sucesión, luego de haberse removido el disturbio del ganado (Gomez et al., 2012; García, Aranibar y Pietrasiak, 2015; Garibotti, et al., 2018).

Sin embargo, la composición de las CBS varía entre micrositios, estando formadas casi exclusivamente por musgos en los montículos de *Larrea sp.*, mientras que en los intermontículos las comunidades son mixtas, con desarrollo de musgos, líquenes y cianobacterias. La dominancia de musgos debajo de las copas de los arbustos puede deberse a que su crecimiento se ve beneficiado por condiciones microclimáticas amortiguadas (ej. humedad y temperatura) y mayor fertilidad, así como también protección de la radiación solar (Bowker, Belnap, Davidson y Goldstein, 2006; Bowker, Belnap y Miller, 2006). Estas condiciones favorables para el desarrollo de musgos pueden haber permitido su dominancia, excluyendo competitivamente a otros componentes tales



como los líquenes, cuyo crecimiento más lento y forma de crecimiento apretada al suelo los pone en desventaja competitiva frente a los musgos (Ochoa Hueso, et al., 2011). La acumulación de mantillo también puede ser un factor desfavorable para el desarrollo de los líquenes en ambientes áridos y semiáridos (Maestre, Escudero, Martinez, Guerrero y Rubio, 2005). En cambio, las condiciones climáticas en los espacios abiertos, tal como los intermontículos, son generalmente más variables, lo que puede haber favorecido la coexistencia de los distintos componentes de la CBS formando comunidades mixtas de musgos, líquenes y cianobacterias. El mayor desarrollo de líquenes y cianobacterias en intermontículos puede estar relacionado con su capacidad para resistir los efectos de altos niveles de radiación, así como también mayor desecación y temperaturas extremas (Rosentreter, Eldridge, Westberg, Williams y Grube, 2016). Además, muchas especies de líquenes y cianobacterias tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, pudiendo entonces desarrollarse en suelos empobrecidos en nutrientes, como son generalmente los interespacios (Bowker, Belnap, Davidson y Goldstein, 2006; Barger, Weber, Garcia-Pichel, Zaady y Belnap, 2016).

## 8.2 La CBS como componente funcional del ecosistema

---

Los resultados de este estudio también muestran que las CBS contribuyen significativamente al funcionamiento del ecosistema tanto en los montículos vegetados como en los espacios de intermontículos, teniendo un rol importante en la estabilización superficial de los suelos y en la dinámica de nutrientes en el suelo, particularmente C y P. Por el contrario, las plantas vasculares dominan la regulación de la infiltración y la concentración de nitrógeno total en el suelo.

En ambos micrositios estudiados, es evidente la importante función que cumplen las CBS conspicuas determinando la estabilidad superficial del suelo (Figura 19). Se observa bajo microscopio estereoscópico la influencia de rizoides de musgos y rizinas de líquenes (Figura 20), que probablemente actúan manteniendo las partículas de suelo fuertemente unidas, y dando estructura a los agregados del suelo (Chaudhary, et al., 2009). De esta manera la CBS contribuye en la resistencia del suelo frente a eventos de estrés agudos, provocados por el viento o el agua (Belnap & Büdel, 2016). Al mismo tiempo, los musgos y líquenes proveen de protección frente al impacto de gotas de lluvia, reduciendo la velocidad con la que el agua llega al suelo, y por consiguiente su efecto erosivo (Zhao, Qin, Weber y Xu, 2014; Eldridge D. J., 2001; Belnap, 2006). En cambio, la estabilidad superficial del suelo es significativamente menor en presencia de CBS inconspicuas, formadas principalmente por cianobacterias y una proporción relativamente alta de suelo desnudo, y por ende siendo suelos más vulnerables a la acción de factores erosivos. La ausencia de diferencias significativas en la estabilidad entre los micrositios vegetados y los intermontículos indica que la función de las CBS estabilizando la superficie del suelo es comparativamente más importante que la dada por la presencia de vegetación vascular (Figura 19), de acuerdo con Garibotti et al. (2018) que concluyó que estas comunidades pueden sustituir la función de las plantas en los interespacios o en ambientes con baja cobertura de vegetación vascular. Sin embargo, no podemos dejar de mencionar que probablemente las plantas vasculares



tienen un efecto positivo en la estabilización subsuperficial de los suelos (Chaudhary et al. 2009), lo que promueve la formación de los intermontículos que caracterizan el paisaje del área estudiada.

Respecto a la regulación hídrica, la infiltración en el área de estudio está principalmente determinada por diferencias a nivel de micrositio, siendo mayor en los montículos vegetados por arbustos de *Larrea cuneifolia* y *Larrea divaricata*, en comparación con los intermontículos y no significativas las diferencias dadas por la presencia/ausencia de CBS conspicuas (Figura 21a, Tabla 8). Esto coincide con los resultados obtenidos por Garibotti et al. (2018) en una región del Monte en el Parque Nacional Sierra de las Quijadas, San Luis, y podría relacionarse con una mayor porosidad del suelo y macroporosidad generada por el sistema radicular de los arbustos, lo que favorece los flujos preferenciales del agua (Tongway y Ludwig, 1994; Aguiar y Sala, 1999; Rossi, 2014). Sin embargo, posiblemente debido a la textura arenosa del suelo en el área de estudio, la tasa de infiltración es mucho mayor que la reportada por Garibotti et al. (2018) en suelos con mayor proporción de arcillas. Es interesante, que si bien no se observaron diferencias significativas según la presencia de CBS conspicua o inconspicua, en ambos micrositios estudiados, la tasa de infiltración base es relativamente menor en presencia de CBS conspicua (Figura 21a). Esto sugiere que la CBS, al formar una asociación íntima con las partículas de la superficie del suelo, puede producir la obstrucción parcial o completa de muchos de los poros conductores en la superficie (Eldridge y Greene, 1994). En particular, las tasas de infiltración más bajas se encontraron en los intermontículos con CBS conspicuas, coincidente con CBS de composición mixta, incluyendo mayor cobertura de líquenes. Según Chamizo et al. (2016) algunos líquenes tienen superficies hidrofóbicas que reducen la infiltración. Es decir, en el área de estudio, en donde la textura arenosa de los suelos es conducente a una rápida infiltración, la presencia de CBS ejercería un efecto negativo, especialmente en los intermontículos. La humedad del suelo, al igual que la infiltración, depende del tipo de microambiente (Tabla 8), pero a diferencia de esta, la mayor humedad se encuentra en el microambiente intermontículos (Figura 21b). La menor humedad en montículos puede estar relacionada a la mayor tasa de infiltración que implicaría una mayor retención de agua en profundidad y el uso del recurso por parte de la vegetación vascular con raíces profundas. Sin embargo, la medición del contenido de humedad fue realizada en un momento de escasas precipitaciones, por lo que se recomienda realizar mediciones en periodos más húmedos.

En el área de estudio, la vegetación y las CBS tienen, aparentemente, efectos diferenciales en la fertilidad del suelo. La concentración de nitrógeno total está relacionada a la presencia de montículos con vegetación de arbustos, los que actúan como islas de fertilidad probablemente por la acumulación de mantillo y sedimentos ricos en nitrógeno (Schlesinger, Raikes, Hartley y Cross, 1996). Sin embargo, las CBS no influyen en la concentración de nitrógeno total (Figura 22a; Tabla 10). Resultados similares fueron obtenidos por Navas Romero (2019), en el ambiente del Monte en las provincias de Mendoza y San Juan, pero contrastan con los obtenidos por Garibotti et al (2018) para un área del Monte en la que la estructura de la vegetación es abierta y no forma montículos, y en este caso los autores encontraron preponderancia de las CBS por sobre las plantas vasculares determinando parches ricos en N total.



El N inorgánico (nitrato y amonio) mostró pocas diferencias entre micrositios y según la presencia/ausencia de CBS conspicuas, exceptuando los nitratos que se encontraron en mayor concentración en los montículos con CBS inconspicuas (Figura 22c, Tabla 10). Esto último podría deberse a una mayor fijación de N o menor captación por parte de las plantas vasculares y las propias CBS. Sin embargo, debemos destacar que la concentración de N inorgánico depende principalmente de su fijación y los procesos de transformación llevados a cabo por microorganismos. Dado que el presente estudio se realizó durante un periodo de escasas precipitaciones, siendo la humedad del suelo muy baja (Figura 23b), es de esperar que la actividad microbiana haya sido escasa y, por ende, no puede considerarse que los resultados presentados sean representativos de la dinámica de N en el área de estudio. Sin duda, el análisis de la dinámica de las formas inorgánicas del N requiere más estudios en períodos húmedos que favorezcan la mayor actividad microbiana.

Las CBS tienen una función importante en la distribución de C en el área de estudio (Figura 22b, Tabla 10), sugiriendo la importancia de muchos de sus componentes en su rol como productores primarios, principalmente de musgos y líquenes que dominan las CBS conspicuas. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Chamizo et al. (2012), y actualmente se considera que las CBS fijan cantidades considerables de C a nivel global, siendo el aporte mayor en CBS dominadas por musgos y líquenes que en aquellas con dominancia de cianobacterias (Reed, Delgado-Baquerizo y Ferrenberg, 2019). Los resultados del presente estudio también muestran que las CBS tienen un rol preponderante por sobre las plantas vasculares en la distribución de la concentración del fósforo en el suelo, siendo mayor la concentración en las CBS inconspicuas que en las CBS conspicuas (Figura 22c). Esto es concordante con los resultados obtenidos por Navas Romero (2019), pero opuesto a los resultados de Garibotti et al. (2018), ambos en áreas del Monte Central. Si bien, los líquenes en general favorecen una mayor disponibilidad de P debido a la producción de metabolitos que actúan en la meteorización de este mineral, también podría ser que la menor concentración de P en los microambientes con CBS conspicua se deba al uso de este nutriente por parte de musgos y líquenes, y su conversión a formas orgánicas no disponibles (Bowker, et al., 2006). Por lo tanto, dado que su disponibilidad depende ampliamente de la actividad biológica, y teniendo en cuenta que el presente estudio se realizó en un período de baja humedad, al igual que para el caso de las formas inorgánicas de N, deberán realizarse más estudios considerando la variabilidad temporal en la dinámica de este nutriente.



---

## 9 - CONCLUSIONES

---

El ambiente estudiado presenta la estructura característica de las zonas áridas, conformada por montículos con vegetación vascular, dominados por *Larrea spp.* y *Atriplex lampa*, alternados con intermontículos. Estos espacios abiertos entre montículos, a simple vista se presumen “vacíos” o “desnudos”. Sin embargo, se encontró que gran parte del suelo se encuentra cubierto por CBS, constituida por organismos conspicuos como musgos y líquenes, y otros menos visibles, pero igual de importantes como son las cianobacterias.

La CBS aporta ampliamente a la estructura del sistema estudiado, asociándose a la vegetación vascular y ocupando también los intermontículos. Se observó que los musgos se desarrollan principalmente bajo arbustos, donde encuentran un microambiente óptimo para su desarrollo, pero al mismo tiempo colonizan los espacios abiertos, junto con líquenes y cianobacterias. La presencia de musgos en intermontículos puede indicar la ausencia de agentes de disturbio en la zona, como la presión de pastoreo.

Junto con la vegetación vascular, la CBS contribuye al funcionamiento del ecosistema. Es importante el rol de la costra en la estabilización del suelo, sobre todo en los intermontículos, desprovistos de la protección de la vegetación vascular. En ambos microambientes los componentes conspicuos de la costra (musgos y líquenes) sostienen el suelo mediante sus estructuras de anclaje, lo que aumenta la resistencia frente a los procesos erosivos del viento y del agua. A su vez, la CBS participa activamente en el ciclado de nutrientes como el carbono y el fósforo, contribuyendo a la fertilidad del suelo. Por otro lado, los montículos controlan la dinámica del agua, al favorecer la infiltración, y la concentración de nitrógeno. Es necesario señalar, que las mediciones en relación al ciclado de los nutrientes fueron realizadas en un periodo de baja humedad en el suelo, por lo tanto, la actividad de los organismos de la CBS es también baja. Se recomienda realizar mediciones en periodos de mayores precipitaciones para obtener resultados comparativos con periodos secos.

Esta tesis contribuye al conocimiento de la CBS en el Monte Austral de la provincia de Neuquén, como una primera aproximación, puesto que no existen investigaciones previas sobre la temática en esta región. Es necesario profundizar en el conocimiento de los componentes de la CBS en la región, para conocer la contribución de las distintas especies al funcionamiento del ecosistema.

Los organismos de la costra, al no ser fácilmente observables en campo, muchas veces son pasados por alto en los Estudios Ambientales y de biodiversidad; sin embargo, se ha demostrado que constituyen un elemento clave en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos.

El monitoreo de la CBS como indicadora de la salud del ecosistema permitirá conocer el avance de los procesos de degradación que conducen a la desertificación, y tomar decisiones en respuesta a estas problemáticas. En el Monte Austral Neuquino coexisten actividades ganaderas con explotación hidrocarburífera y de áridos, así como también usos recreativos como senderismo,



ciclismo y motocross (en zonas periurbanas), que afectan notablemente a la superficie del suelo. Resulta necesario conservar la CBS junto con la vegetación vascular de las zonas áridas en la región, ya que aumentan considerablemente la calidad del suelo, al proveer estabilidad y fertilidad. Estas contribuciones de la CBS al ecosistema, así como también la capacidad de retener y favorecer la germinación de semillas, convierte a estos organismos en componentes clave para la aplicación de técnicas de restauración ecológica de los ambientes degradados.



---

## 10 - BIBLIOGRAFÍA

---

- Abraham, E. M., Corso, M. L., & Maccagno, P. (2011). Tierras secas y desertificación en Argentina. En FAO, *Evaluación de la desertificación en Argentina. Resultados del Proyecto LADA/FAO* (págs. 13-64). Ciudad de Buenos Aires: Gráfica Latina.
- Abraham, E., del Valle, H. F., Roig, F., Torres, L., Ares, J. O., Coronato, F., & Godagnone, R. (2009). Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments*, *73*, 144-153. doi:10.1016/j.jaridenv.2008.09.028
- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, *14*(7), 273-277. Obtenido de [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01612-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01612-2)
- Anderson, M. J. (2005). *PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance*. University of Auckland, New Zealand, Department of Statistics.
- Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A., & Robledo, C. W. (2008). *InfoStat Manual del Usuario*. Córdoba, Argentina: Editorial Brujas.
- Barger, N. N., Weber, B., Garcia-Pichel, F., Zaady, E., & Belnap, J. (2016). Patterns and Controls on Nitrogen Cycling of Biological Soil Crusts. En B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap, *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (págs. 257-285). Springer.
- Belnap, J. (1992). Potencial role of cryptobiotic soil crust in semiarid rangelands. *Symposium on Ecology, Management, and Restoration of Intermountain Annual Rangelands*, (págs. 179-185). Boise.
- Belnap, J. (2003). The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *1*, 181-189. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0181:TWAYFD]2.0.CO;2
- Belnap, J. (2006). The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes*, *20*, 3159-3178. Obtenido de [http://refhub.elsevier.com/S0016-7061\(16\)30904-1/rf0010](http://refhub.elsevier.com/S0016-7061(16)30904-1/rf0010)
- Belnap, J. (2011). Biological phosphorus cycling in dryland regions. En E. Bunemann, A. Oberson, & E. Frossard, *Phosphorus in Action, Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling* (págs. 371-406). Berlin: Springer. doi:10.1007/978-3-642-15271-9\_15
- Belnap, J., & Büdel, B. (2016). Biological Soil Crusts as Soil Stabilizers. En B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap, *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (págs. 305-320). Springer.
- Belnap, J., Büdel, B., & Lange, O. L. (2003). Biological Soil Crusts: Characteristics and Distribution. En J. Belnap, & O. L. Lange, *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (págs. 3-30). New York: Springer.



- Belnap, J., Webb, R. H., Miller, M. E., Miller, D. M., DeFalco, L. A., Medica, P. A., . . . Bedford, D. (2008). *Monitoring Ecosystem Quality and Function in Arid Settings of the Mojave Desert*. U.S. Geological Survey Scientific Investigation. Obtenido de <http://pubs.usgs.gov/sir/2008/5064/>
- Belnap, J., Weber, B., & Büdel, B. (2016). Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands. En J. Belnap, B. Weber, & B. Büdel, *Biological Soil Crusts: an Organizing Principle in Drylands* (págs. 3-13). Springer. doi:10.1007/978-3-319-30214-0
- Bertiller, M. B., Marone, L., Baldi, R., & Ares, J. O. (2009). Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments*, *73*, 212–221. doi:10.1016/j.jaridenv.2007.08.008
- Bertiller, M., & Ares, J. (2011). Does sheep selectivity along grazing paths negatively affect biological crusts and soil seed banks in arid shrublands? A case study in the Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Environmental Management*, *92*(8), 2091-2096. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.03.027>
- Bisigato, A. J., Villagra, P. E., Ares, J. O., & Rossi, B. E. (2009). Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments*, *73*, 182-191. doi:10.1016/j.jaridenv.2008.09.001
- Booth, D. T., Cox, S. E., & Berryman, R. E. (2006). Point sampling digital imagery with 'SAMPLEPOINT'. *Environmental Monitoring and Assessment*, *123*, 97-108. doi:10.1007/s10661-005-9164-7
- Bowker, M. A., Belnap, J., & Miller, M. E. (2006). Spatial Modeling of Biological Soil Crusts to Support Rangeland Assessment and Monitoring. *Rangeland Ecology & Management*, *59*, 519-529. Obtenido de <https://doi.org/10.2111/05-179R1.1>
- Bowker, M. A., Belnap, J., Büdel, B., Sannier, C., Pietrasiak, N., Eldridge, D. J., & Rivera-Aguilar, V. (2016). Controls on Distribution Patterns of Biological Soil Crusts at Micro- to Global Scales. En B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap, *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (págs. 173-197). Springer. doi:10.1007/978-3-319-30214-0\_10
- Bowker, M. A., Belnap, J., Davidson, D. W., & Goldstein, H. (2006). Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology*, 152-163. Obtenido de <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01122.x>
- Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T., & Eldridge, D. J. (2018). Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant Soil*, *429*, 1-7. Obtenido de <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>
- Bran, D., Ayesa, J., & Lopez, C. (2002). *Áreas Ecológicas de Neuquén*. Laboratorio de Teledetección-SIG, INTA EEA Bariloche.



- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O., & Gómez, D. A. (1999). *Eco-regiones de la Argentina*. APN- PRODIA. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. Presidencia de la Nación, Buenos Aires.
- Calabrese, G. M., Rovere, A. E., & Zeberio, J. M. (2013). Costras biológicas en sitios de monte con diferentes niveles de perturbación. En D. R. Perez, A. E. Rovere, & M. E. Rodriguez Araujo, *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina* (Primera ed., págs. 112-120). Buenos Aires: Vázquez Mazzini Editores.
- Castillo-Monroy, A. P., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Rodríguez-Echeverría, S., Martínez, I., Barraza-Zepeda, C. E., & Escolar, C. (2011). Relationships between biological soil crusts, bacterial diversity and abundance, and ecosystem functioning: Insights from a semi-arid Mediterranean environment. *Journal of Vegetation Science*, 165–174. doi:10.1111/j.1654-1103.2010.01236.x
- Chamizo, S., Belnap, J., Eldridge, D. J., Cantón, Y., & Malam Issa, O. (2016). The Role of Biocrusts in Arid Land Hydrology. En B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap, *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (págs. 321-346). Springer.
- Chamizo, S., Cantón, Y., & Miralles, I. D. (2012). Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 49, 96-105. doi:10.1016/j.soilbio.2012.02.017
- Chaudhary, V. B., Bowker, M. A., O'Dell, T. E., Grace, J. B., Redman, A. E., Rillig, M. C., & Johnson, N. C. (2009). Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications*, 19(1), 110–122. doi:https://doi.org/10.1890/07-2076.1
- Cogliati, M. G., & Mazzeo, N. A. (1999). Climatología del viento en el alto valle del Río Negro. *ASADES*, 3(6), 13-16.
- Colesie, C., Felde, V. J., & Büdel, B. (2016). Composition and Macrostructure of Biological Soil Crusts. En B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap, *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (págs. 159-172). Springer International Publishing. doi:10.1007/978-3-319-30214-0\_10
- Del Valle, H. F., Elissalde, N. O., Gagliardini, D. A., & Milovich, J. (1998). Status of desertification in the Patagonian region: Assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 12(2), 95-121. doi:10.1080/15324989809381502
- Delgado Baquerizo, M., Gallardo, A., Covelo, F., Prado-Comesaña, A., Ochoa, V., & Maestre, F. T. (2015). Differences in thallus chemistry are related to species-specific effects of biocrust-forming lichens on soil nutrients and microbial communities. *Functional Ecology*, 9, 1208-1221.
- Devore, J. L. (2008). *Probabilidad y Estadística para Ingeniería y Ciencias* (Séptima ed.). México D.F.: Cengage Learning.



- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2018). InfoStat versión 2018. (U. N. Córdoba, Ed.) Argentina. Obtenido de <http://www.infostat.com.ar>
- Eldridge, D. J. (2001). Biological Soil Crusts and Water Relations in Australian Deserts. En J. Belnap, & O. L. Lange, *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (págs. 315-325). Berlin: Springer. doi:10.1007/978-3-642-56475-8\_23
- Eldridge, D. J., & Greene, R. S. (1994). Microbiotic soil crusts - a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Soil Research*, 32, 389-415. Obtenido de <https://doi.org/10.1071/SR9940389>
- Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Alonso, P., Mau, R. L., Papadopoulos, J., & Escudero, A. (2010). Interactive Effects of Three Ecosystem Engineers on Infiltration in a Semi-Arid Mediterranean Grassland. *Ecosystems*, 13, 499-510. doi:10.1007/s10021-010-9335-4
- Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. (2005). *Ecosistemas y bienestar humano: Síntesis sobre Desertificación*. Washington, D.C. Obtenido de <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.796.aspx.pdf>
- Evans, R., & Johansen, J. (1999). Microbiotic Crusts and Ecosystem Processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18, 183-225. doi:10.1080/07352689991309199
- FAO. (2009). *Guía para la descripción de suelos* (Cuarta ed.). Roma, Italia. Obtenido de <http://www.fao.org/3/a-a0541s.pdf>
- Ferrer, J. A., Irisarri, J. A., & Mendía, J. M. (1990). *Estudio regional de suelos de la Provincia del Neuquén*. Buenos Aires: Consejo Federal de Inversores.
- Funk, F. A., Loydi, A., & Peter, G. (2014). Effects of biological soil crusts and drought on emergence and survival of a Patagonian perennial grass in the Monte of Argentina. *Journal of Arid Land*, 6, 735-741. doi:10.1007/s40333-013-0214-7
- García, C. (2012). *Análisis de Funcionalidad del Paisaje en sitios del Monte Austral alterados por la actividad hidrocarburífera*. Tesis de Grado, Neuquén.
- García, V., Aranibar, J., & Pietrasiak, N. (2015). Multiscale effects on biological soil crusts cover and spatial distribution in the Monte Desert. *Acta Oecologica*, 69, 35-45. Obtenido de <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2015.08.005>
- Garibotti, I. A., Gonzalez Polo, M., & Tabeni, S. (2018). Linking biological soil crust attributes to the multifunctionality of vegetated patches and interspaces in a semiarid shrubland. *Functional Ecology*, 1-14. doi:10.1111/1365-2435.13044
- Gómez, D. A., Aranibar, J. N., Tabeni, S., Villagra, P. E., Gribotti, I. A., & Atencio, A. (2012). Biological soil crust recovery after long-term grazing exclusion in the Monte Desert (Argentina). Changes in coverage, spatial distribution, and soil nitrogen. *Acta Oecologica*, 38, 33-40.



- Gonzalez-Polo, M., & Austin, A. T. (2009). Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1348–1351. doi:10.1016/j.soilbio.2009.03.008
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9. Obtenido de [https://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hegre, H. (2011). *Logistisk regresjon: binomisk, multinomisk og rangert*. Universitetet i Oslo. Obtenido de <https://hvardhegre.files.wordpress.com/2014/03/logisticregression2011.pdf>
- Herrick, J. E., Van Zee, J. W., Havstad, K. M., Burkett, L. M., & Whitford, W. G. (2009). *Monitoring Manual for grassland, shrubland and savanna ecosystem*. Las Cruces: USDA - ARS Jornada Experimental Range.
- Jones, A. (2000). Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems: A quantitative review. *Western North American Naturalist*, 60(2), 155-164. Obtenido de <https://scholarsarchive.byu.edu/wnan/vol60/iss2/5/>
- Keeney, D. R., & Nelson, D. W. (1982). Nitrogen-inorganic forms. En R. H. Miller, & D. R. Keeney, *Methods of soil analysis, part 2* (págs. 643-698). Madison, Wisconsin: Soil Society of America.
- Kuo, S. (1996). Phosphorous. En D. L. Sparks, A. L. Page, & P. N. Helmke, *Methods of soil analysis, part 3, chemical methods* (págs. 869-919). Madison, Wisconsin: Soil Society of America.
- Maestre, F. T., & Cortina, J. (2002). Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil*, 279-291.
- Maestre, F., Escudero, A., Martinez, I., Guerrero, C., & Rubio, A. (2005). Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology*, 19, 566–573. doi:10.1111/j.1365-2435.2005.01000.x
- Martinez de Azagra, A., & Navarro Hevia, J. (1996). *Hidrología forestal: el ciclo hidrológico*. Valladolid: Universidad de Valladolid.
- Matteucci, S. D., & Colma, A. (2002). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Buenos Aires.
- Movia, C. P., Ower, G. H., & Pérez, C. E. (1982). *Estudio de la vegetación natural de la provincia del Neuquén* (Reedición 2007 ed.). Neuquén: Ministerio de Producción y Turismo-Provincia del Neuquén.
- Navas Romero, A. L. (2019). *Funciones ecosistémicas y atributos ecológicos de las costras biológicas en ecosistemas semiáridos-áridos-hiperáridos del centro-oeste de la Argentina*. Tesis doctoral, IADIZA CONICET.
- Noy-Meir, I. (1979). Structure and function of desert ecosystems. *Israel Journal of Botany*, 28(1), 1-19. doi:10.1080/0021213X.1979.10676851



- Noy-Meir, I. (1973). Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 25-51. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.000325
- Ochoa Hueso, R., Hernandez, R. R., Pueyo, J. J., & Manrique, E. (2011). Spatial distribution and physiology of biological soil crusts from semi-arid central Spain are related to soil chemistry and shrub cover. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 1894-1901. doi:10.1016/j.soilbio.2011.05.010
- Oliva, G., Gaitán, J., Bran, D., Nakamatsu, V., Salomone, J., Buono, G., Escobar, J., Frank, F., Ferrante, D., Humano, G., Ciari, G., Suarez, D., Opazo, W. Adema, E. (2010). *Manual para la instalación y lectura de monitores MARAS INTA*. Río Gallegos: ErreGé Asociados.
- Ponzetti, J. M., & McCune, B. P. (2001). Biotic Soil Crusts of Oregon's Shrub Steppe: Community Composition in Relation to Soil Chemistry, Climate, and Livestock Activity. *The Bryologist*, 104(2), 212-225. doi:10.1639/0007-2745(2001)104[0212:BSCOOS]2.0.CO;2
- Re, M. (2019). *Actividad microbiana en relación a la distribución florística en un ecosistema del Monte Austral: Parque Universitario Provincia del Monte (Neuquén)*. Tesis de grado, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén. Obtenido de <http://rdi.uncoma.edu.ar/handle/123456789/15578>
- Reed, S. C., Delgado-Baquerizo, M., & Ferrenberg, S. (2019). Biocrust science and global change. *New Phytologist*, 223, 1047-1051. doi:10.1111/nph.15992
- Rosentreter, R., Eldridge, D. J., Westberg, M., Williams, L., & Grube, M. (2016). Structure, Composition, and Function of Biocrust Lichen Communities. En B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap, *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (págs. 121-138). Springer International Publishing. doi:10.1007/978-3-319-30214-0\_7
- Rossi, M. J. (2014). *Análisis de la variabilidad espacial y modelación de los procesos de escorrentía e infiltración del agua en ambientes semiáridos (Monte Patagónico)*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Rozzi, R., Feinsinger, P., Massardo, F., & Primack, R. (2001). ¿Qué es la diversidad biológica? En R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo, & F. Massardo, *Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas* (págs. 59-97). México: Fondo de Cultura Económica.
- Sánchez, R. M. (2014). Infiltración en los suelos regados del valle bonaerense del Río Colorado, Argentina. *XXIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo II Reunión Nacional "Materia Orgánica y Sustancias Húmicas"*. Bahía Blanca.
- Sancho, L. G., Belnap, J., Colesie, C., Raggio, J., & Weber, B. (2016). Carbon Budgets of Biological Soil Crusts at Micro-, Meso-, and Global Scales. En B. Weber, B. Büdel, & J. Belnap, *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (págs. 287-304). Springer International Publishing.



- Schlesinger, W. H., Raikes, J. A., Hartley, A. E., & Cross, A. F. (1996). On the Spatial Pattern of Soil Nutrients in Desert Ecosystems. *Ecology*, *77*(2), 364-374. doi:10.2307/2265615
- StatSoft. Inc. (2014). STATISTICA (data analysis software system).
- Tabeni, S., Garibotti, I. A., Pissolito, C., & Aranibar, J. N. (2014). Grazing effects on biological soil crusts and their interaction with shrubs and grasses in an arid rangeland. *Journal of Vegetation Science*, 1-9. doi:10.1111/jvs.12204
- Tongway, D. J., & Hindley, N. L. (2004). *Landscape Function Analysis: Procedures for Monitoring and Assessing Landscapes - with Special Reference to Minesites and Rangelands*. Canberra, Australia: CSIRO Sustainable Ecosystems.
- Tongway, D. J., & Ludwig, J. A. (1994). Small-scale resource heterogeneity in semi-arid landscapes. *Pacific Conservation Biology*, *1*(3), 201-208. doi:10.1071/pc940201
- Velasco Ayuso, S., Oñatibia, G. R., Maestre, F. T., & Yahdjian, L. (2020). Grazing pressure interacts with aridity to determine the development and diversity of biological soil crusts in Patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, *31*, 488– 499. doi:10.1002/ldr.3465
- Zhao, Y., & Xu, M. (2013). Runoff and Soil Loss from Revegetated Grasslands in the Hilly Loess Plateau Region, China: Influence of Biocrust Patches and Plant Canopies. *Journal of Hydrologic Engineering*, *18*, 387-393. doi:10.1061/(ASCE)HE.1943-5584.0000633
- Zhao, Y., Qin, N., Weber, B., & Xu, M. (2014). Response of biological soil crusts to raindrop erosivity and underlying influences in the hilly Loess Plateau region, China. *Biodiversity and Conservation*, *23*(7), 1669–1686. doi:10.1007/s10531-014-0680-z



## 11 - ANEXOS

Tabla 12: Coordenadas de ubicación de los puntos de muestreo.

Microambiente y tratamiento	N° de muestra	Coordenadas GK Posgar '94		Coordenadas Geográficas WGS-84	
		x	y	Latitud	Longitud
Montículo CC	01	5.691.982	2.565.958	38°55'14.80"S	68°14'22.00"O
	02	5.692.033	2.566.057	38°55'13.10"S	68°14'17.90"O
	03	5.692.009	2.565.951	38°55'13.90"S	68°14'22.30"O
	04	5.692.123	2.565.978	38°55'10.20"S	68°14'21.20"O
	05	5.692.101	2.566.106	38°55'10.90"S	68°14'15.90"O
	06	5.692.101	2.566.101	38°55'10.90"S	68°14'16.10"O
	07	5.692.141	2.566.075	38°55'9.60"S	68°14'17.20"O
	08	5.692.157	2.566.046	38°55'9.10"S	68°14'18.40"O
	09	5.692.181	2.566.020	38°55'8.30"S	68°14'19.50"O
	10	5.692.194	2.566.022	38°55'7.90"S	68°14'19.40"O
Intermontículo CC	11	5.692.009	2.565.973	38°55'13.90"S	68°14'21.40"O
	12	5.692.005	2.566.052	38°55'14.00"S	68°14'18.10"O
	13	5.692.018	2.566.057	38°55'13.60"S	68°14'17.90"O
	14	5.692.193	2.566.114	38°55'7.90"S	68°14'15.60"O
	15	5.692.051	2.566.122	38°55'12.50"S	68°14'15.20"O
	16	5.692.178	2.566.054	38°55'8.40"S	68°14'18.10"O
	17	5.692.216	2.565.962	38°55'7.20"S	68°14'21.90"O
	18	5.692.129	2.565.991	38°55'10.00"S	68°14'20.70"O
	19	5.692.126	2.566.034	38°55'10.10"S	68°14'18.90"O
	20	5.692.088	2.566.115	38°55'11.30"S	68°14'15.50"O
Montículo CI	21	5.692.138	2.566.068	38°55'9.70"S	68°14'17.50"O
	22	5.692.153	2.566.090	38°55'9.20"S	68°14'16.60"O
	23	5.692.156	2.566.073	38°55'9.10"S	68°14'17.30"O
	24	5.692.160	2.566.063	38°55'9.00"S	68°14'17.70"O
	25	5.692.157	2.566.051	38°55'9.10"S	68°14'18.20"O
	26	5.692.135	2.566.007	38°55'9.80"S	68°14'20.00"O
	27	5.692.058	2.566.053	38°55'12.30"S	68°14'18.10"O
	28	5.692.015	2.566.043	38°55'13.70"S	68°14'18.50"O
	29	5.692.021	2.566.040	38°55'13.50"S	68°14'18.60"O
	30	5.692.033	2.566.031	38°55'13.10"S	68°14'19.00"O
Intermontículo CI	31	5.692.132	2.566.070	38°55'9.90"S	68°14'17.40"O
	32	5.692.144	2.566.077	38°55'9.50"S	68°14'17.10"O
	33	5.692.159	2.566.087	38°55'9.00"S	68°14'16.70"O
	34	5.692.163	2.566.063	38°55'8.90"S	68°14'17.70"O
	35	5.692.153	2.566.053	38°55'9.20"S	68°14'18.10"O
	36	5.692.138	2.566.029	38°55'9.70"S	68°14'19.10"O
	37	5.692.073	2.566.046	38°55'11.80"S	68°14'18.40"O
	38	5.692.052	2.566.050	38°55'12.50"S	68°14'18.20"O
	39	5.692.015	2.566.052	38°55'13.70"S	68°14'18.10"O
	40	5.692.027	2.566.035	38°55'13.30"S	68°14'18.80"O



**Tabla 13:** Comparaciones múltiples a posteriori de un PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) y CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente), sobre la cobertura de la CBS observada en campo (n=40). La comparación de a pares se realizó mediante la corrección de Bonferroni. p-valor <0,05 se indica en negrita.

Fuente	Cobertura de CBS observada en campo	
	F	p-valor
Global	155,5	<b>0,0001</b>
MCC / ICC	37,98	<b>0,0012</b>
MCI / ICI	3,456	0,4428
MCC /MCI	350,1	<b>0,0006</b>
ICC / ICI	88,73	<b>0,0006</b>
MCC / ICI	317,6	<b>0,0006</b>
MCI / ICC	103,2	<b>0,0006</b>

**Tabla 14:** Estructura de las CBS en cuanto a su composición y cobertura media porcentual (error estándar) de musgos, líquenes y cianobacterias, en los microambientes montículos e intermontículos con CBS conspicua (CC) o inconspicua (CI) (n= 40).

Variable	Montículo CC	Intermontículo CC	Montículo CI	Intermontículo CI
<b>Musgos</b>	93,7 (1,7)	57,5 (8,3)	8,0 (3,0)	25,0 (4,5)
<b>Líquenes</b>	3,9 (1,0)	23,0 (8,0)	4,2 (1,3)	4,1 (1,6)
<b>Cianobacterias</b>	0,9 (0,4)	12,7 (3,0)	48,1 (6,3)	54,2 (4,8)

**Tabla 15:** Comparaciones múltiples a posteriori de un PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) y CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente), sobre la cobertura y componentes de la CBS (n=40). La comparación de a pares se realizó mediante la corrección de Bonferroni. p-valor <0,05 se indica en negrita.

Fuente	Estructura de la CBS	
	F	p-valor
Global	36,29	<b>0,0001</b>
MCC / ICC	12,3	<b>0,003</b>
MCI / ICI	3,395	0,2028
MCC /MCI	176,1	<b>0,0012</b>
ICC / ICI	16,64	<b>0,0006</b>
MCC / ICI	151,7	<b>0,0006</b>
MCI / ICC	21,03	<b>0,0006</b>



**Tabla 16:** Resumen de las funciones del ecosistema relacionadas a la regulación hídrica y fertilidad del suelo, en los microambientes montículos e intermontículos con CBS conspicua (CC) o inconspicua (CI) (n= 40). Datos corresponden a valores medios (error estándar).

Variable		Montículo CC	Intermontículo CC	Montículo CI	Intermontículo CI
<b>Regulación hídrica</b>	Infiltración (cm/h)	38,2 (5,1)	17,5 (3,9)	45,2 (6,3)	27,9 (6,9)
	% Humedad	0,5 (0,2)	1,0 (0,5)	0,4 (0,1)	1,0 (0,1)
<b>Fertilidad</b>	% N total	0,03 (2,5x10 <sup>-3</sup> )	0,03 (2x10 <sup>-3</sup> )	0,03 (2,2x10 <sup>-3</sup> )	0,02 (1,3x10 <sup>-3</sup> )
	%C total	0,42 (0,04)	0,41 (0,05)	0,036 (0,03)	0,31 (0,03)
	P (µg/g)	3,14 (0,20)	3,65 (0,28)	4,64 (0,50)	4,68 (0,37)
	Nitrato (mg/Kg)	0,41 (0,14)	0,34 (0,12)	1,32 (0,32)	0,33 (0,09)
	Amonio (mg/Kg)	0,28 (0,07)	0,45 (0,12)	0,50 (0,09)	0,35 (0,05)
	pH	8,79 (0,04)	8,91 (0,08)	8,83 (0,04)	8,90 (0,03)
	CE (µSv/cm)	69,75 (4,44)	82,27 (13,77)	87,99 (6,47)	67,71 (4,04)

**Tabla 17:** Comparaciones múltiples a posteriori de un PERMANOVA de dos factores, evaluando el efecto del microambiente, montículos e intermontículos (M e I, respectivamente) y CBS conspicuas e inconspicuas (CC y CI, respectivamente), sobre la concentración de nitratos (n=40). La comparación de a pares se realizó mediante la corrección de Bonferroni. p-valor <0,05 se indica en negrita.

Fuente	Nitratos (mg/Kg)	
	F	p-valor
Global	6,4	<b>0,0022</b>
MCC / ICC	0,1307	1
MCI / ICI	8,789	<b>0,0348</b>
MCC /MCI	6,792	0,126
ICC / ICI	0,0055	1
MCC / ICI	0,2089	1
MCI/ICC	8,228	0,063