



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

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**“Estudio de la Costra Biológica de Suelo y su
Contribución al Carbono Orgánico del Suelo en un
Pastizal Semiárido en la Región Central, México.”**

Tesis que presenta
Dody Morales Sánchez

Para obtener el grado de
Maestra en Ciencias Ambientales

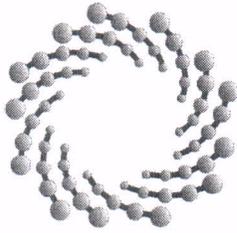
Directora de la tesis

Dra. Elisabeth Huber-Sannwald

Asesor: Dr. Tulio Arredondo Moreno

Asesor: Dr. José Luis Flores Flores

San Luis Potosí, San Luis Potosí, Noviembre del 2013



IPICYT

Constancia de aprobación de la tesis

La tesis "***Estudio de la costra biológica de suelo y su contribución al carbono orgánico del suelo en un pastizal semiárido bajo condiciones de pastoreo en la región Central, México***" presentada para obtener el Grado de Maestra en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Dody Morales Sánchez** y aprobada el **once de noviembre del dos mil trece** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dra. Elisabeth Huber- Sannwald
Director de la tesis

Dr. José Luis Flores Flores
Miembro del Comité Tutorial

Dr. José Tulio Arredondo Moreno
Miembro del Comité Tutorial

Dr. David Russell Smart
Miembro del Comité Tutorial



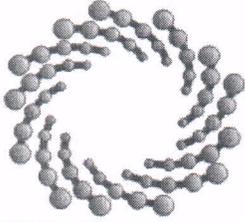
Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en el Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección de la Dra. Elisabeth Huber-Sannwald.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (No.424139) y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo de CONACYT, a través del proyecto SEP-CONACYT 132649.

El autor de esta tesis recibió recursos financieros por parte de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica A.C. para la divulgación de los resultados parciales de la investigación en un congreso nacional.



IPICYT

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

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 010 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 11 días del mes de noviembre del año 2013, se reunió a las 12:20 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. José Luis Flores Flores	Presidente	UASLP
Dr. José Tulio Arredondo Moreno	Secretario	IPICYT
Dr. David Russell Smart	Sinodal externo	UC
Dra. Elisabeth Huber- Sannwald	Sinodal	Davis
		IPICYT

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

MAESTRA EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó la C.

Dody Morales Sánchez

sobre la Tesis intitulada:

Estudio de la costra biológica de suelo y su contribución al carbono orgánico del suelo en un pastizal semiárido bajo condiciones de pastoreo en la región Central, México

que se desarrolló bajo la dirección de

Dra. Elisabeth Huber- Sannwald

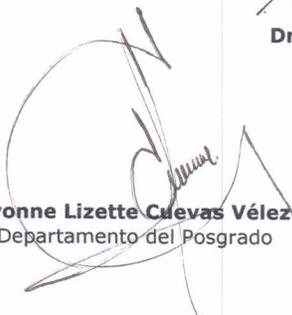
El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLA

Dándose por terminado el acto a las 14:32 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 11 días del mes de noviembre de 2013.


Dr. Marcial Bohíla Marín
Secretario Académico


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado

Agradecimientos

Agradezco a la Dra. Elisabeth Huber-Sannwald la oportunidad de colaborar en su grupo de investigación, por toda su paciencia, dedicación y apoyo durante el transcurso de este proyecto, pero sobre todo por contagiarme su pasión por la ecología.

Al Dr. Tulio Arredondo Moreno (IPICYT) por sus importantes aportaciones y comentarios a este trabajo y su disposición en ayudarme en todo momento.

Al Dr. José Luis Flores Flores (UASLP) por su ayuda en la elaboración de este documento y su disposición en ayudarme en todo momento.

Al Dr. David Smart (UC Davis, California, USA), por su disposición y apoyo en el análisis de isótopos estables, así como sus aportaciones a este trabajo.

1. INTRODUCCIÓN

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

- 2.1.1 Sitios de muestreo
- 2.1.2 Exclusión de pastoreo
- 2.1.3 Sistemas de pastoreo

2.2 Diseño experimental y muestreo en campo

- 2.2.1 Caracterización de la cobertura de gramíneas y CBS
- 2.2.2 Muestreo de la CBS en campo
- 2.2.3 Extracción del suelo
- 2.2.4 Colecta de tejido de gramíneas C₄

2.3 Análisis de CBS y suelo en laboratorio

- 2.3.1 Densidad aparente del suelo
- 2.3.2 Determinación de COS y $\delta^{13}\text{C}$
- 2.3.3 Modelos mixtos para cuantificar COS y $\delta^{13}\text{C}$

2.4 Análisis estadístico

3. RESULTADOS

3.1 Cobertura de CBS, gramíneas C₄ y suelo desnudo

- 3.1.1 Cobertura de CBS por sitio
- 3.1.2 Comparación de la cobertura de CBS en distintos sistemas de pastoreo.

3.2 $\delta^{13}\text{C}$ en las CBS y profundidades del suelo

- 3.2.1 Pastoreo moderado
- 3.2.2 Pastoreo estacional
- 3.2.3 Pastoreo continuo
- 3.2.4 Exclusión de pastoreo
- 3.2.5 Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ en las CBS y suelo desnudo entre distintos sistemas de pastoreo

3.3 Carbono orgánico en las CBS y profundidades del suelo

- 3.3.1 Porcentaje de carbono orgánico en las CBS de cada sitio
- 3.3.2 Comparación del porcentaje de CO en diversas CBSs y suelo desnudo entre varios sitios.
- 3.3.3 Porcentaje de CO derivado de las CBSs en diferentes profundidades del suelo.
- 3.3.4 Comparación del porcentaje de CO derivado de diversas CBSs en distintos sistemas de pastoreo.

3.3.5 Contribución de CO por las CBS y CO total en 3.0 cm de profundidad del suelo bajo las CBS en diferentes sistemas de pastoreo.

3.3.6 Contribución de CO por las CBS y CO total en 3.0 cm de profundidad del suelo de diversas CBS en distintos sitios con sistemas de pastoreo diferente

4. DISCUSIÓN

4.1 Efecto de sistema de pastoreo en la cobertura de CBS, gramíneas y suelo desnudo.

4.2 Los isotopos estables de carbono como herramienta única para rastrear las fuentes de carbono de la CBS en el suelo

4.3 La contribución de la CBS al carbono orgánico en los suelo de los pastizales

5. CONCLUSIÓN

REFERENCIAS

ANEXO. Tablas estadísticas

LISTA DE TABLAS

Tabla 2.1. Perfil del suelo extraído.

Tabla. 3.1. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de cobertura de costra biológica de suelo por sitio de estudio. ANOVAs independientes para cada sitio: pastoreo moderado ($P < 0.0001$), pastoreo estacional ($P < 0.0001$), pastoreo continuo ($P < 0.0001$) y exclusión ($P < 0.0001$). Letras diferentes entre renglones indican diferencias significativas según pruebas de Tukey con valores de $P < 0.05$.

Tabla. 3.2. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de CBSs así como del COS en las profundidades asociadas 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm en el sitio con pastoreo moderado.

Tabla. 3.3. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de CBS así como del COS de las profundidades asociadas 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm en el sitio con pastoreo estacional.

Tabla. 3.4. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de CBS así como del COS de las profundidades asociadas 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm en el sitio con pastoreo intensivo.

Tabla. 3.5. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de CBS así como del COS de las profundidades asociadas 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm del sitio exclusión de pastoreo.

Tabla. 3.6. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS en cada profundidad de suelo asociada a la especie de CBS. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Tabla. 3.7. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS en cada profundidad de suelo asociada a la especie de CBS en el sitio de pastoreo moderado. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Tabla. 3.8. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS en cada profundidad de suelo asociada a la especie de CBS en el sitio de pastoreo continuo. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Tabla. 3.9 Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS en cada profundidad de suelo asociada a la especie de CBS en el sitio de la exclusión. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Tabla. 3.10. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS en cada profundidad de suelo asociada a las especies juveniles del sitio de pastoreo estacional. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Tabla. 3.11. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS en cada profundidad de suelo asociada *Diploschistes diacapsis* presente en sitios con tres sistemas de pastoreo distintos. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Tabla. 3.12. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS en cada profundidad de suelo asociada a las cyanobacteria presentes en dos sistemas de pastoreo distintos. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. Localización del área de estudio. Tomado de Aguado *et al.*, 2004.

Figura 2.2. Localización de los sitios de estudio en Vaquerías Jalisco, México. Imagen de Google Earth 2001.

Figura 2.3. Estimación de la cobertura basal de gramíneas y de las CBSs por el método de cuadrados contiguos, utilizando un cuadrado de 1.5 m de lado a lo largo de 20 m de longitud del transecto.

Figura 2.4. Fotografías de Costras Biológicas de Suelo. A) *Acarospora socialis* - estadio adulto, B) *A. socialis* - estadio juvenil, C) *A. obpallens* adulto, D) *A. obpallens* - estadio juvenil, E) *A. schleicheri*, F) *Diploschistes diacapsis*, G) *Psora icterica* y H) Cyanobacteria. Fotos tomadas en Noviembre 2012.

Figura 2.5 a, b. Extracción de las CBS por individuo y tres profundidades de suelo. a) La imagen de la izquierda muestra la inserción del molde de metal al suelo. b) En la imagen de la derecha se muestra la extracción de la costra así como de suelo en cada profundidad del suelo con la ayuda de una espátula.

Figura 2.6. Representación de la localización de la costra biológica de suelo (C_3) en los espacios entre dos gramíneas C_4 y tres profundidades de suelo 0-0.5cm, 0.5-1.5cm y 1.5-3.0cm.

Figura 3.1. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de; a) cobertura de CBS ($P < 0.0057$), b) gramíneas C_4 ($P < 0.0001$) y c) suelo desnudo ($P < 0.0001$). ANOVAs independientes de la cobertura de CBS, gramíneas C_4 y suelo desnudo. Letras distintas entre barras para cada tipo de cobertura indican diferencias significativas con pruebas de Tukey considerando niveles de $P < 0.05$.

Figura 3.2. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de cobertura de: a) Cyanobacteria ($P < 0.6568$), b) *D. diacapsis* ($P < 0.0003$) y c) *A. socialis* - estadio juvenil ($P < 0.2062$) en varios sistemas de pastoreo. Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey con valores de $P < 0.05$.

Figura 3.3. Distribución vertical del valor $\delta^{13}C$ del carbono orgánico en la CBS y suelo asociado a la CBS y en suelo desnudo a tres profundidades en el sitio con pastoreo moderado.

Figura 3.4a. Distribución vertical de los valores $\delta^{13}C$ de los tallos de *Acarospora socialis* y *Acarospora obpallens* en estadios adulto y juvenil y del COS en las diferentes profundidades del suelo asociadas a ellas en el sitio con pastoreo estacional.

Figura 3.4b. Distribución vertical de los valores $\delta^{13}C$ de los tallos de *Acarospora schleicheri* y *Diploschistes diacapsis* y del COS en las diferentes profundidades del suelo asociadas a ellas y en diferentes profundidades del suelo desnudo en el sitio con pastoreo estacional.

Figura 3.5. Distribución vertical de los valores $\delta^{13}\text{C}$ del carbono orgánico en la CBS y en suelo asociado a la CBS y en suelo desnudo a tres profundidades en el sitio con pastoreo continuo.

Figura 3.6. Distribución vertical del valor $\delta^{13}\text{C}$ del carbono orgánico en la CBS y en el suelo asociado a la CBS y en suelo desnudo a tres profundidades en el sitio con exclusión de pastoreo.

Figura 3.7. Medias (± 1 error estándar) del valor $\delta^{13}\text{C}$ de la CBS de a) Cyanobacteria ($P < 0.0001$) y b) *Diploschistes diacapsis* ($P < 0.0001$) en los sitios con pastoreo estacional, pastoreo continuo y en la exclusión. Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.8. Medias (± 1 error estándar) del valor $\delta^{13}\text{C}$ de a) *Acarospora socialis* en estadio juvenil ($P < 0.0001$) y b) suelo desnudo ($P < 0.0001$) en los sitios con pastoreo moderado estacional, continuo y exclusión. Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.9. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en la CBS de los sitios a) pastoreo moderado ($P < 0.0001$), b) pastoreo continuo ($P < 0.0001$), c) exclusión ($P < 0.0005$) y d) pastoreo estacional (Acso_A = *Acarospora socialis* – estadio adulto; Acob_A = *Acarospora obpallens* – estadio adulto; Didi = *Diploschistes diacapsis*; Acschle = *Acarospora schleicheri*; Acso_J = *Acarospora socialis* - estadio juvenil; Acob_J = *Acarospora obpallens* – estadio juvenil), ($P < 0.0001$). Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey con valores de $P < 0.05$.

Figura 3.10. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en la CBSs dominada por Cyanobacteria presentes en los sitios de pastoreo moderado y exclusión ($P < 0.0001$). Letras distintas indican diferencias significativas entre barras según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.11. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en *Diploschistes diacapsis* presente en los sitios de pastoreo estacional, continuo y exclusión ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.12. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en *Acarospora socialis* - estadio juvenil presente en los sitios de pastoreo estacional e continuo ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.13. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en suelo desnudo de todos los sitios ($P < 0.0001$ factor principal sitio; $P < 0.9930$ factor principal profundidad anidado en sitio). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.14. Contribución (%) de carbono orgánico de la CBS en las diferentes profundidades del suelo para las especies de CBS presentes en el sitio de pastoreo estacional.

Figura 3.15. Contribución (%) de carbono orgánico de la CBS en las diferentes profundidades del suelo para las especies de CBS presentes en el sitio de pastoreo moderado.

Figura 3.16. Contribución (%) de carbono orgánico de la CBS en las diferentes profundidades del suelo para las especies de CBS presentes en el sitio de pastoreo continuo.

Figura 3.17. Contribución (%) de carbono orgánico de la CBS en las diferentes profundidades del suelo para las especies de CBS presentes en el sitio de la exclusión.

Figura 3.18. Contribución (%) de carbono orgánico de *Acarospora socialis* y *Acarospora obpallens* - estadios juveniles en las diferentes profundidades del suelo en el sitio de pastoreo estacional.

Figura 3.19. Contribución (%) de carbono orgánico de *Diploschistes diacapsis* en las diferentes profundidades del suelo en los diferentes sistemas de pastoreo: PE = pastoreo estacional, PC = pastoreo continuo, y EX = exclusión de pastoreo.

Figura 3.20. Contribución (%) de carbono orgánico de la CBS dominada por cyanobacteria en las diferentes profundidades del suelo en dos sistemas de pastoreo: PM = pastoreo moderado y EX = exclusión de pastoreo.

Figura 3.21. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad (tC/ha) de CO proveniente de las especies de las CBS presentes en el sitio (CO_CBS) y del CO total (CO_total) para pastoreo estacional. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0001$ factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0002$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.22. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad (tC/ha) de CO proveniente de las especies de las CBS presentes en el sitio (CO_CBS) y del CO total (CO_total) para pastoreo moderado. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0125$ factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0002$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.23. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad (tC/ha) de CO proveniente de las especies de las CBS presentes en el sitio (CO_CBS) y del CO total (CO_total) para pastoreo continuo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.3464$ factor principal especie) y CO_total ($P < 0.2679$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.24. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad (tC/ha) de CO proveniente de las especies de las CBS presentes en el sitio (CO_CBS) y del CO total (CO_total) para

exclusión. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.1742$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0521$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.25. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad (tC/ha) de CO proveniente de *Diploschistes diacapsis* (CO_CBS) y del CO total (CO_total) para distintos sistemas de pastoreo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0186$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.26. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad (tC/ha) de CO proveniente de *Acarospora socialis* (CO_CBS) y del CO total (CO_total) para distintos sistemas de pastoreo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.7479$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0581$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Figura 3.27. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad (tC/ha) de CO proveniente de la CBS de cyanobacteria (CO_CBS) y del CO total (CO_total) para distintos sistemas de pastoreo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0136$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Resumen

Estudio de la Costra Biológica de Suelo y su Contribución al Carbono Orgánico del Suelo en un Pastizal Semiárido en la Región Central, México

A nivel mundial, los pastizales semiáridos son importantes almacenadores de carbono orgánico (CO) de suelo. En este bioma, los líquenes, algas y cianobacterias que forman la costra biológica del suelo (CBS) colonizan los interespacios entre las gramíneas C_4 , asimilan CO_2 y contribuyen potencialmente al almacenamiento de CO en suelo. En México el sobrepastoreo y los periodos prolongados de sequía han modificado la cobertura de la CBS. El objetivo del estudio fue cuantificar la contribución de CO al suelo por cianobacterias y líquenes de la CBS en sitios con pastoreo. Se compararon diferentes especies y estadios de desarrollo de líquenes en un mismo sistema de pastoreo y en CBS abundantes (*D. diacapsis*, *A. socialis*-juvenil, cianobacterias) se realizó la comparación entre los distintos sistemas de pastoreo. Se colectó el tejido de diferentes tipos de CBS y el suelo asociado en tres profundidades hasta 3.0 cm en los interespacios de un pastizal abierto formado por gramíneas C_4 . Mediante información de abundancia natural de ^{13}C en las CBS y gramíneas C_4 y aplicando modelos mixtos de isótopos se determinó la cantidad de CO aportada por la CBS en las distintas profundidades de suelo. Las CBS en diferentes sistemas de pastoreo no presentaron diferencias en su contribución al CO del suelo; sin embargo las especies de líquenes en un mismo sistema de pastoreo sí presentaron diferencias. Algunos estadios juveniles de líquenes contribuyen más al CO del suelo que los adultos. En general, la CBS contribuyó con 50% del CO total en los primeros 3.0 cm de suelo, equivalente a casi 3 tC ha^{-1} . Los resultados demuestran que la CBS juega un papel importante en la distribución espacio-temporal de CO en el suelo en pastizales semiáridos, por lo que la riqueza de especies de las mismas podría aumentar el potencial del almacenamiento de CO en estos ecosistemas.

PALABRAS CLAVE: Costra Biológica de Suelo, pastizales, pastoreo, carbono orgánico, isotopos estables.

Abstract

Study of the Biological Soil Crust and its Contribution to Soil Organic Carbon in Semiarid Grassland of Central Mexico

Globally, semiarid grasslands are important stocks of soil organic carbon (SOC). In this biome, lichen, algae and cyanobacteria are constituents of the biological soil crust (BSC), which colonize vegetation-free interspaces between tussocks of C₄ grasses and assimilate CO₂ and contribute potentially to carbon sequestration in soils. In Mexico, overgrazing and extended periods of drought have modified BSC cover and function. The objective of this study was to quantify the contribution of cyanobacteria y different lichen species to the organic C pool in soil of different grazing systems. In particular, different species and developmental stages of some lichen were compared within certain grazing system and in case of high abundance of some species/groups (*Diploschistes diacapsis*, *Acarospora socialis* juvenile, cyanobacteria) their SOC contribution was compared among grazing systems. In the interspaces of open grasslands with C₄ grasses, CBS tissue was collected as well as soil beneath at three soil depths as far as 3.0 cm. Using natural abundance of ¹³C stable isotope information of BSC and C₄ grasses and mixing models, the quantity of carbon contributed by different BSC species/types to different soil layers was determined. When comparing certain BSC across grazing systems no clear differences in carbon sequestration were observed, however, within grazing systems, lichen species differed significantly in their contribution to soil carbon. Depending on lichen species, the juvenile stage contributed with more carbon to soil than the adult stage. Overall, BSC contributed about 50% to the soil carbon occurring in the top 3 cm of the soil, which corresponds to about 3 tC ha⁻¹. The results demonstrate that BSC play an important role in the spatio-temporal distribution of SOC in soils of semiarid grasslands and that species richness of BSC could increase the potential of organic C sequestration in these ecosystems.

PALABRAS CLAVE: Biological soil crust, grassland, grazing, organic carbón, stable isotopes

1. INTRODUCCIÓN

La biósfera terrestre es considerada el mayor almacén biológico de carbono (Chapin *et al.*, 2011) ya que acumula cerca de 2.3 giga toneladas de carbono (GtC) por año, correspondientes a casi el 30 por ciento de las emisiones de combustibles fósiles (FAO, 2004). El secuestro terrestre de carbono recontribuye al almacenamiento masivo de carbono orgánico en el suelo y en la vegetación (Lal, 2004a) a través del efecto neto de la asimilación y respiración de dióxido de Carbono (CO₂), el intercambio neto de ecosistema (NEE, por sus siglas en ingles), y la incorporación de carbono en la materia orgánica del suelo mediante los procesos tardados de humificación y agregación (Brown and Sampson, 2009; Chapin *et al.*, 2011).

La vegetación es la fuente principal del carbono orgánico en suelo (COS), éste último, proveniente de la biomasa aérea y de las raíces (Jobbagy y Jackson, 2000). El almacén global del carbono orgánico en suelo es de 2344 GtC (Jobbagy y Jackson, 2000) y va disminuyendo conforme aumenta la profundidad (1502 GtC a 1 m; 491 GtC a 2 m y 351 GtC a 3 m), convirtiéndose en el almacén de carbono orgánico (CO) más grande en la biósfera (Schlesinger 1977; Batjes y Sombroek, 1997; Jobbagy y Jackson, 2000).

Las zonas áridas y semiáridas cubren el 47% (Lal, 2004b; Schimel, 2010) y constituyen el complejo de biomas más grande sobre el planeta (Schimel, 2010). Los suelos de los ecosistemas en las zonas áridas almacenan entre 146 GtC y 241 GtC (Jobbagy y Jackson, 2000; Lal, 2004b, respectivamente), representando el 27% de las reservas mundiales (Safriel *et al.*, 2005). Por tanto, los ecosistemas en las zonas áridas y semiáridas podrían jugar un papel importante y subestimado en la mitigación de las emisiones de CO₂ por actividades humanas tales como, la quema de combustible fósil y cambio de uso de suelo (Schlesinger *et al.*, 2009).

Entre los ecosistemas de las zonas áridas, los pastizales semiáridos juegan un papel importante como almacén de carbono (Safriel *et al.* 2005). Medina *et al.* (2008) cuantificaron el carbono del suelo en un pastizal con diferentes sistemas de

pastoreo y determinaron que el carbono total en los primeros 15 cm de suelo en un área de pastoreo moderado es de 900 g C/m² en interespacios y 1100 g C/m² debajo de la planta, en un sitio con pastoreo intenso estacional es de 805 g C/m² en interespacios y 1000 g C/m² debajo de la planta y con pastoreo continuo es de 600 g C/m² en interespacios y 900 g C/m² debajo de la planta.

Sin embargo, los suelos en los ecosistemas de pastizales han sido explotados ocasionando una severa reducción en la cobertura vegetal, y cambios drásticos en la composición y estructura de las comunidades de las plantas, que provocan erosión y pérdida del suelo (Van Auken, 2000). La vegetación de los pastizales semiáridos es dominada por gramíneas perennes C₄ (Johnson *et al.*, 2003) que están adaptadas a la sequía, pastoreo y fuego; factores evolutivos principales que controlan la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas (*Revisado en* Lauenroth y Burke, 2008). Por las limitaciones hídricas y largos periodos de pastoreo la cobertura basal vegetal en los pastizales semiáridos alcanza entre 10 y 40%, además que incrementan los interespacios entre los manchones de vegetación, lo cual contribuye en una distribución espacial horizontal de carbono orgánico bastante heterogénea (Hook *et al.*, 1991; Burke *et al.*, 1999; Medina *et al.*, 2008) con altas concentraciones de carbono orgánico bajo planta y bajas concentraciones de carbono in los interespacios (Medina *et al.*, 2008). Esta cobertura abierta de las gramíneas crea condiciones micro-climáticas altamente distintas entre macollos y espacios sin vegetación vascular sobre la superficie del suelo de los pastizales (Schlesinger *et al.*, 1996; Reynolds *et al.*, 1999). Sin embargo, los interespacios entre la vegetación – caracterizado por condiciones micro-climáticas extremas, no se encuentran ausentes de vida, ya que son colonizados por organismos altamente especializados denominados costra biológica del suelo (CBS) (Belnap y Lange, 2001).

La CBS está adaptada a condiciones extremas como son la alta incidencia de radiación solar, altos rangos de temperatura, y altas tasas de desecación. Sin embargo, las CBS son vulnerables a la erosión hídrica (Belnap *et al.*, 2003; Belnap *et al.* 2004) y el pisoteo por ganado (Houseman *et al.*, 2006; Jiménez *et al.* 2009).

Los filamentos de las cyanobacteria, hifas de hongos y rizinas de algunos líquenes y musgos se unen físicamente con las partículas del suelo, formando agregados y contribuyendo a la estabilidad de suelo (Belnap, 2003; Bowker *et al.* 2008; Jiménez *et al.* 2009). En conjunto desarrollan una costra biológica que forma una capa coherente en la superficie del suelo (Belnap y Lange, 2001; Bowker *et al.* 2002), pudiendo alcanzar de un 70% hasta 100% de cobertura en los interespacios de casi todas las zonas áridas del mundo donde los suelos son aptos para la formación de la CBS y en casi todas las comunidades vegetales donde la radiación solar llega a la superficie (Belnap, 2006).

La CBS formada por cyanobacteria representa el estadio sucesional inicial, mientras que los líquenes y los musgos aparecen durante los estadios tardíos (Lange *et al.*, 1997). Las CBS juegan un papel importante en el funcionamiento ecosistémico; protegen contra la erosión del suelo (Xie, *et al.* 2007), facilitan la germinación de semillas (Escudero *et al.*, 2007), influyen en la infiltración del agua (Maestre *et al.*, 2002), y disminuyen el albedo (Burgheimer, *et al.*, 2006). También existe evidencia que los líquenes al igual que los musgos estabilizan el suelo con la penetración de sus rizinas (Eldridge y Leys, 2003) y el grado de cohesión del talo (Jiménez *et al.*, 2009). Las cyanobacteria, algas, líquenes y musgos que forman esta CBS asimilan CO₂ a través de la fotosíntesis, aumentando potencialmente el carbono orgánico del suelo la producción de polisacáridos y biomasa microbiana (Austin *et al.*, 2004; Belnap *et al.*, 2004; Sponseller, 2007; Mager y Thomas, 2011). Por tanto, las CBS juegan un papel importante en el ciclo de carbono de estos ecosistemas (Housman *et al.*, 2006; Mager y Thomas, 2011). La capacidad de fijación de carbono varía con la abundancia y composición de la CBS, con la temperatura, la historia de hidratación y el estadio sucesional en el que se encuentren (Beymer y Klopatek, 1991; Evans y Ehleringer, 1993; Cable y Huxman 2004; Housman *et al.* 2006). Hay estimaciones sobre la fijación anual de carbono para costras de estadios de sucesión temprana que varían de 0.4 a 2.3 g C m⁻²año⁻¹ y para costras de sucesión tardía de 12 a 42 g C m⁻²año⁻¹ (Evans y Lange, 2001; Schlesinger *et al.*, 2009). No obstante, a pesar que las tasas instantáneas de fijación de carbono en la CBS son generalmente bajas

comparadas con plantas vasculares, la inmensa área superficial que ellas cubren podría resultar en entradas substanciales de carbono a nivel de paisaje (Belnap, 2006).

Belnap y Lange (2001) estiman que casi el 50% de carbono fijado por las cyanobacteria durante la fotosíntesis es rápidamente secretado como sustancias poliméricas extracelulares, resultando en un aumento del carbono orgánico de suelo (COS). En el caso de los líquenes, los polioles (metabolitos de carbono secundarios) y paredes celulares de éstos, han sido considerados como las contribuciones principales al sumidero de carbono en suelo (Palmqvist *et al.*, 2008).

A nivel mundial, los estudios que han examinado y cuantificado la contribución de la CBS al COS son escasos. Por ejemplo, se tienen datos que la CBS puede contribuir con 42 g C m^{-2} (Belnap, dato no publicado citado en Schlesinger *et al.* 2009) en un sitio en el Desierto de Mojave donde el contenido de materia orgánica alcanza 670 g C m^{-2} (Schlesinger, 2009). En un ecosistema semiárido en China, Gao *et al.* (2010) cuantificaron el COS en los primeros 5 cm de profundidad bajo CBS dominada por musgos, en contraste con sitios ausentes de CBS, sus resultados muestran un incremento significativo de COS en los sitios donde está presente la CBS expuesta previamente a un evento de lluvia. En las zonas áridas de España, Chamizo *et al.* (2012) evaluaron el contenido de carbono orgánico (CO) en CBS tanto de musgos, líquenes y cyanobacteria, así como bajo de ellas. Los resultados muestran que el contenido de CO en la costra es mayor en musgos (40 g CO kg^{-1} suelo), después en líquenes (35 g CO kg^{-1} suelo) y por último en cyanobacteria (12 g CO kg^{-1} suelo), en cuanto al contenido COS hasta 1 cm de profundidad bajo las CBS, los líquenes mostraron la mayor concentración 18 g COS kg^{-1} suelo, musgos 16 g COS kg^{-1} suelo y cyanobacteria 9 g COS kg^{-1} suelo. En la profundidad de 1 - 5 cm los líquenes tuvieron 11 g COS kg^{-1} suelo, los musgos 9 g COS kg^{-1} suelo y las cyanobacteria 7 g COS kg^{-1} suelo.

En México, actualmente no existen muchos estudios sobre la CBS y su papel en el funcionamiento ecosistémico, en particular en su contribución al COS (CONABIO,

2008; Verbist *et al.*, 2010). La investigación se ha centrado en estudios descriptivos que sugieren que existe una alta diversidad taxonómica de líquenes, musgos y cyanobacteria en los matorrales y pastizales semiáridos (Rivera *et al.*, 2006; Jiménez *et al.*, 2009, Concostrina *et al.*, 2013), lo que implica una alta cobertura de distintos grupos de CBS con papeles funcionales distintos (Concostrina *et al.*, 2013). Sin embargo, esta información es escasa, tomando en cuenta que en nuestro país 50% del territorio son zonas áridas y semiáridas correspondientes a 58.08 millones de hectáreas (mha) (CONABIO, 2008; INE, 2010). En particular, el bioma de pastizales cuenta con 12.38 millones de ha (INE, 2010) y se extiende sobre el Altiplano a lo largo de la base de la Sierra Madre Occidental desde el noroeste de Chihuahua hasta el noreste de Jalisco y zonas aledañas a Guanajuato, cubriendo también el extremo noreste del estado de Sonora (Velásquez *et al.*, 2002; Rzedowski, 2006).

Durante las últimas décadas, el nivel de degradación de suelos en las regiones semiáridas de México se ha agravado ocasionando la pérdida de la cobertura vegetal y estabilidad del suelo (Manzano *et al.*, 2000; Huber-Sannwald *et al.*, 2006). Según la SEMARNAT (2002), entre las principales causas de degradación de suelos se identificó el cambio de uso del suelo para fines agrícolas y el sobrepastoreo por ganado doméstico.

Pese a ello, la CBS está colonizando los interespacios abiertos entre las gramíneas de los pastizales degradados en las zonas semiáridas (Jiménez *et al.*, 2009; Concostrina *et al.*, 2013). Estudios revelan, que el historial de uso de suelo, así como el pisoteo y la compactación del suelo por el ganado puede interferir o reducir la expansión y el funcionamiento de la CBS, o bien, alterar la composición de especies o taxa de la misma, eliminando los líquenes y musgos y favoreciendo la expansión de las cyanobacteria (Belnap y Eldridge, 2001; Warren y Eldridge, 2001; Houseman *et al.*, 2006). Numerosos estudios en Australia, Norteamérica, Asia central y el Medio Oriente revelan marcadas reducciones en la cobertura, frecuencia, biomasa y diversidad de la CBS en áreas activamente pastoreadas en contraste con áreas donde el pastoreo doméstico es ausente (Warren y Eldridge,

2001). Recientemente el estudio de Jiménez *et al.* (2009) mostró cambios en la cobertura de algunos grupos de CBS tras dos años de eliminar el pastoreo, pero no así, en la composición. El tipo de costras de color oscuro presentó cierta resistencia al pastoreo mientras los líquenes con talo continuo fueron más vulnerables al pastoreo. Sin embargo, este es de los pocos estudios que existen en nuestro país y aún no se han reportado alteraciones metabólicas relacionadas a la fotosíntesis y productividad de las CBS en respuesta al pastoreo de ganado. Por lo tanto, sería importante examinar la vulnerabilidad y contribución de CO en distintas especies así como estadios de CBS sometidas al pastoreo en los pastizales semiáridos de nuestro país a mediano plazo.

Para cuantificar la contribución de CO por la CBS al suelo se requieren métodos analíticos que permiten la discriminación del CO proveniente de las raíces de las gramíneas y de los órganos de las CBS. La abundancia natural de los isótopos estables de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) difiere en diferentes organismos, niveles tróficos y en particular en plantas con diferentes vías fotosintéticas (Squeo y Ehleringer, 2004; Palmqvist, 2008). Los valores $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) en musgos y líquenes se encuentran entre -20 y -23‰ que corresponde a la vía fotosintética de plantas C_3 (-20 a -35‰) (revisado en Green *et al.*, 2008), mientras las gramíneas de los pastizales semiáridos son caracterizados por la vía fotosintética de plantas C_4 (-9 a -17‰) (Teeri, 1981; Máguas y Griffiths, 2003; Dawson y Siegwolf, 2007; Green *et al.*, 2008; Palmqvist *et al.*, 2008). Por lo tanto, mediante el análisis de isótopos estables de carbono y el empleo de modelos mixtos de isotopos (proporción de los valores isotópicos de dos fuentes conocidas), existe la posibilidad de distinguir las fuentes y cuantificar la contribución de COS derivado de la CBS, así como de las gramíneas a distintas profundidades de suelo en los interespacios de los pastizales semiáridos.

Dicho lo anterior se establecen dos grupos de preguntas: 1) ¿Cómo varía la cobertura y en qué estadios de desarrollo se encuentran los líquenes en un mismo sistema de pastoreo? ¿Cuál es la cobertura de los diferentes estadios de desarrollo de las especies de líquenes en el mismo sistema de pastoreo? ¿Cómo

varía la cobertura de la CBS de cianobacterias y líquenes en distintos sistemas de pastoreo? 2) ¿Cuánto CO almacenan las CBS de cianobacterias y líquenes en sus tejidos y en el suelo debajo de ellas en diferentes sistemas de pastoreo? ¿Existen diferencias en el CO del tejido y en el suelo debajo de las especies de líquenes en un mismo sistema de pastoreo? ¿El CO en el tejido y profundidades del suelo debajo de la CBS difiere entre estadios de desarrollo en las especies de líquenes en un mismo sistema de pastoreo?

Partiendo de las preguntas anteriores se plantean las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1. Debido a que el pisoteo y la compactación del suelo por el ganado ejercen efectos adversos sobre la CBS, se espera que la cobertura de líquenes se vea reducida en sitios donde el sistema de pastoreo es más intenso y frecuente y que la cobertura aumente cuando la intensidad y frecuencia del pastoreo disminuya. Respecto a la CBS de Cyanobacteria se espera que ésta muestre mayor cobertura en sistemas de pastoreo más intensos debido a su resistencia al impacto mecánico del ganado.

Hipótesis 2. Así también, se espera que las especies de líquenes y estadios de desarrollo en un mismo sistema de pastoreo muestren una cobertura específica, ya que algunas especies son más vulnerables al impacto mecánico del ganado.

Hipótesis 3. En cuanto al almacenamiento de CO en el suelo, se espera que el sistema de pastoreo más intenso y frecuente en los pastizales afecte potencialmente los tejidos de la CBS de cianobacterias y líquenes y que la contribución y distribución vertical del CO en el suelo sea menor a comparación de aquellas CBS que se encuentran en sitios con menor intensidad y frecuencia del pastoreo.

Hipótesis 4. Se espera observar que en los líquenes de la CBS de un sitio con la misma intensidad y frecuencia del pastoreo, la capacidad de almacenar CO en los tejidos y suelo difiera entre especies, y que con este mismo sistema de pastoreo, los estadios juveniles, debido a la inmadurez de sus tejidos, almacenaran menos CO que los estadios adultos.

Por lo tanto los objetivos de este estudio son:

- Caracterizar y estimar la cobertura de diferentes tipos de CBS en un pastizal semiárido en el sur del Desierto Chihuahuense considerando cuatro sistemas de pastoreo distintos; pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo por 31 años.
- Determinar el porcentaje de CO en los tejidos de las CBS de Cyanobacteria y líquenes más abundantes en los pastizales semiáridos en cuatro sistemas de pastoreo distintos; pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo por 31 años.
- Determinar el porcentaje de CO en los tejidos de los estadios de desarrollo juvenil y adulto de líquenes de la CBS considerando un mismo sistema de pastoreo.
- Cuantificar el CO proveniente de la CBS de Cyanobacteria y líquenes en tres profundidades de suelo asociadas, 0.0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm considerando cuatro sistemas de pastoreo distintos; pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo por 31 años.
- Cuantificar el CO proveniente de la CBS de líquenes en estadios de desarrollo juvenil y adulto en sus tejidos y tres profundidades del suelo asociadas 0.0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm, considerando un solo sistema de pastoreo.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

La zona de estudio del pastizal semiárido se encuentra en la subprovincia fisiográfica Llanos de Ojuelos (21° 49' N, 101° 37' W, 2200 m.s.n.m.), Jalisco, México (Fig. 2.1). Esta región se caracteriza por un clima semiárido, con una temperatura media anual de 18 °C, y una precipitación media anual de 450 mm con la estación principal de lluvias entre julio y septiembre (COTECOCA, 1979). La topografía se caracteriza por valles y suaves colinas onduladas riolíticas. Los suelos son xerosoles háplicos asociados con litosoles y planosoles éutricos, phaeozems háplicos asociados con litosoles y presentes sólo en dos horizontes a 0-25 cm y 25-40 cm de profundidad (COTECOCA, 1979). La textura del suelo varía de arcilla limosa a franco arenoso. La vegetación es un pastizal nativo con *Bouteloua gracilis* como la especie de pastos dominantes (Aguado, 1993). Debido a que el estudio se llevó a cabo en sitios con diferentes sistemas de pastoreo, más adelante se detalla la vegetación en cada uno de ellos.

2.1.1 Sitios de muestreo.

El estudio se llevó a cabo en el ejido de Vaquerías Jalisco, dentro de la cual se ubicaron dos zonas llamadas La Mesa (zona remota del asentamiento) y La Presa (zona cercana al asentamiento), en ellas se ubicaron los sitios de muestro con distinto manejo pecuario y un sitio con exclusión del pastoreo, localizados todos en tierras privadas y comunales (ejido), en una zona de 4 km² con condiciones climáticas, topográficas y edáficas similares. Los sistemas de pastoreo en el ejido de Vaquerías es producto de una serie de factores biofísicos (p.ej. topografía, acceso a los pozos de agua) y socioeconómicos (tenencia de la tierra y diferentes historias de pastoreo) (Medina *et al.*, 2008). A continuación se describen los sitios de estudio (Fig. 2.2):

2.1.2 Sistemas de pastoreo

En este estudio se consideraron cuatro sitios con diferente historial en los sistemas de pastoreo relacionados a la tenencia de la tierra y cercanía al asentamiento del Ejido Vaquerías.

El sitio con pastoreo estacional (2-4 ha/unidad animal (UA) por año) se encuentra en la zona remota del ejido Vaquerías. Este sitio ha sido pastoreado únicamente durante la estación de lluvias por más de 70 años (Aguado-Santacruz y García-Moya, 1998). La cobertura de CBS es de 13%, en donde el 8% corresponde a cianobacteria, 5% a líquenes y 1 % a musgos (Concostrina *et al.*, 2013).

El sitio con pastoreo moderado (8-10 ha/unidad animal (UA) por año) (Medina *et al.*, 2008) se encuentra en tierra privada con el mismo sistema de pastoreo por más de 300 años (Aguado-Santacruz y García-Moya, 1998). Se observa que la cobertura total de CBS es de 17 %, en donde la cobertura de cianobacteria (10%) es mayor que la de los líquenes (5%) y musgos (2%) (Concostrina *et al.*, 2013).

Ambos sitios se encuentran localizados en La Mesa, ubicados sobre terrenos planos a ligeramente ondulados con un suelo de tipo phaeozem háplico, están localizados a una altura de 2380 m.s.n.m. (Aguado, 1993). Dominan las gramíneas de *Bouteloua gracilis*, *B. scorpioides*, *Michrochloa kunthii*, *Muhlenbergia rigida* y *Aristida divaricata* (observación personal).

El sitio con pastoreo continuo (<1ha/UA por año) se encuentra en tierras comunales del ejido de Vaquerías, cerca de La Presa. Este sistema de pastoreo con pastoreo todo el año ha sido aplicado por más de 70 años (Aguado-Santacruz y García-Moya, 1998). Presenta menos del 10% de cobertura de gramíneas en donde se observan con mayor dominancia *Bouteloua scorpiodes*, *B. gracilis*, *Aristida divaricata*, *Isochoma veneta*, y *Asphodelus filiformis* (observación personal). La cobertura total de CBS es de 29%, el 2% corresponde a líquenes, y el resto a cianobacteria, hay ausencia de musgos (Concostrina *et al.*, 2013).

El sitio con exclusión de pastoreo se encuentra localizado en La Presa y fue establecido por el Campo Experimental del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en Vaquerías, Jalisco, México. Esta exclusión de 1 hectárea tiene 31 años sin pastoreo; *Bouteloua gracilis*, *B. scorpioides*, *B. hirsuta* y *Muhlenbergia rigida* son las gramíneas dominantes (Aguado, 1993). Esta exclusión se encuentra localizada al pie de una serranía; el suelo es de tipo fluvisol eútrico y se encuentra a 2270 m.s.n.m. (Aguado-Santacruz y García-Moya, 1998). Presenta una alta cobertura de CBS, casi 80 %, donde la cyanobacteria domina con 65%, los líquenes cubren solo el 5% y los musgos 10% (Concostrina *et al.*, 2013).

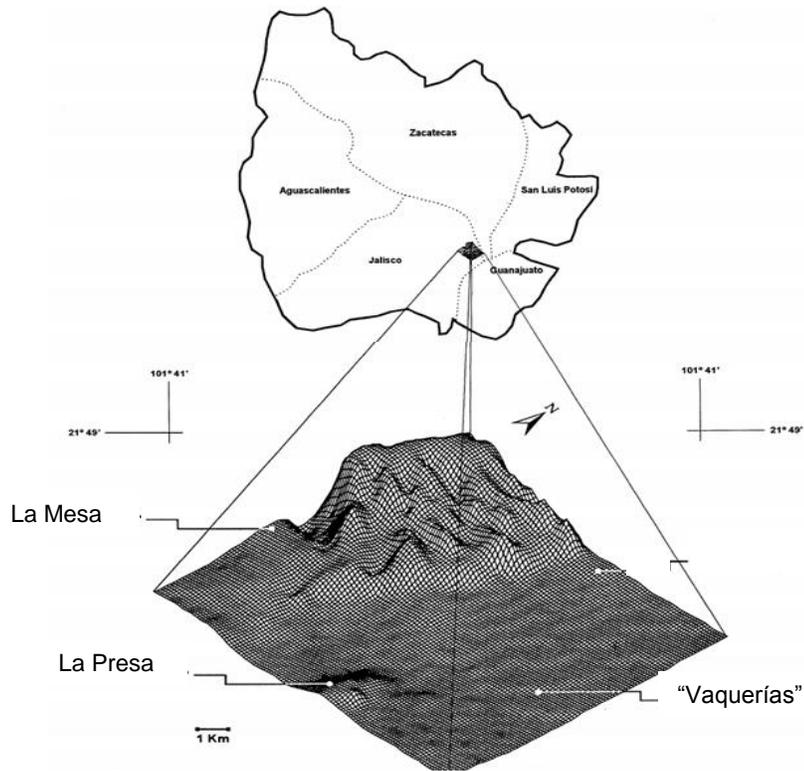


Figura 2.1. Localización del área de estudio. Tomado de Aguado *et al.*, 2004.



Figura 2.2. Localización de los sitios de estudio en Vaquerías Jalisco, México. Imagen de Google Earth 2001.

2.2. Diseño experimental y muestreo en campo

2.2.1 Caracterización de la cobertura de gramíneas y CBS.

Se determinó la cobertura basal de las gramíneas y de las CBS en los tres sitios de pastoreo y en la exclusión con el método de cuadrados contiguos (Maestre & Escudero, 2009). Dentro de cada sitio se establecieron 6 transectos de 20 m de longitud en dirección a las curvas de nivel durante la época de lluvias en el año 2013, esto para identificar con mayor facilidad las especies de CBS y distinguirlas del suelo desnudo.

Con un cuadrado de 1.5 m colocado junto a la cinta que marcaba el transecto se realizaron 20 lecturas por transecto, se estimó la cobertura de toda la CBS dentro del cuadrado (Fig. 2.3). En cada sitio se seleccionaron las especies de CBS más abundantes y se estimó la cobertura de cada una de ellas, mientras que las CBS que no fueron identificadas y menos abundantes se agruparon dentro de lo que se denominó costra biológica de suelo general (cbsx). Se registró dentro del mismo cuadrado la cobertura vegetal basal y la cobertura de suelo desnudo, es decir aquellos espacios libres de la CBS.



Figura 2.3 Estimación de la cobertura basal de gramíneas y de las CBSs por el método de cuadrados contiguos, utilizando un cuadrado de 1.5 m de lado a lo largo de 20 m de longitud del transecto.

2.2.2 Muestreo de CBS en campo para determinar carbono orgánico y $\delta^{13}\text{C}$

La composición, estructura y dinámica de las comunidades de CBS fueron previamente examinados en todos los sitios (Concostrina *et al.*, 2013). El criterio de selección de especies de CBS para este estudio se basó en las características topográficas similares, dominancia de especies de CBS, tamaño y estadio de desarrollo juvenil o adulto de la CBS. Los taxa de CBS seleccionados para este estudio fueron Cyanobacteria y Liquen. En el sitio con pastoreo estacional se seleccionó la CBS de cuatro especies de líquenes en estadio adulto: *Acarospora socialis*, *A. obpallens*, *A. schleicheri* y *Diploschistes diacapsis*, además *A. socialis* y *A. obpallens* se seleccionaron también en el estadio juvenil; en el sitio de pastoreo moderado fue seleccionada la CBS de la especie de liquen *Psora icterica* en estadio adulto y la CBS de cyanobacteria; en el sitio de pastoreo continuo se seleccionó la CBS formada por el liquen de *Diploschistes diacapsis* en estadio adulto y la CBS formada por el liquen de *Acarospora socialis* en el estadio juvenil, por último en el sitio de la exclusión de pastoreo por 31 años se seleccionaron, la CBS formada *D. diacapsis* en estadio adulto y la CBS formada por cyanobacteria (Fig. 2.4). La identificación de las especies de CBS se realizó por comparaciones microscópicas con especímenes CBS colectados en estudios anteriores (Concostrina *et al.*, 2013).

La extracción del tejido del talo en los líquenes y la biopelícula en cianobacterias se realizó con la ayuda de un molde de metal de 5 cm x 5 cm x 5 cm y una espátula. Se extrajeron nueve individuos de cada especie de liquen en estadio adulto y nueve individuos del estadio juvenil (solo en el caso de las especies de líquenes mencionadas arriba) así como nueve individuos de cyanobacteria. Todos los individuos de las CBS ya mencionadas en cada sitio se colectaron aleatoriamente; además se estableció el criterio de colecta en una distancia mínima de 1.5 m entre los individuos de CBS para minimizar el riesgo de muestrear individuos no independientes y para evitar alteraciones en el COS debajo de las costras. El talo de los líquenes y la biopelícula de la cyanobacteria fue removida con una espátula 1-2 mm y colocada cuidadosamente en una bolsa

de papel etiquetada la que posteriormente se selló para su traslado al laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la División de Ciencias Ambientales en el IPICYT.

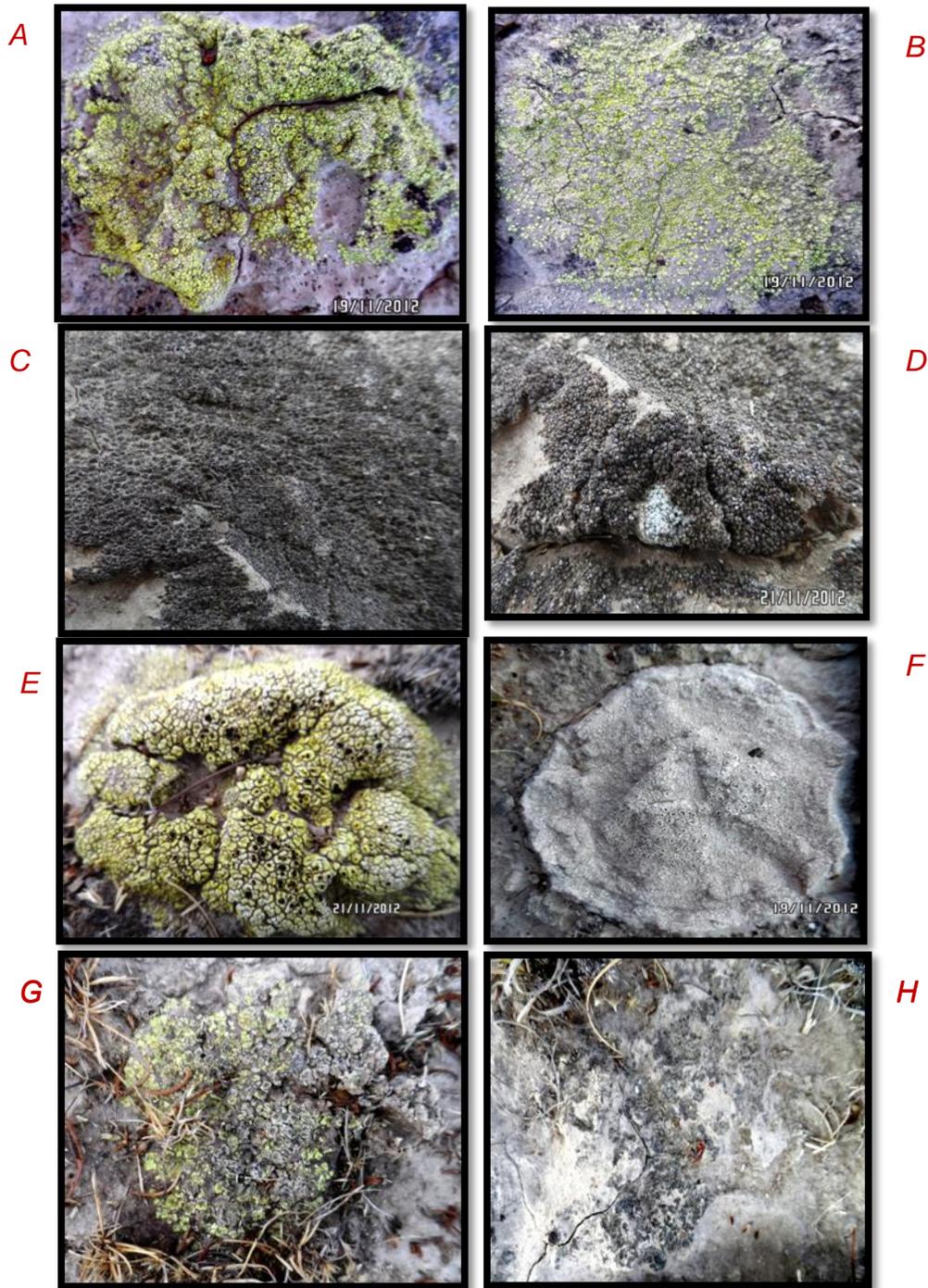


Fig. 2.4. Fotografías de Costras Biológicas de Suelo. **A)** *Acarospora socialis* estado adulto, **B)** *A. socialis* estado juvenil, **C)** *A. obpallens* estadio adulto, **D)** *A. obpallens* estadio juvenil, **E)** *A. schleicheri*, **F)** *Diploschistes diacapsis*, **G)** *Psora icterica* y **H)** Cyanobacteria. Fotos tomadas en Noviembre 2012.

2.2.3 Extracción del suelo

Después de haber removido el tejido de la CBS, se realizó un perfil del suelo hasta 4 cm de profundidad. Se insertó un molde de metal de 5 cm x 5 cm x 5 cm (Fig. 2.5a) con un lado abierto que marcaba las tres profundidades de suelo distintas (Tabla 2.1 y Fig. 2.6). Posteriormente cada muestra de suelo extraído se colocó en distintas bolsas de papel ya etiquetadas (Fig. 2.5b) y se trasladaron en hieleras al laboratorio. Se hizo también la extracción de nueve perfiles de suelo desnudo (sin el tejido de la CBS) con las mismas profundidades mencionadas en cada sistema de pastoreo. El muestreo se llevó a cabo entre los meses de noviembre y diciembre 2012 después de la época de máxima actividad de la CBS y contribución potencial de CO al suelo. Para cada extracción de suelo se registraba la distancia e identidad de la gramínea C₄ más cercana.

2.2.4 Muestreo de tejido de gramíneas C₄

Se extrajeron cinco individuos completos (raíz y hojas) de gramíneas de las especies *Bouteloua gracilis*, *B. scorpioides*, *Michrochloa kunthii* y *Aristida divaricata*, siendo éstas las que se registraron cerca de los individuos de CBS colectados, cada una de ellas se colocó en bolsas de papel independientes ya etiquetadas y se trasladaron al laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la División de Ciencias Ambientales en el IPICYT.



Fig. 2.5 a, b. Extracción de las CBS por individuo y profundidades de suelo. a) La imagen de la izquierda muestra la inserción del molde de metal al suelo. b) En la imagen de la derecha se muestra la extracción de la costra así como las tres profundidades de suelo con la ayuda de una espátula.

Tabla 2.1. Perfil del suelo extraído

Costra	Entre 1 mm y 4 mm
0 cm a 0.5 cm	Estrato superior correspondiente a la costra de 12.5 cm ³
0.5 cm a 1.5 cm	Estrato intermedio de 25 cm ³
1.5 cm a 3.0 cm	Estrato profundo de 37.5 cm ³

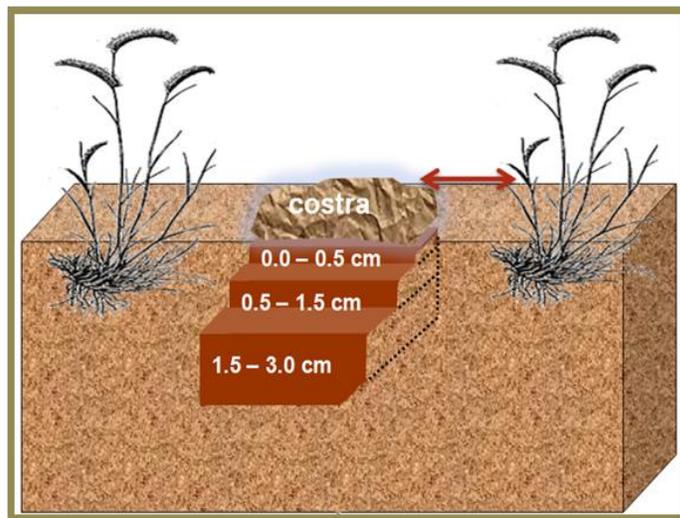


Fig. 2.6. Representación de la localización de la CBS (C₃) y tres profundidades de suelo, 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm en el interespacio entre dos gramíneas (C₄).

2.3. Trabajo de laboratorio

2.3.1 Densidad Aparente del Suelo

La densidad aparente del suelo se determinó a partir del peso seco total de las muestras de suelo (sin remoción de raíces y piedras de cada muestra) y el volumen de cada profundidad extraída. Los cálculos se realizaron de manera independiente para cada muestra.

El cálculo se realizó basándose en la siguiente fórmula:

$$DA = PS / V$$

Donde:

DA = Densidad aparente (g de suelo / cm³)

PS = Peso seco del suelo en gramos

V = Volumen del suelo en cm³

2.3.2 Determinación de carbono orgánico en suelo (COS) y $\delta^{13}\text{C}$.

Las muestras de suelo fueron tamizadas en tamiz con malla de 2 mm para excluir las piedras. Por otro lado, a cada capa de la costra de los individuos colectados se les retiró el suelo localizado debajo de ellas dejándolas con grosor entre 2 y 4 mm (solo el talo), se tuvo que hacer de esta manera ya que al colectarlas en campo algunas costras habían traído suelo consigo y por el cuidado de no fracturarlas en campo se decidió colectarlas con el grosor que tenían junto al suelo, por lo que en el laboratorio se les retiró dicho suelo para dejar solo el talo (en el caso de los líquenes) ó biopelícula (en el caso de las cianobacterias). Las muestras de CBS y suelo fueron secadas a 70°C durante 72 horas. Posteriormente cada muestra se molió en un molino vibratorio Retsch MM200 Mixer Mill durante 1 minuto a 30 frecuencias. Para eliminar los carbonatos se fumigaron las muestras de suelo con ácido clorhídrico durante 12 hrs dentro de una campana de extracción (Harris *et al.*, 2001). Para ello se tomó una alícuota de la muestra y se humedeció con agua destilada, para que el ácido pudiera evaporar los carbonatos, y se colocó en una

charola hexagonal pequeña, estas charolas hexagonales se colocaron dentro de un recipiente de plástico arregladas alrededor de un vaso de precipitado que contenía el ácido clorhídrico, el recipiente de plástico no fue tapado en su totalidad ya que se permitió la circulación del aire. Después las muestras se volvieron a secar durante 12 horas a 70°C. Se tomó una alícuota de esta muestra sin carbonatos y se trituró en un mortero de ágata antes de guardar la muestra en tubos Eppendorf. En preparación de las muestras para la determinación de carbono orgánico, se secaron las muestras contenidas en los tubos Eppendorf durante 2 horas a 72 °C con el fin de eliminar todo rastro de humedad. Se pesó una alícuota de 50 mg de suelo y 5-10 mg de CBS y se encapsuló el material en cápsulas de estaño. Para las gramíneas, las raíces de cada individuo fueron lavadas, secadas y después molidas con el molino de bolas Retsch MM200 Mixer Mill durante 2 minutos a 30 frecuencias, una alícuota del material molido de cada muestra se colocó en tubos Eppendorf, y nuevamente secadas entre 5-10 mg de material fue encapsulado en cápsulas de estaño. Todas las cápsulas se enviaron al “Stable Isotope Facility” de la Universidad de Davis, California USA, donde se determinó el porcentaje de carbono orgánico y el $\delta^{13}\text{C}$ para cada muestra utilizando un analizador elemental conectado a un espectrómetro de masas de relación isotópica de flujo continuo (IRMS).

2.3.3 Modelos mixtos para cuantificar COS y $\delta^{13}\text{C}$

El porcentaje de carbono orgánico en la muestra de la costra así como en cada profundidad de suelo, se determinó con la siguiente fórmula:

$$\% \text{COS} = (100 \times \text{CO}_{\mu\text{g}}) / (\text{muestra}_{\text{mg}} \times 1000)$$

Donde:

$\text{CO}_{\mu\text{g}}$ = cantidad de carbono presente en la costra y en las profundidades dada en microgramos.

$\text{Muestra}_{\text{mg}}$ = peso del material encapsulado sin el peso de la cápsula dado en miligramos.

Para determinar la proporción de carbono orgánico proveniente de las CBSs en el suelo asociado con cada especie de costra se utilizó la siguiente fórmula:

$$\delta^{13}\text{C} = ((\delta^{13}\text{C}_{\text{profundidad}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{gramínea}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{costra}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{gramínea}})) \times 100$$

Donde:

$\delta^{13}\text{C}_{\text{profundidad}}$: es el valor de $\delta^{13}\text{C}$ en cada profundidad de suelo

$\delta^{13}\text{C}_{\text{gramínea}}$: es el valor de $\delta^{13}\text{C}$ para las raíces de las gramíneas C_4

$\delta^{13}\text{C}_{\text{costra}}$: es el valor de $\delta^{13}\text{C}$ para cada especie/grupo de CBS

Para determinar el CO por hectárea proveniente de la CBS acumulado hasta 3.0 cm de suelo se sumaron las cantidades de CO provenientes de CBS en cada profundidad. Para conocer la cantidad de CO de cada profundidad se empleó la siguiente fórmula:

$$\text{CO}_{\text{CBS}} \text{ ha}^{-1} = (\% \text{CO}_{\text{suelo}} * f \text{CO}_{\text{CBS}} * \text{DA} * \text{Vol}_{\text{profundidad}}) * 100$$

Donde:

$\% \text{CO}_{\text{suelo}}$ = porcentaje de CO por gramo de suelo

$f \text{CO}_{\text{CBS}}$ = fracción del CO de la CBS (kg C de CBS/kg de C de suelo)

DA = densidad aparente (g/cm^3)

$\text{Vol}_{\text{profundidad}}$ = Volumen de cada profundidad del suelo (cm^3)

La cantidad del $\text{COS}_{\text{total}}$ por hectárea es el carbono orgánico presente en las profundidades del suelo sin distinguir la fuente de dicho carbono y corresponde a la suma de COS total de cada profundidad de suelo asociada a las CBSs. Para determinar este valor por profundidad se sigue la siguiente fórmula:

$$\text{COS}_{\text{total}} \text{ ha}^{-1} = (\% \text{COS} * \text{DA} * \text{Vol}_{\text{profundidad}}) * 100$$

Donde:

$\% \text{COS}$ = porcentaje de COS por gramo de suelo.

DA = densidad aparente en g/cm^3

$\text{Vol}_{\text{profundidad}}$ = Volumen de cada profundidad del suelo dado en cm^3 .

2.4 Análisis estadístico

Cada variable de respuesta de cubierta de CBS, cubierta vegetal y suelo desnudo (en porcentajes), se analizaron de manera independiente con un modelo lineal general (MLG) para análisis de varianza (ANOVA), en donde el factor principal fue el sistema de pastoreo con cuatro niveles de pastoreo (pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión). En el caso de la variable de respuesta de cobertura (%) de diferentes tipos de CBS en cada sistema de pastoreo (pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión), también se utilizó un modelo de este tipo, el factor principal fue el tipo de CBS. En el pastoreo estacional el factor principal CBS tuvo siete niveles (*A. socialis* estadio juvenil y adulto, *A. obpallens* estadio juvenil y adulto, *A. schleicheri* estadio adulto, *D. diacapsis* estadio adulto y cbx), en el pastoreo moderado el factor tipo de CBS tuvo tres niveles (*Psora ictERICA*, cyanobacteria y cbx), en el pastoreo continuo el factor tipo de CBS también tuvo tres niveles (*Acarospora socialis* estadio juvenil, *Diploschistes diacapsis* y cbx) y la exclusión de pastoreo el tipo de CBS también presentó tres niveles (cyanobacteria, *Diploschistes diacapsis* y cbx). Para la variable de respuesta de cobertura *Diploschistes diacapsis* en distintos sistemas de pastoreo, se utilizó también el mismo modelo estadístico, el factor principal fue el sistema de pastoreo con tres niveles (pastoreo estacional, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo). Para la cobertura de Cyanobacteria se consideró dos niveles de pastoreo (pastoreo moderado y exclusión de pastoreo), finalmente para la cobertura de *A. socialis*- juvenil se consideraron dos niveles de pastoreo (pastoreo estacional y pastoreo continuo). De acuerdo con la prueba de Shapiro-Wilk los datos porcentuales presentaban una distribución normal por lo que fue innecesario transformarlos.

Para cada variable de respuesta de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y CO total (%) en cada muestra de CBS y suelo, fracción del CO proveniente de la CBS (%) en las profundidades del suelo, en cada sistema de pastoreo (pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión) se utilizó un MLG para ANOVA de arreglo anidado con dos factores, tipo de CBS y profundidad de suelo anidada al tipo de CBS. En

el pastoreo estacional el factor tipo de CBS presentó siete niveles (*A. socialis* estadio juvenil y adulto, *A. obpallens* estadio juvenil y adulto, *A. schleicheri* estadio adulto, *D. diacapsis* estadio adulto y suelo desnudo) y el factor profundidad anidado a tipo de CBS cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), cada combinación se repitió 9 veces ($N=7 \times 4 \times 9=252$), en el pastoreo moderado el factor tipo de CBS tuvo tres niveles (*Psora icterica*, cyanobacteria y suelo desnudo) y el factor profundidad anidado a tipo de CBS cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), cada combinación se repitió 9 veces ($N=3 \times 4 \times 9=108$), en el pastoreo continuo el factor tipo de CBS también tuvo tres niveles (*Acarospora socialis* estadio juvenil, *Diploschistes diacapsis* y suelo desnudo) y el factor profundidad anidado a tipo de CBS cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), cada combinación se repitió 9 veces ($N=3 \times 4 \times 9=108$) y la exclusión de pastoreo el tipo de CBS también presentó tres niveles (cyanobacteria, *Diploschistes diacapsis* y suelo desnudo) y el factor profundidad anidado a tipo de CBS cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), cada combinación se repitió 9 veces ($N=3 \times 4 \times 9=108$). De acuerdo con la prueba de Shapiro-Wilk los datos de las variables arriba mencionadas presentaban una distribución normal por lo que no se transformaron. Estas mismas variables fueron evaluadas en los estadios de desarrollo de *A. socialis* y *A. obpallens* en el mismo sistema de pastoreo (pastoreo estacional) en las que los dos factores fueron el estadio de desarrollo de la especie con dos niveles (juvenil y adulto) y el factor profundidad de suelo anidado al estadio de la especie con cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), cada combinación se repitió nueve veces para el caso de cada especie de líquen ($2 \times 4 \times 9 = 72$).

Las variables de respuesta $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y CO total (%) en cada muestra de CBS y suelo, fracción del CO proveniente de la CBS (%) en las profundidades del suelo en la Cyanobacteria, especies de líquenes y suelo desnudo presentes en varios sistemas de pastoreo se utilizó un MLG para ANOVA de arreglo anidado con dos factores, sistema de pastoreo y profundidad de suelo anidada al sistema de pastoreo. En el caso de *Diploschistes diacapsis* el factor sistema de pastoreo tuvo tres niveles (pastoreo estacional, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo) y el

factor profundidad de suelo anidado al sistema de pastoreo tuvo cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), cada combinación se repitió 9 veces ($3 \times 4 \times 9=108$). Para la CBS de Cyanobacteria el factor sistema de pastoreo tuvo dos niveles (pastoreo moderado y exclusión de pastoreo) y el factor profundidad de suelo anidado al sistema de pastoreo tuvo cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), cada combinación se repitió 9 veces ($2 \times 4 \times 9 = 72$). Para *Acarospora socialis* estadio juvenil el factor sistema de pastoreo tuvo dos niveles (pastoreo estacional y pastoreo continuo) y el factor profundidad de suelo anidado al sistema de pastoreo tuvo cuatro niveles (costra, 0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm, cada combinación se repitió 9 veces ($2 \times 4 \times 9 = 72$). En el suelo desnudo el factor sistema de pastoreo tuvo cuatro niveles (pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo) y el factor profundidad de suelo anidado al sistema de pastoreo tuvo tres niveles (0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm, cada combinación se repitió 9 veces ($4 \times 3 \times 9 = 108$). Todas las variables se ajustaron a una distribución normal de acuerdo con la prueba de Shapiro-Wilk y no fue necesario transformarlos.

Para la variable de respuesta de la cantidad de CO (CO/ha^{-1}) proveniente de las CBSs y CO total acumulada en 3.0 cm de suelo debajo de la CBS presentes en cada sistema de pastoreo (pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo continuo y exclusión) se realizó un MLG para ANOVA, donde el factor principal fue el tipo de CBS. En el pastoreo estacional el factor principal CBS tuvo seis niveles (*A. socialis* estadio juvenil y adulto, *A. obpallens* estadio juvenil y adulto, *A. schleicheri* estadio adulto, *D. diacapsis* estadio adulto) cada combinación se repitió 9 veces ($7 \times 9 = 63$), en el pastoreo moderado el factor tipo de CBS tuvo dos niveles (*Psora ictérica*, cyanobacteria), en el pastoreo continuo el factor tipo de CBS también tuvo dos niveles (*Acarospora socialis* estadio juvenil, *Diploschistes diacapsis*) y la exclusión de pastoreo el tipo de CBS también presentó dos niveles (cyanobacteria, *Diploschistes diacapsis*), en los sistemas de pastoreo moderado, continuo y exclusión cada combinación de factores se repitieron 9 veces en cada sitio ($2 \times 9 = 18$). Estas mismas variables fueron evaluadas en los estadios de desarrollo de *A. socialis* y *A. obpallens* en el mismo sistema de pastoreo

(pastoreo estacional) en las que los dos factores fueron el estadio de desarrollo de la especie con dos niveles (juvenil y adulto) cada combinación se repitió nueve veces para el caso de cada especie de líquen ($2 \times 9 = 18$).

En las CBS de cyanobacteria y especies de líquenes presentes en varios sistemas de pastoreo se realizó un MLG para ANOVA, donde el factor principal fue el sistema de pastoreo. Para la CBS de Cyanobacteria el factor sistema de pastoreo tuvo dos niveles (pastoreo moderado y exclusión de pastoreo) cada combinación se repitió 9 veces ($2 \times 9 = 18$). En el caso de *Diploschistes diacapsis* el factor sistema de pastoreo tuvo tres niveles (pastoreo estacional, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo), cada combinación se repitió 9 veces ($3 \times 9 = 27$). Para *Acarospora socialis* estadio juvenil el factor sistema de pastoreo tuvo dos niveles (pastoreo estacional y pastoreo continuo), cada combinación se repitió 9 veces ($2 \times 4 \times 9 = 72$).

Todos los análisis estadísticos fueron ejecutados en el programa SAS versión 9.2 (SAS Institute Inc., Cary, NC. USA).

3. RESULTADOS

3.1 Cobertura de CBS, gramíneas C₄ y suelo desnudo.

Los mayores porcentajes de la cobertura de CBS se observaron en los sitios de pastoreo continuo y estacional, entre los que no hubo diferencia significativa, mientras, los sitios de pastoreo moderado y exclusión presentaron la menor cobertura de CBS y no exhibieron diferencia entre ellos (Fig.3.1a; $P<0.0057$; ver Anexo Tabla 1). La cobertura de gramíneas C₄ era similar para los sitios de pastoreo moderado y exclusión, sin embargo éstos difirieron con el sitio de pastoreo estacional y el sitio de pastoreo continuo tuvo el porcentaje más bajo (Fig. 3.1b; $P<0.0001$; ver Anexo Tabla 2). El porcentaje de suelo desnudo fue mayor en el sitio de pastoreo continuo, el resto de los sitios no difirieron entre sí (Fig. 3.1c; $P<0.0001$; ver Anexo Tabla 3).

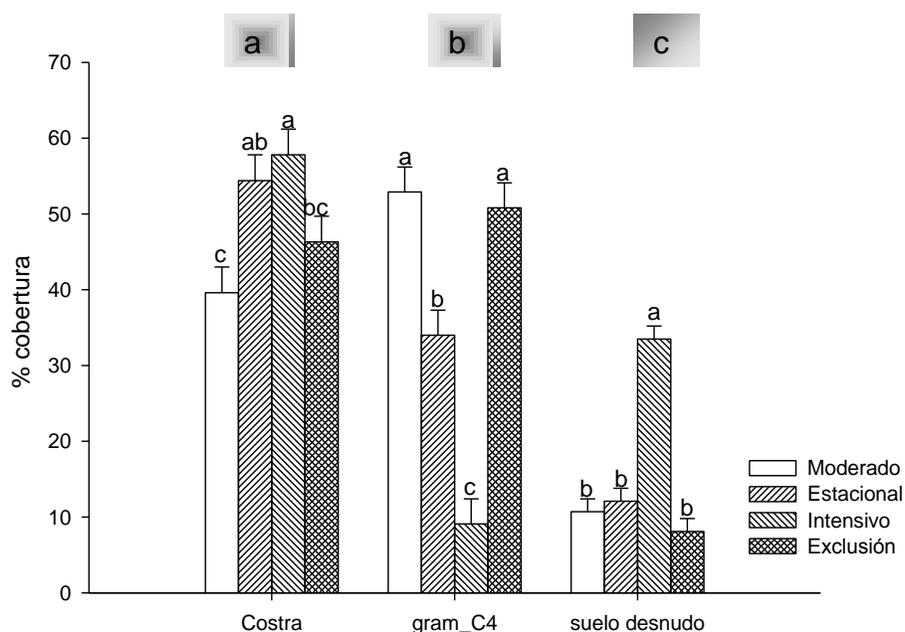


Fig. 3.1. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de; a) cobertura de CBS ($P<0.0057$), b) gramíneas C₄ ($P<0.0001$) y c) suelo desnudo ($P<0.0001$). ANOVAs independientes de la cobertura de costra, C₄ y suelo desnudo. Letras distintas entre barras para cada tipo de cobertura indican diferencias significativas con pruebas de Tukey y con niveles del $P<0.05$.

3.1.1 Cobertura de CBS por sitio

En el sitio con pastoreo moderado se observaron diferencias de cobertura entre las costras de cyanobacteria, *Psora icterica* y costra general (cbs x, llamada así a la costra no identificada), donde el grupo de cyanobacteria presentó el mayor porcentaje y *Psora icterica* el más bajo (Tabla 3.1; ver Anexo Tabla 4; $P < 0.0001$).

En el sitio con pastoreo estacional, se observó que la cobertura entre los estadios adulto y juvenil de *A. obpallens* fueron similares, mientras que en *A. socialis* la cobertura del estadio juvenil superó al estadio adulto y las coberturas de *D. diacapsis* y *A. schleicheri* fueron similares (Tabla 3.1; ver Anexo Tabla 5; $P < 0.0001$). En el sitio con pastoreo continuo, *A. socialis* no exhibió diferencias con *D. diacapsis* pero la cobertura de ambas difirió de la cobertura de la costra general (Tabla 3.1; ver Anexo Tabla 6; $P < 0.0001$). En el sitio de la exclusión, todas las CBS presentaron diferencias significativas en su cobertura, las Cyanobacteria fueron el grupo con mayor porcentaje y *D. diacapsis* con el más bajo (Tabla 3.1; ver Anexo Tabla 7; $P < 0.0001$).

3.1.2 Comparación de cobertura de especies/grupos de CBS en distintos sistemas de pastoreo.

El grupo de cyanobacteria no exhibió diferencias significativas en su cobertura comparando los sitios de pastoreo moderado y exclusión (Figura 3.2a; ver Anexo Tabla 8; $P < 0.6568$). La especie de *D. diacapsis* presentó mayor cobertura en el sitio de pastoreo continuo que en los sitios de pastoreo estacional y exclusión, pero entre estos la cobertura fue similar (Figura 3.2b; ver Tabla 9 en Anexo; $P < 0.0003$). La costra de *A. socialis* en estadio juvenil no presentó diferencias significativas en los sitios de pastoreo estacional y continuo (Figura 3.2c; ver Anexo Tabla 10; $P < 0.2062$).

Tabla. 3.1. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de cobertura de costra biológica de suelo por sitio de estudio. ANOVAs independientes para cada sitio: pastoreo moderado ($P < 0.0001$), pastoreo estacional ($P < 0.0001$), pastoreo continuo ($P < 0.0001$) y exclusión ($P < 0.0001$). Letras diferentes entre renglones indican diferencias significativas según pruebas de Tukey con valores de $P < 0.05$.

Sitio	Costra biológica de Suelo	Porcentaje de cobertura
Pastoreo moderado	Cyanobacteria	25.5 \pm 2.08 a
	cbs x	12.8 \pm 2.08 b
	<i>Psora icterica</i>	6.6 \pm 2.08 c
Pastoreo estacional	cbs x	15.3 \pm 0.82 a
	<i>A. obpallens</i> – juvenil	10.5 \pm 0.82 b
	<i>A. obpallens</i> – adulto	10.1 \pm 0.82 b
	<i>A. socialis</i> – juvenil	9.1 \pm 0.82 b
	<i>Diploschistes diacapsis</i>	6.7 \pm 0.82 c
	<i>A. socialis</i> – adulto	6.5 \pm 0.82 c
	<i>A. schleicheri</i>	5.8 \pm 0.82 c
Pastoreo continuo	cbs x	44.2 \pm 2.63 a
	<i>A. socialis</i> - adulto	10.8 \pm 2.63 b
	<i>Diploschistes diacapsis</i>	10.1 \pm 2.63 b
Exclusión de pastoreo	Cyanobacteria	27 \pm 1.22 a
	cbs x	14.3 \pm 1.22 b
	<i>Diploschistes diacapsis</i>	7 \pm 1.22 c

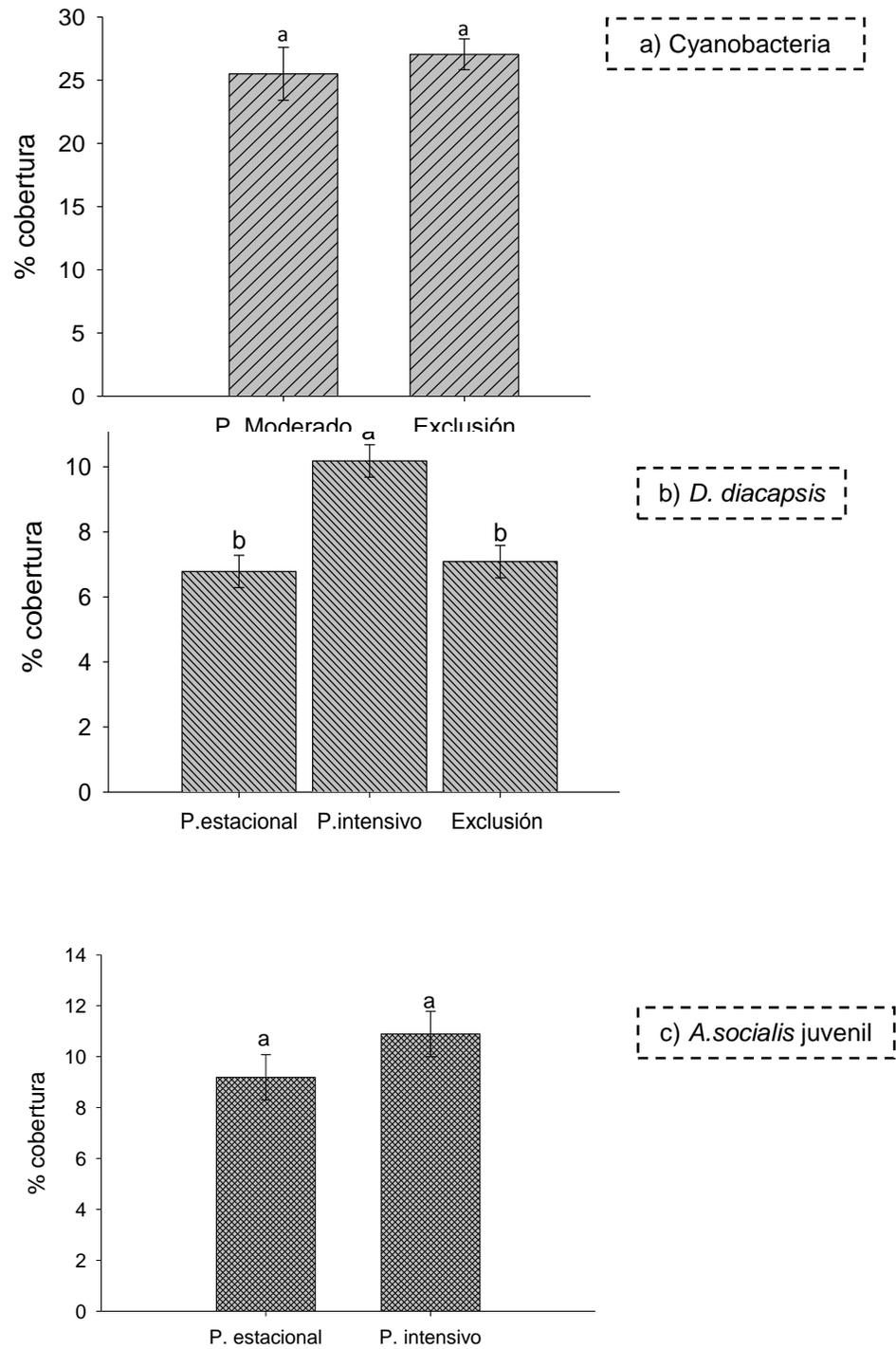


Fig. 3.2. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de cobertura de: a) Cyanobacteria ($P < 0.6568$), b) *D. diacapsis* ($P < 0.0003$) y c) *A. socialis* estadio juvenil ($P < 0.2062$) en los sitios donde estas especies y estadios estuvieron abundantes. Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey con valores de $P < 0.05$.

3.2. $\delta^{13}\text{C}$ en la CBS y en suelo asociado a la CBS

3.2.1 Pastoreo moderado

El $\delta^{13}\text{C}$ del talo de *P. icterica* fue más negativo que en las tres profundidades de suelo asociadas. A partir de 0.5 cm los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron similares. El $\delta^{13}\text{C}$ de la costra de cyanobacteria fue más negativo que en las diferentes profundidades de suelo asociadas a la película. Entre 0.0 y 1.5 cm no hubo diferencias en $\delta^{13}\text{C}$, pero la última profundidad (1.5-3.0 cm) difirió de la primera (0-0.5 cm), (Tabla 3.2; ver Anexo Tabla 11; $P < 0.0001$). Comparando los $\delta^{13}\text{C}$ entre los dos tipos de costra con suelo desnudo, se observó que los valores del COS asociados con *P. icterica* fueron más negativos, mientras que los valores asociados a cyanobacteria no se distinguieron de los valores de suelo desnudo

Tabla. 3.2. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de costra así como del COS de las profundidades asociadas 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm en el sitio con pastoreo moderado.

Costra biológica de Suelo	Profundidad del suelo	Valor $\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>Psora icterica</i>	costra	-22.357 \pm 0.25 a
	0.0-0.5 cm	-16.823 \pm 0.25 c
	0.5-1.5 cm	-15.460 \pm 0.25 d
	1.5-3.0 cm	-14.836 \pm 0.25 def
Cyanobacteria	costra	-18.015 \pm 0.25 b
	0.0-0.5 cm	-15.422 \pm 0.25 d
	0.5-1.5 cm	-14.955 \pm 0.25 de
	1.5-3.0 cm	-14.609 \pm 0.25 ef
Suelo desnudo	--	--
	0.0-0.5 cm	-14.915 \pm 0.25 def
	0.5-1.5 cm	-14.492 \pm 0.25 ef
	1.5-3.0 cm	-14.227 \pm 0.25 f

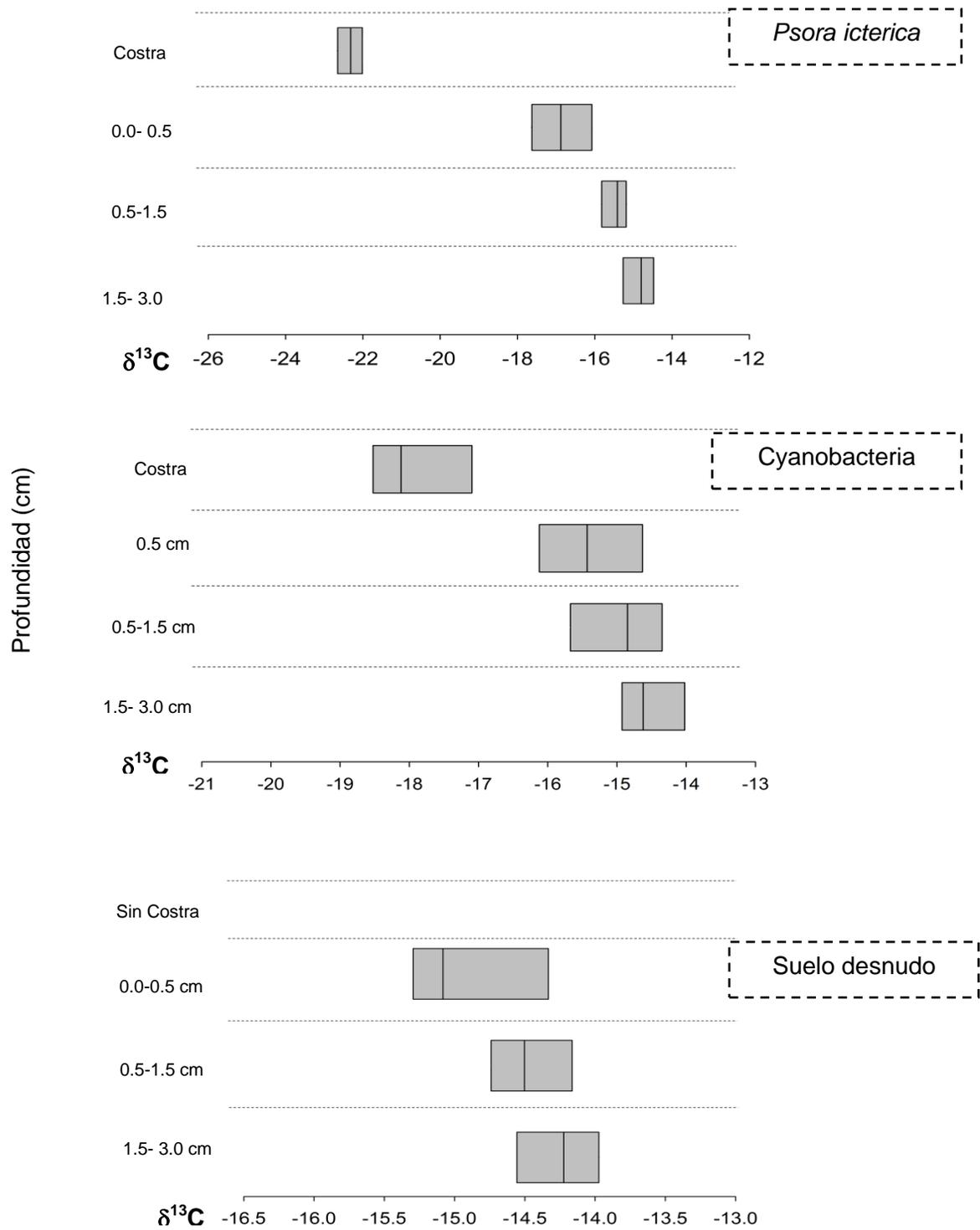


Fig. 3.3. Distribución vertical del valor $\delta^{13}\text{C}$ del carbono orgánico en la costra y suelo asociado a la costra y en suelo desnudo a tres profundidades en el sitio con pastoreo moderado.

3.2.2 Pastoreo estacional

Para *A. socialis* los valores $\delta^{13}\text{C}$ de los estadios adultos y juveniles no fueron distintos en ninguna de las profundidades. Sin embargo en el talo de *A. obpallens*, el $\delta^{13}\text{C}$ del estadio juvenil fue más negativo que el $\delta^{13}\text{C}$ del estadio adulto, mientras que los valores $\delta^{13}\text{C}$ en las diferentes profundidades asociadas a la costra no difirieron. Para *A. schleicheri* y *D. diacapsis* los valores $\delta^{13}\text{C}$ de los thalli eran significativamente más negativos que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en las profundidades del suelo asociadas. Comparando los valores $\delta^{13}\text{C}$ de las diferentes profundidades entre el suelo desnudo y suelo bajo diferentes thalli de líquenes, no se observaron diferencias (Tabla 3.3; Ver Anexo Tabla 12; $P < 0.0001$).

Tabla. 3.3. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de costra así como del COS de las profundidades asociadas 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm en el sitio con pastoreo estacional.

Costra biológica de Suelo	Profundidad del suelo	Valor $\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>A. socialis</i> estadio juvenil	costra	-18.164 \pm 0.27 c
	0.0-0.5 cm	-16.020 \pm 0.27 d e
	0.5-1.5 cm	-15.400 \pm 0.27 e f g h
	1.5-3.0 cm	-15.029 \pm 0.27 g h
<i>A. socialis</i> estadio adulto	costra	-17.992 \pm 0.27 c
	0.0-0.5 cm	-15.918 \pm 0.27 e f
	0.5-1.5 cm	-15.821 \pm 0.27 e f
	1.5-3.0 cm	-15.657 \pm 0.27 e f g
<i>A. obpallens</i> estadio juvenil	costra	-20.343 \pm 0.28 a
	0-0-0.5 cm	-15.962 \pm 0.28 e f
	0.5-1.5 cm	-15.522 \pm 0.30 e f g h
	1.5-3.0 cm	-15.212 \pm 0.28 f g h
<i>A. obpallens</i> estadio adulto	costra	-19.552 \pm 0.27 b
	0.0-0.5 cm	-15.748 \pm 0.27 e f g
	0.5-1.5 cm	-15.264 \pm 0.27 f g h
	1.5-3.0 cm	-15.204 \pm 0.27 f g h
<i>A. schleicheri</i>	costra	-19.080 \pm 0.27 b
	0.0-0.5 cm	-16.758 \pm 0.27 d
	0.5-1.5 cm	-15.812 \pm 0.27 e f
	1.5-3.0 cm	-15.248 \pm 0.27 f g h
<i>D. diacapsis</i>	costra	-18.937 \pm 0.27 b
	0.0-0.5 cm	-15.789 \pm 0.27 e f
	0.5-1.5 cm	-15.438 \pm 0.27 e f g h
	1.5-3.0 cm	-14.779 \pm 0.27 h
Suelo desnudo	--	--
	0.0-0.5 cm	-16.024 \pm 0.27 d e
	0.5-1.5 cm	-15.862 \pm 0.27 e f
	1.5-3.0 cm	-15.239 \pm 0.27 f g h

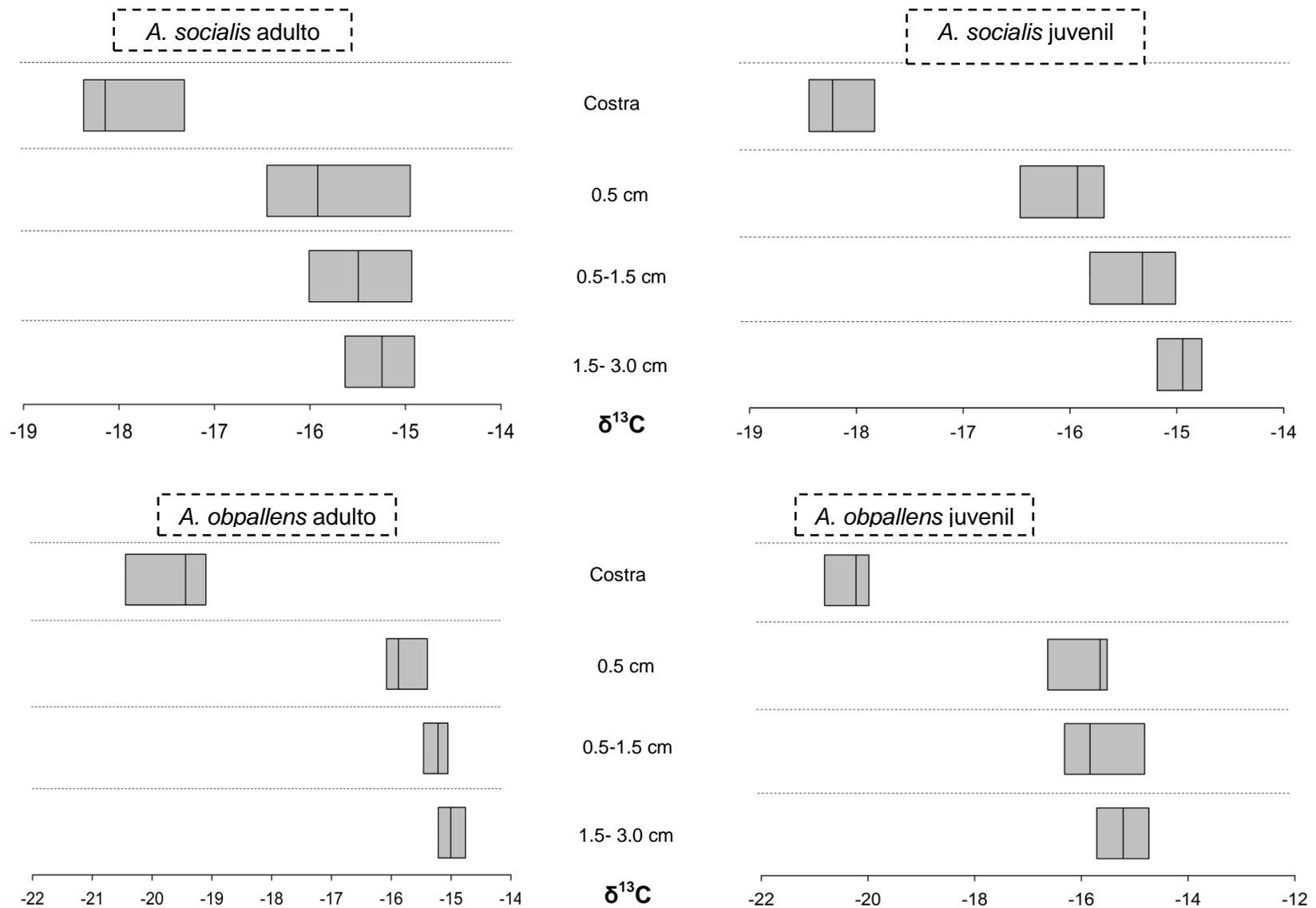


Fig. 3.4a. Distribución vertical de los valores $\delta^{13}\text{C}$ de los talli de *Acarospora socialis* y *Acarospora obpallens* en estadios adulto y juvenil y del COS en las diferentes profundidades del suelo asociadas a ellas en el sitio con pastoreo estacional.

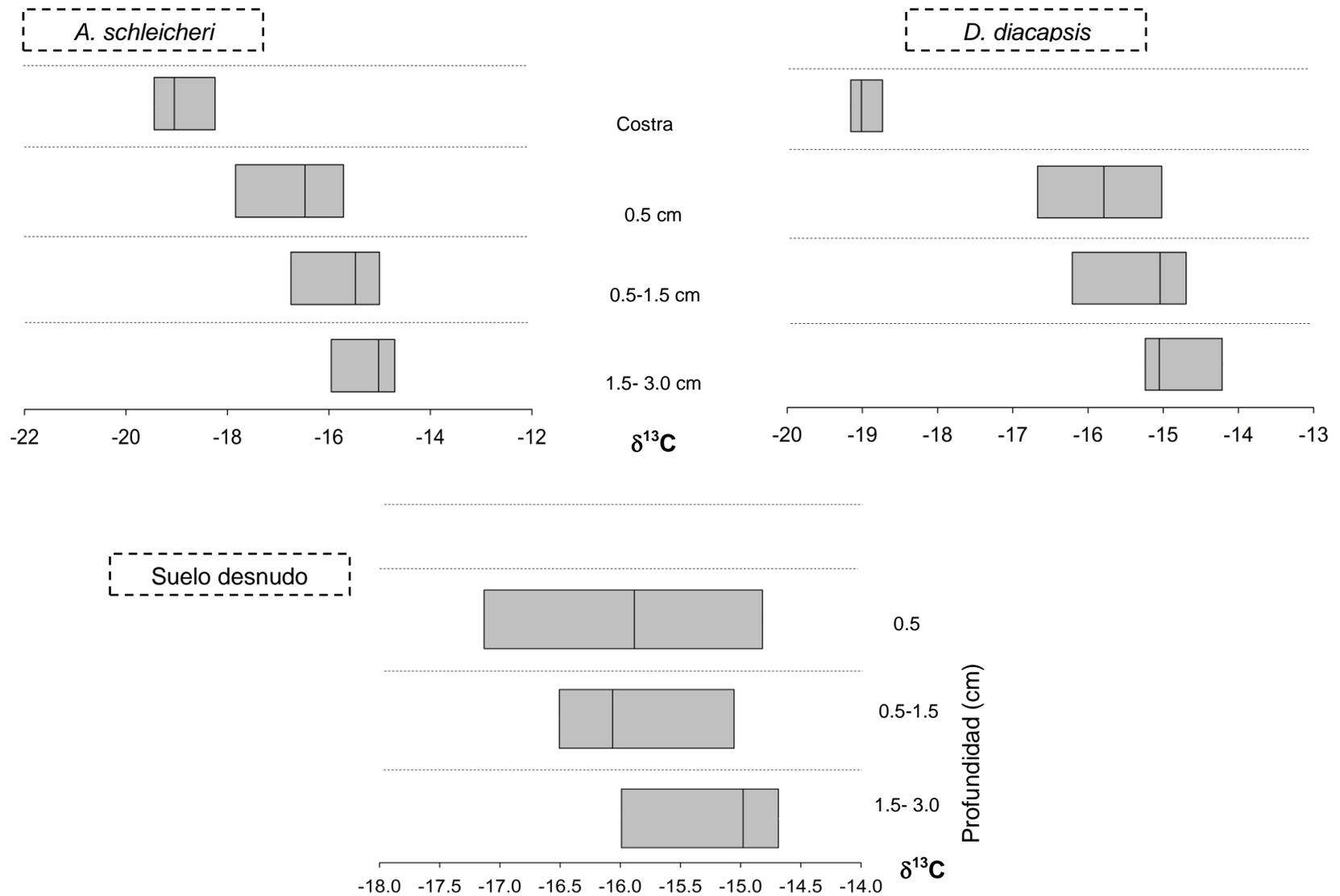


Fig. 3.4b. Distribución vertical de los valores $\delta^{13}\text{C}$ de los tallos de *Acarospora schleicheri* y de *D. diacapsis* y del COS en las diferentes profundidades del suelo asociadas a ellas y las profundidades del suelo desnudo en el sitio con pastoreo estacional.

3.2.3 Pastoreo continuo

El valor $\delta^{13}\text{C}$ en *D. diacapsis* presentó diferencias significativas con *A. socialis* en el nivel de costra (Tabla 3.4; Ver Anexo Tabla 13; $P < 0.0057$). Refiriendo a los estratos de suelo, la profundidad 0.0-0.5 cm exhibió valores similares en las especies de CBS y suelo desnudo, en la profundidad 0.5-1.5 cm así como en la última profundidad (1.5-3.0cm), no se presentaron diferencias significativas entre las especies de CBS y suelo desnudo (Tabla 3.4; Ver Anexo Tabla 13; $P < 0.0001$, La figura 3.5 muestra la distribución vertical del valor $\delta^{13}\text{C}$ en el nivel de costra y profundidades de suelo).

Tabla. 3.4. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de costra así como del COS de las profundidades asociadas 0.0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm en el sitio con pastoreo intensivo.

Costra biológica de Suelo	Profundidad del suelo	Valor $\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>A. socialis</i> estadio juvenil	costra	-17.171 \pm 0.26 b
	0.0-0.5 cm	-16.056 \pm 0.26 c d
	0.5-1.5 cm	-15.404 \pm 0.26 d e
	1.5 – 3.0 cm	-15.080 \pm 0.26 e
<i>D. diacapsis</i>	costra	-18.847 \pm 0.26 a
	0.0-0.5 cm	-16.100 \pm 0.26 c d
	0.5-1.5 cm	-15.464 \pm 0.26 d e
	1.5 – 3.0 cm	-14.995 \pm 0.26 e
Suelo desnudo	--	--
	0.0-0.5 cm	-16.474 \pm 0.26 b c
	0.5-1.5 cm	-15.604 \pm 0.26 d e
	1.5 – 3.0 cm	-15.068 \pm 0.26 e

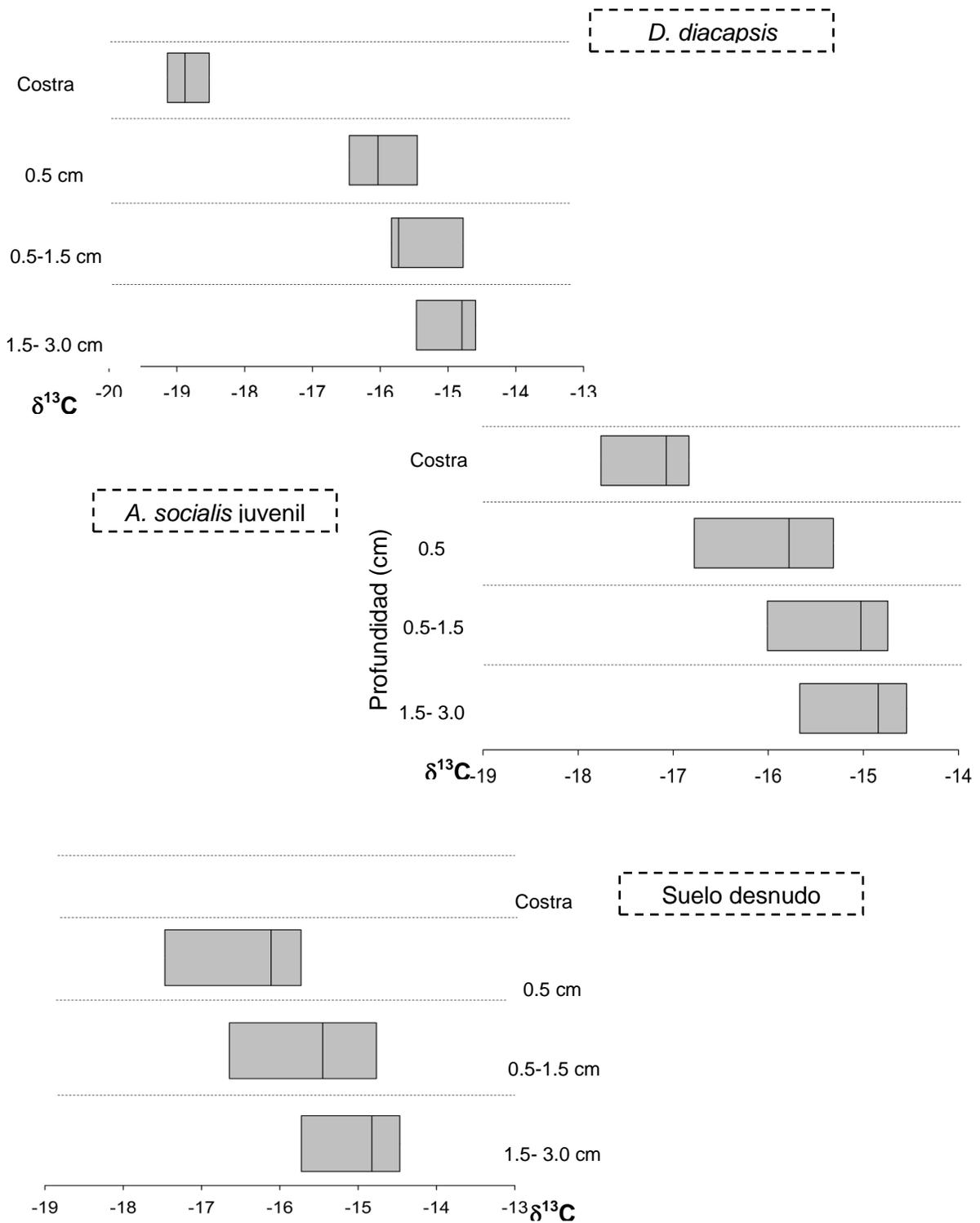


Fig. 3.5 Distribución vertical del valor $\delta^{13}\text{C}$ del carbono orgánico en la costra y en el suelo asociado a la costra y en suelo desnudo a tres profundidades en el sitio con pastoreo continuo.

3.2.4 Exclusión de pastoreo

Los $\delta^{13}\text{C}$ en las cianobacterias y *D. diacapsis* fueron más negativos que en las profundidades del suelo bajo estos dos tipos de costras. En el caso de las profundidades de la cianobacteria y de *D. diacapsis* las dos profundidades siguientes bajo el talo presentaron valores $\delta^{13}\text{C}$ similares pero el valor $\delta^{13}\text{C}$ de la última profundidad solo fue menos negativo que las dos profundidades anteriores. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en las diferentes profundidades bajo suelo desnudo no difirieron de los valores de COS bajo los dos tipos de CBS. (Tabla 3.5; ver Tabla 14 en Anexo; $P < 0.0001$).

Tabla. 3.5. Medias (± 1 error estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de costra así como del COS de las profundidades asociadas 0-0.5 cm, 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm del sitio exclusión de pastoreo.

Costra biológica de Suelo	Profundidad del suelo	Valor $\delta^{13}\text{C}$ (‰)
Cyanobacteria	costra	-18.7 \pm 0.26 b
	0.0-0.5 cm	-15.8 \pm 0.26 c d
	0.5-1.5 cm	-14.8 \pm 0.26 d e
	1.5-3.0 cm	-14.4 \pm 0.26 e
<i>D. diacapsis</i>	costra	-20.5 \pm 0.26 a
	0.0-0.5 cm	-16.3 \pm 0.26 c
	0.5-1.5 cm	-15.4 \pm 0.26 c d e
	1.5-3.0 cm	-14.8 \pm 0.26 d e
Suelo desnudo	--	--
	0.0-0.5 cm	-16.2 \pm 0.26 c
	0.5-1.5 cm	-15.4 \pm 0.26 c d e
	1.5-3.0 cm	-14.7 \pm 0.26 e

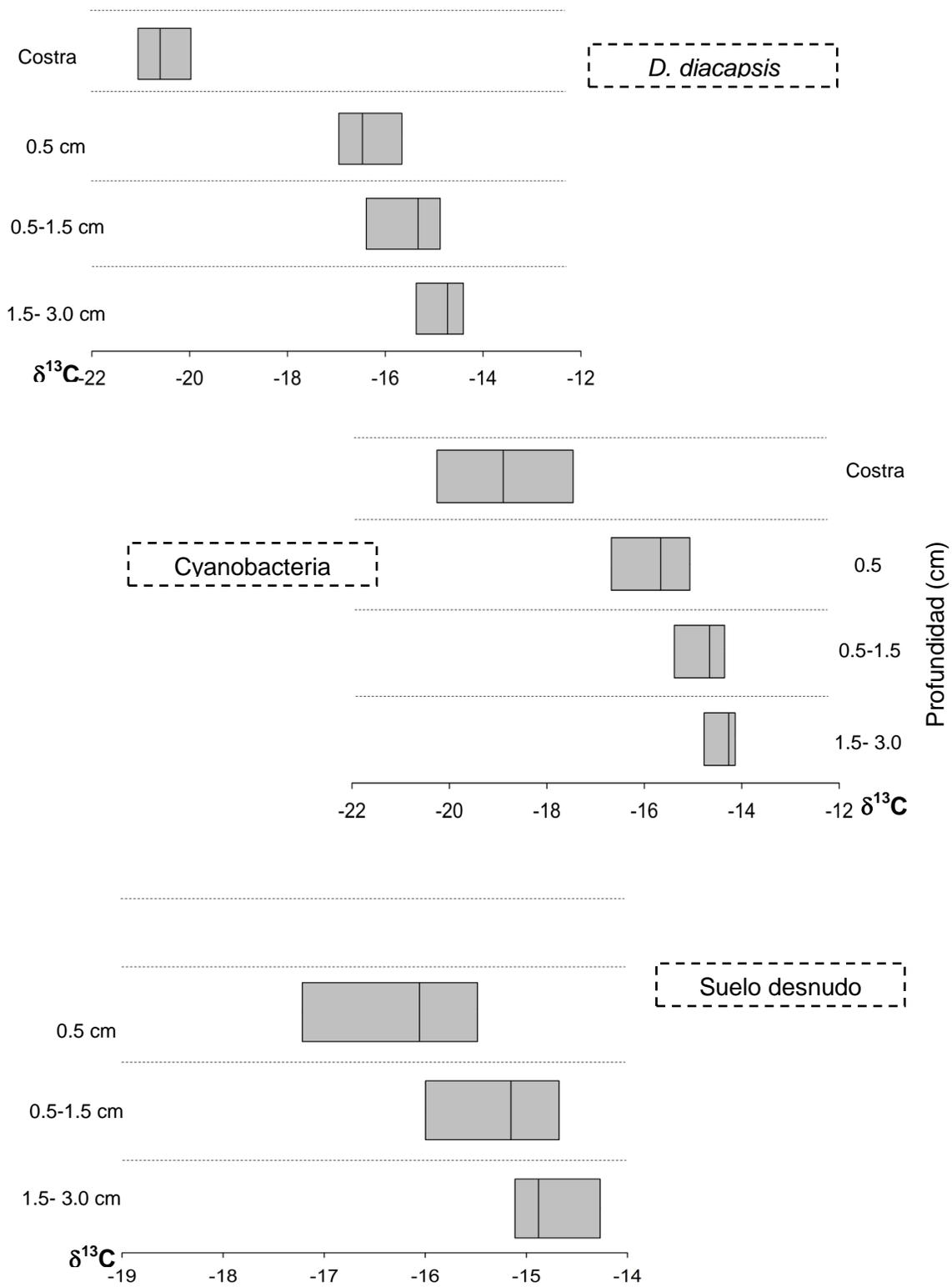


Fig. 3.6. Distribución vertical del valor $\delta^{13}\text{C}$ del carbono orgánico en la costra y en el suelo asociado a la costra y en suelo desnudo a tres profundidades en el sitio con exclusión de pastoreo.

3.2.5 Comparación de $\delta^{13}\text{C}$ de las especies y/o grupos de CBS y suelo desnudo entre distintos sistemas de pastoreo.

Los $\delta^{13}\text{C}$ en las **Cyanobacteria** no exhibieron diferencias significativas entre los sitios de pastoreo moderado y exclusión, tanto en el nivel de costra como en las tres profundidades del suelo (Figura 3.7a; ver Tabla Anexo 15; $P < 0.2667$).

El $\delta^{13}\text{C}$ del talo de ***D. diacapsis*** del sitio de la exclusión fue más negativo que en los sitios de pastoreo estacional y continuo; sin embargo entre los sitios del pastoreo estacional y continuo no se observaron tales diferencias. Considerando las diferentes profundidades del suelo no hubo diferencias de $\delta^{13}\text{C}$ entre los sitios (Figura 3.7b; ver Anexo Tabla 16; $P < 0.0001$).

El valor $\delta^{13}\text{C}$ de ***A. socialis juvenis*** fue más negativo en la exclusión que en los sitios de pastoreo estacional y pastoreo continuo; los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en las distintas profundidades asociadas a esta especie fue similar entre los sitios (Figura 3.8 a; ver Anexo Tabla 17; $P < 0.0001$).

Suelo desnudo. En las tres profundidades del suelo desnudo, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ no difirieron comparando los sitios con pastoreo estacional, continuo y exclusión, sin embargo los valores $\delta^{13}\text{C}$ eran más negativos en estos sitios en comparación al sitio de pastoreo moderado (Figura 3.8 b; ver Anexo Tabla 18; $P < 0.0001$).

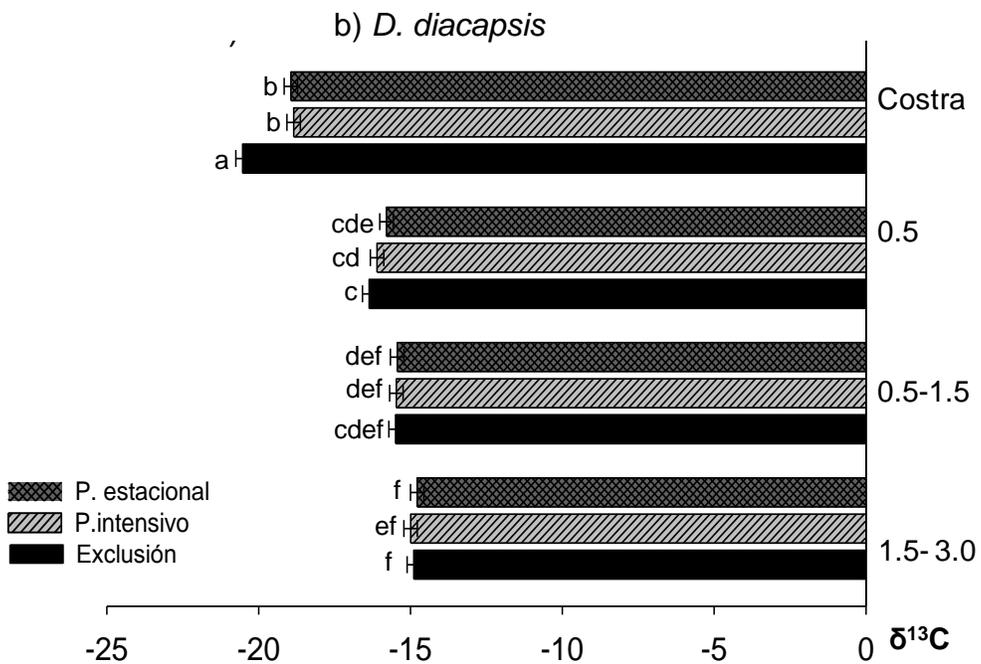
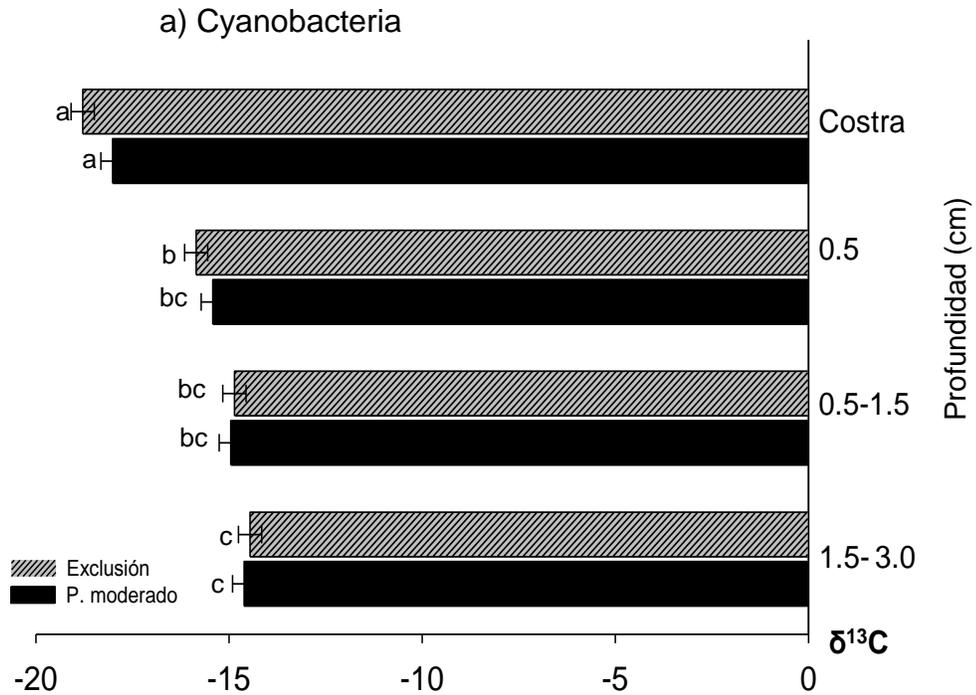


Fig. 3.7. Medias (± 1 error estándar) del valor $\delta^{13}C$ de la CBS de a) Cyanobacteria ($P < 0.0001$) y b) *D. diacapsis* ($P < 0.0001$), observado en los sitios con pastoreo estación, pastoreo continuo y en la exclusión. Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores $P < 0.05$.

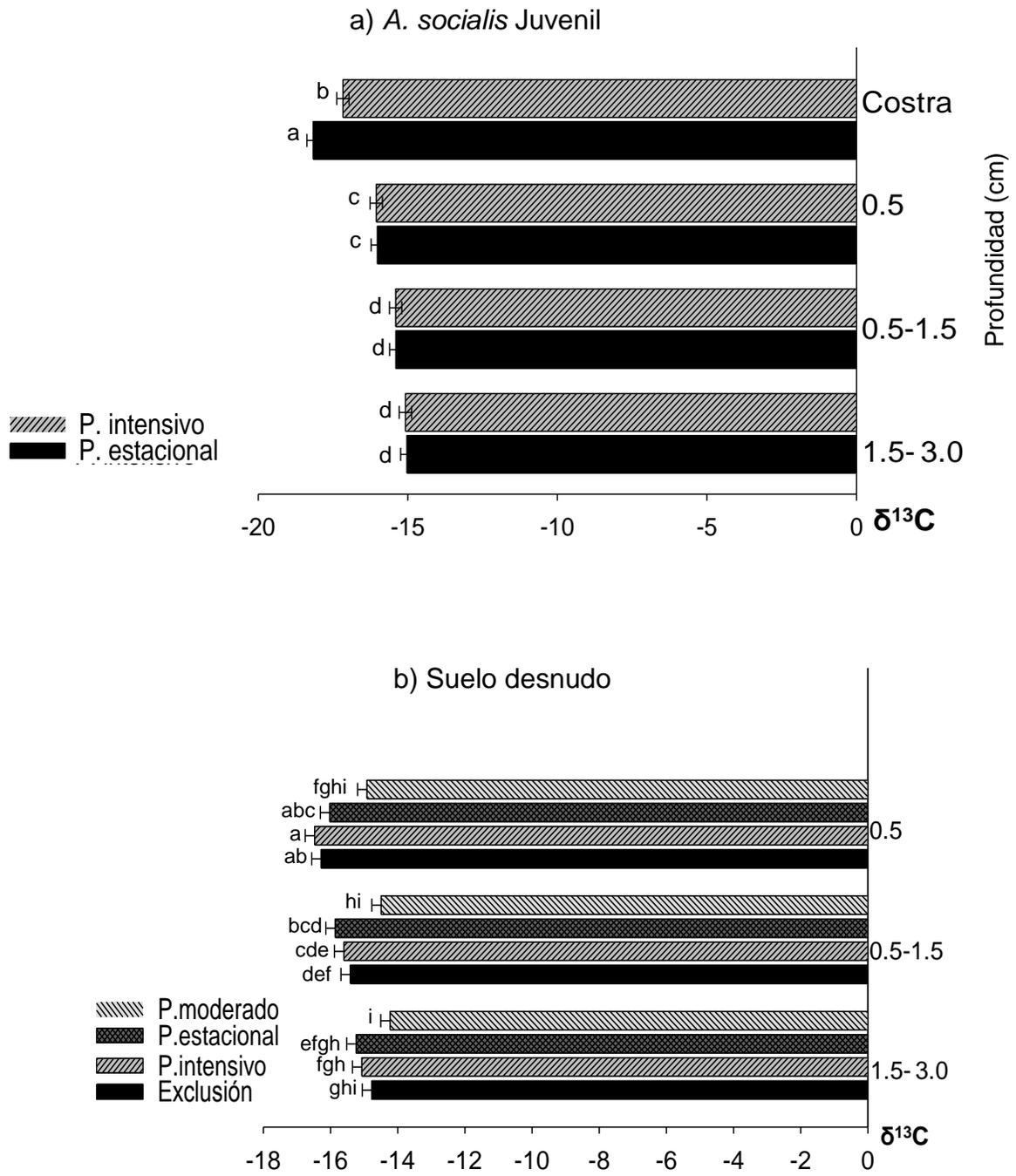


Fig. 3.8. Medias (± 1 error estándar) del valor $\delta^{13}\text{C}$ de a) *A. socialis* en estado juvenil ($P < 0.0001$) y b) suelo desnudo ($P < 0.0001$) en los sitios con pastoreo moderado estacional, continuo y exclusión. Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

3.3. Carbono orgánico en las CBS y profundidades del suelo.

3.3.1 Porcentaje de carbono orgánico total en las CBS y suelo debajo de ella en cada sitio.

- Pastoreo Moderado.

A nivel de costra y en la profundidad 0.0-0.5 cm, la concentración de CO fue mayor en *Psora icterica* que en cyanobacteria. En las siguientes profundidades la concentración de COS no fue diferente entre las CBSs (Fig. 3.9 a; ver Anexo Tabla 20; $P < 0.0001$).

- Pastoreo Estacional.

El porcentaje de carbono orgánico en *A. schleicheri* fue mayor que en el resto de las especies. En la profundidad de 0.0 – 0.5 cm bajo *A. schleicheri* la concentración de COS fue mayor que bajo el resto de las especies, en donde los porcentajes fueron similares. En los otros estratos de suelo (0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm) la concentración de COS no presentaron diferencias significativas entre las especies de CBS. En cuanto a las especies con estadios diferentes, se observó que *A. socialis* en estadio juvenil tuvo una concentración de CO más baja que en el estadio adulto en el nivel de costra y en la segunda profundidad (0.5-1.5 cm) mientras la concentración de COS en las profundidades de 0.0-0.5 cm y 1.5-3.0 cm fueron similares. En cuanto a *A. obpallens*, no hubo diferencias del porcentaje de CO en el nivel de costra y en las profundidades del suelo (Fig. 3.9 d; ver Anexo; Tabla 21 $P < 0.0001$).

- Pastoreo continuo.

D. diacapsis exhibió el porcentaje de CO más alto que *A. socialis* en el nivel de costra, mientras que el porcentaje de COS en las diferentes profundidades fue el mismo para las dos especies (Fig. 3.9 b; ver Anexo; Tabla 22; $P < 0.0001$).

- Exclusión de pastoreo.

D. diacapsis tuvo una concentración de CO más alto que las cyanobacteria mientras en las profundidades asociadas no hubo diferencias significativas en COS entre ellas (Fig. 3.9 c; ver Anexo Tabla 23; $P < 0.0005$).

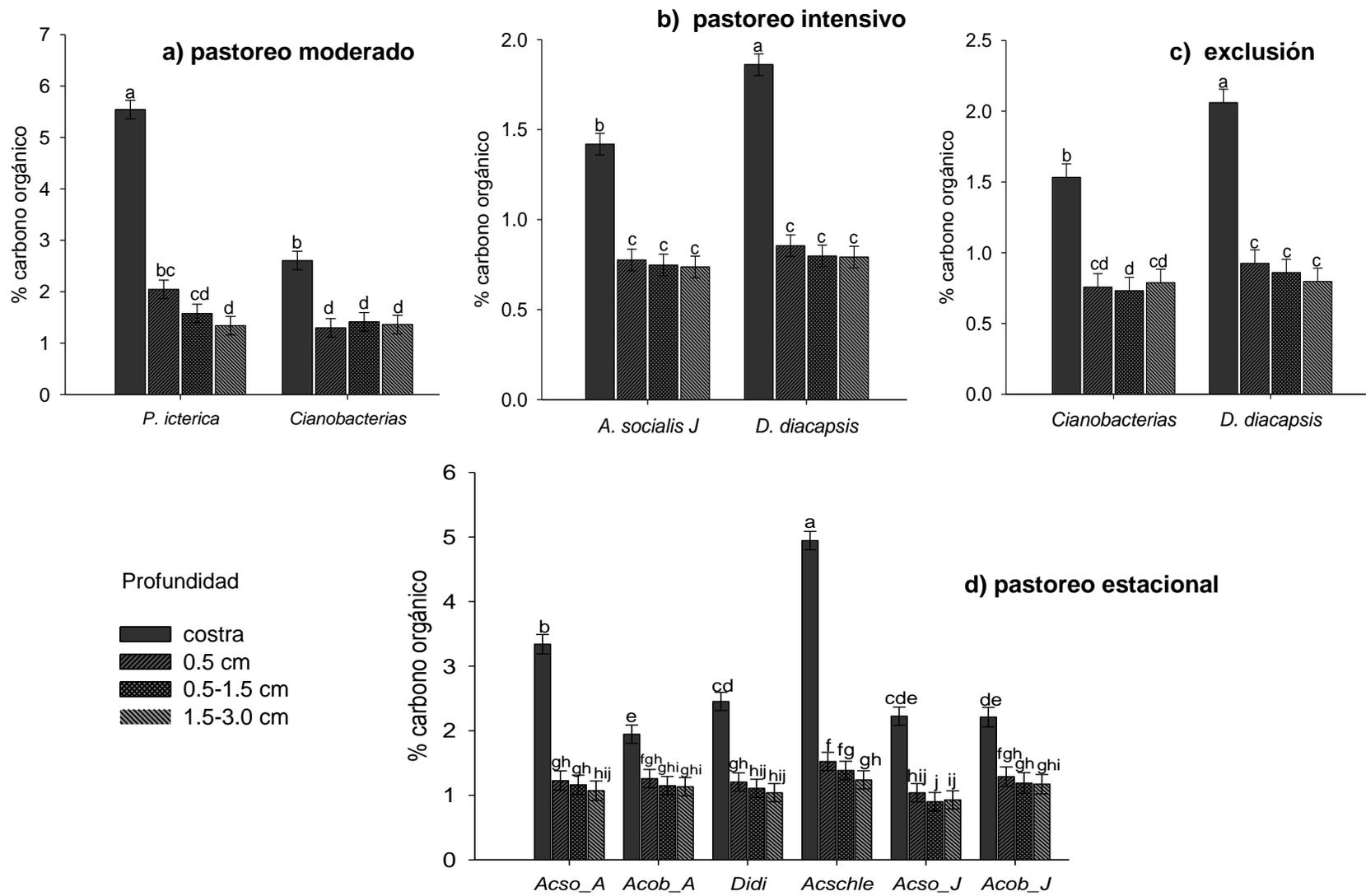


Fig. 3.9. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en la CBS de los sitios **a)** pastoreo moderado ($P < 0.0001$), **b)** pastoreo continuo ($P < 0.0001$), **c)** exclusión ($P < 0.0005$) y **d)** pastoreo estacional ($Acso_A = A. socialis$ adulto; $Acob_A = A. obpallens$ adulto; $Didi = D. diacapsis$; $Acschle = A. schleicheri$; $Acso_J = A. socialis$ juvenil; $Acob_J = A. obpallens$ juvenil), ($P < 0.0001$). Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey con valores de $P < 0.05$.

3.3.2 Comparación del porcentaje de carbono orgánico en diversas especies y/o grupos de CBS y suelo desnudo entre sitios

- Cyanobacteria.

Las cyanobacteria del sitio pastoreo moderado tuvieron el mayor porcentaje de carbono orgánico (nivel de costra y profundidades asociadas) que en el sitio de la exclusión (Fig. 3.10; ver Anexo Tabla 24; $P < 0.0001$).

- *Diploschistes diacapsis*.

En el nivel de costra *D. diacapsis* tuvo el mayor porcentaje de CO en el sitio de pastoreo estacional el cual difirió de los bajos porcentajes de CO de los sitios de pastoreo continuo y exclusión, entre los cuales no se observaron diferencias. Respecto a las profundidades del suelo asociadas a *D. diacapsis* el sitio de pastoreo estacional conservó los mayores porcentajes que difirieron de los sitios continuo y exclusión, no presentándose entre estos dos último diferencias significativas (Fig. 3.11; ver Anexo Tabla 25; $P < 0.0001$).

- *Acarospora socialis* estadio juvenil.

A. socialis observó en el talo así como en las tres profundidades asociadas, el mayor porcentaje de CO en el sitio de pastoreo estacional que la *A. socialis* presente en el sitio de pastoreo continuo (Fig. 3.12; ver Anexo Tabla 26; $P < 0.0001$).

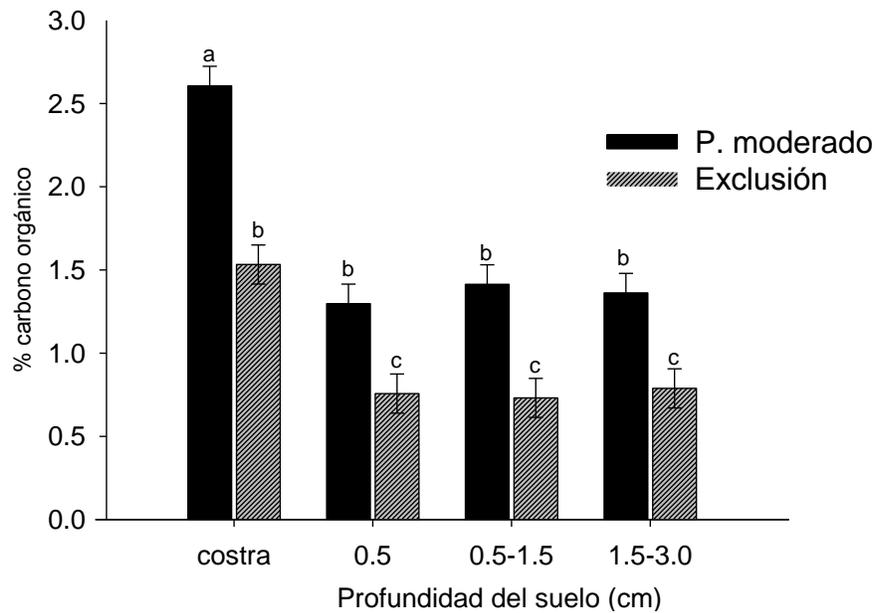


Fig. 3.10. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en el grupo de las Cyanobacteria presente en los sitios de pastoreo moderado y exclusión ($P < 0.0001$). Letras distintas indican diferencias significativas entre barras según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

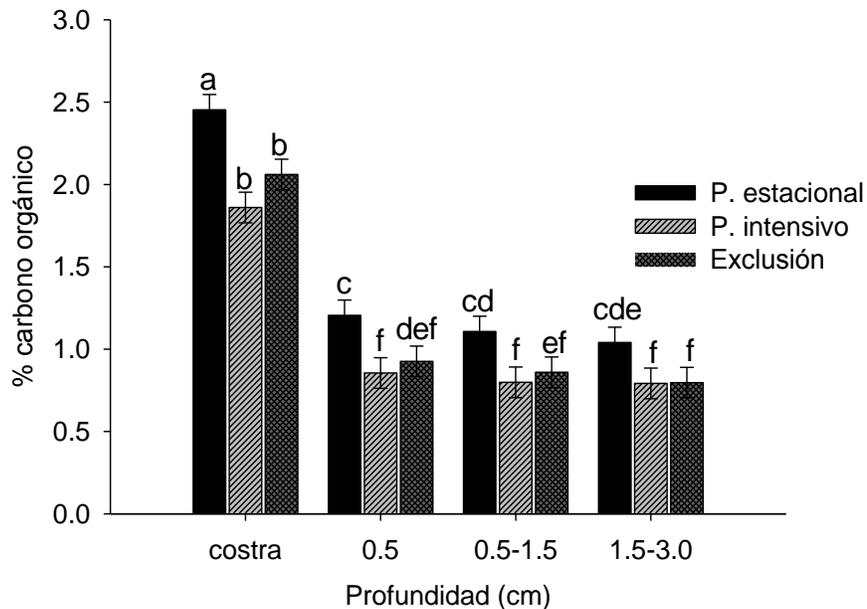


Fig. 3.11. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en *D. diacapsis* presente en los sitios de pastoreo estacional, continuo y exclusión ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

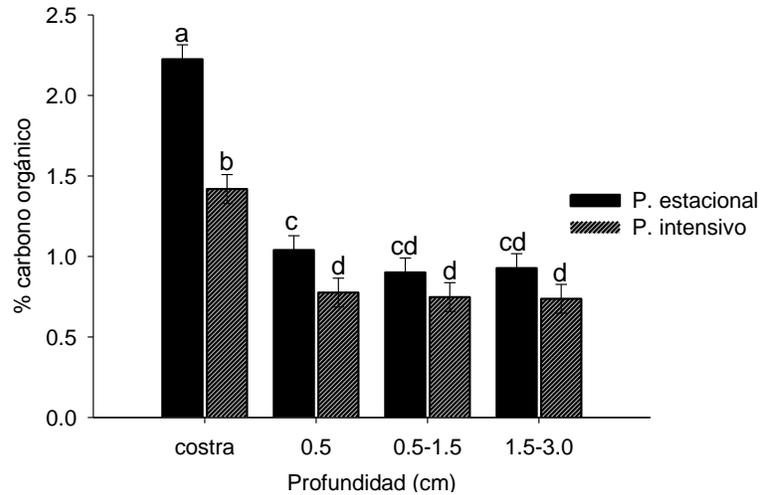


Fig. 3.12. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en *A. socialis* estadio juvenil presente en los sitios de pastoreo estacional e continuo ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$

- Suelo desnudo.

La concentración de CO es similar en todas las profundidades de suelo desnudo en los sitios de pastoreo moderado y estacional. Sin embargo, la concentración de CO en estos sitios fue más alto que en los sitios de pastoreo continuo y la exclusión, en donde entre ellos tampoco hubo diferencias significativas (Fig. 3.13; ver Anexo Tabla 27; profundidad como factor principal anidado en sitio $P < 0.9930$, sitio como factor principal $P < 0.0001$).

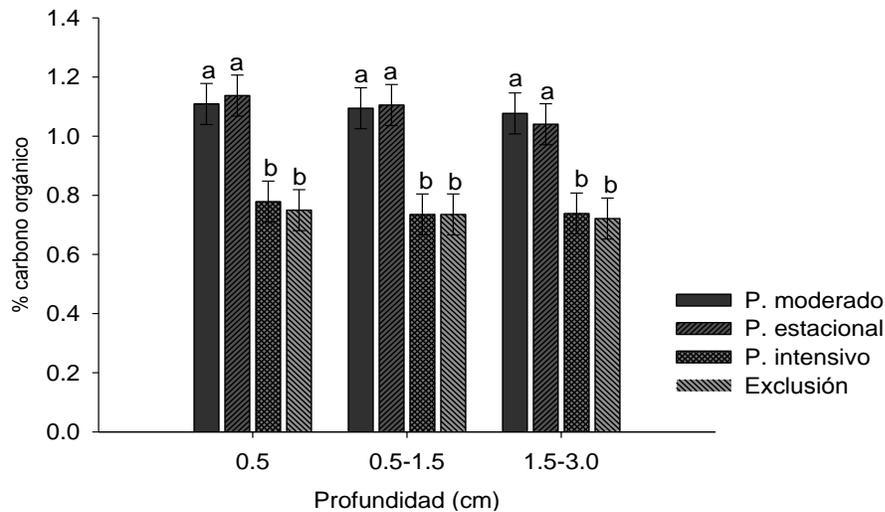


Fig. 3.13. Medias (± 1 error estándar) del porcentaje de carbono orgánico en suelo desnudo de todos los sitios ($P < 0.0001$ factor principal sitio; $P < 0.9930$ factor principal profundidad). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

3.3.3 Porcentaje de carbono orgánico derivado de la CBS en diferentes profundidades del suelo.

El porcentaje de CO derivado de la CBS en las profundidades del suelo disminuye con profundidad de suelo de manera distinta dependiendo de las especies y/o grupos de CBS y sistema de pastoreo. Todos los talos de CBS mantuvieron el 100% de CO y es a partir de éste que se calculó el porcentaje de las siguientes profundidades.

En el **pastoreo estacional** se observa que del 100% de CO que contiene el talo de *A. schleicheri* la siguiente profundidad (0.0-0.5 cm) mantuvo casi el 60% y en las últimas dos profundidades el porcentaje de CO fue similar. A partir del talo de *D. diacapsis* los porcentajes de CO en las profundidades asociadas a esta especie fueron distintos, en la primer profundidad (0.0-0.5 cm) se pudo observar casi 40 % de CO, porcentaje mayor que las siguientes profundidades. Las especies de *A. socialis* y *A. obpallens* no presentaron diferencias entre sus estadios en el porcentaje de CO de las tres profundidades asociadas a los talli (Tabla 3.6; Fig.3.14; ver Anexo Tabla 28; profundidad como factor principal $P<0.0001$, especie como factor principal $P<0.0001$).

Dentro del sitio de **pastoreo moderado** la primera profundidad de suelo (0.0-0.5 cm) asociada a la biopelícula de las cyanobacteria presentó el mayor porcentaje de CO en comparación a las siguientes profundidades y entre las cuales no hubo diferencias ya que el CO se aproximó al 25%. En el caso de las profundidades del suelo asociadas a *P. icterica* la primera profundidad mantiene el mayor porcentaje de CO que las profundidades siguientes (Tabla 3.7; Fig. 3.15; ver Anexo Tabla 29; profundidad anidado a CBS como factor principal $P<0.0001$, especie como factor principal $P<0.0131$).

Tabla. 3.6. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada a la especie. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Especie	Profundidad	% de la fracción de CO en las diferentes profundidades
A. socialis Adulto	0.0-0.5 cm	50.7 \pm 4.01 abc
	0.5-1.5 cm	44.6 \pm 4.01 bcd
	1.5-3.0 cm	40.6 \pm 4.01 cdef
A. socialis Juvenil	0.0-0.5 cm	55.2 \pm 3.78 ab
	0.5-1.5 cm	42.5 \pm 3.78 cd
	1.5-3.0 cm	34.8 \pm 3.78 defg
D. diacapsis	0.0-0.5 cm	40.2 \pm 3.78 cdef
	0.5-1.5 cm	34.2 \pm 3.78 defg
	1.5-3.0 cm	20.5 \pm 3.78 h
A. obpallens Adulto	0.0-0.5 cm	38.7 \pm 3.78 def
	0.5-1.5 cm	30.8 \pm 3.78 efgh
	1.5-3.0 cm	29.9 \pm 3.78 fgh
A. obpallens Juvenil	0.0-0.5 cm	39.1 \pm 4.29 cdef
	0.5-1.5 cm	30.3 \pm 4.29 efgh
	1.5-3.0 cm	24.5 \pm 4.29 gh
A. schleicheri	0.0-0.5 cm	57.6 \pm 3.78 a
	0.5-1.5 cm	41.0 \pm 3.78 cde
	1.5-3.0 cm	31.4 \pm 3.78 efg

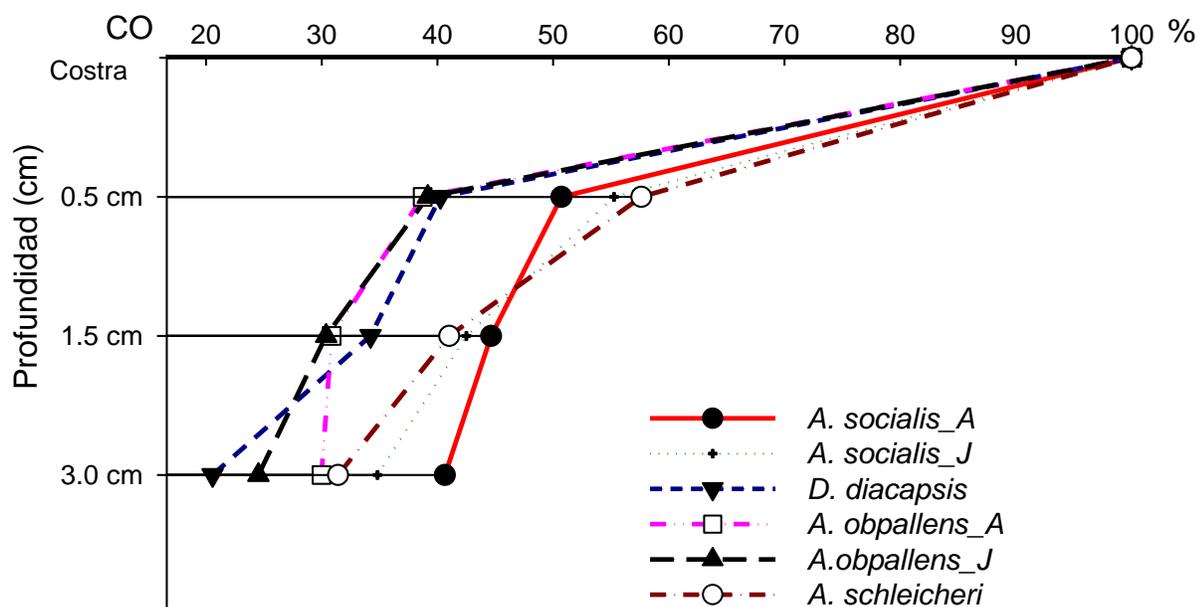


Fig. 3.14. Porcentaje de la fracción de carbono orgánico en las diferentes profundidades del suelo a partir del nivel de costra en las especies presentes el sitio de pastoreo estacional.

Tabla. 3.7. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada a la especie del sitio de pastoreo moderado. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

<i>Especie</i>	<i>Profundidad</i>	<i>% de la fracción de CO en las diferentes profundidades</i>
Cyanobacteria	0.0-0.5 cm	42.9 \pm 4.11 a
	0.5-1.5 cm	28.4 \pm 3.88 bc
	1.5-3.0 cm	21.3 \pm 3.88 cd
<i>P. ictérica</i>	0.0-0.5 cm	35.61 \pm 3.88 ab
	0.5-1.5 cm	19.7 \pm 3.88 cd
	1.5-3.0 cm	12.6 \pm 3.88 d

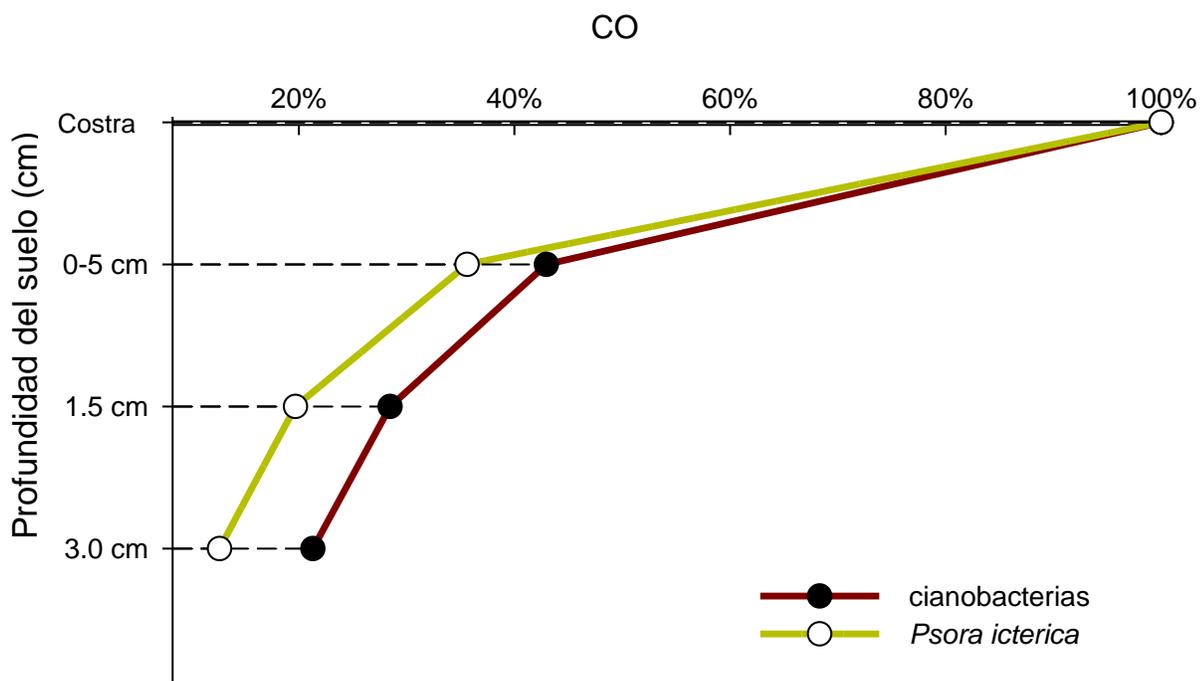


Fig. 3.15. Porcentaje de la fracción de carbono orgánico en las diferentes profundidades del suelo a partir del nivel de costra en las especies presentes el sitio de pastoreo moderado.

En el sitio de **pastoreo continuo** el porcentaje de CO de la primera profundidad de suelo asociada al talo de *A. socialis* y el asociado al talo de *D. diacapsis* tuvieron mayores porcentajes de CO que las profundidades siguientes asociadas a cada costra (0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm), entre las dos últimas profundidades no se observaron diferencias en el porcentaje de CO (Tabla 3.8; Fig. 3.16; ver Anexo Tabla 30; profundidad como factor principal $P < 0.0001$, especie como factor principal $P < 0.0001$).

Tabla. 3.8. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada a la especie del sitio de pastoreo continuo. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

Especie	Profundidad	% de la fracción de CO en las diferentes profundidades
<i>A. socialis</i> Juvenil	0.0-0.5 cm	68.9 \pm 4.10 a
	0.5-1.5 cm	51.47 \pm 4.10 b
	1.5-3.0 cm	42.71 \pm 4.10 bc
<i>D. diacapsis</i>	0.0-0.5 cm	49.8 \pm 4.10 b
	0.5-1.5 cm	38.0 \pm 4.10 cd
	1.5-3.0 cm	29.6 \pm 4.10 d

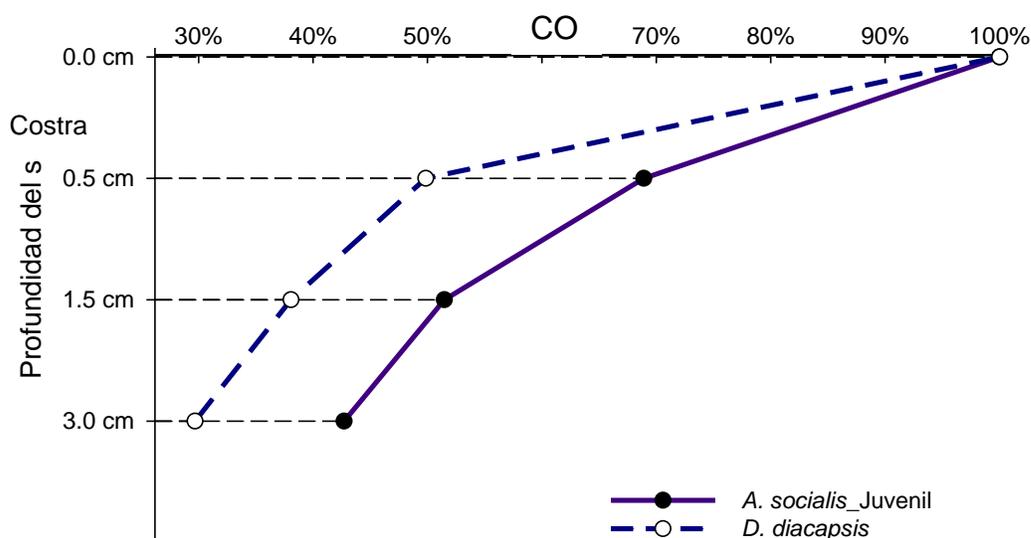


Fig. 3.16. Porcentaje de la fracción de carbono orgánico en las diferentes profundidades del suelo a partir del nivel de costra en las especies presentes el sitio del pastoreo continuo.

Dentro del sitio de la **exclusión** tanto las profundidades del suelo asociadas a la biopelícula de las cyanobacteria como las profundidades del suelo asociadas al talo de *D. diacapsis* presentaron el mayor porcentaje de CO en la primera profundidad (0.0-0.5 cm) que las profundidades siguientes entre la que no hubo diferencias en el porcentaje de CO (Tabla 3.9; Fig. 3.17; ver Anexo Tabla 31; profundidad como factor principal $P<0.0001$, especie como factor principal $P<0.6500$).

Tabla. 3.9 Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada a la especie del sitio de la exclusión. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P<0.05$.

Especie	Profundidad	% de la fracción de CO en las diferentes profundidades
cyanobacteria	0.0-0.5 cm	43.2 \pm 3.63 a
	0.5-1.5 cm	24.0 \pm 3.63 b
	1.5-3.0 cm	15.5 \pm 3.63 b
<i>D. diacapsis</i>	0.0-0.5 cm	37.9 \pm 3.63 a
	0.5-1.5 cm	25.0 \pm 3.63 b
	1.5-3.0 cm	15.8 \pm 3.63 b

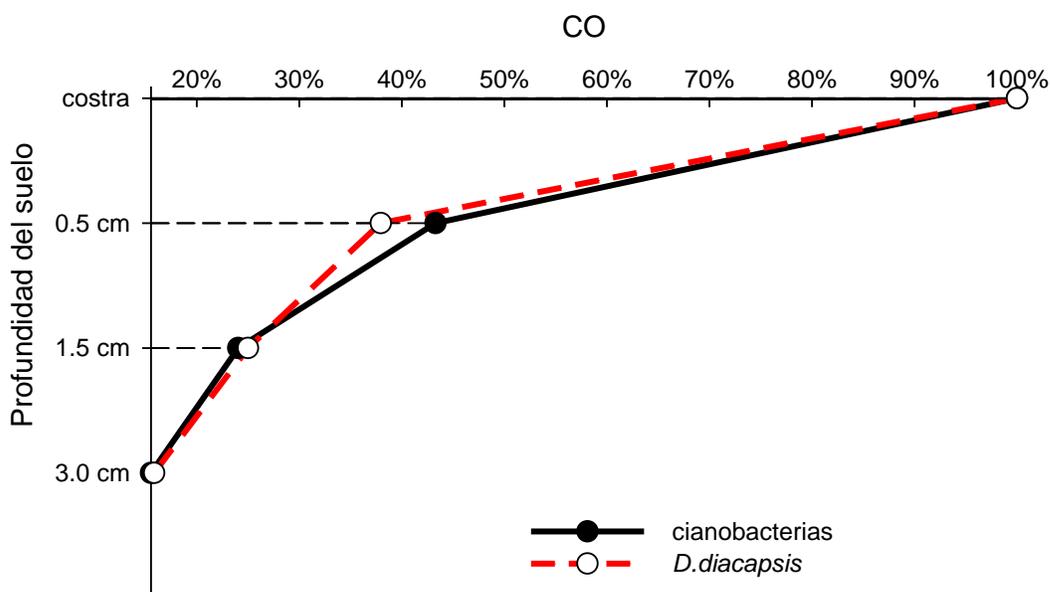


Fig. 3.17. Porcentaje de la fracción de carbono orgánico de la CBS en las diferentes profundidades del suelo en el sitio de la exclusión.

3.3.4 Comparación del porcentaje de carbono orgánico derivado de diversas CBSs en distintos sistemas de pastoreo.

Las especies de **estadios juveniles** de *A. socialis* en los sitios de pastoreo y *A. obpallens* del sitio de pastoreo intensivo mostró mayor caída del porcentaje de carbono orgánico entre sus profundidades del suelo que la presente en el sitio de pastoreo estacional, por otro lado *A. obpallens* fue quien conservó el mayor porcentaje entre sus profundidades (Tabla 3.10; Fig. 3.18; ver Anexo Tabla 31; profundidad como factor principal $P<0.0002$, especie como factor principal $P<0.0001$).

Tabla. 3.10. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada a la especies juveniles del sitio de pastoreo estacional. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P<0.05$.

Especie	Profundidad	% de la fracción de CO en las diferentes profundidades
<i>A. socialis</i> Juvenil	0.0-0.5 cm	55.2 \pm 3.28 a
	0.5-1.5 cm	42.5 \pm 3.28 b
	1.5-3.0 cm	34.8 \pm 3.28 bc
<i>A. obpallens</i> Juvenil	0.0-0.5 cm	39.1 \pm 3.28 bc
	0.5-1.5 cm	30.3 \pm 3.28 cd
	1.5-3.0 cm	24.5 \pm 3.28 d

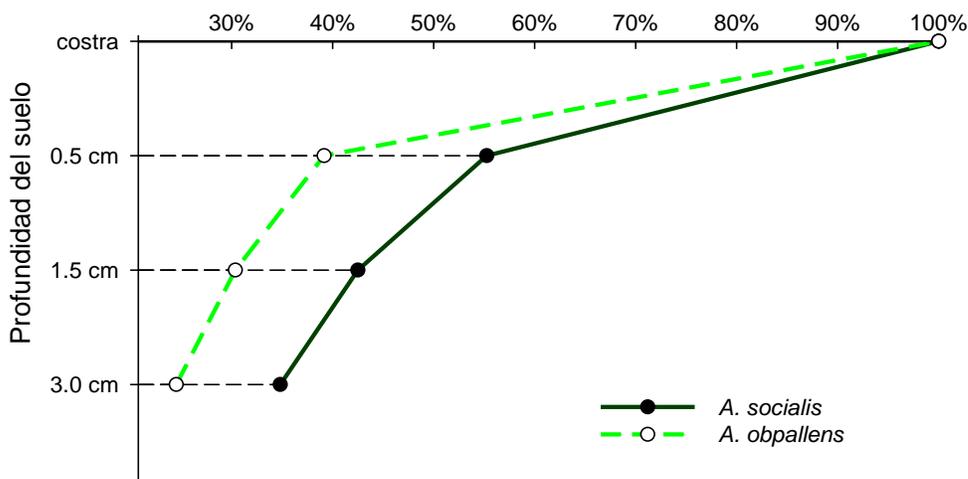


Fig. 3.18. Porcentaje de la fracción de carbono orgánico en las diferentes profundidades del suelo a partir del nivel de costra en las especies de estadios juveniles de *A. socialis* y *A. obpallens* del sitio de pastoreo estacional.

En la primera profundidad del suelo (0.0-0.5 cm) asociada a *D. diacapsis* no hubo diferencia del porcentaje de CO que proviene de la costra entre los tres sistemas de pastoreo (PE, estacional; PC, continuo y EX, exclusión), en las profundidades de 0.5-1.5 cm y 1.5-3.0 cm, *D. diacapsis* no presentó diferencias entre los sitios de pastoreo estacional y pastoreo continuo sin embargo, éstos sitios tuvieron mayor porcentaje de CO que *D. diacapsis* en el sitio de la exclusión (Tabla 3.11; Fig. 3.19; ver Anexo Tabla 32; profundidad como factor principal $P<0.0002$, especie como factor principal $P<0.0024$).

Tabla. 3.11. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada *D. diacapsis* presente en tres sistemas de pastoreo distintos. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P<0.05$.

Especie	Profundidad	% de la fracción de CO en las diferentes profundidades
<i>D. diacapsis</i> PE	0.0-0.5 cm	40.2 \pm 4.38 ab
	0.5-1.5 cm	34.2 \pm 4.38 bc
	1.5-3.0 cm	20.5 \pm 4.38 de
<i>D. diacapsis</i> PC	0.0-0.5 cm	49.8 \pm 4.38 a
	0.5-1.5 cm	38.0 \pm 4.38 ab
	1.5-3.0 cm	29.6 \pm 4.38 bcd
<i>D. diacapsis</i> EX	0.0-0.5 cm	37.9 \pm 4.38 ab
	0.5-1.5 cm	25.0 \pm 4.38 cde
	1.5-3.0 cm	15.8 \pm 4.38 e

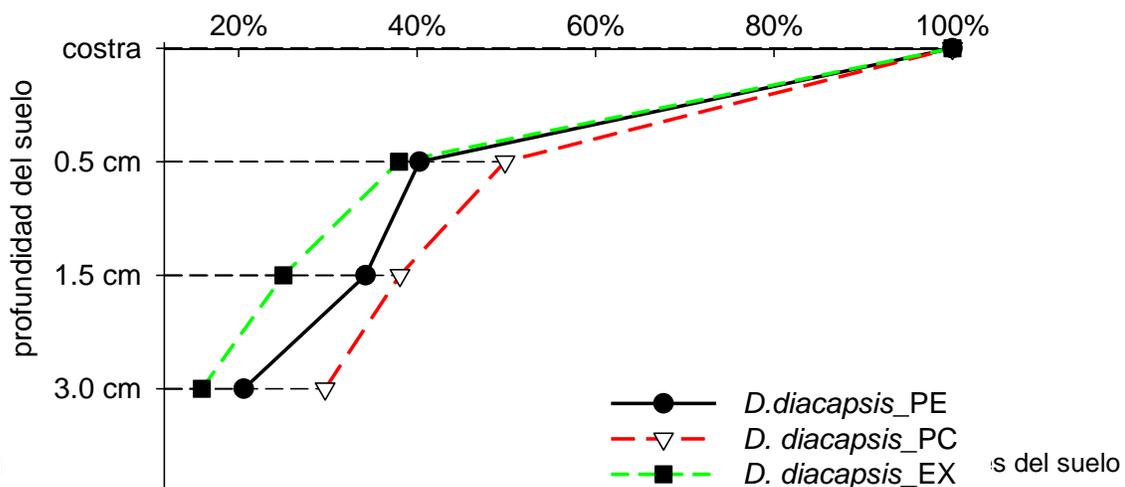


Fig 3.19. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada *D. diacapsis* presente en tres sistemas de pastoreo distintos. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P<0.05$. PE (pastoreo estacional), PC (pastoreo continuo) y EX (exclusión) indican los sitios en el que se encontraban presentes las especies.

En las **cyanobacteria** del sitio de pastoreo moderado (PM) y de la exclusión (EX) no se observaron diferencias entre los porcentajes de CO de las tres profundidades del suelo asociadas a la biopelícula de la costra (Tabla; 3.12; Fig. 3.20; ver Anexo Tabla 33; profundidad como factor principal $P < 0.0001$, especie como factor principal $P < 0.3261$).

Tabla. 3.12. Medias (± 1 error estándar) del % del CO derivado de las CBS a partir del nivel de costra en cada profundidad de suelo asociada a las cyanobacteria presente en dos sistemas de pastoreo distintos. Letras distintas indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

<i>Especie</i>	<i>Profundidad</i>	<i>% de la fracción de CO en las diferentes profundidades</i>
cyanobacteria PM	0.0-0.5 cm	42.9 \pm 4.25 a
	0.5-1.5 cm	28.4 \pm 4.01 b
	1.5-3.0 cm	21.3 \pm 4.01 bc
cyanobacteria EX	0.0-0.5 cm	43.2 \pm 4.01 a
	0.5-1.5 cm	24.0 \pm 4.01 bc
	1.5-3.0 cm	15.5 \pm 4.01 c

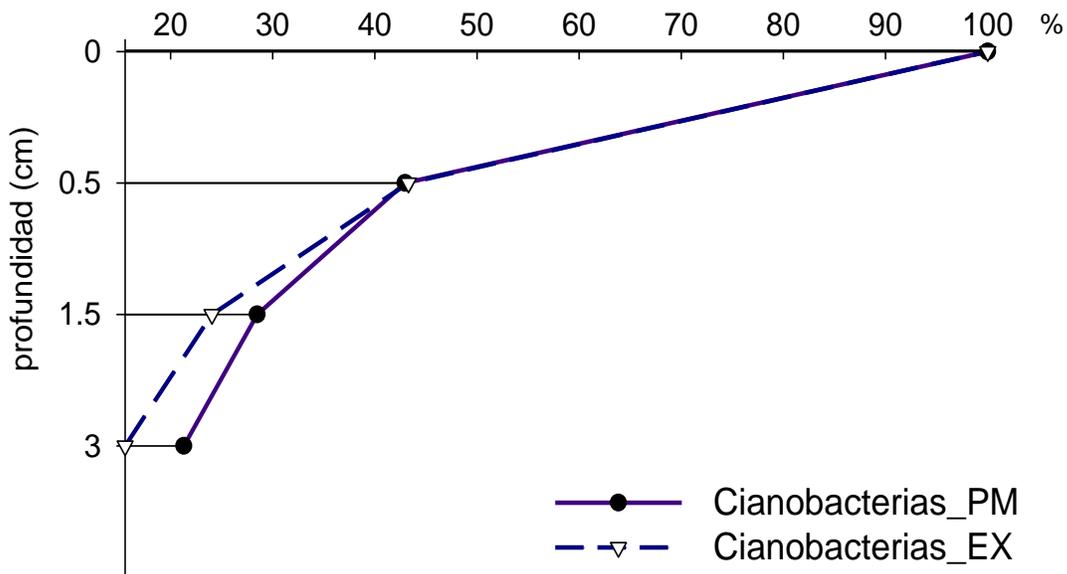


Fig. 3.20. Porcentaje de la fracción de carbono orgánico en las diferentes profundidades del suelo a partir del nivel de costra de cyanobacteria en dos distintos sistemas de pastoreo: PM (pastoreo moderado) y EX (exclusión) indican los sitios en el que se encontraban presentes las CBSs.

3.3.5 Contribución de carbono orgánico por las CBS y carbono orgánico total en los primeros 3 cm de suelo en sitios con diferentes sistemas de pastoreo.

En el sitio de **pastoreo estacional** se observó que la cantidad de CO proveniente de *A. schleicheri* no se diferenció de *A. socialis* en estadio adulto, puesto que ambas contribuyeron entre 3 tCO/ha y 4 tCO/ha. La cantidad de CO proveniente de *D. diacapsis* fue similar a la cantidad de CO proveniente de *A. obpallens* en sus dos estadios y a *A. socialis* en el estadio juvenil todas ellas con casi 2 tCO/ha. En *A. socialis* el estadio adulto contribuyó con mayor CO que el estadio juvenil y la cantidad de CO en los estadios de *A. obpallens* no pudo ser distinguida (Fig. 3.21; ver Anexo Tabla 34; especie como factor principal $P < 0.0001$). Respecto a la cantidad de CO total en cada CBS a 3.0 cm de profundidad del suelo, se observó que *A. schleicheri* presentó la mayor cantidad de CO que *D. diacapsis* y *A. socialis* y *A. obpallens* en los dos estadios de cada una de las especies. Los estadios de *A. socialis* presentaron diferentes cantidades de CO total, ya que el estadio adulto tuvo cerca de 6 tCO/ha mientras que el estadio juvenil alcanzaba apenas 5 tCO/ha. Por otro lado, los estadios de *A. obpallens* no tuvieron diferencias en la cantidad de CO total ya que ambas alcanzaron cerca de 6 tCO/ha. En general se observa que de la cantidad de CO total de todas las especies del pastoreo estacional casi la mitad es CO proveniente de la misma Costra (Fig. 3.21; ver Anexo Tabla 41; especie como factor principal $P < 0.0002$).

En el sitio del **pastoreo moderado** la especie de *P. icterica* presentó mayor cantidad de CO proveniente de la misma costra en 3.0 cm de profundidad de suelo que las cyanobacteria (Fig. 3.22 ver Anexo Tabla 35; especie como factor principal $P < 0.0125$). Del CO total en 3.0 cm de profundidad *P. icterica* también estuvo por encima del CO total de las cyanobacteria (Fig. 3.22; ver Anexo Tabla 42; especie como factor principal $P < 0.0002$). En general se observa que del CO total de la CBS de cyanobacteria cerca de 2 tCO/ha proviene de las mismas cyanobacteria mientras que del CO total en *P. icterica* casi 4 tCO/ha proviene de la costra de *P. icterica*.

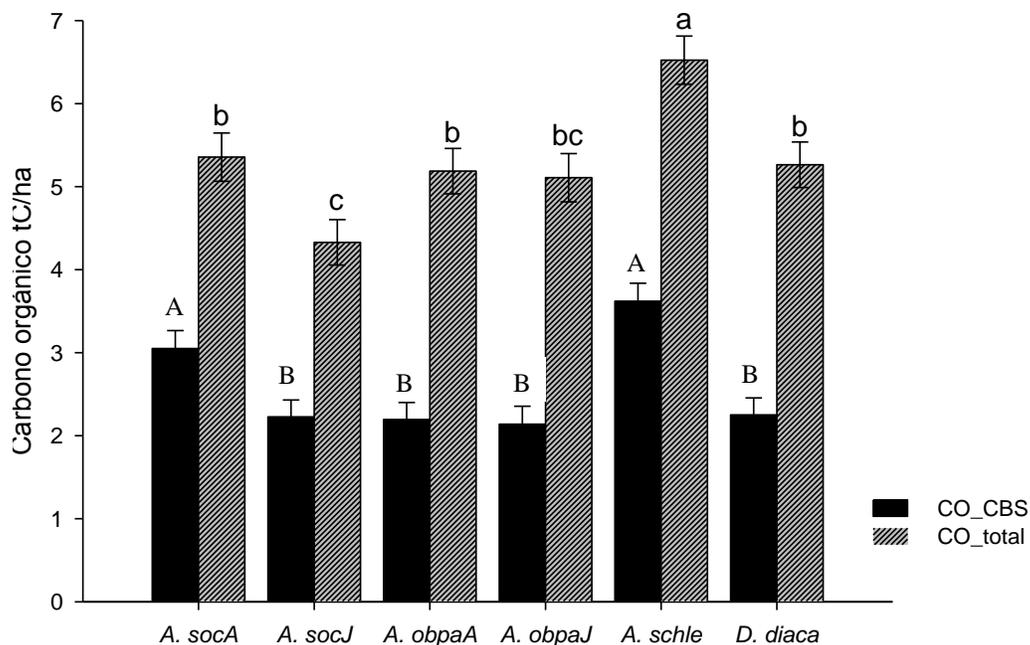


Fig. 3.21. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad de CO proveniente de las CBS (CO_CBS) y el CO total (CO_total) en las especies presentes en el sitio de pastoreo estacional. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0001$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0002$, factor principal especie). Letras mayúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS y letras minúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS, según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

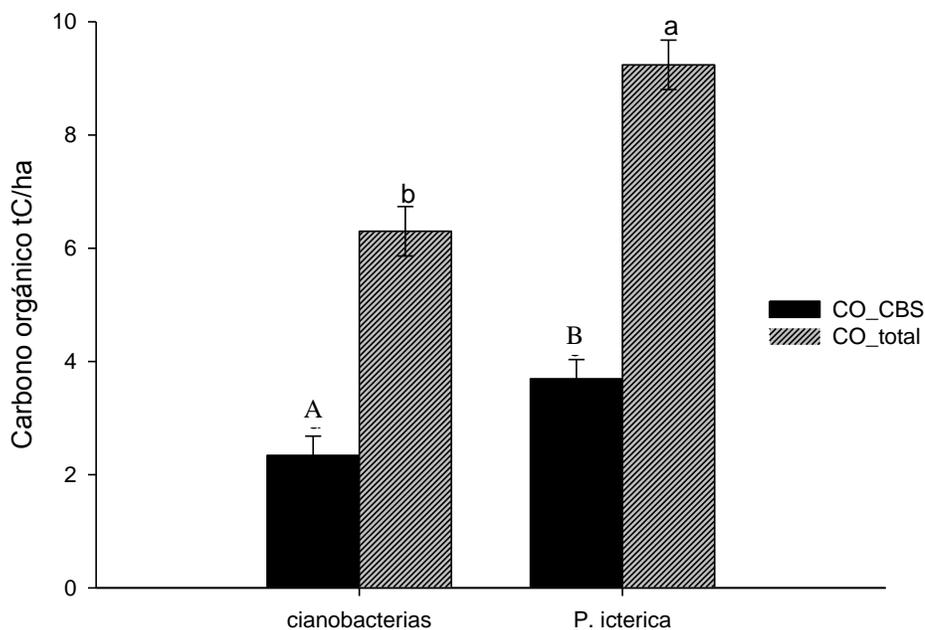


Fig. 3.22. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad de CO proveniente de las CBS (CO_CBS) y el CO total (CO_total) en las especies presentes en el sitio de pastoreo moderado. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0125$ factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0002$). Letras mayúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS y letras minúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS, según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

En el sitio de **pastoreo continuo** no se observaron diferencias en la cantidad de CO proveniente de las CBS entre *A. socialis* y *D. diacapsis* ya que ambas presentaron cerca de 2 tCO/ha (Fig. 3.23; ver Anexo Tabla 36; especie como factor principal $P < 0.3464$). Respecto al CO total presente en 3.0 cm de profundidad de suelo asociado a las CBS tampoco se observó diferencias entre *A. socialis* y *D. diacapsis* (Fig. 3.23; ver Anexo Tabla 43; especie como factor principal $P < 0.2679$). De las casi 4 tCO/ha de CO total en cianobacteria y en *P. icterica*, cerca de 2 tCO/ha proviene de las mismas costras.

En la **exclusión** entre la costra de las cianobacteria y la de *D. diacapsis* la cantidad de CO proveniente de la CBS en 3.0 cm de profundidad del suelo fue similar ya que ambas tuvieron casi 2 tCO/ha (Fig. 3.24; ver Anexo Tabla 37; especie como factor principal $P < 0.1742$). Respecto a la cantidad de CO total si se observaron diferencias, ya que *D. diacapsis* tuvo cerca de 4 tCO/ha mientras que las cianobacteria apenas alcanzaron esta cantidad (Fig. 3.24; ver Anexo Tabla 44; especie como factor principal $P < 0.0521$).

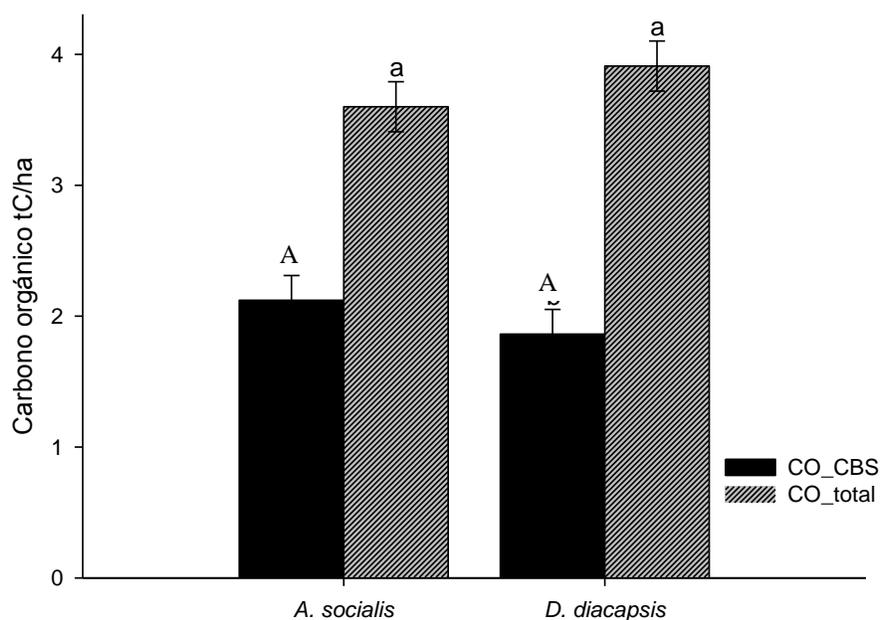


Fig. 3.23. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad de CO proveniente de las CBS (CO_CBS) y el CO total (CO_total) en las especies presentes en el sitio de pastoreo continuo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.3464$ factor principal especie) y CO_total ($P < 0.2679$ Letras mayúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS y letras minúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS, según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$).

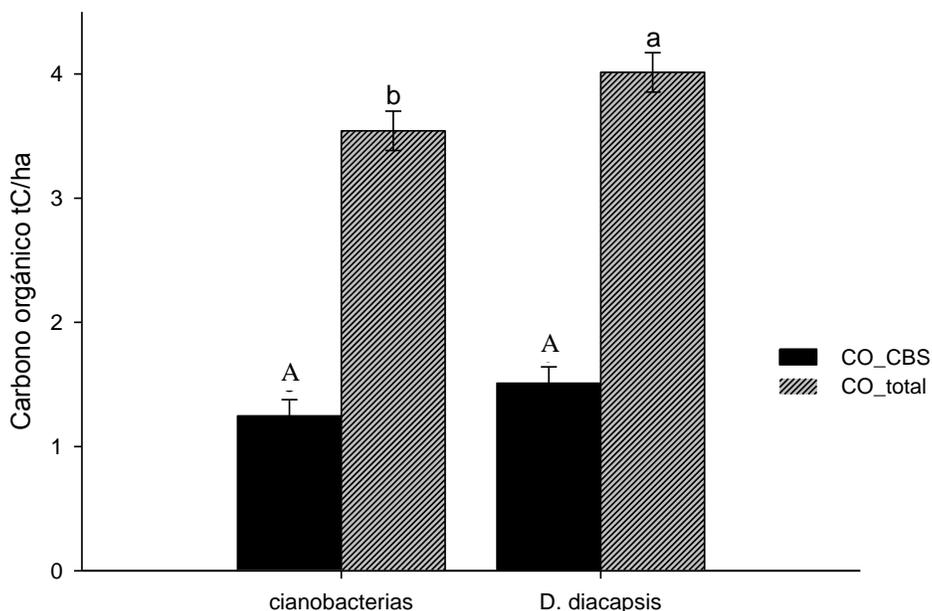


Fig. 3.24. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad de CO proveniente de las CBS (CO_CBS) y el CO total (CO_total) en las especies presentes en el sitio de la exclusión. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.1742$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0521$). Letras mayúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS y letras minúsculas distintas entre barras indican diferencias significativas en el CO_CBS, según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$).

3.3.6 Contribución de carbono orgánico por las CBS y carbono orgánico total en los primeros 3 cm de suelo de diversas de CBSs en distintos sitios con sistema de pastoreo diferente.

El contenido de CO proveniente de *D. diacapsis* en una profundidad total de suelo de 3.0 cm fue similar entre los sitios de pastoreo estacional y pastoreo continuo, entre los sitios de pastoreo continuo y exclusión no se observaron diferencias, sin embargo los sitios de pastoreo estacional y exclusión si presentaron diferencias en el CO proveniente de *D. diacapsis* (Fig. 3.25; ver Anexo Tabla 38; especie como factor principal $P < 0.0186$). El CO total en 3.0 cm de profundidad de suelo asociado a *D. diacapsis* fue de casi 5.5 tCO/ha en el sitio de pastoreo estacional y fue mayor que *D. diacapsis* en los sitios de pastoreo continuo y exclusión, mientras que entre estos dos últimos sitios no hubo diferencias significativas (Fig. 3.25; ver Anexo Tabla 45; especie como factor principal $P < 0.0001$).

Los estadios juveniles de *A. socialis* presentes en los sitios de pastoreo estacional y pastoreo continuo presentaron cantidades similares de CO proveniente de la misma costra (Fig. 3.26; ver Anexo Tabla 39; especie como factor principal $P < 0.7479$). En cuanto al CO total, *A. socialis* del pastoreo estacional tuvo más CO que *A. socialis* presente en el sitio de pastoreo continuo (Fig. 3.26; ver Anexo Tabla 46; especie como factor principal $P < 0.0581$).

La cantidad de CO proveniente de las **cyanobacteria** y CO total fueron mayores en el sistema de pastoreo moderado que en el sitio de la exclusión (Fig. 3.27; ver Anexo Tabla 40; especie como factor principal $P < 0.0136$).

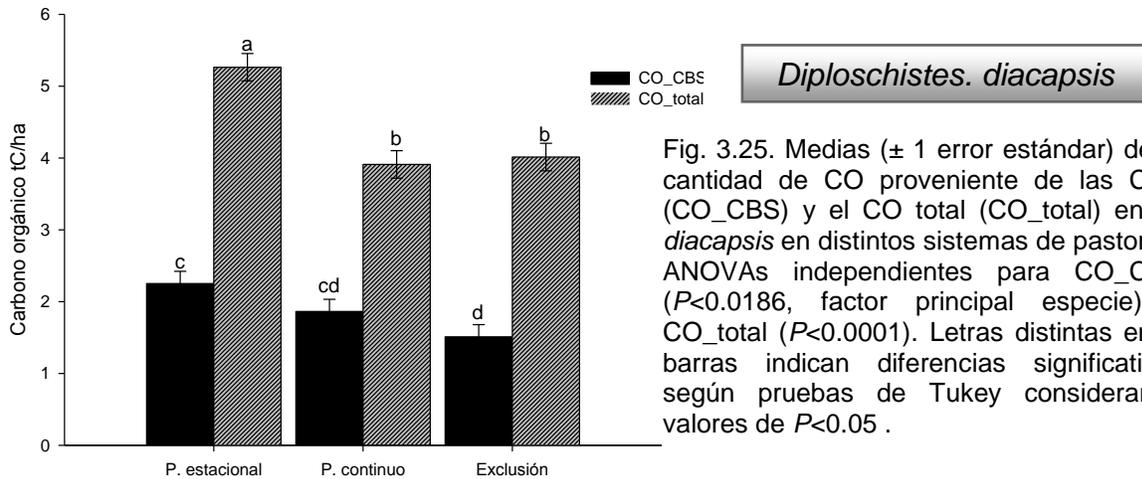
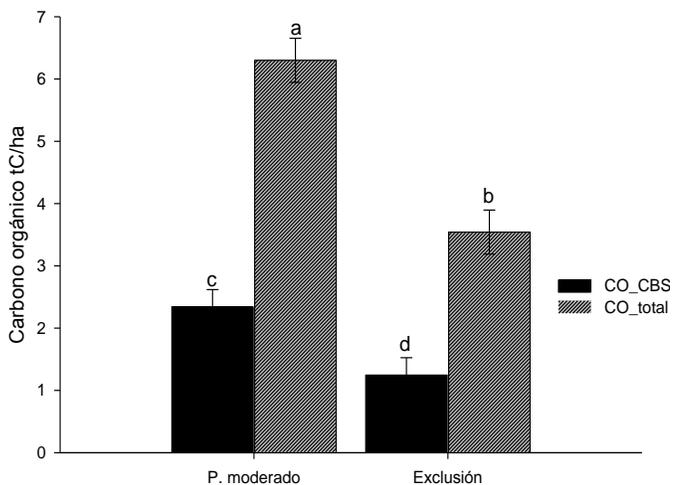
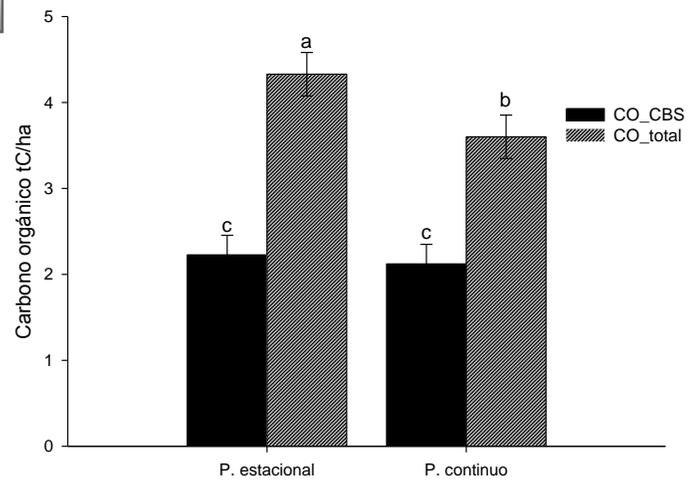


Fig. 3.25. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad de CO proveniente de las CBS (CO_CBS) y el CO total (CO_total) en *D. diacapsis* en distintos sistemas de pastoreo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0186$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

A. socialis estadios juveniles

Fig. 3.26. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad de CO proveniente de las CBS (CO_CBS) y el CO total (CO_total) en *A. socialis* en distintos sistemas de pastoreo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.7479$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0581$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.



Cyanobacteria

Fig. 3.27. Medias (± 1 error estándar) de la cantidad de CO proveniente de las CBS (CO_CBS) y el CO total (CO_total) en las cyanobacteria en distintos sistemas de pastoreo. ANOVAs independientes para CO_CBS ($P < 0.0136$, factor principal especie) y CO_total ($P < 0.0001$). Letras distintas entre barras indican diferencias significativas según pruebas de Tukey considerando valores de $P < 0.05$.

4. DISCUSIÓN

4.1 Efecto del sistema de pastoreo en la cobertura de CBS, gramíneas y suelo desnudo.

El pastoreo de ganado es el principal factor de cambio de uso de suelo en los pastizales semiáridos de México y aunque se sabe que no elimina la CBS en estos sistemas (Jimenez et al. 2009), la presencia del pisoteo y la compactación del suelo si interfiere en la expansión de las CBSs (Belnap and Eldridge, 2003). En este estudio se evaluó la cobertura de CBS, cobertura de gramíneas y suelo desnudo en varios sitios con diferentes sistema de pastoreo y una exclusión de pastoreo de 31 años, así lo resultados muestran que cuando la cobertura vegetal disminuye la cobertura de CBS aumenta significativamente y por consiguiente disminuye el suelo desnudo, como lo estableció Jiménez *et al* (2009) en un pastizal con condiciones similares a las de este estudio. Sin embargo, a pesar del sobrepastoreo en el sitio de pastoreo continuo fue donde se observó la mayor cobertura de CBS pero el estado de ellas son deficientes a comparación de los otros sitios ya que las CBSs en este sitio tuvieron diámetros más pequeños y menor madurez (pocos apotecios o menos expuestos) (datos no presentados). El caso de *D. diacapsis* que se encontró en los sitios de pastoreo estacional, continuo y exclusión, mostró la mayor cobertura en el sitio de pastoreo continuo pero con individuos mucho más pequeños que los observados en la exclusión. También *A. socialis* sólo se observó en el estadio juvenil y con mayor cobertura de casi 12% en el sitio con pastoreo continuo, cuando en el pastoreo estacional se observó en estadio juvenil con casi 10% y adulto con 6.5%. Además la cobertura de la costra general (término dado a las CBSs no identificadas) fue también mayor el sistema de pastoreo continuo que en los otros sistemas de pastoreo lo que reafirma lo dicho por Concostrina *et al* (2013), cuando establece que la heterogeneidad de CBSs es mayor conforme aumenta el impacto del pastoreo. Esto afirma nuestra hipótesis sobre la cobertura de CBS, que establece que los individuos juveniles se observaron en los sitios más pastoreados (pastoreo

continuo), mientras que en el sitio de pastoreo moderado y la exclusión se encontraron individuos de CBS en estadios adultos.

4.2. Los isotopos estables de carbono como herramienta única para rastrear las fuentes de carbono de la CBS en el suelo.

De acuerdo a la literatura, se conoce que las plantas C_3 y C_4 tienen diferente metabolismo de asimilación del CO_2 en el proceso de fotosíntesis, las Costras Biológicas del Suelo (CBS) son consideradas de metabolismo C_3 (Dawson *et al*, 2002; Squeo y Ehleringer, 2004; Palmqvist, 2008). Con el análisis de isótopos estables ($^{13}C/^{12}C$) de las diferentes fuentes de carbono orgánico en el suelo y el empleo de modelos mixtos se confirmó, que las costras en los pastizales semiáridos de México tienen metabolismo C_3 aunque se observó que hay CBS especies con valores $\delta^{13}C$ más negativos que otras especies, *Psora icterica* fue la especie con el valor $\delta^{13}C$ más negativo de -22 ‰ mientras que el valor menos negativo lo presentaron las CBS en estadios juveniles (-17‰). En estudios anteriores, demuestran que existe carbono orgánico (CO) bajo las CBSs, Gao *et al* (2010) y Chamizo *et al* (2012) encontraron CO hasta a 5 cm de profundidad de suelo y claramente la cantidad de CO en las primeras profundidades era mayor, sin embargo nuestro estudio demuestra que el CO que es aportado por las CBSs se observa hasta 1.5 cm de profundidad en la mayoría de las CBS de nuestro estudio, ya que a partir de la profundidad 1.5-3.0 los valores $\delta^{13}C$ empiezan a volverse menos negativos, lo que indica que la fuente de CO proviene de un organismo C_4 . Además es necesario resaltar que los valores $\delta^{13}C$ de las CBS estudiadas en los distintos sistemas de pastoreo, no presentan una marcada diferencia en el $\delta^{13}C$ de las profundidades del suelo asociadas a éstas, por lo tanto nuestra hipótesis que declara que este valor se vería afectado por el historial del sistema de pastoreo en los sitios, se rechaza. En las profundidades de suelo desnudo el valor de $\delta^{13}C$ no varió entre los cuatro sistemas de pastoreo (entre -14 ‰ y -16 ‰) y creemos que esto puede ser posible debido a que no se conoce en ese suelo el organismo que estuvo allí tiempo atrás, ya sea que hubiese estado presente alguna planta anual que presentan metabolismo C_3 o si en algún momento estuvo presente una CBS y que por el pisoteo o la erosión del suelo ya no se encontraban en el momento de muestrear ese suelo. Respecto a los

estadios juveniles de *A. socialis* bajo diferentes sistemas de pastoreo (pastoreo estacional y pastoreo continuo), se observó una diferencia marcada de $\delta^{13}\text{C}$ en el talli de las costras, ya que el valor más negativo se observó en el pastoreo estacional y el $\delta^{13}\text{C}$ menos negativo en el pastoreo continuo, aunque desconocemos funcionalmente la especie, atribuimos esta diferencia al efecto de sobrepastoreo, sin embargo, en las profundidades del suelo asociadas a estas especies no hubo tal diferencia.

Al comparar los dos estadios adulto y juvenil de *A. socialis* bajo el mismo sistema de pastoreo (pastoreo estacional) no hay diferencias en el valor $\delta^{13}\text{C}$ de la costra ni en las profundidades asociadas a cada estadio. Por otro lado los dos estadios de *A. obpallens* también presentaron similitud del valor $\delta^{13}\text{C}$ en las profundidades del suelo pero no entre los niveles de costra.

En *D. diacapsis*, una especie de CBS que se ha estudiado anteriormente (Jiménez *et al*, 2009, Maestre *et al*, 2011; Concostrina *et al*, 2013; Chamizo *et al*, 2013, Miralles *et al*, 2013), y observada en distintos sistemas de pastoreo (pastoreo estacional, pastoreo continuo y exclusión de pastoreo) presentó individuos que diferían en algunas características entre sitios (tamaño, desarrollo del individuo, entre otros), sin embargo el $\delta^{13}\text{C}$ de los talli fue más negativo en la exclusión que en los sitios de pastoreo estacional y continuo, el $\delta^{13}\text{C}$ de las profundidades asociadas a esta especie mantuvieron valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -15 ‰ y -17‰.

4.3. Carbono orgánico en las CBS y profundidades del suelo.

El porcentaje de carbono orgánico (CO) en los talli de las CBSs siempre es mayor que las profundidades del suelo que se encuentran debajo y en las profundidades el CO va disminuyendo conforme aumenta la profundidad del suelo debajo de la CBS, estos resultados coinciden con lo observado por Huber-Sannwald (2009, datos no publicados) en los sitios de pastoreo estacional y moderado, creemos que sucede de esta manera porque como el pastoreo no es tan intenso permite que haya procesos más dinámicos, sin embargo en el sitio del pastoreo continuo el porcentaje de CO en las profundidades se mantiene uniforme, es decir que los

porcentajes no varían mucho entre una profundidad y otra, esto puede ser posible ya que el suelo de este sitio se encuentra más compactado que en los otros sitios con distinto sistema de pastoreo, por otro lado en el sitio de la exclusión se observa que los porcentajes de CO en las profundidades del suelo debajo de las CBSs no siguen un patrón, es decir, que por ejemplo en las cyanobacteria se observa que la última profundidad contiene más CO que las profundidades anteriores, puede ser que esto ocurra porque hay mayor cobertura de vegetación así como de CBSs y este CO puede estar influenciado por otras plantas que se encuentran muy cercanas a este tipo de CBS. Miralles *et al* (2013) determinó que los procesos metabólicos de las CBS van a depender del tipo de organismos que formen las CBS, en este sentido, se necesita estudiar con más detalle las CBS observadas en este estudio.

Las CBS que se encontraron en más de un sistema de pastoreo, como son las cyanobacteria (presentes en el pastoreo moderado y exclusión), *A. socialis* en estadio juvenil (presentes en el pastoreo estacional y continuo) y *D. diacapsis* (presentes en el pastoreo estacional, continuo y exclusión) presentaron mayor porcentaje de CO en los talli así como en las profundidades del suelo en los sitios con menor intensidad de pastoreo lo cual aprueba nuestra hipótesis que declara que el porcentaje de carbono orgánico en las profundidades de las CBS se verá disminuido conforme se intensifica el sistema de pastoreo. En cuanto al suelo desnudo de los cuatro sitios con sistema de pastoreo diferente se observó que el porcentaje de CO fue similar en todas las profundidades de los sitios de pastoreo moderado y pastoreo estacional presentando entre 1 % y 1.2%, y entre los sitios de pastoreo continuo y exclusión los porcentajes de CO estuvieron cerca de 0.8% y no hubo diferencias entre estos sitios. Desconocemos este resultado puesto que se pretendía observar lo contrario.

Lo que refiere al porcentaje de la fracción de CO en las profundidades del suelo a partir del 100% del CO contenido en el talo de la CBS, se observó que esta fracción de CO difirió entre sitios, esto puede significar que el pisoteo del ganado está ejerciendo algún efecto negativo sobre la costra o bien que estas especies

presenten respiración más intensa y por tanto sustratos fácilmente metabolizables o carbono lábil (Miralles *et al*, 2013). Es sorprendente el resultado que obtuvimos, ya que la especie que conservó el mayor porcentaje de CO en sus profundidades fue la especie de *A. socialis* en estadio juvenil del sitio de pastoreo continuo, al parecer estos resultados obtenidos se tendrán que repetir para corroborar dichos porcentajes, en este sentido se rechaza la hipótesis que nos especifica que el menor porcentaje de la fracción de carbono se observaría en el sitio con la mayor intensidad del pastoreo.

Al comparar *D. diacapsis* en los sitios de pastoreo estacional, pastoreo continuo y exclusión, se observa que el mayor porcentaje de la fracción de carbono sucede en *D. diacapsis* del pastoreo continuo, mientras que el menor porcentaje lo presenta en el sitio de la exclusión, Miralles *et al*, (2013) documentó por estudios hechos en laboratorio que la respiración de *D. diacapsis* se intensifica después de un evento de lluvia y hay riesgo de perder carbono, por tanto se asume que como el sitio de la exclusión presenta mayor cobertura vegetal y se observa además CBS de musgos, se espera entonces que el suelo pueda mantener mayor humedad en los primeros centímetros del suelo lo que beneficiaría a *D. diacapsis*.

La fracción de carbono en las cyanobacteria del pastoreo moderado no fueron diferentes de las presentes en el sitio de la exclusión, estos resultados coinciden con lo que observó Jiménez *et al* (2009), su estudio indica que las cyanobacteria exhiben resistencia al disturbio mecánico por el pisoteo del ganado.

En el sitio de pastoreo estacional el CO proveniente de las CBS contenido en el perfil del suelo asociado al talo, fue mayor en *A. schleicheri* y *A. socialis* estadio adulto que en las especies de *A. socialis* estadio juvenil, *A. obpallens* en sus dos estadios y *D. diacapsis*. Podemos atribuir a excepción de *D. diacapsis* que las que presentan menor cantidad de CO proveniente de CBS son costras que no presentan talli continuo y aquellas que presentaron la mayor cantidad de CO tienen la característica de tener talo continuo. En el sitio de pastoreo moderado *P. ictERICA* tuvo casi 4 tC/ha por encima de lo contenido en el perfil de suelo de las cyanobacteria (2 tC/ha), podemos suponer que la función de fotobionte en

P.ictERICA es más complejo que en las cyanobacteria. En los sitios de pastoreo continuo y exclusión las especies no presentaron diferencias en la cantidad de CO proveniente de las CBS en el perfil de suelo.

5. CONCLUSIÓN

En los pastizales de Vaquerías de Ojuelos Jalisco la CBS cubren entre el 40% y el 60% de los interespacios entre plantas. Se observa que los organismos de las CBS presentan metabolismo C₃, la especie con el $\delta^{13}\text{C}$ más negativo fue *Acarospora schleicheri* con el valor de -22‰, el $\delta^{13}\text{C}$ disminuye conforme aumenta la profundidad del suelo pero no varía entre los distintos sistemas de pastoreo. Las especies juveniles no tienen $\delta^{13}\text{C}$ diferentes a los del estadio adulto. Las profundidades del suelo desnudo en los sitios con diferente sistema de pastoreo tiene valores $\delta^{13}\text{C}$ cercanos al metabolismo de una planta C₄.

En general el carbono orgánico presente en las CBSs disminuye conforme aumentan las profundidades del suelo. De las 6 tC/ha de CO que contienen en promedio las CBS en 3.0 cm de profundidad aproximadamente 3 tC/ha es carbono orgánico proveniente de las CBS, sin embargo, este carbono orgánico aportado permanece en los primeros 1.5 cm de profundidad del suelo y a partir de este límite hacia el fondo del suelo, el análisis de la abundancia natural de isótopos estables señala que la fuente de carbono presente es de vegetación con metabolismo C₄.

Se puede concluir que debido a la alta cobertura que presentó la CBS en los pastizales de Vaquerías de Ojuelos, Jalisco, el aporte de CO por parte de las CBSs resulta en entradas significantes a los suelos de esos pastizales.

REFERENCIAS

Aguado, A. 1993. Efecto de factores ambientales sobre la dinámica vegetacional en pastizales de los Llanos de Ojuelos, Jalisco: un enfoque multivariable. Master Thesis. Colegio de Posgraduados. México, pp. 155.

Aguado-Santacruz, G.A., García-Moya, E., 1998. Environmental factors and community dynamics at the southernmost part of the North American Graminetum.I. On the contribution of climatic factors to temporal variation in species composition. *Plant Ecology* 165, 13–29.

Aguado G.A., et al. 2004. Genetic variability of *Bouteloua gracilis* populations differing in forage production at the southernmost part of the North American Graminetum. *Planta Ecology* 170:287-299.

Austin, A.T., et al. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141, 221–235.

Batjes, N.H. & Sombroek, W.G. 1997. Possibilities for carbon sequestration in tropical and subtropical soils. *Glob. Change Biol.*, 3: 161–173.

Belnap, J., et al. 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* 141, 306–316.

Belnap J. and Lange O.L. 2001. Biological soil crusts: structure, function and management. Vol. 150. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany. Pp. 3-29.

Belnap J. 2003. Biological soil crusts in deserts: a short review of their role in soil fertility, stabilization, and water relations. *Algological Studies*, 109, 113-126.

Belnap J. 2006. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological processes*. 20, 3159-3178.

Beymer R.J. & Klopatek J.M. 1991. Potential contribution of Carbon by Microphytic Crusts in Pynion-Juniper Woodlands. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 5: 187-198.

Bowker M.A., et al. 2002. Temporal Variation in Community Composition, Pigmentation, and F_v/F_m of Desert Cyanobacterial Soil Crusts. *Microbial Ecology* 43:13-25.

Bowker M.A., et al. 2008. Revisiting classic water erosion models in drylands: The strong impact biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 2309-2316.

Brown R.J. and Sampson N. 2009. Integrating Terrestrial Sequestration Into a Greenhouse Gas Management Plan. In McPherson and Sundquist [Eds.] *Carbon sequestration and its role in the global carbon cycle*. American Geophysical Union 2000. Washington, DC. Pp. 317-324.

Burgheimer J., et al. 2006. Relationships between Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and carbon fluxes of biological soil crusts assessed by ground measurements. *Journal of Arid Environments* 64:651-669.

Burke, I.C., et al. 1999. Spatial variability of soil properties in the shortgrass prairie: the relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns. *Ecosystems* 2, 422–438.

Cable, J.M. and Huxman, T.E. 2004. Precipitation pulse size effects on Sonoran Desert soil microbial crusts, *Oecologia*, 141, 317-324.

Canadell, J.G., et al. 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *PNAS* Vol. 104. Pp. 18866–18870.

Chamizo S. et al. 2012. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 49: 96-105

Chamizo S. et al. 2013. Evaporative losses from soils covered by physical and different types of biological soil crusts. *Hydrological Processes*, 27, 324–332.

Chapin, F.S. III et al. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Second Edition. Springer Science. New York.

CONABIO. "Diversidad biológica de tierras áridas y sub-húmedas en México" [en línea]. Diciembre 2008, [24 de septiembre de 2012]. Disponible en la Web: http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_internacional/doctos/dbt_mexico.html

Conant, R.T., Klopatek, J.M., Klopatek, C.C., 2000. Environmental factors controlling soil respiration in three semiarid ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 64, 383–390.

Concostrina L., et al. 2013. Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology & Biochemistry* 64. Pp. 28-36.

Comisión Técnico Consultiva para la Determinación de Coeficientes de Agostadero (COTECOCA). 1979. Coeficientes de Agostadero de la República Mexicana. Estado de Jalisco. Tomo I. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México D.F., pp. 159.

Daly C., et al. 2000. Dynamic Simulation of Tree-Grass Interactions for Global Change Studies. *Ecological Applications*, Vol. 10, No. 2. Pp. 449-469.

Dawson T.E., and Siegwolf T.W. 2007. Using Stable Isotopes as Indicators, Tracers, and Records of Ecological Change: Some Context and Background. *Terrestrial Ecology*, Vol. 1, 2007, Pages 1, 3–18.

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

Escudero A. et al. 2007. Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments* 70. Pp. 18-28.

Evans R.D., Lange, O.L. 2003. Biological Soil Crusts and ecosystem nitrogen and carbon dynamics. In Belnap J., Lange O.L. (Eds.) *Biological Soil Crusts: Structure, function and management*, vol. 150. Springer Berlin, pp. 263-279.

Evans, R.D., Ehleringer, J.R., 1993. A break in the nitrogen cycle in aridlands? Evidence from $\delta^{15}\text{N}$ of soils. *Oecologia* 94, 314-317.

Fischer T., et al. 2012. Small scale spatial heterogeneity of Normalized Difference Vegetation Indices (NDVIs) and hot spots of photosynthesis in biological soil crusts. *Flor*, 207. Pages. 159– 167.

Gao S. et al. 2010. Effects of biological soil crusts on profile distribution of soil water, organic carbon and total nitrogen in Mu Us Sandland, China. *Journal of Plant Ecology* Vol. 3, Núm. 4, Pag. 279–284.

Green T.G.A. et al, 2008. Physiological ecology of carbon dioxide Exchange. In Nash T. H. III. *Lichen Biology*. Second Edition. Cambridge University Press. United Kingdom.

Harris D. et al. 2001. Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or carbon-13 isotopic analysis. *Soil Science Society of American Journal*, Vol. 65 No. 6, p. 1853-1856.

Hastings, S.J., Oechel, W.C., Muhlia-Melo, A., 2005. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO₂ exchange of a desert shrub community (*Sarcocaulis*) in Baja California, Mexico. *Global Change Biology* 11, 927–939.

Hook, P.B., et al. 1991. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil* 138, 247–256

Housman D.C. et al. 2006. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 66:620-634.

Huber-Sannwald E., et al. 2006. Ecohydrological feedbacks and linkages associated with land degradation: a case study from Mexico. *Hydrol. Process.* 20, 3395–3411.

INE. Zonas Ecológicas. [en línea] 2010 [26 de septiembre de 2012] Disponible en la Web: <http://www.ine.gob.mx/con-eco-ch/387-hc-zonas-ecologicas>.

Jasoni RL, Smith SD, Arnone JA. 2005. Net ecosystem CO₂ exchange in Mojave Desert shrublands during the eighth year of exposure to elevated CO₂. *Global Change Biology*, 11, 749–756.

Johnson, N.C., et al. 2003. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semi-arid grasslands. *Ecology*, 84, 1895–1908.

Jimenez Aguilar A. et al. 2009. Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments* 73 1158–1169.

Jobbagy, E.G. and Jackson, R.B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10(2), pp. 423– 436.

Karnieli, A., et al. 1999. Spectral characteristics of Cyanobacteria soil crust in semiarid environment. *Remote Sensing of Environment* 69 (1), 67–75.

Lal, Rattan. 2004a. Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science*, Vol 304, pp. 1623-1627.

Lal, Rattan. 2004b. Carbon Sequestration in Dryland Ecosystems. *Environmental Management* Vol. 33, No. 4, pp. 528–544.

Lange, O.L., et al. 1997. Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature response of CO₂ exchange. *Flora* 192, 1-15.

Lange O.L. 2001. Photosynthesis of Soil-Crust Biota as Dependent on Environmental Factors. In Belnap J., Lange O.L. (Eds.) *Biological Soil Crusts: Structure, function and management*, vol. 150. Springer Berlin, pp. 218-237.

Lauenroth W.K. and Burke I.C. 2008. *Ecology of the Shortgrass Steppe: A Long-Term Perspective*. Oxford University Press, New York, New York. Pp. 55-84.

Manzano, M. G., et al. 2000. Overgrazing and desertification in northern Mexico: highlights on north eastern región. *Annals of Arid Zone*, Vol. 39 No. 3. Pp. 285-304.

Maestre, F.T., et al. 2002. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 895–898.

Maestre F.T. & Escudero A. 2009. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Ecology*, 90 (7).Pp. 1729–1735

Maestre, F.T., et al. 2011. Ecology and functional roles of bio-logical soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environ-ments* 75, 1282-1291.

Mager, D. M. & Thomas, A. D. 2011. The role of extracelular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts in dryland surface processes: a review.J. *Arid Environ.*75, 91–97.

Máguas, C. and Griffiths, H. 2003. Applications of stable isotopes in plant ecology. *Progress in Botany*, 64, 472-505.

Manzano, M., et al. 2000. Overgrazing and desertification in Northern Mexico: highlights on Northeastern region. *Annals of Arid Zone* 39, 3285–3304.

Medina, G., et al., 1998. *Los climas de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, 103 pp.

Medina, E., et al. 2008. Grazing effects on fungal root symbionts and carbon and nitrogen storage in a shortgrass steppe in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 72, pp 546–556.

Miralles I., et al. 2013. Labile carbon in biological soil crusts in the Tabernas desert, SE Spain. *Soil Biology & Biochemistry* 58, Pp. 1-8.

Palmqvist, K. et al. 2008. The carbon Economy of lichens. In Nash T. H. III. *Lichen Biology*. Second Edition. Cambridge University Press. United Kingdom.

Rivera-Aguilar, V., et al. 2006. Distribution and composition of cyanobacteria, mosses and lichens of the biological soil crusts of the Tehuacán Valley, Puebla, México. *Journal of Arid Environments* 67, 208-225.

Rzedowski, Jerzy. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. [en línea] 2006, [28 de septiembre de 2012], Disponible en la Web: http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf

Safriel, et al. 2005. Dryland Systems. In *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*.

Schimel, et al. 2001. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414:169–172.

Schlesinger, W. H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:51–81.

Schlesinger, W.H., et al. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in deserts ecosystems. *Ecology*, Vol. 77, No. 2. Pp. 364-374.

Schlesinger W.H., et al. 2009. On carbon sequestration in desert ecosystems. *Global change biology*. Doi: 10.1111/j.1365-2486.

Sponseller, R.A., 2007. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology* 13, 426–436.

Teeri, JA. 1981. Stable carbon isotopes analysis of mosses and lichens growing in xeric and moist habitats. *Bryologist* 84:82-82.

Thomas A.D. et al. 2008. Carbon dioxide fluxes from cyanobacteria crusted soils in the Kalahari. *Applied soil ecology* 39:254-263.

Thompson, W.A., Eldridge, D.J., Bonser, S.P. 2006. Structure of biological soil crust communities in *Callitris glaucophylla* woodlands of New South Wales, Australia. *Journal of Vegetation Science* 17, 271–280

Velásquez, A., et al. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica. INE, SEMARNAT. México.* 62: 21-37

Verbist et al. “Atlas de Zonas Áridas de América Latina y El Caribe”. CAZALAC. Documentos Técnicos del PHI-LAC. [en línea] 2010. [24 de septiembre de 2012]. Disponible en la Web: http://www.atl.org.mx/seminario/images/docs/ATLAS_de_Zonas_Aridas_de_ALC_final_light.pdf

Xie, Z., et al. 2007. Relationships between the biomass of algal crusts infield and their compressive strength. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 567-572.

Xie, et al. 2009. CO₂ absorption by alkaline soils and its implications to the global carbon cycle. *Environmental Geology* 56, 953–961.

Warren, S.D. and Eldridge, D.J. (2001). Biological soil crusts and livestock in arid regions: are they compatible? In: J. Belnap and O. Lange (eds.) *Biological Soil Crusts: Structure, Management and Function*. Ecological Studies 150, pp. 401-416. Springer-Verlag Berlin.

Wohlfahrt, G., et al. 2008. Large annual net ecosystem CO₂ uptake of a Mojave Desert ecosystem. *Global Change Biology* 14, 1475–1487.

Yoshitake S. et al. 2009. Production of biological soil crusts in the early stage of primary succession on a High Arctic glacier foreland. *New Phytologist* 186:451-460.

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

SEMARNAT.2002. Principales procesos de degradación de suelos en México. Disponible en la web: [02 de septiembre 2013] http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_resumen/pdf/3_info_resumen.pdf.

Thomas, Andrew. 2012. Impact of grazing intensity on seasonal variations in soil organic carbon and soil CO₂ efflux in two semiarid grasslands in southern Botswana. Phil. Trans. R. Soc. 3076-3086 367.

ANEXO

Tablas de Estadísticas

Tabla 1. ANOVA del porcentaje de cobertura de CBS en los cuatro sitios: pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo intensivo y exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	3	1206.07	5.64	0.0057
Error	20	1425.84		
Total	23	2631.91		

Tabla 2. ANOVA del porcentaje de cobertura de Gramíneas C4 en los cuatro sitios: pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo intensivo y exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	3	7367.25	37.24	<0.0001
Error	20	1318.73		
Total	23	8685.99		

Tabla 3. ANOVA del porcentaje de cobertura de Suelo Desnudo en los cuatro sitios: pastoreo estacional, pastoreo moderado, pastoreo intensivo y exclusión

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	3	2474.32	43.34	<0.0001
Error	20	380.59		
Total	23	2854.92		

Tabla. 4. ANOVA del porcentaje de cobertura de CBS en el sitio con pastoreo moderado

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	1106.36	21.13	<0.0001
Error	15	392.78		
Total	17	1499.14		

Tabla. 5. ANOVA del porcentaje de cobertura de CBS en el sitio con pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	4	341.49	18.25	P<0.0001
Error	25	116.95		
Total	29	458.44		

Tabla. 6. ANOVA del porcentaje de cobertura de CBS en el sitio con pastoreo intensivo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	4536.72	54.38	P<0.0001
Error	15	625.64		
Total	17	5162.36		

Tabla. 7. ANOVA del porcentaje de cobertura de CBS en el sitio de la exclusión

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	1223.69	68.49	P<0.0001
Error	15	133.99		
Total	17	1357.68		

Tabla. 8. ANOVA del porcentaje de cobertura de Cyanobacteria en los sitios con pastoreo moderado y exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	1	7.13	0.21	P<0.6568
Error	10	340.05		
Total	11	347.18		

Tabla. 9. ANOVA del porcentaje de cobertura de *D. diacapsis* en los sitios con pastoreo estacional, pastoreo intensivo y exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	2	42.43	14.25	P<0.0003
Error	15	22.33		
Total	17	64.77		

Tabla. 10. ANOVA del porcentaje de cobertura de *A. socialis* juvenil en los sitios con pastoreo estacional y pastoreo intensivo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	1	8.7	1.83	P<0.2062
Error	10	47.64		
Total	11	56.34		

Tabla. 11. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en costra y profundidades del suelo presentes en el sitio con pastoreo moderado.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	126.88	109.70	<0.0001
Profundidad (especie)	8	383.79	82.95	<0.0001
Error	88	50.89		
Total	98	561.57		

Tabla. 12. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en costra y profundidades del suelo presentes en el sitio con pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	6	23.50	5.97	<0.0001
Profundidad (especie)	20	513.60	39.11	<0.0001
Error	211	138.54		
Total	237	676.72		

Tabla. 13. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en costra y profundidades del suelo presentes en el sitio con pastoreo intensivo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	6.76	5.47	0.0057
Profundidad (especie)	8	112.30	22.71	<0.0001
Error	88	54.38		
Total	98	173.46		

Tabla. 14. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en costra y profundidades del suelo presentes en el sitio con exclusión de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	28.77	23.04	<0.0001
Profundidad (especie)	8	288.60	57.77	<0.0001
Error	88	54.95		
Total	98	372.34		

Tabla. 15. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en Cyanobacteria y profundidades del suelo asociadas, en dos sitios: pastoreo moderado y exclusión

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	1	1.02	1.26	<0.2667
Profundidad (sitio)	6	167.86	34.42	<0.0001
Error	64	52.01		
Total	71	220.90		

Tabla. 16. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en D. diacapsis y profundidades del suelo asociadas, en tres sitios: pastoreo estacional, intensivo y exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	2	6.84	7.82	<0.0007
Profundidad (sitio)	9	347.57	88.27	<0.0001
Error	96	41.99		
Total	107	396.42		

Tabla. 17. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en A. socialis en estadio juvenil y profundidades del suelo asociadas en dos sitios: pastoreo estacional y pastoreo intensivo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	1	0.91	2.38	0.1280
Profundidad (sitio)	6	75.98	32.90	<0.0001
Error	64	24.63		
Total	71	101.53		

Tabla. 18. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en suelo desnudo y profundidades del suelo asociadas en dos sitios: pastoreo estacional y pastoreo intensivo

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	3	25.07	11.99	<0.0001
Profundidad (sitio)	8	24.61	4.41	0.0001
Error	96	66.9		
Total	107	116.61		

Tabla. 19. ANOVA del valor $\delta^{13}\text{C}$ en A. socialis y A. obpallens en estadios juvenil y adulto y profundidades del suelo asociadas, en el sitio de pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Estadio	1	0.13	0.24	<0.6251
Profundidad (especie)	7	343.49	88.69	<0.0001
Estadio *profundidad (especie)	7	5.76	1.49	<0.1778
Error	123	68.05		
Total	138	416.40		

Tabla. 20. ANOVA del porcentaje de carbono en el perfil del suelo asociado a las CBS del sitio con pastoreo moderado.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	1.36	55.27	<0.0001
Profundidad (especie)	6	9.26	62.69	<0.0001
Error	64	1.57		
Total	71	12.2		

Tabla. 21. ANOVA del porcentaje de carbono en el perfil del suelo asociado a las CBS y suelo desnudo presentes en el sitio con pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	5	2.31	28.50	<0.0001
Profundidad (especie)	18	15.71	53.78	<0.0001
Error	183	2.97		
Total	206	20.99		

Tabla. 22. ANOVA del porcentaje de carbono en el perfil del suelo asociado a las CBS y suelo desnudo presentes en el sitio con pastoreo intensivo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	0.09	10.77	0.0017
Profundidad (especie)	6	2.11	41.75	<0.0001
Error	64	0.54		
Total	71	2.75		

Tabla. 23. ANOVA del porcentaje de carbono en el perfil del suelo asociado a las CBS y suelo desnudo presentes en el sitio con exclusión de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	1	0.14	13.50	0.0005
Profundidad (especie)	6	2.54	38.29	<0.0001
Error	64	0.70		
Total	71	3.40		

Tabla. 24. ANOVA del porcentaje de carbono en el grupo de Cyanobacteria presentes en los sitios de pastoreo moderado y exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	1	1.73	97.38	<0.0001
Profundidad (sitio)	6	2.17	20.41	<0.0001
Error	64	1.13		
Total	71	5.04		

Tabla. 25. ANOVA del porcentaje de carbono en la especie de *D. diacapsis* presente en los sitios de pastoreo estacional, intensivo y exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	2	0.54	25.97	<0.0001
Profundidad (sitio)	9	4.86	51.90	<0.0001
Error	96	0.99		
Total	107	6.40		

Tabla. 26. ANOVA del porcentaje de carbono en la especie de *A. socialis* juvenil presente en los sitios de pastoreo estacional e intensivo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	1	2.24	31.20	<0.0001
Profundidad (sitio)	6	13.96	32.10	<0.0001
Error	64	4.61		
Total	71	10.82		

Tabla. 27. ANOVA del porcentaje de carbono en el suelo desnudo de todos los sitios.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Sitio	3	3.32	25.62	<0.0001
Profundidad (sitio)	8	0.06	0.18	0.9930
Error	96	4.15		
Total	107	7.53		

Tabla. 28. ANOVA del % de CO proveniente de la CBS y presente en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	5	5719.16	8.86	<0.0001
Profundidad (especie)	12	8503.01	5.49	<0.0001
Error	135	17433.56		
Total	152	31655.73		

Tabla. 29. ANOVA del % de CO proveniente de la CBS y presente en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo moderado.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	901.90	6.65	0.0131
Profundidad (especie)	4	4531.14	8.35	<0.0001
Error	47	6375.71		
Total	52	11711.62		

Tabla. 30. ANOVA del % de CO proveniente de la CBS y presente en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo continuo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	3102.29	20.50	<0.0001
Profundidad (especie)	4	5049.08	8.34	<0.0001
Error	48	7265.17		
Total	53	15416.56		

Tabla. 31. ANOVA del % de CO proveniente de la CBS y presente en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de la exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	24.84	0.21	0.6500
Profundidad (especie)	4	5859.27	12.29	<0.0001
Error	48	5720.62		
Total	53	11604.74		

Tabla. 31. ANOVA del % de CO proveniente de *A. socialis* y *A. obpallens* en estadios juveniles en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	1947.67	20.01	<0.0001
Profundidad (especie)	4	2678.93	6.88	0.0002
Error	42	4088.23		
Total	47	8714.84		

Tabla. 32. ANOVA del % de CO proveniente de *D. diacapsis* contenido en 3.0 cm de profundidad del suelo en distintos sistemas de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	2278.35	6.58	0.0024
Profundidad (especie)	6	5899.88	5.68	<0.0001
Error	72	12456.25		
Total	80	20634.49		

Tabla. 33. ANOVA del % de CO proveniente de cyanobacteria contenido en 3.0 cm de profundidad del suelo en distintos sistemas de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	142.78	0.98	0.3261
Profundidad (especie)	4	5678.88	9.79	<0.0001
Error	47	6813.66		
Total	52	12598.06		

Tabla. 34. ANOVA del contenido de CO (tC/ha) proveniente de la CBS en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	5	15.37	8.23	<0.0001
Error	45	16.80		
Total	50	32.18		

Tabla. 35. ANOVA del contenido de CO (tC/ha) proveniente de la CBS en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo moderado.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	8.24	7.90	0.0125
Error	16	16.68		
Total	17	24.92		

Tabla. 36. ANOVA del contenido de CO (tC/ha) proveniente de la CBS en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo continuo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	0.30	0.94	0.3464
Error	16	5.11		
Total	17	5.41		

Tabla. 37. ANOVA del contenido de CO (tC/ha) proveniente de la CBS en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de la exclusión de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	0.31	2.02	0.1742
Error	16	2.47		
Total	17	2.78		

Tabla. 38. ANOVA del contenido de CO (tC/ha) proveniente de *D. diacapsis* en 3.0 cm de profundidad del suelo en varios sitios.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	2.47	4.73	0.0186
Error	24	6.28		
Total	26	8.75		

Tabla. 39. ANOVA del contenido de CO (tC/ha) proveniente de *A. socialis* juvenil en 3.0 cm de profundidad del suelo en varios sitios.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	0.49	0.11	0.7479
Error	16	7.46		
Total	17	7.51		

Tabla. 40. ANOVA del contenido de CO (tC/ha) proveniente de cyanobacteria en 3.0 cm de profundidad del suelo en varios sitios.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	5.38	7.69	0.0136
Error	16	11.18		
Total	17	16.56		

Tabla. 41. ANOVA del contenido de CO total (tC/ha) en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo estacional.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	5	20.87	6.19	0.0002
Error	45	30.36		
Total	50	51.23		

Tabla. 42. ANOVA del contenido de CO total (tC/ha) en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo moderado.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	38.87	22.68	0.0002
Error	16	27.42		
Total	17	66.29		

Tabla. 43. ANOVA del contenido de CO total (tC/ha) en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de pastoreo continuo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	0.43	1.32	0.2679
Error	16	5.28		
Total	17	5.71		

Tabla. 44. ANOVA del contenido de CO total (tC/ha) en 3.0 cm de profundidad del suelo en el sitio de la exclusión.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	0.99	4.40	0.0521
Error	16	3.62		
Total	17	4.62		

Tabla. 45. ANOVA del contenido de CO total (tC/ha) en 3.0 cm de profundidad en *D. diacapsis* en distintos sistemas de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	2	10.21	15.50	<0.0001
Error	24	7.90		
Total	26	18.11		

Tabla. 46. ANOVA del contenido de CO total (tC/ha) en 3.0 cm de profundidad en *A. socialis* en distintos sistemas de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	2.38	4.17	0.0581
Error	16	9.17		
Total	17	11.56		

Tabla. 47. ANOVA del contenido de CO total (tC/ha) en 3.0 cm de profundidad en cyanobacteria en distintos sistemas de pastoreo.

Fuente de variación	gl	Tipo III SS	F	P
Especie	1	34.22	30.40	<0.0001
Error	16	18.01		
Total	17	52.23		