

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de noviembre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **SOSA QUINTERO JESSICA DE JESÚS**, con número de cuenta **408092753**, con la tesis titulada **"Efecto de las costras biológicas del suelo sobre el establecimiento de cactáceas columnares del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla."**, realizada bajo la dirección del **DR. HÉCTOR OCTAVIO GODÍNEZ ÁLVAREZ**:

Presidente: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
Vocal: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
Secretario: DR. VÍCTOR MANUEL RIVERA AGUILAR
Suplente: DRA. AMADA LAURA REYES ORTIGOZA
Suplente: DR. JOHN LARSEN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 21 de enero de 2015.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LAS COSTRAS BIOLÓGICAS DEL SUELO SOBRE EL
ESTABLECIMIENTO DE CACTACEAS COLUMNARES DEL VALLE DE
ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS, PUEBLA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
JESSICA DE JESÚS SOSA QUINTERO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. HÉCTOR O. GODÍNEZ ÁLVAREZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
COMITÉ TUTOR: Dr. JOHN LARSEN
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, CIEco
Dr. VICTOR RIVERA AGUILAR
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

MÉXICO, D.F. Febrero, 2015

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Al apoyo recibido por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT. No. de becario 280506.

A mi comité tutorial: Dr. Héctor Godínez Álvarez
Dr. John Larsen
Dr. Victor Rivera Aguilar.

Agradecimientos personales

A mi director de tesis, Dr. Héctor Godínez Álvarez, de quien he recibido apoyo, enseñanzas y consejos en este parte de mi formación académica.

Al Dr. John Larsen, por ser parte de mi comité tutorial. Gracias por las contribuciones al proyecto. Además de las atenciones y facilidades brindadas durante mi estancia en el laboratorio de Agroecología, CIEco, Morelia.

Al Dr. Victor Rivera Aguilar, quien formó parte de mi comité tutorial. Gracias por las aportaciones a este proyecto, y su ayuda en la identificación de las costras biológicas.

A los miembros de mi jurado; Dra. Judith Márquez Guzmán, Dr. Julio Campo Alves y Dra. Laura Reyes Ortigoza, por los comentarios y valiosas aportaciones en la revisión de este trabajo.

A la M en C. Maribel Nava Mendoza, por su ayuda en el análisis de nutrientes en el laboratorio de Biogeoquímica, CIEco, Morelia.

A los biólogos Oscar Díaz y Ezra Barrera, quienes realizaron su servicio social trabajando en campo y en laboratorio durante el proyecto.

A Marleth Mendoza por su ayuda en la identificación de las costras biológicas.

Al personal del Banco de Semillas, Unidad de Biotecnología y Prototipos (UBIPRO), por el préstamo de equipo e instalaciones, durante la obtención de semillas y el uso de la cámara de secado.

Al Dr. Fernando Maestre por los comentarios a este trabajo, y el apoyo brindado durante mi estancia en el Laboratorio de Ecología de Ecosistemas Semiáridos y Cambio Global, Universidad Rey Juan Carlos España.

Marleth y Gabriel; con quienes he compartido mi estancia en el laboratorio de Ecología, UBIPRO. Gracias por su ayuda y amistad.

A mis amigas, Ximena Méndez, Sarai Flores y Mirna Vazquez, por seguir compartiendo cada logro juntas.

A Germán Mora, por ser un amigo incondicional, por cada plática sobre la vida y la ciencia.

Gracias a mis papás; David y Enriqueta, a mis hermanas; Brenda y Mónica, por su amor y apoyo en todo lo que hago.

¡Gracias a todos!

Dedicatoria

A mis padres
David Sosa Palafox
Enriqueta Quintero Zárraga

A mis hermanas
Brenda y Mónica

Índice

1. Introducción.....	1
1.1 Las costras biológicas y su importancia en las zonas áridas y semiáridas	
1.2 Las costras biológicas y el establecimiento de plantas vasculares	
1.2.1 Germinación	
1.2.2 Supervivencia	
1.2.3 Crecimiento	
2. Antecedentes	6
2.1 Las CBS en el Valle de Zapotitlán de las Salinas	
3. Hipótesis.....	8
4. Objetivos	9
5. Metodología.....	10
5.1 Área de estudio	
5.2 Especies vasculares seleccionadas	
5.3 Muestreo de costras biológicas del suelo y semillas	
5.4 Germinación, supervivencia y crecimiento de plántulas	
5.5 Cuantificación de Nitrógeno y Fósforo total en suelo y plántulas	
5.6 Densidad aparente del suelo	
5.7 Análisis estadístico	
6. Resultados.....	19
6.1 Composición de las costras biológicas del suelo	
6.2 Características de los suelos	
6.3 Respuesta de las plántulas	
7. Discusión.....	28
7.1 Efecto en la germinación y supervivencia de plántulas	
6.2 Efecto en el crecimiento	
8. Conclusiones.....	36
9. Literatura citada.....	37

Lista de figuras y cuadros

Figura 1. Ubicación de Zapotitlán Salinas, Puebla. (López-Galindo et al., 2003)...11	11
Figura 2. Temperatura media (°C) y precipitación (mm) en el Valle de Zapotitlán de las Salinas Puebla. Tomado de CLICOM, 2014.....12	12
Figura 3. Terrazas aluviales y costras biológicas del suelo en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. a) Terraza aluvial con mezquital, b) <i>Myrtillocactus geometrizans</i> en costra de cianobacterias, c) Costra de musgos y d) costras de cianobacterias.....13	13
Cuadro 1. Concentración promedio de Nt y Pt (mg/g suelo ± ES) al inicio y al final del experimento de crecimiento en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Para cada nutriente, las letras y números diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos y el tiempo inicial y final de cuantificación, respectivamente.....20	20
Cuadro 2. Proporción promedio de semillas germinadas (± EE) después de 30 días, y tiempo (número de días ± ES) para alcanzar el 50% de germinación (T50), en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie.....22	22
Cuadro 3. Proporción promedio de plántulas supervivientes (± EE) después de 120 días en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Las letras diferentes indican las diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie.....23	23
Cuadro 4. Tasa de crecimiento de las plántulas después de 160 días en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Las letras diferentes indican las diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie....24	24
Figura 4. Biomasa (promedio ± EE) de las plántulas de a) <i>Escontria chiotilla</i> , b) <i>Myrtillocactus geometrizans</i> , c) <i>Stenocereus pruinosus</i> y d) <i>Stenocereus stellatus</i> creciendo en costra de musgos (CM), costra de cianobacterias (CC) y suelo sin costra (SC). Las letras diferentes indican las diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie.....25	25
Figura 5. Crecimiento (mg/planta, día) de las plántulas de a) <i>Escontria chiotilla</i> , b) <i>Myrtillocactus geometrizans</i> , c) <i>Stenocereus pruinosus</i> y d) <i>Stenocereus stellatus</i> después de 160 días en costra de musgos (CM), costra de cianobacterias (CC) y suelo sin costra (SC).....26	26

Cuadro 5. Concentración promedio de N y P total en plántulas (mg/g tejido vegetal \pm EE), contenido promedio (mg \pm EE) de N y P en plántulas y la relación N:P (\pm EE), al final del experimento de crecimiento (160 días) en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Para cada nutriente, las letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos.....27

Resumen

Las costras biológicas del suelo (CBS) son comunidades de algas, cianobacterias, hongos, musgos y líquenes, que se distribuyen ampliamente en zonas áridas y semiáridas, donde son un componente primordial debido a sus funciones en el ecosistema. Las CBS influyen en los procesos hidrológicos, la estabilidad del suelo y el ciclo de algunos nutrientes, dependiendo de su composición. Se ha reportado que las costras biológicas pueden tener un efecto positivo, negativo o neutro sobre la germinación, supervivencia y crecimiento de plantas vasculares. Estos efectos contradictorios son debidos, probablemente, a la utilización de especies vegetales de diferentes familias botánicas y, por lo tanto, con diferentes estrategias en el establecimiento. Es por ello que, el objetivo de este estudio fue evaluar, bajo condiciones de laboratorio, el efecto de dos tipos de costra biológica (costra de musgos y costra de cianobacterias), sobre la germinación, la supervivencia y el crecimiento de cuatro especies de cactáceas columnares (*Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus*, *Stenocereus stellatus*) dominantes en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Además, se evaluó si las costras influyen en la concentración y el contenido de nitrógeno (N) y fósforo (P) total del suelo y el tejido vegetal. Los resultados sugieren que el efecto de las CBS sobre la germinación y supervivencia es dependiente de la especie vegetal y composición de las CBS. Estas diferencias pueden deberse a las características morfológicas y fisiológicas de cada especie. Por otro lado, el efecto sobre el crecimiento fue positivo para todas las especies. Las CBS no incrementaron la concentración de N y P total en suelo y en tejido vegetal, aunque incrementaron significativamente el contenido de N y P en tejido vegetal. Estos resultados son los primeros en mostrar el efecto de las costras en el establecimiento de plantas vasculares de la misma familia botánica y muestran la importancia de la relación entre las cactáceas y costras biológicas.

Abstract

Biological soil crusts (BSCs) are communities of algae, cyanobacteria, fungi, bryophytes and lichens, which are widely distributed in arid and semi-arid areas, where they play an important role in ecosystem functioning. The BSCs affect hydrological processes, soil stability and nutrient cycling depending on their composition. It has been reported that BSCs can have positive, negative, or neutral effects on germination, survival, and growth of vascular plants. This contradictory results may be due to the use of vascular plant species of different botanical families and thus different establishment strategies. Hence, the objective of this study was to evaluate the effects of two types of BSCs (moss crust and cyanobacteria crust) on seed germination, seedling survival, and growth of four dominant columnar cactus species (*Escobaria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus* and *Stenocereus stellatus*) in the Zapotitlan Valley, Puebla. In addition, we evaluated the influence of BSCs on the concentration and content of total nitrogen (N) and phosphorous (P) in soil and plant tissue. Results suggest that BSCs affected germination and survival depending on plant species and crust composition. These differences could be due to the morphological and physiological characteristics of each plant species. On the other hand, the effect of BSCs on growth was positive for all species. The BSCs did not increase the concentration of total N and P in soil or plant tissue, although they significantly increased the N and P content in plant tissue. These results show for the first time the effect of BSCs on the establishment of plant species from the same plant family. They also show the importance of the relationship between cacti and BSCs.

1. Introducción

1.1 Las costras biológicas y su importancia en las zonas áridas y semiáridas

Las costras biológicas del suelo (CBS) son comunidades compuestas por cianobacterias, algas, hongos, líquenes y briofitas, que crecen sobre y dentro del horizonte más superficial del suelo, alcanzando de 1 a 10 cm de altura dependiendo de su composición (Eldridge, 2000, Belnap et al., 2001; Belnap y Lange 2003). Estos organismos están adaptados a la desecación, temperaturas extremas, alta salinidad y pH elevado, por lo que las CBS se distribuyen ampliamente en zonas áridas y semiáridas, donde alcanzan hasta un 70% de cobertura y ocupan sitios donde la cubierta vegetal es escasa (West, 1990; Belnap, 2006).

Las CBS pueden clasificarse, de acuerdo con el grupo de organismos dominante, en costras de cianobacterias, algas verdes, musgos y líquenes (West, 1990; Maestre et al., 2005). Estas costras tienen un papel fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas (Bowker et al., 2010; Chamizo et al., 2010), debido a que influyen en el ciclo de nutrientes, así como en la estabilidad y procesos hidrológicos del suelo. Debido a esto, son un componente biótico primordial, especialmente en las zonas áridas y semiáridas, en donde la disponibilidad de nutrientes y agua es limitada y los procesos de erosión son acelerados.

Las costras pueden incrementar la estabilidad del suelo debido a la formación de una capa o malla compuesta por hifas de hongos, filamentos de cianobacterias, rizoides de líquenes y musgos, así como partículas del suelo y agregados, los cuales están unidos por una matriz de polisacáridos (Belnap y Gillette, 1997; Mager, 2011). La formación de esta capa, junto con la microtopografía de la superficie de la costra, protegen al suelo de la acción erosiva de la lluvia y el

viento (Guo et al., 2007), aumentando su estabilidad y reduciendo su pérdida (Cantón et al., 2011).

Las CBS modulan procesos como la infiltración y escorrentía de agua en el suelo, esto dependiendo de su cobertura y composición. Tal es el caso de las costras de líquenes, las cuales producen compuestos hidrofóbicos que pueden aumentar la escorrentía y disminuir la infiltración (Fischer et al., 2010). El grado de rugosidad de las costras también puede afectar el movimiento del agua en el suelo, debido a que la presencia de cavidades en la superficie favorece la infiltración (Kidron et al., 2012). Otros aspectos como el tipo de material parental, la microtopografía y las características del suelo, así como las propiedades de la lluvia, también pueden influir en la infiltración y la escorrentía del agua (Rodríguez Caballero et al., 2013).

La presencia de pequeñas cantidades de agua en las costras puede promover la activación de microorganismos involucrados en los ciclos del carbono (C) y nitrógeno (N) (Delgado-Baquerizo et al., 2013a), por lo que se ha reportado que las CBS aumentan el contenido de C y N del suelo en las zonas áridas y semiáridas (Peterjohn y Schlesinger 1990; Belnap y Lange 2003). Las CBS participan en los flujos de CO₂ en el suelo y pueden fijar el CO₂ atmosférico a través de la fotosíntesis (Belnap et al., 2004). En el caso del N, las cianobacterias y cianolíquenes asociados a las costras son capaces de fijar N₂. Por lo tanto, las CBS son una fuente importante de NO₃⁻, NH₄⁺, amidas, péptidos y aminoácidos para las plantas, debido a que pueden crear zonas de mayor disponibilidad de N, permitiendo su incorporación al suelo (Delgado-Baquerizo et al., 2013b). Se ha estimado que las costras pueden aportar hasta un 70% del N total fijado en suelo. La duración y tasa de fijación del N dependen de la composición de la costra, humedad, temperatura, intensidad de luz y época del año (Belnap et al., 2001b; 2006).

Por otro lado, las costras contribuyen a la acumulación y disponibilidad de otros nutrientes como K, Ca, Mg Mn, Zn y Na en la capa superior del suelo, donde ocurre el reciclaje de nutrientes (Jafari et al., 2004; Mager, 2010). Además, las CBS evitan la pérdida de nutrientes al subsuelo, debido a que la matriz de polisacáridos que forman concentra las partículas finas de suelo (Kleiner y Harper, 1972), favoreciendo la fertilidad de los suelos. La disponibilidad de estos nutrientes puede modificar significativamente la asimilación por parte de las plantas (Harper y Pendleton, 1993).

1.2 Las CBS y el establecimiento de las plantas vasculares

Además de las funciones mencionadas, las CBS también pueden influir en la germinación, la supervivencia y el crecimiento temprano de las plántulas, y en el establecimiento de las plantas vasculares (Deines et al., 2007). Los trabajos realizados hasta el momento reportan que las CBS tienen efectos positivos, negativos y neutros sobre estos procesos (Jeffries and Klopatek, 1987; Zaady et al., 1997; Zamfir, 2000; Li et al., 2002; Escudero et al., 2007; Godínez-Álvarez et al. 2011).

1.2.1 Germinación

El efecto positivo de las costras sobre la germinación podría estar relacionado con el hecho de que las costras retienen un mayor contenido de agua que el suelo sin costra, propiciando un microclima húmedo con temperaturas óptimas para la germinación (Turetsky, 2003; Xiao et al., 2013). Estas condiciones promueven la imbibición de las semillas y posteriormente la emergencia de las plántulas. Las semillas colocadas encima de las costras tienen mayor porcentaje de germinación que las semillas enterradas (Langhans et al., 2009), condiciones que pueden influir en este proceso dependiendo de la composición de las costras biológicas (Lesica y Shelly, 1992; Rivera et al., 2005).

Por ejemplo, las costras dominadas por briofitas afectan positivamente la germinación (St. Clair et al., 1984). Aunque dependiendo de la cobertura y especie de musgo, se ha reportado que las costras de musgos también pueden tener un efecto neutro o negativo (Harmon y Franklin, 1989). Por ejemplo, la costra dominada por el musgo *Bryum argenteum* inhibió la germinación, mientras que el musgo *Syntrichia rurales* no tuvo efecto en el proceso (Serpe et al., 2006). El efecto negativo de las costras puede estar relacionado con la composición (Johansen, 1993; Eldridge 1993, Li et al., 2005). Por ejemplo, las costras de cianobacterias no son capaces de retener las semillas debido a que carecen de rugosidad en su superficie (Prasse y Bornkamm, 2000). Por su parte, las costras de líquenes inhiben o reducen la germinación debido a la producción de metabolitos secundarios con efectos alelopáticos (Hobbs, 1985; Zamfir, 2000; Sedia y Ehnrenfeld, 2003).

Por último, también se ha reportado que las costras no tienen ningún efecto sobre la germinación (Prasse y Bornkamm, 2000, Rivera et al., 2005, Godínez-Alvarez, et al., 2011). Por ejemplo, Godínez-Álvarez et al. (2011) reportaron que la germinación de *Prosopis laevigata* y *Neobuxbaumia tetetzo* fue similar en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra.

1.2.2 Supervivencia

El efecto positivo de las CBS sobre la supervivencia de las plántulas está asociado a su rugosidad. Por ejemplo, los suelos con costras tienen mayor rugosidad, lo cual favorece la retención de humedad, crean condiciones óptimas de temperatura e incrementan la retención de nutrientes que favorecen la supervivencia de las plántulas (Harper and Pendleton, 1993; Bliss y Gold, 1999; Delach y Kimmerer, 2002).

Por otro lado, el efecto negativo de las CBS puede atribuirse a factores como la competencia entre plántulas y costras por los recursos (agua, luz y nutrientes), la cual causa un aumento en la mortalidad de las plántulas (During et al., 1985). Otro factor es la producción de metabolitos secundarios por las costras de líquenes, los cuales tienen propiedades alelopáticas, o la presencia de toxinas producidas por cianobacterias asociadas a las costras (West, 1990; Codd, 1995; Jeschke y Kiehl, 2008).

La composición de las costras es otro factor que también determina el efecto sobre la supervivencia de las plántulas (Harper y St Clair 1985; Belnap et al., 2001a). Las costras dominadas por líquenes y cianobacterias son una barrera física para la penetración de raíces, la cual disminuye la supervivencia de las plántulas (Deines et al., 2007; Mendoza et al., 2013). La forma de vida de las plantas también puede influir en el efecto de las costras sobre la supervivencia (Belnap, 2003). Por ejemplo, la supervivencia de las plantas anuales es favorecida por las CBS, mientras que la supervivencia de las plantas perennes es inhibida (Meyer et al., 2001; Langhans et al., 2009).

1.2.3 Crecimiento

En el caso del crecimiento, la mayoría de los trabajos sugieren que las plantas creciendo sobre costras biológicas tienen mayor biomasa, peso y/o talla que aquellas que crecen en suelo sin costra (Harper y Marble, 1998; Pendleton et al., 2003; Li et al., 2005; Zhang y Nie, 2011). El efecto positivo sobre el crecimiento de las plantas vasculares puede atribuirse a que las CBS favorecen la retención de humedad, incrementando el agua disponible para las plantas en comparación con el suelo sin costra (DeFalco et al., 2001). También se ha sugerido que las CBS incrementan la estabilidad del suelo y la disponibilidad de nutrientes como N, K, Mg, Cu y Zn (Pendleton, et al., 2003; Beyschlag et al., 2008; Hawkes, 2004; Su et al., 2011; Delgado-Baquerizo et al., 2013b).

Sin embargo, en la literatura se menciona que las costras también pueden reducir la disponibilidad de algunos bioelementos como N, Fe y Mn, dependiendo de su composición, así como de la zona de estudio y la época de lluvias (Harper y Pendleton, 1993; Castillo- Monroy, et al., 2010).

2. Antecedentes

2.1 Las CBS en el Valle de Zapotitlán de las Salinas

Las costras biológicas del Valle de Zapotitlán de las Salinas (VZS), Puebla, están compuestas por cianobacterias (*Microcoleus paludosus*, *Nostoc sp.* y *Chroococcidiopsis sp.*), musgos (*Aloina hamulus*, *Pseudocroosidium replicatum* y *P. aureum*) y líquenes (*Endocarpon pallidum* y *Placydium squamulosum*) (Godínez et al., 2011). Las especies de cianobacterias son relativamente comunes y también han sido reportadas en las CBS de otras zonas áridas y semiáridas. Sin embargo, las especies de musgos solo han sido descritas para el Valle (Rivera et al., 2006). Debido a estas características, se considera que las CBS del Valle tienen una composición diferente a las costras de otras regiones áridas. Esta situación puede deberse posiblemente a la ubicación meridional del Valle y su aislamiento respecto de los desiertos del norte (Rivera-Aguilar et al., 2006). Las costras son particularmente abundantes en las terrazas aluviales del río El Salado, debido a que pueden presentar coberturas de 46-75% de la superficie del suelo. En las terrazas es posible encontrar dos tipos de costras biológicas, costras dominadas por cianobacterias y costras dominadas por musgos (Godínez-Álvarez et al., 2011; Gaytán, 2011).

Estudios realizados en el valle muestran que la abundancia de las costras está correlacionada con una densidad aparente del suelo alta (1.2 g/cm^3), la cual provee condiciones adecuadas de porosidad, estabilidad y humedad del suelo para el desarrollo de las cianobacterias, musgos y líquenes (Rivera et al., 2009). Las costras también afectan la germinación, la supervivencia y el crecimiento temprano de las plantas vasculares. En un estudio realizado en laboratorio,

Rivera-Aguilar et al. (2005), reportaron que las costras tienen un efecto positivo sobre la germinación de *Mimosa luisana* y *Myrtillocactus geometrizans*. Sin embargo, las CBS no tuvieron ningún efecto sobre el crecimiento de ambas especies de plantas.

En otro estudio, el efecto de las costras sobre la germinación, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas varió dependiendo de la especie de planta vascular (Godínez-Álvarez et al., 2011). Las costras no tuvieron ningún efecto sobre la germinación y supervivencia de *Prosopis laevigata* y *Neobuxbaumia tetetzo*, respecto del suelo sin costra. Sin embargo, las costras tuvieron un efecto positivo sobre el crecimiento de ambas especies de plantas. Las costras también afectaron positivamente la germinación, supervivencia y crecimiento de *Agave marmorata*. De acuerdo con los autores, el efecto positivo sobre la germinación y la supervivencia pudo deberse a que las CBS tienen un mayor contenido de humedad disponible para las semillas y plántulas que el suelo sin costra. El efecto positivo sobre el crecimiento pudo deberse a que las CBS incrementan la concentración de N total en el suelo disponible para las plántulas. Sin embargo, estos resultados solo fueron evaluados en *A. marmorata*.

Los trabajos anteriores sugieren que las costras de cianobacterias y musgos afectan de manera diferente la germinación, supervivencia y crecimiento de las plantas vasculares. Sin embargo, estos trabajos han utilizado especies de plantas vasculares de distinta familia botánica, por lo que varían en su forma de vida así como en su germinación, supervivencia y crecimiento. Debido a estas diferencias, quizás no ha sido posible encontrar un patrón del efecto de las costras sobre estos procesos.

Estos trabajos también muestran que las CBS del VZS podrían aumentar la disponibilidad de N, favoreciendo el crecimiento de las plántulas. Sin embargo, es necesario confirmar esta información, pues los resultados obtenidos hasta ahora solo han evaluado en una especie de planta vascular. Incluso, otros nutrientes como el fósforo, el cual es limitante para el crecimiento de las plantas en zonas áridas y semiáridas (Zhou et al., 2009), también han sido poco estudiados, por lo

que existe poca información respecto de la influencia que las costras tienen en su ciclo (Castillo-Monroy y Maestre, 2011) y su disponibilidad para el crecimiento de plantas vasculares.

Considerando lo anterior, en este trabajo se evaluó el efecto de las costras dominadas por cianobacterias y musgos sobre la germinación, la supervivencia y el crecimiento temprano de cuatro especies de cactáceas columnares: *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus*. Las especies utilizadas pertenecen a la misma familia botánica y tienen formas de vida similar, incluso dos de ellas pertenecen al mismo género, para controlar la variación debida a la utilización de especies de diferente familia botánica. Además, se cuantificó la concentración de N y P total en el suelo de ambos tipos de costra y en suelo sin costra, así como en las plántulas, para determinar si las costras incrementan la disponibilidad de estos nutrientes para las plantas vasculares. En las plántulas también se cuantificó el contenido de N y P, así como la relación N:P. Por último, se determinó la densidad aparente del suelo en las costras y el suelo sin costra, para evaluar si existía alguna relación con el efecto de las costras sobre la germinación, supervivencia y crecimiento de las plántulas.

3. Hipótesis

Si las costras biológicas del suelo están relacionadas con una densidad aparente del suelo que proporciona condiciones adecuadas de porosidad, estabilidad y humedad en comparación con el suelo sin costra, entonces la germinación, supervivencia y crecimiento de las plántulas de las cuatro especies de cactáceas será mayor en ambos tipos de costra biológica que en el suelo sin costra. Además, si las costras biológicas incrementan la disponibilidad de nitrógeno y fósforo, entonces el crecimiento de las plántulas será mayor en costras que en suelo. Por último, se espera que la germinación, supervivencia y crecimiento de *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus* sea similar debido a que pertenecen al mismo género y tienen requerimientos similares.

4. Objetivos

Objetivo general

Evaluar el efecto de dos tipos de costra biológica del suelo, costra de cianobacterias y costra de musgos, sobre la germinación, supervivencia y crecimiento de cuatro especies de cactáceas columnares, *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus*.

Objetivos particulares

1. Determinar la proporción de semillas germinadas en los dos tipos de costra y en suelo sin costra.
2. Determinar el número de plántulas sobrevivientes en costras y en suelo sin costra.
3. Cuantificar la biomasa aérea de las plántulas creciendo en costras y en suelo sin costra
4. Determinar la concentración de N y P total en costras, suelo sin costra y plántulas.
5. Determinar el contenido de N y P total, y la relación N:P en la biomasa aérea de las plántulas creciendo en costras y suelo sin costra.
6. Determinar la densidad aparente en suelo bajo las costras y en suelo sin costra.

5. Metodología

5.1 Área de estudio

Las costras biológicas y las semillas empleadas en este trabajo se colectaron en el VZS, el cual está en la porción occidental del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Puebla (Osorio-Beristain, 1996; Fig. 1). Específicamente, las costras se colectaron en las terrazas aluviales del río El Salado. Las terrazas son geformas creadas por el transporte y depósito de sedimentos fluviales, que presentan suelos de tipo fluvisol y regosol calcárico (Gaytán, 2011). El clima es semiárido con temperatura media anual de 21°C y precipitación anual entre 400 y 450mm (Fig 2). La vegetación dominante es la selva baja espinosa perennifolia, en donde existen algunas especies como: *Prosopis laevigata*, *Celtis pallida*, *Castela tortuosa*, *Parkinsonia praecox*, *Agave marmorata* y *Agave macrocantha*. Además, existen cactáceas columnares como: *Stenocereus pruinosus*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Pachycereus hollianus*, entre otras (Osorio- Beristain et al., 1996). Recientemente, las terrazas fueron clasificadas, de acuerdo con la presencia o ausencia de cobertura vegetal, las actividades productivas y el nivel de deterioro, en terrazas con mezquital abierto y terrazas con mezquital cerrado (Fig. 3; Gaytán, 2011).



Figura 1. Ubicación de Zapotitlán Salinas, Puebla. (López-Galindo et al., 2003).

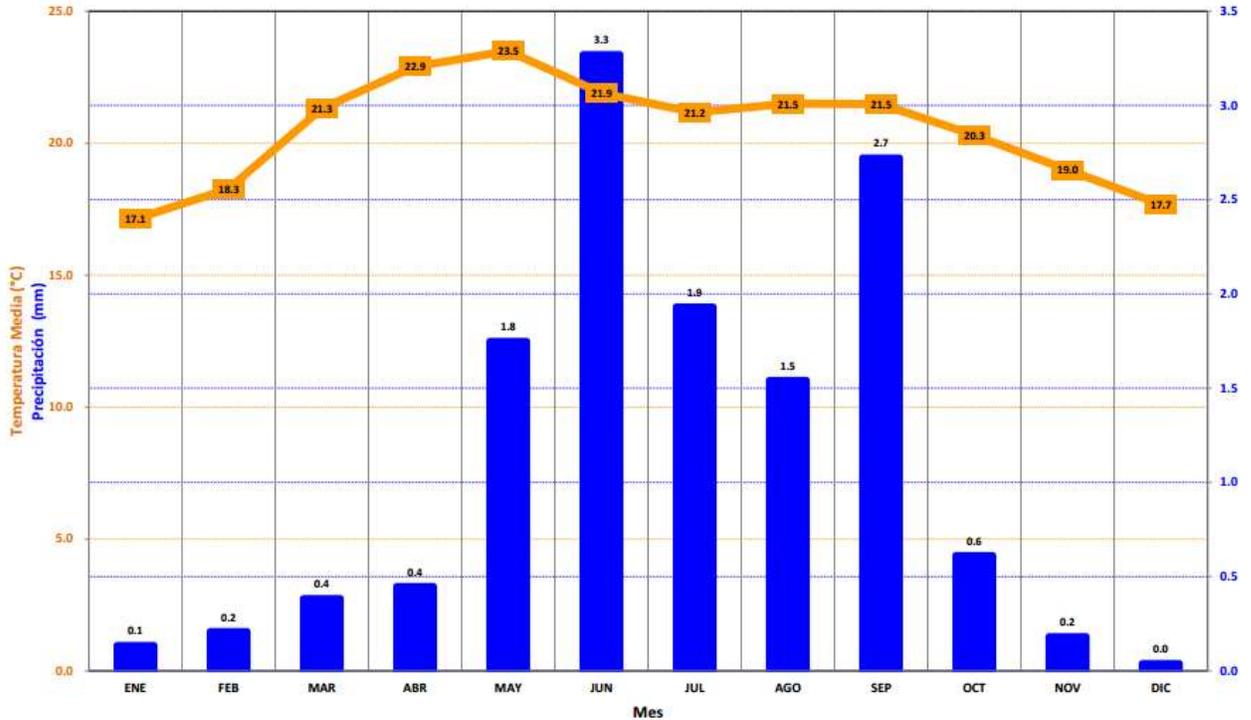


Figura 2. Temperatura media (°C) y precipitación (mm) en el Valle de Zapotitlán de las Salinas Puebla. Tomado de CLICOM, 2014.

5.2 Especies vasculares seleccionadas

Las cactáceas columnares utilizadas en este estudio fueron *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus*, las cuales crecen en costra biológica. Además, son fisonómicamente dominantes y componentes principales en la región de estudio (Casas, 2002). Estas especies tienen potencial económico para los habitantes de la región, debido a que pueden utilizarse como alimento, forraje, así como para la construcción y el control de erosión (Casas et al., 1999).

Escontria chiotilla (F.A.C. Weber) Rose es una planta arborescente de tallo principal corto y con ramas que alcanzan hasta 2 m de altura. Sus frutos son redondos y tienen pulpa rojo-púrpura. Las semillas son de 1.0-1.5 mm de largo. Florece en marzo-mayo y julio a agosto. Fructifica en abril-mayo y septiembre-noviembre (Arias et al., 1997).

a



b



c



d



Figura 3. Terrazas aluviales y costras biológicas del suelo en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. a) Terraza aluvial con mezquite, b) *Myrtillocactus geometrizans* en costra de cianobacterias, c) Costra de musgos y d) costras de cianobacterias.

Myrtillocactus geometrizans (Mart.) Console es una planta arborescente que alcanza hasta 7 m de alto. Tiene un tallo principal corto, con ramas ascendentes verde claro o verde azulado. Sus frutos son globosos y elipsoides, púrpura oscuro, con pulpa púrpura. Las semillas son de 1.5-2.0 mm de largo. Florece en febrero-abril (Arias et al., 1997).

Stenocereus pruinosus (Otto) Buxb. es una planta arbustiva o arborescente que alcanza hasta 5 m de altura, su tallo es corto y las ramas son verdes oscuras. Sus flores son pardo verdosas y los frutos son ovoides rojos, púrpura o anaranjado-verdosos. Las semillas son de 2-2.5mm de largo. Florece en abril-septiembre y fructifica en mayo-septiembre (Arias et al., 1997).

Stenocereus stellatus (Pfeiff) Riccob. es una planta arbustiva o arborescente, su tallo principal es corto y las ramas ascendentes de color verde oscuro. Sus frutos son globosos y rojos con pulpa rojo-oscura. Las semillas son de 1.5-2 mm de largo. Florece entre junio-septiembre y fructifica en octubre (Arias et al., 1997).

5.3 Muestreo de las costras biológicas del suelo y semillas

Las costras se colectaron en las terrazas aluviales con mezquital abierto en Octubre de 2012,. Se seleccionaron sitios al azar donde se colectaron 32 muestras de cada tipo de costra, utilizando un molde de aluminio de 8 x 11 cm y una pala de jardinería. Además, se colectó suelo sin costra en los mismos sitios en donde se colectaron las costras, utilizando una pala y extrayendo suelo de los primeros 30 centímetros de profundidad. Las muestras de suelo sin costra fueron mezcladas para obtener una muestra compuesta de suelo. Las costras y el suelo fueron transportados al invernadero de la Unidad de Biotecnología y Prototipos (UBIPRO), de la FES Iztacala. En el invernadero, se añadieron 3 a 4 cm de suelo sin costra, en el fondo de recipientes de plástico de 16 x 11 cm. Se colocaron 2 muestras de las costras biológicas encima del suelo, cubriendo toda la superficie. Las costras se reactivaron añadiendo agua hasta el punto de saturación (Maya et al., 2002) y se mantuvieron durante 25 días a una temperatura promedio de 24°C (Temperatura mínima de 6.5°C y máxima de 40.1°C).

Para obtener las semillas, se colectaron 10 frutos, de al menos 10 individuos, de cada especie de planta. Las semillas se extrajeron manualmente de cada fruto y posteriormente se lavaron con agua corriente para remover la pulpa. Finalmente, se secaron a temperatura ambiente y se almacenaron en bolsas de papel.

5.4 Germinación, supervivencia y crecimiento de plántulas

El diseño experimental para evaluar el efecto de las CBS sobre la germinación consistió en tres tratamientos: (1) costra de cianobacterias, (2) costra de musgos y (3) suelo sin costra. La unidad experimental para cada tratamiento consistió en colocar 50 semillas por especie en cada uno de los recipientes de plástico en donde fueron colocadas las CBS. Se hicieron 8 repeticiones por tratamiento, para un total de 24 repeticiones por especie. Antes de colocar las semillas, se añadieron 100 ml de agua corriente a cada recipiente. El experimento se mantuvo en condiciones ambientales de luz y temperatura ($27.9^{\circ}\text{C} \pm 0.25$) en la UBIPRO-FES Iztacala, UNAM. Los recipientes fueron regados con 30 ml de agua cada cuatro días. La germinación se registró diariamente durante treinta días para calcular la proporción de semillas germinadas y el número de días para alcanzar el 50% del total de la germinación (T50). Las semillas se consideraron germinadas cuando se observó la emergencia de la radícula.

La supervivencia se evaluó utilizando las plántulas emergidas en el experimento de germinación, por lo que el diseño experimental fue el mismo. En cada recipiente se agregaron 100 ml de agua corriente cada semana. El experimento se mantuvo en condiciones ambientales de temperatura y luz en la UBIPRO-FES Iztacala, UNAM. El número de plántulas supervivientes en cada recipiente se registró dos veces por semana durante 120 días.

El diseño experimental empleado para evaluar el crecimiento fue el mismo que en los experimentos anteriores. En cada recipiente se seleccionaron 10 plántulas de tamaño relativamente similar. Cada recipiente con plántulas fue regado con 100 ml de agua corriente cada semana, durante 160 días, y se mantuvieron en

condiciones ambientales de luz y temperatura. Diez plántulas por tratamiento se cosecharon y pesaron cada cuarenta días, para cada una de las cuatro especies. Las plántulas se pusieron en bolsas de papel y se metieron en una secadora a 50°C durante tres días. Posteriormente, la biomasa de la parte aérea de la plántula se pesó en una balanza analítica modelo XT220A Precisa. La biomasa de la parte subterránea de las plántulas no se cuantificó debido a la dificultad para separar íntegramente las raíces.

5.5 Cuantificación de N y P total en suelo y plántulas

La cuantificación de nitrógeno (Nt) y fósforo (Pt) total en el suelo se realizó en cada uno de los tratamientos, al inicio y al final del experimento de crecimiento. La concentración de Nt y Pt también se cuantificó en el tejido de las plántulas, pero solo al final del experimento. Las determinaciones se realizaron con el método de Kjeldahl, a través de la digestión de la muestra en tubos digestores de 250 ml para suelo y 75 ml para tejido vegetal, y la cuantificación del nutrimento en el extracto digerido. Estas cuantificaciones se realizaron en el laboratorio de Agroecología y Biogeoquímica del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, CIEco-UNAM.

Para la cuantificación en suelo se tomó una submuestra de cada uno de los 8 recipientes por tratamiento, las cuales fueron posteriormente mezcladas para obtener una muestra compuesta de cada tratamiento. Las muestras de suelo se secaron durante tres días a 70°C, posteriormente se molieron en un mortero de ágata y se tamizaron con una malla de 2 mm. Para la cuantificación en tejido, se tomó la parte aérea de diez plántulas de dos recipientes por tratamiento para cada especie. Las plántulas se secaron a 70°C, durante tres días, en una estufa Fisher Scientific y se molieron en un molino Thomas Scientific con una malla No. 40 (0.424 mm).

Para la digestión y extracción, se colocaron 4 g de muestra de suelo en tubos digestores de 250 ml y 0.25 g de muestra de tejido en tubos de 75 ml de capacidad. En cada tubo se agregaron 1.1 g de mezcla digestora (1.0 g de CuSO_4 :10.0 g de KH_2PO_4), así como 3 ml de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) al 30%. Posteriormente, se agregaron 20.0 ml de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado a los tubos con muestras de suelo y 7 ml a los tubos con muestras de tejido. Los tubos se dejaron reposar por 24 horas y posteriormente se colocaron en el bloque digestor, en donde se elevó la temperatura 50°C , cada 20 minutos, hasta alcanzar 375°C . Esta temperatura se mantuvo durante 3 horas, hasta que los sólidos adquirieron una coloración blanquecina y la fase líquida era transparente. Después de que se enfriaron, los tubos con muestras de suelo se aforaron a 250 ml y los tubos con muestras de tejido se aforaron a 75 ml, se filtraron en papel Whatman No. 1 (125 mm) y se recuperó el filtrado (extracto) en viales para su posterior cuantificación en el Autoanalizador 3 (BRAN LUIEBBE, Alemania; método No. 329-74W/B: Technicon Industrial System, 1977).

5.6 Densidad aparente del suelo

La densidad aparente del suelo se determinó en los tres tratamientos. En cada tratamiento, se seleccionaron al azar tres unidades experimentales para tomar una muestra de suelo con un tubo de plástico de 76.5 ml, de cada una de ellas. Las muestras fueron tomadas enterrando el tubo para obtener un bloque de suelo. El suelo se secó a temperatura ambiente durante 6 días y en un horno a 80°C , durante 24 h. Posteriormente, se pesó y se calculó la densidad aparente (ρ_a) como: $\rho_a = m_s / V_t$, en donde m_s es el peso seco del suelo y V_t es el volumen total de partículas.

5.7 Análisis estadístico

Para cada especie, la proporción de semillas germinadas, el T50, la proporción de plántulas supervivientes y la biomasa de las plántulas fueron analizados con análisis de la varianza (ANOVA) de una vía para determinar si existían diferencias significativas entre los tratamientos. La proporción de semillas germinadas y plántulas supervivientes se normalizaron usando una transformación angular. La biomasa de las plántulas se normalizó usando una transformación logarítmica. Las diferencias significativas entre los tratamientos fueron detectadas con la prueba de HSD de Tukey y la prueba de Games Howell, en caso de no existir homogeneidad de las varianzas. Además, para cada especie se ajustó la tasa de crecimiento (mg/día) de las plántulas en cada uno de los tratamientos mediante un análisis de covarianza.

Las concentraciones de Nt y Pt en suelo fueron analizadas con análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías para determinar si existían diferencias significativas entre los tratamientos y el tiempo de cuantificación. La concentración, el contenido y la relación de N:P totales en tejido vegetal se analizaron con un ANOVA de una vía para determinar si existían diferencias significativas entre los tratamientos. Para detectar las diferencias se utilizó una prueba de HSD de Tukey y la prueba de Games Howell, en caso de no existir homogeneidad de las varianzas. La densidad aparente del suelo se comparó entre los tratamientos mediante un análisis de la varianza (ANOVA). Las diferencias entre los tratamientos se evaluaron con la prueba de HSD Tukey. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS, versión 9.0 (SPSS, 1998). El análisis de covarianza se realizó con el programa R, versión 2.8.1

6. Resultados

6.1 Composición de las costras biológicas del suelo

La costra dominada por cianobacterias estuvo compuesta por *Microcoleus paludosus* (Kutz), *Nostoc* sp., *Chroococcidiopsis* sp. y *Scytonema javanicum* (Kutz), las cuales constituyeron el 55% de la costra. Los líquenes tuvieron una cobertura del 40% y estuvieron representados por *Placydium squamulosum* (Ach) Breuss, *Endocarpon pallidum* Ach., *Collema coccophorum* Tuck y tres especies de líquenes no identificados. Los musgos presentes fueron *Aloina hamulus* (C. Muell.) Broth y *Pseudocroosidium replicatum* (Tayl.) Zand, los cuales constituyeron <5% de la composición de la costra.

Por otro lado, la costra dominada por musgos estuvo compuesta por *Bryum argenteum* Heda., *Pseudocroosidium aureum* (Bartr.) Zand., *Pseudocroosidium replicatum* (Tayl.) Zand y *Aloina hamulus* (C. Muell.), que constituyeron 80% de la composición. Los líquenes *Endocarpon pallidum* Ach. y *Placydium squamulosum* (Ach) Breuss, constituyeron <5% de la superficie de la costra. La cianobacteria *Chroococcidiopsis* sp. representó <15%.

6.2 Características de los suelos

Densidad aparente

La densidad aparente no fue diferente entre los tratamientos ($F= 0.231$, $g.l= 2,6$, $p= 0.801$) debido a que los valores fueron relativamente similares en la costra de musgo ($1.17 \pm 0.07 \text{ g/cm}^3$), la costra de cianobacterias ($1.12 \pm 0.04 \text{ g/cm}^3$) y el suelo sin costra ($1.14 \pm 0.01 \text{ g/cm}^3$).

N y P total

En el Cuadro 1, se muestran los resultados de la concentración de Nt y Pt en suelo. Al inicio del experimento de crecimiento, no hubo diferencias en la concentración de ambos nutrientes entre la costra de musgos, la costra de cianobacterias y el suelo sin costra (Nt: $F_{2,9} = 1.925$, $p = 0.201$; Pt: $F_{2,9} = 1.246$, $p = 0.333$). La concentración de Nt y Pt al final del experimento fue significativamente mayor que al principio ($p = 0.0001$). Sin embargo, tampoco hubo diferencias en la concentración de Nt ($F_{2,21} = 0.52$, $p = 0.950$) y Pt ($F_{2,20} = 2.083$, $p = 0.151$) entre los dos tipos de costra y el suelo sin costra.

Cuadro 1. Concentración promedio de Nt y Pt (mg/g suelo \pm ES) al inicio y al final del experimento de crecimiento en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Para cada nutriente, las letras y números diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos y el tiempo inicial y final de cuantificación, respectivamente.

Nutriente		Tratamiento		
		Costra de musgos	Costra de cianobacterias	Suelo sin costra
Nitrógeno	Inicial	1.27 \pm 0.054a1	1.37 \pm 0.077a1	1.21 \pm 0.028a1
	Final	1.96 \pm 0.118b2	2.22 \pm 0.169b2	1.78 \pm 0.215b2
Fósforo	Inicial	0.54 \pm 0.008a1	0.55 \pm 0.022a1	0.51 \pm 0.015a1
	Final	0.67 \pm 0.011b2	0.72 \pm 0.032b2	0.64 \pm 0.043b2

6.3 Respuesta de las plántulas

Germinación

Los resultados del experimento de germinación se muestran en el Cuadro 2. La proporción de semillas germinadas fue similar entre los tratamientos para *Escontria chiotilla* ($F_{2,21} = 0.512$, $p = 0.607$) y *Myrtillocactus geometrizans* ($F_{2,20} = 1.4$, $p = 0.252$). Se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos para *Stenocereus stellatus* ($F_{2, 21} = 4.6$, $p = 0.021$). La proporción de semillas germinadas fue mayor en el suelo sin costra que en la costra de musgos y cianobacterias ($p = 0.019$). En *Stenocereus pruinosus* también hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{2, 21} = 3.8$, $p = 0.039$). La proporción de semillas germinadas fue similar entre la costra de musgos y el suelo sin costra, y significativamente mayor que en la costra de cianobacterias ($p = 0.024$). Con respecto al T50, no hubo diferencias significativas entre los tratamientos para las cuatro especies ($p \leq 0.05$).

Cuadro 2. Proporción promedio de semillas germinadas (\pm EE) después de 30 días, y tiempo (número de días \pm ES) para alcanzar el 50% de germinación (T50), en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie.

Especie		Tratamiento		
		Costra de musgos	Costra de cianobacterias	Suelo sin costra
<i>Escontria chiotilla</i>	Germinación	0.82 \pm 0.08	0.77 \pm 0.09	0.88 \pm 0.03
	T50	10.0 \pm 0.21	9.85 \pm 0.26	10.37 \pm 0.56
<i>M. geometrizzans</i>	Germinación	0.63 \pm 0.06	0.64 \pm 0.05	0.66 \pm 0.1
	T50	11.87 \pm 0.55	13.14 \pm 0.63	14.28 \pm 1.016
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Germinación	0.88 \pm 0.01	0.77 \pm 0.04	0.87 \pm 0.03
	T50	6.75 \pm 0.45	7.37 \pm 0.49	7.75 \pm 0.77
<i>Stenocereus stellatus</i>	Germinación	0.35 \pm 0.01 a	0.30 \pm 0.04a	0.64 \pm 0.03b
	T50	13.66 \pm 0.66	15 \pm 0.00	18.62 \pm 1.99

Supervivencia

Los resultados del experimento de supervivencia se muestran en el Cuadro 3. La proporción de plántulas supervivientes fue similar entre los tratamientos para *Stenocereus pruinosus* ($F_{2, 21} = 1.632$, $p = 0.219$), *Escontria chiotilla* ($F_{2, 21} = 0.936$, $p = 0.408$) y *Myrtillocactus geometrizzans* ($F_{2, 21} = 0.364$, $p = 0.691$). Por el contrario, la proporción de plántulas superviviente difirió significativamente entre los tratamientos de *Stenocereus stellatus* ($F_{2, 21} = 4.901$, $p = 0.018$). La supervivencia en el tratamiento de suelo sin costra fue significativamente mayor que en los tratamientos de costra de musgos y costra de cianobacterias ($p = 0.01$).

Cuadro 3. Proporción promedio de plántulas supervivientes (\pm EE) después de 120 días en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Las letras diferentes indican las diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie.

Especie	Tratamiento		
	Costra de musgos	Costra de cianobacterias	Suelo sin costra
<i>Escontria chiotilla</i>	0.72 \pm 0.08	0.65 \pm 0.09	0.81 \pm 0.03
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	0.55 \pm 0.06	0.51 \pm 0.03	0.60 \pm 0.09
<i>Stenocereus pruinosus</i>	0.82 \pm 0.02	0.74 \pm 0.03	0.80 \pm 0.03
<i>Stenocereus stellatus</i>	0.30 \pm 0.11a	0.26 \pm 0.07a	0.60 \pm 0.03b

Crecimiento

Los resultados del experimento de crecimiento después de 160 días se muestran en la Figura 4. El crecimiento de las plántulas de las cuatro especies difirió significativamente entre los tratamientos, siendo mayor en las costras biológicas que en el suelo sin costra (*E. chiotilla*: $F_{2, 27} = 394.398$, $p < 0.0001$; *M. geometrizans*: $F_{2, 27} = 92.598$, $p < 0.0001$; *S. pruinosus*: $F_{2, 27} = 125.912$, $p < 0.0001$ y *S. stellatus*: $F_{2, 27} = 398.720$, $p < 0.0001$). En el caso de *E. chiotilla*, *M. geometrizans* y *S. stellatus*, las plántulas tuvieron la mayor biomasa en la costra de musgo, seguidas por las plántulas en costra de cianobacterias y por último las plántulas en suelo sin costra. En *S. pruinosus*, por el contrario, las plántulas tuvieron la mayor biomasa en costra de cianobacterias, después en costras de musgos y suelo sin costra.

La tasa de crecimiento de las especies en los tratamientos se muestra en el Cuadro 4 y Figura 5. Los resultados del análisis de varianza muestran que hay un efecto significativo del tiempo de crecimiento ($p \leq 0.001$) y el tipo de costra ($p \leq 0.001$) en cada una de las especies. En *Escontria chiotilla* y *Stenocereus*

pruinus, la tasa de crecimiento en la costra de musgos y cianobacterias fue similar y significativamente mayor que en el suelo sin costra. En *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocereus stellatus*, la tasa de crecimiento fue mayor en costra de musgo, seguida por la costra de cianobacterias y el suelo sin costra. Todas estas diferencias fueron significativas.

Cuadro 4. Tasa de crecimiento de las plántulas después de 160 días en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Las letras diferentes indican las diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie.

Especie	Tratamiento		
	Costra de musgos	Costra de cianobacterias	Suelo sin costra
<i>Escontria chiotilla</i>	0.0070 ± 0.0005b	0.0061 ± 0.0004b	0.0036 ± 0.0005a
<i>M. geometrizans</i>	0.0062 ± 0.0006c	0.0045 ± 0.0004b	0.00005 ± 0.0006a
<i>Stenocereus pruinosus</i>	0.0031 ± 0.0005b	0.0040 ± 0.0004b	0.0023 ± 0.0005a
<i>Stenocereus stellatus</i>	0.0058 ± 0.0005c	0.0039 ± 0.0004b	0.0008 ± 0.0005a

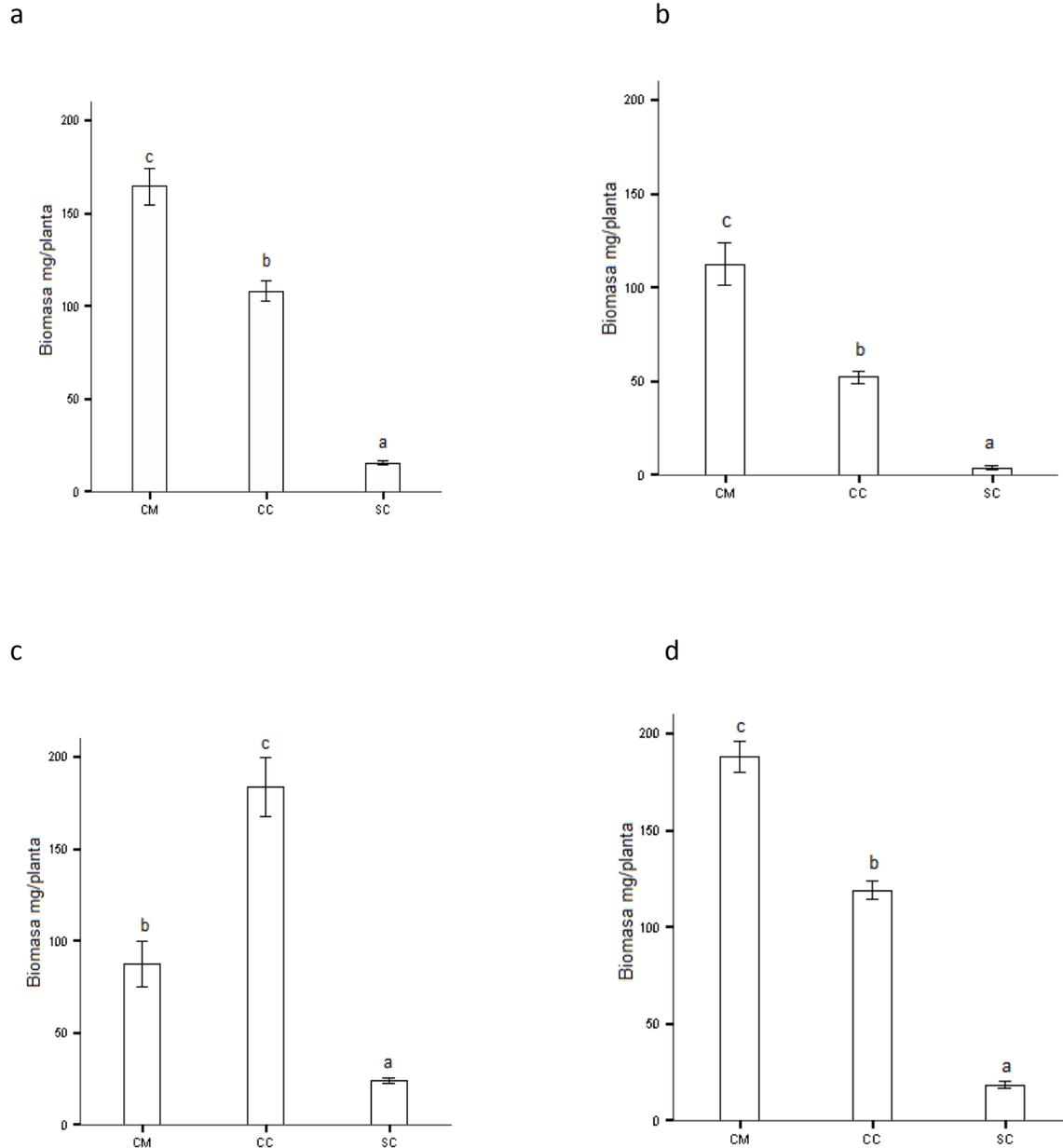
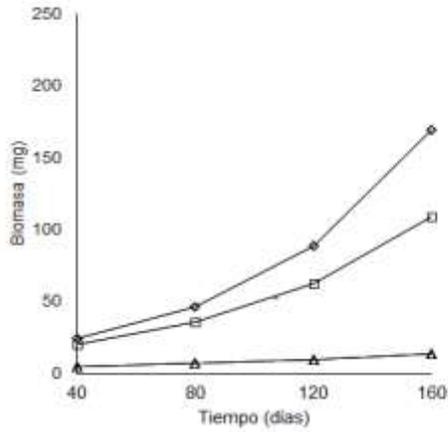
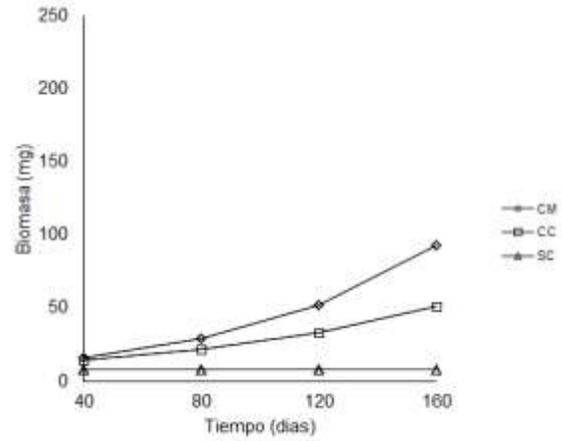


Figura 4. Biomasa (promedio \pm EE) de las plántulas de a) *Escontria chiotilla*, b) *Myrtillocactus geometrizans*, c) *Stenocereus pruinosus* y d) *Stenocereus stellatus* creciendo en costra de musgos (CM), costra de cianobacterias (CC) y suelo sin costra (SC). Las letras diferentes indican las diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos para cada especie.

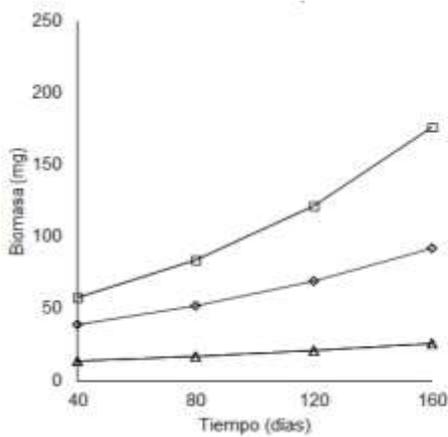
a



b



c



d

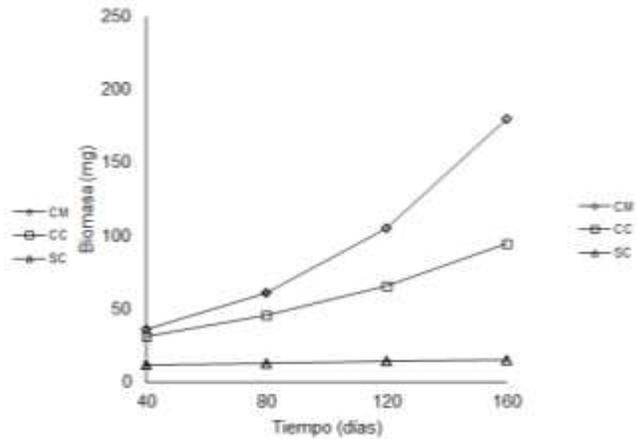


Figura 5. Crecimiento (mg/planta, día) de las plántulas de a) *Escontria chiotilla*, b) *Myrtillocactus geometrizans*, c) *Stenocereus pruinosus* y d) *Stenocereus stellatus* después de 160 días en costra de musgos (CM), costra de cianobacterias (CC) y suelo sin costra (SC).

N y P total en plántulas

Al final del experimento, la concentración de N en las plántulas no fue significativamente diferente entre los tratamientos (Cuadro 5). Por el contrario, la concentración de P presentó diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{2, 19} = 4.24$, $p = 0.030$). Siendo las plántulas en suelo sin costra, las que tuvieron una mayor concentración de P que las plántulas en las costras biológicas. En el caso del contenido de N en plántulas si hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{2, 117} = 84.79$, $p = 0.000$). Las plántulas en costra de musgos y cianobacterias tuvieron mayor contenido de N que las plántulas en suelo sin costra ($p = 0.000$). De igual manera, hubo diferencias significativas en el contenido de P en plántulas ($F_{2, 117} = 82.09$, $p = 0.000$). Las plántulas en costra de musgo tuvieron el mayor contenido, seguidas de las plántulas en costra de cianobacterias y, por último, las plántulas en suelo sin costra ($p = 0.006$). La estimación de la relación N:P en las plántulas no mostró diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{2, 16} = 2.24$, $p = 0.138$).

Cuadro 5. Concentración promedio de N y P total en plántulas (mg/g tejido vegetal \pm EE), contenido promedio (mg \pm EE) de N y P en plántulas y la relación N:P (\pm EE), al final del experimento de crecimiento (160 días) en costra de musgos, costra de cianobacterias y suelo sin costra. Para cada nutriente, las letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los tratamientos.

Nutriente		Tratamiento		
		Costra de musgo	Costra de cianobacterias	Suelo sin costra
Nitrógeno	Concentración	21.14 \pm 1.96	22.15 \pm 2.08	23.72 \pm 1.62
	Contenido	2.91 \pm 0.17b	2.56 \pm 0.19b	0.36 \pm 0.32a
Fósforo	Concentración	1.76 \pm 0.23a	1.56 \pm 0.22a	2.51 \pm 0.23b
	Contenido	0.24 \pm 0.01c	0.18 \pm 0.01b	0.03 \pm 0.003a
N:P	Relación	12.68 \pm 0.86a	14.39 \pm 1.84a	10.18 \pm 1.12a

7. Discusión

7.1 Efecto en la germinación y supervivencia de plántulas

Los resultados de este trabajo muestran que las costras no afectaron la germinación y supervivencia de *Escontria chiotilla* y *Myrtillocactus geometrizans*. Sin embargo, las costras afectaron negativamente ambos procesos en *Stenocereus stellatus*. En el caso de *Stenocereus pruinosus*, la costra de cianobacterias afectó la germinación, mientras que la costra de musgo y el suelo sin costra tuvieron un efecto similar. A diferencia de la hipótesis planteada, estos resultados muestran que el efecto de las costras sobre la germinación y supervivencia es diferencial, dependiendo de la especie de cactácea.

La ausencia del efecto de las costras es similar a los resultados reportados en un trabajo realizado en Zapotitlán de las Salinas por Godínez-Alvarez et al. (2011). Estos autores evaluaron el efecto de ambos tipos de costra biológica en la germinación y la supervivencia de *Agave marmorata*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Prosopis laevigata*. Los resultados de la cactácea columnar *N. tetetzo* mostraron que las costras y el suelo sin costra tuvieron un efecto neutro en la germinación y supervivencia, así como en el tiempo promedio para alcanzar el 50% de la germinación (T50). Este efecto es similar al encontrado en *E. chiotilla*, *M. geometrizans*, el cual podría atribuirse a su estrecho parentesco filogenético.

El efecto neutro de las CBS sobre la supervivencia también coincide con lo reportado por Lesica y Shelley (1992), quienes evaluaron la supervivencia de *Arabidopsis thaliana*. Así como con el trabajo de Eckert (1986), quien reportó un efecto neutro sobre plántulas de pastos perennes de Australia. Además, las costras biológicas dominadas por musgos tuvieron un efecto neutro sobre tres especies de plantas vasculares (Sedia y Ehnrenfeld 2003).

El efecto neutro de las costras sobre la germinación y la supervivencia pudo deberse a que ambos tipos de costra y el suelo sin costra proporcionaron condiciones similares de humedad. Las costras biológicas han sido relacionadas con una densidad aparente del suelo que provee condiciones adecuadas de porosidad, estabilidad y humedad del suelo para el desarrollo de cianobacterias, musgos y líquenes (Rivera et al., 2009), por lo que se esperaba que tuvieran un efecto significativo sobre la germinación y supervivencia. Sin embargo en este trabajo, la densidad aparente entre los tratamientos no presentaron diferencias significativas, por lo que el contenido de humedad en ambos tipos de costra y el suelo sin costra fue probablemente similar.

La germinación y supervivencia similares de *E. chiotilla* y *M. geometrizzans* en costras y suelo sugiere que las semillas de estas especies solamente necesitan humedad para iniciar la imbibición y protrusión de la radícula, continuando posteriormente con el crecimiento de raíces y el establecimiento de las plántulas (Deines et al., 2007). La humedad es el principal factor que interviene en el ciclo de vida de las plantas (Jong y Klinkhamer, 1988), desempeñando un papel importante en la regulación de la germinación de las plantas que habitan en zonas áridas y semiáridas (Adams, 1999).

Las diferencias observadas en la germinación y supervivencia de *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus* no apoyan la hipótesis de que el efecto de las costras en estas especies sería similar debido a que pertenecen al mismo género. Estas diferencias coinciden con lo reportado por Zaady et al. (1997). Estos autores evaluaron el efecto de las CBS sobre la germinación de tres especies, de las cuales dos pertenecen a la misma familia botánica. El porcentaje de germinación fue menor en costras biológicas que en papel filtro. Dado que las costras tuvieron un efecto inhibitorio, los autores mencionaron que cada una de las especies ha desarrollado una estrategia diferente en respuesta a la presencia de costras biológicas en ecosistemas áridos (Zaady et al., 1997).

El efecto negativo de las costras sobre la germinación y supervivencia de *S. stellatus*, podría estar relacionado con el tamaño y la fisiología de sus semillas. Se ha reportado que la supervivencia de plántulas de especies con semillas pequeñas es menor sobre costras biológicas (Li, 2005). Las semillas de *S. stellatus* miden 1.5 a 2.0 mm de longitud, mientras que las semillas de *S. pruinosus* miden 2.0 a 2.5 mm. El menor tamaño de las semillas de *S. stellatus* pudo haber determinado una menor supervivencia de las plántulas en las costras en comparación con el suelo. Las semillas de *S. stellatus*, además tienen latencia por lo que necesitan un tiempo de almacenaje después de la maduración para aumentar los porcentajes de germinación (Rojas-Aréchiga et al., 2001). Esta característica también pudo haber contribuido a explicar el efecto negativo de las costras sobre esta especie de cactácea.

Las diferencias observadas en la germinación de *S. pruinosus* y *S. stellatus* están de acuerdo con lo reportado por Hernández y Sandquist (2011), quienes sugieren que las semillas de algunas especies de plantas están adaptadas a germinar en CBS debido a una relación coevolutiva. Por ello es necesario ahondar en la relación de las especies y las costras, para saber si esta es especie-específica tanto en la germinación, como en la supervivencia y el crecimiento.

7.2 Efecto en el crecimiento

Biomasa y tasa de crecimiento

Los dos tipos de costra biológica del suelo tuvieron un efecto significativamente positivo sobre el crecimiento de las cuatro especies de cactáceas, en comparación con el suelo sin costra. El efecto de las costras fue mayor tanto en la biomasa, como en la tasa de crecimiento. Estos resultados apoyan la hipótesis planteada. De igual manera, *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus* tuvieron una respuesta similar.

El efecto positivo de las costras sobre el crecimiento de *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus* coincide con los resultados reportados para la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* por Godínez-Álvarez et al. (2011). El efecto positivo encontrado en ambos trabajos sugiere que la respuesta de las plantas podría estar influenciada por sus características morfológicas y fisiológicas, debido a que pertenecen a la misma familia botánica y forma de vida.

El efecto positivo de las CBS sobre el crecimiento concuerda con la mayoría de los trabajos reportados en la literatura (Mücher et al., 1988; Belnap y Harper, 1995; Pendleton, 2003). Por ejemplo, Harper y Pendleton (1993), en un trabajo realizado bajo condiciones de laboratorio, encontraron que el crecimiento fue cuatro veces mayor en las plantas creciendo sobre CBS que en aquellas que crecieron sin costra. De la misma manera, coinciden con DeFalco et al. (2001), quienes reportaron que la biomasa total de hojas, tallos e inflorescencias fue mayor en plantas que crecieron en costra biológica que en suelo sin costra.

Concentración de N y P en suelo y plántulas

Godínez-Álvarez et al. (2011) sugieren que el efecto positivo de las costras del Valle de Zapotitlan de las Salinas sobre el crecimiento de plántulas de *Agave marmorata* podría atribuirse al aumento en la concentración de nutrientes, específicamente nitrógeno. De manera similar, Pendleton et al. (2003) mencionan que las plantas en costras biológicas tuvieron un crecimiento significativamente mayor, debido a que la concentración de nitrógeno en formas disponibles, fue 20 veces mayor en costras que en suelo sin costras. Un trabajo realizado en los desiertos de China mostró que las costras además de favorecer el crecimiento de las plántulas, también aceleraron la floración y fructificación. Este efecto fue debido al aumento en la disponibilidad de nutrientes mediado por las costras, especialmente nitrógeno (Zhang y Nie, 2011).

No obstante, en este trabajo no se encontró una relación entre la concentración de N de las CBS y el crecimiento de las plántulas. La concentración de N fue similar en el suelo de las CBS y el suelo sin costra. Además, la concentración de N en el suelo sin costra y con costra fue similar a la concentración de nitrógeno encontrada en el tejido de las plántulas de los distintos tratamientos.

Con respecto al P, los resultados muestran que las concentraciones fueron similares en el suelo de los tres tratamientos. Esto coincide con lo reportado por Kleiner y Harper (1977), quienes no encontraron diferencias significativas en el contenido de fósforo en suelo con costra y el suelo sin costra en zonas áridas de Utah, EUA. Sin embargo, estos resultados son contrarios a los resultados reportados por Jafari et al. (2004), quienes reportaron mayores concentraciones de P en suelo de CBS que en suelo sin costra. La concentración de fósforo en el tejido de las plántulas fue mayor en las que crecieron en suelo sin costra que en suelo con costra biológica. Este resultado coincide con lo reportado por Harper y Pendleton (1993), quienes encontraron una mayor concentración de fósforo en el tejido de plantas de *Mentzelia multiflora* creciendo en suelo sin costra que en las

plantas que crecieron en suelo con costra biológica. Estos autores sugieren que estas diferencias pueden deberse a una posible competencia entre las cianobacterias y las plantas por el fósforo disponible, además de otros nutrientes como Ca, Mn y Na.

La concentración similar de N y P en el suelo de todos los tratamientos pudo deberse a que se cuantificó la concentración total de ambos nutrientes, en lugar de cuantificar las formas disponibles para las plantas. En trabajos posteriores es necesario cuantificar formas inorgánicas de nitrógeno y fósforo en suelo, para saber si las costras tienen un efecto en la biodisponibilidad y/o retención de estos nutrientes. Esta información permitirá ahondar en el efecto que las costras pudieran tener con las plantas vasculares de la región.

Las estimaciones de la concentración de N y P realizadas en el suelo de los tratamientos, al inicio y final del experimento, sugieren que ambos nutrientes aumentan entre un 20-50%. Sin embargo, este incremento es mayor que el esperado para una región desértica (J. Campo, com. pers.). El incremento en la concentración de ambos nutrientes pudo haberse debido a errores metodológicos en las técnicas de cuantificación en el tiempo inicial y final. Por ello, consideramos que es necesario evaluar las formas disponibles y asimilables de N y P, tanto en suelo como en tejido vegetal por un periodo de tiempo mayor.

Contenido de N y P en plántulas

El contenido de N y P en el tejido de las plántulas mostró diferencias significativas entre los tratamientos. Las plántulas que crecieron en costra de musgos y de cianobacterias tuvieron un mayor contenido de nutrientes que las plántulas que crecieron en suelo sin costra. Lo anterior, puede deberse a que las CBS incrementan la disponibilidad de recursos en la superficie del suelo, en donde se concentran las raíces de algunas plantas y ocurre la transferencia de energía y nutrientes (DeFalco et al., 2001).

Las CBS incrementan el contenido de nitrógeno a través de la fijación de N_2 por parte de las cianobacterias y algunos líquenes (Harper y Belnap, 2001; Mager y Thomas, 2011; Zhang y Nie, 2011). El nitrógeno fijado es retenido por las partículas del suelo que están embebidas en las costras, evitando que se pierda por procesos de lixiviación (Hawkes, 2003; Thomas y Dougill, 2007) y haciéndolo potencialmente disponible para las plantas vasculares (Belnap y Lange, 2003; Veluchi et al., 2006; Beyschlag et al., 2008). El contenido de N y P en el tejido de las plantas, generalmente es consecuencia de la disponibilidad de estos bioelementos en el suelo (Hobbie y Gough, 2002).

Relacion N:P en plántulas

El cálculo de la relación N:P en tejido de las plántulas no mostró diferencias significativas entre los tratamientos. Sin embargo, los valores de la relación N:P sugieren que ambos nutrientes podrían limitar el crecimiento de las plántulas. La relación N:P en las plántulas que crecieron en costra dominada por musgos y suelo sin costra fue < 14 , sugiriendo que el N es el nutriente limitante. La relación N:P en las plántulas que crecieron en costras de cianobacterias estuvo entre 14 y 16, lo cual indica que hay una co-limitación de N y P (Koerselman y Meuleman, 1996). A pesar de que la relación N:P no indica la disponibilidad absoluta de nutrientes en el sitio, es un indicador de procesos fisiológicos y ecológicos en

especies de plantas (Garten, 1976; Koerselman y Meuleman, 1996). Por ejemplo, He y colaboradores (2014) encontraron que la relación N:P varía de acuerdo con la forma de vida de las plantas vasculares en un desierto de China.

Las diferencias significativas en el contenido de N y P en plántulas creciendo en costras biológicas y suelo sin costra sugieren que las costras de musgos y cianobacterias del Valle de Zapotitlan, podrían estar modificando la disponibilidad de estos bioelementos. Sin embargo, para poder tener una idea más clara es necesario evaluar con mayor detalle la concentración de N y P, así como su relación, sobretodo considerando la importancia de estos nutrientes en zonas áridas y semiáridas. Estas evaluaciones permitirán profundizar en el conocimiento del papel que desempeñan las costras biológicas de la región del Valle de Zapotitlan de las Salinas en el ciclo del N y P y la disponibilidad para el consumo por las especies vasculares.

8. Conclusiones

Este trabajo sugiere que el efecto de las costras de cianobacterias y musgos de la terrazas aluviales del VZS sobre la germinación y supervivencia de las plántulas, depende de la especie de planta y de la composición de la CBS. El efecto sobre el crecimiento de las plántulas fue positivo debido posiblemente a la modificación de la disponibilidad de bioelementos en el suelo, lo cual se reflejó en el contenido de nutrientes en el tejido de las plántulas.

8.1 Las CBS tuvieron un efecto neutro sobre la germinación y supervivencia de *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, pero tuvieron efectos positivos y negativos en *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus*.

8.2 Las CBS incrementaron significativamente la biomasa y la tasa de crecimiento de las cuatro especies de cactáceas.

8.3 Las CBS no incrementaron la concentración de N y P total en suelo respecto al suelo sin costra.

8.4 La concentración de N total en el tejido de las plántulas fue similar en CBS y suelo sin costra.

8.5 La concentración de P total en el tejido de las plántulas fue mayor en plántulas creciendo en suelo sin costra que en CBS.

8.6 El contenido de N y P en tejido de plántulas fue significativamente mayor en plántulas creciendo en CBS que en suelo sin costra.

8.7 La relación N:P en tejido de plántulas fue similar en plántulas creciendo en CBS y suelo sin costra.

8.8 La densidad aparente fue similar en CBS y en suelo sin costra

8. Literatura citada

- Adams R. 1999. Germination of *Callitris* seeds in relation to temperature, water stress, priming, and hydration–dehydration cycles. *Journal of Arid Environments* 43: 437–448.
- Arias S., Gómez S., Guzmán U. 1997. Flora del Valle de Tehuacán Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Belnap J. and Harper K. 1995. Influence of cryptobiotic soil crusts on elemental content of tissue of two desert seed plants. *Arid Soil Research Rehabilitation* 9:107-115.
- Belnap J. and Gillette D. 1997. Disturbance of biological soil crusts: impacts on potential wind erodibility of sandy desert soils in southeastern Utah. *Land Degradation and Development* 8: 355-362.
- Belnap J., Prasse R. and Harper K.T. 2001a. Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In: Belnap J. and Lange O.L. (eds), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, Springer-Verlag, Berlin. 281 –299
- Belnap J., Budel B. and Lange O. 2001b. Biological Soil Crusts: Characteristics and Distribution. In: Belnap, J, Lange, OL (Eds.) *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer-Verlag, New York, pp 3-29.
- Belnap J. 2003. The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1:181-189.
- Belnap J. and Lange O. 2003. *Biological soil crust: Structure, function, and management*. Springer- Verlag, Berlin.
- Belnap J., Phillips S. and Miller M. 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* 141:306-316.
- Belnap J. 2006. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes* 20:3159–3178.
- Bliss L. and Gold W. 1999. Vascular plant reproduction, establishment, and growth and the effects of cryptogamic crusts within a polar desert ecosystem, Devon Island, N.W.T., Canada. *Canadian Journal of Botany* 77: 623-636.

- Bowker M., Maestre F. and Escolar C. 2010. Biological crusts as a model system for examining the biodiversity-ecosystem function relationship in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 405-417.
- Cantón Y, Solé-Benet A, De Vente J, Boix-Fayos C, Calvo-Cases A, Asensio C, Puigdefa' bregas J. 2011. A review of runoff generation and soil erosion across scales in semiarid south- eastern Spain. *Journal of Arid Environments* 75:1254–1261.
- Casas A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Soriano A. y Dávila P. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- Casas A. 2002. Uso y manejo de cactaceas columnares mesoamericanas. CONABIO, *Biodiversitas* 40:18-23.
- Castillo-Monroy A., Maestre F., Delgado-Baquerizo M. and Gallardo A. 2010. Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: insights from a Mediterranean grassland. *Plant and Soil* 333: 21-34.
- Castillo-Monroy A. and Maestre F. 2011. La costra biológica del suelo: Avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 1-21.
- Chamizo S., Cantón Y., Miralles-Mellado I., Rodríguez E. and Domingo F. 2010. Costras Biológicas: “Ingenieras del suelo” en ecosistemas áridos y semiáridos. *Spanish Journal of Rural Development* 1:121-130.
- CLICOM. 2014. Datos climáticos diarios del CLICOM del SMN con gráficas del CICESE. <http://clicom-mex.cicese.mx>. Página visitada en Enero de 2014.
- Codd G. 1995. Cyanobacterial toxins: occurrence, properties and biological significance. *Water Science and Technology* 32: 149-156.
- Delach A., Kimmerer R. 2002. The effect of *Polytrichum piliferum* on seed germination and establishment on iron mine tailings in New York. *Bryologist* 105: 249–255.
- Delgado-Baquerizo M., Maestre F., Rodríguez J. y Gallardo A. 2013a. Biological soil crusts promote N accumulation in response to dew events in dryland soils. *Soil Biology & Biochemistry* 62: 22-27.

- Delgado-Baquerizo M., Covelo F., Maestre F., Gallardo A. 2013b. Biological soil crusts affect small-scale spatial patterns of inorganic N in a semiarid Mediterranean grassland. *Journal of Arid Environments* 91:147-150.
- DeFalco L. 1995. Influence of cryptobiotic crusts on winterannuals and foraging movements of the desert tortoise. Master Thesis Dept of Biol, Colorado State University, Fort Collins, CO
- DeFalco L., Detling J., Tracy C. and Warren S. 2001. Physiological variation among native and exotic winter annual plants associated with microbiotic crusts in the Mojave Desert. *Plant Soil* 234: 1-14.
- Deines L., Rosentreter R., Eldridge D., Serpe M. 2007 Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant Soil* 295:23-35.
- During H., Schenkeveld A., Verkaar H. and Willems J. 1985. Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure. In: White, J. (Ed.), *The Population Structure of Vegetation*. Junk Dordrecht, 341-370.
- Eckert R., Peterson F., Meurlisse M. and Stephens J. 1986. Effects of soil surface morphology on emergence and survival of seedlings in big sagebrush communities. *Journal of Range Management*. 39: 420-424.
- Eldridge D. 1993. Cryptogams, vascular plant, and soil hydrological relations: some preliminary results from the semiarid woodlands of eastern Australia. *Great Basin Naturalist* 53: 48-58.
- Eldridge D. 2000. Ecology and management of biological soil crusts: recent development and future challenges. *The Bryologist* 103:742-747.
- Escudero A., Martínez I., De la Cruz A., Otálora M. and Maestre F. 2007. Soil lichens have species-specific effects on the seed-ling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments* 70:18–28.
- Fischer T., Veste M., Wiehe W. and Lange P. 2010. Water repellency and pore clogging at early successional stages of microbiotic crusts on inland dunes, Brandenburg, NE Germany. *Catena* 80: 47-52.
- Garten C. 1976. Correlations between concentrations of elements in plants. *Nature* 261:686–688.

- Gaytán S. Evaluación ecológica de las Terrazas aluviales del valle de Zapotitlan de las Salinas, Puebla. 2011. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.
- Godínez-Álvarez H., Morín C. and Rivera-Aguilar V. 2011. Germination, survival and growth of three vascular plants on biological soil crusts from a Mexican tropical desert. *Plant Biology* 14:157-162.
- Guo Y, Zhao H, Zuo X, Drake S and Zhao X. 2007. Biological soil crust development and its topsoil properties in the process of dune stabilization, Inner Mongolia, China. *Environmental Geology* 54: 653-662.
- Harmon M. and Franklin J. 1989. Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forest of Oregon and Washington. *Ecology* 70:48-59.
- Harper, K. and St. Clair L. 1985. Cryptogamic soil crusts on arid and semiarid rangelands in Utah: Effects on seedling establishment and soil stability. Department of Botany and Range Science, Brigham Young University, Provo. Final report on BLM contract No. BLM AA 851-CTI-48, Bureau of Land Management, Utah State Office, Salt Lake City.
- Harper, K. and Pendleton R. 1993. Cyanobacteria and cyanlichens: Can they enhance availability of essential minerals from higher plants?. *Great Basin Naturalist* 53: 59-72.
- Harper K. and Marble J. 1998. A role for non-vascular plants in management of arid and semi-arid rangelands. In: Tueller PT (Ed) *Vegetation Science Applications for Rangeland Analysis and Management*. Kluwer Academic Publishers, 135-169.
- Harper K. and Belnap J. 2001. The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. *Journal of Arid Environments* 47: 347-357.
- Hawkes C. 2004. Effects of biological soil crusts on seed germination of four endangered herbs in a xeric Florida shrubland during drought. *Plant Ecology* 170:121-134.
- He M., Dijkstra F., Zhang, K., Li X., Tan H. and Gao Y. 2014. Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability *Scientific reports* 4:6932

- Hernández R. and Sandquist D. 2011. Disturbance of biological soil crust increases emergence of exotic vascular plants in California sage scrub. *Plant Ecology* 212:1709-1721.
- Hobbs R. 1985. The persistence of *Cladonia* patches in closed heatland stands. *Lichenologist* 17:103-109.
- Hobbie S. and Gough L. 2002. Foliar and soil nutrient in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia* 131:453-462.
- Jafari M., Tavili A., Zargham N., Heshmat Gh., Zare M., Shirzadian S., Azarnivand H., Zehta- bian Gh. and Sohrabi, M. 2004. Comparing some properties of crusted and uncrusted soils in Alagol Region of Iran. *Pakistan Journal of Nutrition* 3: 273–277.
- Jeffries D. and Klopatek J. 1987. Effects of grazing on the vegetation of the blackbrush association. *Journal of Range Management* 40:390-392.
- Jeschke M. and Kiehl K. 2008. Effects of a dense moss layer on germination and establishment of vascular plants in newly created calcareous grasslands. *Flora* 203: 557-566.
- Johansen J. 1993. Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America. *The Journal of Physiology* 29: 140-147.
- Jong T. and Klinkhamer P. 1988. Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* y *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: The importance of water for differential survival and growth. *Journal of Ecology* 76:393-402.
- Kleiner E. and Harper K. 1972. Environmental and community organization in grasslands of Canyonlands National Park. *Ecology* 53: 299-309.
- Kleiner E. and Harper K. 1977. Soil properties in relation to cryptogamic groundcover in Canyonlands National Park. *Journal of Range Management* 30: 202-206.
- Kidron G. and Yair A. 1997. Rainfall-runoff relationship over encrusted dune surfaces, Nizzana, Western Negev, Israel. *Earth Surface Processes and Landforms* 22:1169-84.
- Koerselman W. and Meuleman A. 1996. The Vegetation N : P Ratio : a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *Journal of Applied Ecology*. 6: 1441-1450.

- Langhans, T., Storm C. and Schwabe A. 2009. Community assembly of biological soil crusts of different successional stages in a temperate sand ecosystem, and enrichment techniques. *Microbial Ecology* 58:394-407.
- Larsen K. 1995. Effects of microbiotic crusts on the germination and establishment of three range grasses. Thesis, Boise State University, Boise, ID, USA
- Lesica P. and Shelley J. 1992. Effects of cryptogamic soil crust on the population dynamics of *Arabis fecunda*. *American Midland Naturalist* 128: 53-60.
- Li X., Wang X., Li T. and Zhang J. 2002. Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China. *Biology and Fertility of Soils* 35: 147–154.
- Li X., Jia X., Long L. and Zerbe S., 2005. Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger Desert (N China). *Plant and Soil* 277: 375-385.
- López-Galindo F., Muñoz-Iniestra D., Hernández-Moreno M., Soler-Aburto A., Castillo-López M. y Hernández-Arzate I. 2003. Análisis integral de la toposecuencia y su influencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la Subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. . *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 56, 19–41.
- Maestre F., Escudero A., Martínez I., Guerrero C. and Rubio A. 2005. Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology* 19: 566-573.
- Mager D. 2010. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana. *Soil Biology & Biochemistry* 42: 313-318.
- Mager D. and Thomas A. 2011. Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: A review of their role in dryland soil processes. *Journal of Arid Environments* 75: 91-97.
- Maya Y., López-Cortes A. and Soeldner A. 2002. Cyanobacterial microbiotic crusts in eroded soils of a tropical dry forest in the Baja California Peninsula, Mexico. *Geomicrobiology Journal* 19:505-518.
- Mendoza-Aguilar D., Cortina J. and Pando-Moreno M. 2013. Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe. *Plant Soil* 375:267-274.

- Meyer S., Garvin S and Beckstead J. 2001. Factors mediating cheatgrass invasion on intact salt desert shrubs. USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-21. 224 – 232.
- Mucher H., Chartres C., Tongway D. and Greene R. 1988. Micromorphology and Significance of the Surface Crusts of Soils in Rangelands near Cobar, Australia. *Geoderma* 42: 227-244.
- Muñoz D. 2008. Monitoreo de propiedades físicas y químicas de un suelo aluvial de un ambiente semiárido del sur de México, para la búsqueda de indicadores que se relacionen con el estado de conservación y/o degradación del suelo. Tesis de doctorado. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM.
- Osorio-Beristain O. 1996. Descripción de la vegetación en los alrededores del cerro Cutac, en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis profesional, 48 p.
- Osorio-Beristain O., Valiente-Banuet A., Dávila P y Medina R. 1996 Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 35-58.
- Pendleton L., Pendleton B., Howard G. and Warren S. 2003. Growth and nutrient content of herbaceous seedlings associated with biological soil crusts. *Arid land Research and Management* 17: 271-281.
- Peterjohn W., and Schlesinger W. 1990. Nitrogen loss from deserts in the southwestern United States. *Biogeochemistry* 10: 67-79.
- Prasse R. and Bornkamm R. 2000. Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecology* 150: 65-75.
- Rivera-Aguilar V., Godínez-Alvarez H., Manuell-Cacheux I. and Rodríguez-Zaragoza S. 2005. Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *Journal of Arid Environments* 63: 344-352.
- Rivera-Aguilar V., Montejano G., Rodríguez- Zaragoza S. and Durán-Díaz A. 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.

- Rivera-Aguilar V., Godínez-Alvarez H., Moreno-Torres R. y Rodríguez- Zaragoza S. 2009. Soil physico-chemical properties affecting the distribution of biological soil crusts along an environmental transect at Zapotitlán drylands, México. *Journal of Arid Environments* 73: 1023-1028.
- Rodríguez-Caballero E., Cantón Y., Chamizo S. Lázaro R. and Escudero A. 2013. Soil Loss and Runoff in Semiarid Ecosystems: A Complex Interaction Between Biological Soil Crusts, Micro-topography, and Hydrological Drivers. *Ecosystems* 16: 529-546.
- Rojas-Aréchiga M., Casas A. y Vázquez- Yañes C. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 49: 279-287.
- Sedia E. and Ehrenfeld J. 2003. Lichens and mosses promote alternate stable plant communities in the New Jersey Pinelands. *Oikos* 100: 447-458.
- Serpe M., Orm J., Barkes T. and Rosentreter R. 2006. Germination and seed water status of four grasses on moss- dominated biological soil crusts from arid lands. *Plant Ecology* 185: 163-178.
- SPSS, Inc. 1998. SPSS Base 8.0 for Windows User's Guide. SPSS Inc., Chicago IL, USA
- St. Clair L., Webb B., Johansen J. and Nebeker G. 1984. Cryptogamic soil crusts: enhancement of seedling establishment in disturbed and undisturbed areas. *Reclamation and Revegetation Research* 3: 129-136.
- Su Y., Zhao X., Li A., Li X., Huang G. 2011. Nitrogen fixation in biological soil crusts from the Tengger desert, northern China. *European Journal of Soil Biology*. 47: 182-187.
- Turetsky M. 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *Bryologist* 106: 395-409.
- West N. 1990. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid and semi-arid regions. *Advances in Ecological Research* 20: 179-223.
- Xiao B., Wangb H., Fanb J., Fischer T. and Vested M. 2013. Biological soil crusts decrease soil temperature in summer and increase soil temperature in winter in semiarid environment. *Ecological Engineering* 58: 52–56.
- Zamfir M. 2000. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: evidence from greenhouse experiments. *Oikos* 88: 603-611.

- Zaady E., Gutterman Y. and Boeken B. 1997. The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crusts from the Negev Desert. *Plant Soil* 190: 247-257.
- Zhang Y. and Nie H. 2011. Effects of biological soil crusts on seedling growth and element uptake in five desert plants in Junggar Basin, western China. *Chinese Journal of Plant Ecology* 35: 380-388.
- Zhou B., Zhang C., Zhang Y. y Hu J. 2009. Inorganic phosphorus fractions in the rhizosphere of xerophytic shrubs in the Alxa Desert. *Journal of Arid Environments* 73: 55-61.