



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**CARACTERIZACIÓN DE LA COSTRA SAXÍCOLA PRESENTE EN LA RESERVA
ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL, CIUDAD UNIVERSITARIA, UNAM**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA FERNANDA MARTÍNEZ BÁEZ TÉLLEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL PILAR ORTEGA LARROCEA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. EBERTO NOVELO MALDONADO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. VICTOR MANUEL RIVERA AGUILAR
UBIPRO, FES IZTACALA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX. 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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**

**INSTITUTO DE GEOLOGÍA
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**CARACTERIZACIÓN DE LA COSTRA SAXÍCOLA PRESENTE EN LA RESERVA
ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL, CIUDAD UNIVERSITARIA, UNAM**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA FERNANDA MARTÍNEZ BÁEZ TÉLLEZ

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL PILAR ORTEGA LARROCEA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. EBERTO NOVELO MALDONADO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**DR. VICTOR MANUEL RIVERA AGUILAR
UBIPRO, FES IZTACALA, UNAM**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX. 2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA
OFICIO CPCB/729/2020
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora 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 **24 de agosto de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Manejo Integral de Ecosistemas** de la estudiante **MARTÍNEZ BÁEZ TÉLLEZ MARÍA FERNANDA** con número de cuenta **516021319** con la tesis titulada "Caracterización de la costra saxícola presente en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria, UNAM", realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL PILAR ORTEGA LARROCEA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. VÍCTOR MANUEL CHÁVEZ ÁVILA
Vocal: DRA. SILKE CRAM HEYDRICH
Secretario: DR. EBERTO NOVELO MALDONADO
Suplente: DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ
Suplente: M. EN C. MAURICIO MORENO CAMARENA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 04 de noviembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por ser un posgrado de excelencia académica que permitió consolidarme en mi formación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca (C743504) durante 24 meses para la realización de este proyecto enmarcado en el programa del Posgrado en Ciencias Biológicas.

A la Dra. María del Pilar Ortega por apoyarme y guiarme en mi formación académica en conjunto con el Dr. Eberto Novelo y el Dr. Víctor Rivera Aguilar.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

AGRADECIMIENTOS TÉCNICOS

Esta tesis se realizó con la infraestructura del Laboratorio de Microscopía a cargo de la Dra. María del Pilar Ortega en el Instituto de Geología. Se agradece a la M. en C. Iris Suárez Quijada por su apoyo en el área de microscopía para la observación de las muestras y toma de fotografías.

Al Dr. Eberto Novelo por abrirme las puertas del Laboratorio de Algas Continentales en la Facultad de Ciencias para el desarrollo de esta investigación. A la M. en C. Guadalupe Vidal de este laboratorio por su guía y apoyo respecto al montaje de las muestras de algas y cianoprocariontes.

A la M. en C. Hilda Marcela Pérez y Biól. Néstor Chavarría Rodríguez, de la Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel por su apoyo en los recorridos prospectivos y trabajo de campo realizado dentro de la REPSA, así como a la Licenciada en Ciencias de la Tierra Alma Karen Alva por su apoyo en el trabajo de campo en algunas de las recolecciones que realicé en campo.

Al Dr. Claudio Delgadillo del Departamento de Botánica en el Instituto de Biología, por sus comentarios y aportaciones sobre las briofitas procesadas.

A María Rodríguez del Posgrado en Ciencias Biológicas en el Instituto de Geología por su paciencia y ayuda en todos los procesos administrativos.

A Diana Flores Blázquez por la ilustración que integra la comunidad saxícola estudiada en la presente investigación, ya que es la primera representación general de una costra saxícola en este ecosistema.

Al Maestro en Ecología Aplicada Néstor Tunal por su ayuda y comentarios sobre el análisis estadístico para el desarrollo de esta tesis.

A Jaime Amílcar Becerril Gómez por su orientación y ayuda en el manejo de Adobe para el acomodo de las láminas, diagramas e imágenes que son parte integral de esta tesis.

Agradezco los valiosos comentarios, sugerencias, cuestionamientos, comentarios y reflexiones sobre este trabajo que mejoraron la calidad de este manuscrito a mi tutora, los miembros del comité tutor y del jurado.

Agradezco a los maestros de las materias cursadas durante este proceso, quienes contribuyeron significativamente a mi formación académica, así como a mi desarrollo personal: Dr. Ángel Rodríguez Moreno, Dra. Rosaluz Tavera, Dr. Eberto Novelo, Dr. Zenón Cano-Santana, Dra. Pilar Ortega Larrocea, Dr. Roberto Garibay, Dra. Edith Garay, Dr. Bruno Chavarría y Dra. María Colín.

A mis compañeros del camino, quienes me acompañaron en clases, prácticas, laboratorios, Geopedregal y salas de estudio, quienes a través de sus propios procesos me enseñaron a seguir adelante: Néstor Tunal, Mauricio Moreno, Emmanuel Zeno, Juan Antonio Mendoza, Pedro Alcántara, Ilse Carmona, Mariel Wall, Chantal Segura, Jorge Escalante, Miguel Ramírez, Gina Menoch y Esmeralda Cruz.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres, por ser mis primeros y mayores maestros.

A mi mamá por darme la libertad para seguir a mi corazón. Gracias porque me sigues enseñando a ver la belleza en lo más pequeño.

A mi papá por transmitirme su amor a la vida y la capacidad de sorprenderse con ella.

A mi segunda mamá, Yolanda, por ser la definición de amor incondicional. Me acompañas siempre y has sido parte vital de este proceso. Sin tu apoyo esta tesis no se habría realizado.

A To, mi hermano, mi amigo y mi amor más puro. Gracias por enseñarme con tu ejemplo y por querer siempre lo mejor para mí.

A mi Jaime, por ser mi roca, mi descanso, mi apapacho y mi aliado. Gracias por tu paciencia y siempre buscar mi felicidad. Te amo.

A mi doc, Pilar Ortega. Por creer en mí, por ser un ejemplo al enseñarme que sí se puede. Gracias por darle alas a este proyecto.

DEDICATORIA

A Mamá Yola, que tanto nos has dado.

“La naturaleza es grande en las cosas grandes, mas es grandísima en las cosas diminutas”. Jacques-Henri B. De Saint Pierre

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Marco conceptual	5
Sucesión ecológica primaria y pedogénesis biológica	5
Comunidad	8
Cubiertas criptogámicas	10
Sinonimias	12
Componentes biológicos	17
Influencia sobre propiedades del sustrato	18
Grupos morfológicos	20
Estudios ecológicos	23
Antecedentes	25
Justificación	26
Hipótesis	27
Objetivo general	27
Objetivos particulares	28
Descripción del sitio de estudio	28
Métodos	31
Métodos en campo	31
Estudio prospectivo y montaje metodológico	31
Muestreo	31
Caracterización de los microambientes	32
Método de muestreo por cuadrantes	32
Recolecta	34
Tapetes de microorganismos	35
Grupos de líquenes costrosos y foliosos	35
Briofitas	35
Estratificación	35
Métodos de laboratorio	36

Tapetes de microorganismos	36
Material de herbario	36
Preparaciones semipermanentes	36
Observación y descripción de grupos	36
Líquenes	37
Briofitas	37
Estratificación	37
Análisis estadísticos	38
Resultados	38
Estudio prospectivo y montaje metodológico	38
Caracterización de los microambientes	39
Descripción de los sitios	40
Microambiente plano	40
Microambiente de promontorio	42
Microambiente de pared	44
Caracterización de la comunidad saxícola	46
Grupos morfológicos	46
Cobertura de grupos morfológicos	47
Coberturas por morfotipos	49
Similitud entre microambientes	51
Índices de diversidad	52
Observaciones adicionales	53
Microfauna y semillas	53
Estratificación	55
Modelo de la costra saxícola del pedregal	56
Discusión	58
Conclusiones	65
Recomendaciones	66
Referencias Bibliográficas	68

Anexo I Catálogo de morfotipos presentes en los grupos morfológicos integrando las costras saxícolas en sitios planos, paredes y promontorios de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. 78

Anexo II La costra saxícola presente en un pedregal remanente adoptado y restaurado (Geopedregal) y en la zona de amortiguamiento REPSA A12 (Espacio Escultórico). 115

RESUMEN

Las cubiertas criptogámicas son comunidades formadas por distintas poblaciones de organismos fotosintéticos no vasculares. Globalmente son un factor significativo en la fijación de nitrógeno, captura de carbono y un eslabón importante en los ciclos biogeoquímicos. Además, juegan un papel importante en la infiltración del agua, retención de humedad, amortiguamiento de la temperatura, fertilidad del suelo y en la formación de este. Se realizó un diagnóstico de la diversidad que albergan las comunidades en el derrame del Xitle. Se estudiaron tres microambientes dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel; sitios planos, paredes y promontorios para cubrir la heterogeneidad que presenta el fracturado relieve del ecosistema. Se tomaron medidas de cobertura y se describieron los grupos biológicos que las conforman. La caracterización morfológica de los organismos encontrados resultó en siete grupos integrando a la comunidad: tapetes de algas subaéreas, tapetes de cianoprocariontes, musgos cortos, musgos largos, hepáticas, líquenes foliosos y líquenes costrosos. Cada uno de estos grupos estuvo a su vez conformado por varios morfotipos. El grupo más diverso es el de líquenes costrosos (14), seguido de los líquenes foliosos (9), mientras que el menos diverso fue el de hepáticas con una sola especie. Los grupos que forman tapetes mucilaginosos y tapetes aterciopelados están conformados por colonias multiespecíficas de algas y cianoprocariontes y fueron los segundos grupos con mayor cobertura. Los análisis estadísticos indicaron que los promontorios son los sitios más diversos ($H' = 2.3$), seguido de los planos (2.1) y paredes (1.8). De igual manera, los resultados del análisis de similitud indicaron que los sitios planos y promontorios son los más similares entre sí (52%). Debido a las características de esta comunidad, se concluyó que corresponden al término costras saxícolas.

Palabras clave: comunidades criptogámicas, costra biológica, geobiología, microambientes, pedogénesis, costra saxícola.

ABSTRACT

Cryptogamic covers are communities made up of different populations of non-vascular photosynthetic organisms. Globally they are a significant factor in nitrogen fixation, carbon sequestration and storage, and an important link in biogeochemical cycles. In addition, they play an important role in water infiltration, moisture retention, temperature damping, soil fertility, and soil formation. A diagnosis of the diversity in these communities on the Xitle spill was made. Three microenvironments within the Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel were studied; flat sites, walls and promontories in order to cover the heterogeneity presented by the fractured surface of the ecosystem. Coverage measures were taken and the biological groups that comprise them were described. The morphological characterization of the organisms resulted in seven groups integrating the community: subaerial algae mats, cyanoprokaryotes mats, short mosses, long mosses, liverworts, foliose lichens and crustose lichens. Each of this groups was in turn made up of several morphotypes. The most diverse group is that of crustose lichens (14), followed by foliose lichens (9), while the least diverse was that of liverworts with only one species. The groups that form mucilaginous mats and velvety mats are made up of multiespecific colonies of algae and cyanoprokaryotes and were the second groups with the highest coverage. The statistical analyzes indicated that the promontories are the most diverse microenvironments ($H' = 2.3$), followed by the flats (2.1) and walls (1.8). Likewise, the results of the similarity analysis indicated that the flat and promontory microenvironments are the most similar to each other (52%). Due to the characteristics of this community, it was concluded that they correspond to the term biological rock crust.

Key words: cryptogamic covers, biological crust, geobiology, microenvironments, pedogenesis, biological rock crust.

INTRODUCCIÓN

La Tierra está en constante cambio y es debido a esta naturaleza dinámica, que se continúan creando superficies nuevas, las cuales son una oportunidad para el desarrollo de la vida. Las erupciones volcánicas, expulsan materiales y derraman lava, que al enfriarse forman un territorio estéril pero sujeto a iniciar un proceso de colonización y recambio de especies que llevan a la formación de ecosistemas complejos.

Aproximadamente hace 1700 años, el volcán Xitle, en la Sierra Chichinautzin, a cinco km al NE del volcán Ajusco y ocho al SE de la Ciudad Universitaria en la Ciudad de México, hizo una serie de erupciones cuyo derramamiento de lava cubrió por completo el suelo de formaciones geológicas pasadas a lo largo de 80 km². Al enfriarse, formó un pedregal con un relieve fracturado e irregular, constituido principalmente de basalto y que abarca lo que hoy en día son las alcaldías de Tlalpan, Coyoacán, Álvaro Obregón y Magdalena Contreras (Lot-Helgueras, 2008).

A lo largo del tiempo, este inhóspito territorio se fue poblando poco a poco de una gran variedad de formas de vida, formando un ecosistema boscoso de pino-encino en las zonas más altas de este gradiente altitudinal y en la parte más baja, un matorral xerófilo descrito por primera vez por el Dr. Rzedowski en 1954 como un matorral de *Senecio praecox*.

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) es un territorio que resguarda 2.373 km² de este espacio natural con gran valor biológico y geomorfológico “único en su género por la diversidad y características de la biota que sostiene, y que contiene los últimos relictos de ecosistemas nativos del sur del Valle de México” (REPSA) y cuya preservación contribuye significativamente a los servicios ecosistémicos fundamentales que brinda, como el funcionamiento hidrológico de los mantos freáticos del sur de la Cuenca de México (Palacios y Guilbaud, 2014).

Debido al relieve heterogéneo resultante de la erupción, existe una amplia

diversidad de nichos disponibles para el establecimiento de especies de manera diferencial. Aunque se ha desarrollado un incipiente suelo donde incluso especies leñosas están establecidas, existen también espacios de roca volcánica expuesta, en los que se pueden apreciar las características geomorfológicas de su origen, sin acumulación de suelo y carentes de cubierta vegetal, las cuales están sujetas al intemperismo. Es sobre este sustrato rocoso, que múltiples organismos se asientan directamente, constituyendo comunidades pioneras en la sucesión ecológica, formadas por líquenes, algas, cianoprocariontes y briofitas, que interactúan estrechamente con la superficie rocosa y favorecen el establecimiento de especies vasculares.

Estas comunidades ancladas directamente sobre el lecho de basalto constituyen cubiertas fotosintéticas que pueden ser agentes clave en la captura de carbono, formación de suelo, fijación de N atmosférico y representan un aporte importante de materia orgánica en el sistema. Además, se han descrito comunidades similares en estructura en distintos ecosistemas, como la costra biológica del suelo, que contribuyen en el amortiguamiento de las extremas temperaturas, así como a la retención e infiltración del agua y germinación de semillas (Ebert *et al.*, 2012). Estas comunidades son también zonas de anidamiento, alimentación y refugio de microfauna. Son un eslabón importante en las redes tróficas y en el flujo de materia y energía y los ciclos biogeoquímicos del ecosistema (Büdel, 2002).

La presente investigación es un acercamiento a estas comunidades, partiendo de caracterizar a los grupos de organismos que las conforman y midiendo la abundancia de los mismos para analizar, en una primera aproximación, la diversidad de estas comunidades y su estructura en distintos microambientes del pedregal.

Conocer los organismos que constituyen estas cubiertas fotoautótrofas y como están estructuradas, en una primera aproximación, ayudará a comprender mejor el flujo de materia y energía del ecosistema del pedregal, así como a analizar el papel que juegan dentro del sistema y los probables servicios ecosistémicos que puedan estar brindando, de manera que tengamos una visión más completa del ecosistema y demos argumentos para la conservación y protección de este relicto natural.

MARCO CONCEPTUAL

SUCESIÓN ECOLÓGICA PRIMARIA Y PEDOGÉNESIS BIÓTICA

La sucesión ecológica se refiere al cambio progresivo en la estructura de una comunidad biológica a lo largo del tiempo (Clements, 1916). La sucesión primaria se refiere al proceso del desarrollo de un ecosistema en superficies estériles, ya sea en superficies geológicamente nuevas o recién expuestas, donde, perturbaciones severas, como erupciones volcánicas o deslizamiento de glaciares, han removido cualquier vestigio de actividad biológica, sin propágulos ni cubierta vegetal sobreviviente. La sucesión secundaria se distingue de la primaria, ya que ésta se produce después de alguna perturbación de importante magnitud, pero se establece sobre una comunidad preexistente (Walker y Del Moral, 2003).

Todos los ecosistemas conocidos y las comunidades de plantas, microbios, suelos y animales son resultado de sucesiones primarias iniciales. Todas las superficies terrestres al principio estaban desprovistas de vida, así que la sucesión primaria ha sido crucial durante toda la historia de la Tierra. Este proceso de desarrollo de un ecosistema se ve influenciado por las condiciones ambientales, así como el contexto e historia del sitio. La correlación entre el gradual aumento en la riqueza de especies y la diversidad funcional determina la forma en la que se relacionan la riqueza y el funcionamiento de los ecosistemas (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

Los primeros estudios que describieron la sucesión ecológica se enfocaban en la secuencia de especies que sucesivamente se establecían en un sitio; sin embargo, en las últimas dos décadas se han descrito también los cambios en otras características tales como la biomasa, la productividad, la diversidad o la amplitud de nichos (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

El proceso de sucesión ha sido más estudiado en regiones cálidas y templadas donde dominan árboles o arbustos en comunidades sucesionales tardías. En ambientes con condiciones climáticas más extremas, como desiertos, la tundra ártica y praderas subalpinas, el recambio de especies y los cambios direccionales

pueden ser menos evidentes. Especies pioneras y de etapas clímax pueden estar establecidas juntas con ligeros cambios en la dominancia de especies, marcando la sucesión a través de los años (Bliss y Gold, 1999).

La tasa de sucesión primaria temprana es generalmente lenta, pero a medida que se desarrolla el suelo, el reclutamiento cambia de una dispersión a larga distancia de semillas producidas localmente y el desarrollo se acelera. La sucesión primaria en ambientes estresantes como lechos de erupciones volcánicas puede tardar varios siglos en desplegarse, con distintos estadios a lo largo del gradiente del volcán. Por ejemplo, en los lahares, que son flujos de materiales volcánicos mezclados con el agua meteórica y el agua de la escorrentía superficial que se depositan en las laderas del volcán, en el lapso de una década puede haberse establecido una comunidad incluso con especies arbustivas leñosas (Núñez-Ravelo, 2013).

El proceso inicial de la sucesión ecológica primaria, sucede cuando organismos colonizan espacios exentos de vida, y es una de las fuerzas que participan en el proceso de la formación del suelo, o edafogénesis. Son diversas las presiones naturales que intervienen en la formación y evolución de los suelos, sin embargo, el papel que ejercen los organismos en la transformación del material parental es relevante. La edafogénesis es un proceso complejo en el que se conjugan las acciones de una serie de procesos físicos, químicos y biológicos que favorecen la alteración y disgregación del material parental y que dan origen al suelo, permitiendo el establecimiento de otros organismos que continúan su desarrollo y evolución, haciendo del suelo un sistema vivo y dinámico (Dale y Adams, 2003).

Las comunidades conformadas por los primeros organismos ejercen acciones sobre el sustrato donde se establecen. En primer lugar, constituyen la fuente de material para la fracción orgánica del suelo. Los fragmentos de roca mineralizada se mezclan con los restos orgánicos, como organismos muertos o en descomposición, heces y desechos metabólicos, fragmentos vegetales y pequeños organismos que viven en el suelo. Con el paso del tiempo todos estos materiales se mezclan y van formando capas u horizontes en el suelo (Smith y Smith, 2008).

Las acciones químicas de los organismos colonizadores a nivel general incluyen: la degradación de compuestos orgánicos, facilitando la disponibilidad de nutrientes que otros organismos aprovechan, así como la síntesis y excreción de compuestos orgánicos como mucopolisacáridos que son reservorios de carbono. Todo esto incide no sólo en la estructura física del suelo, sino en la composición y estructura de la comunidad biológica (Figura 1) (Brodo *et al.*, 2001).

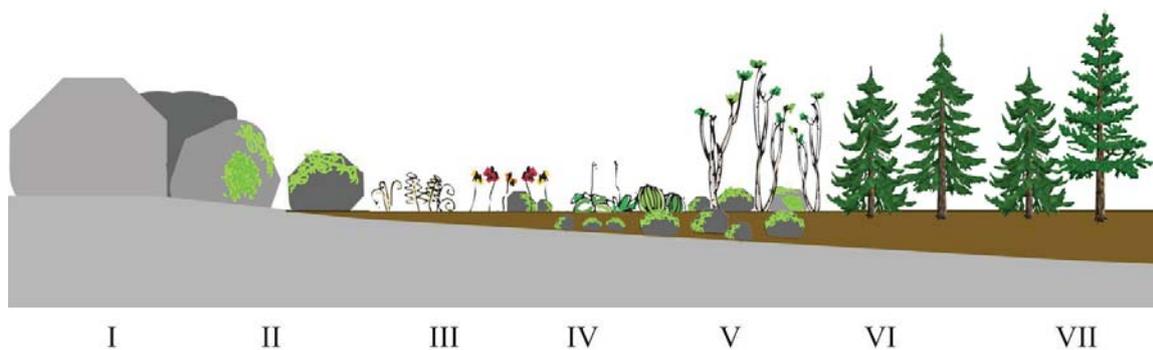


Figura 1. Modelo que ilustra las etapas en las que se conjuga la sucesión ecológica primaria y edafogénesis. El suelo se forma y enriquece debido a la descomposición de la materia viva y hay un gradual incremento en la diversidad de especies del ecosistema (I = Material parental desprovisto de vida, II = Colonización de especies pioneras e inicio de la formación de suelo; III = establecimiento de especies vegetales vasculares anuales, suelo con horizonte de materia orgánica; IV = establecimiento de comunidad de herbáceas perennes; V = establecimiento de especie leñosas, VI = establecimiento de especies de estrato arbóreo y suelos profundos). Diagrama adaptado de un esquema de pedogénesis biótica (<https://imgbin.com/png/zm0U9Dwa/primary-succession-secondary-succession-ecological-succession-ecology-soil-png>) al ecosistema del pedregal, con imágenes de especies del matorral xerófilo que resguarda la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y los bosques de pino encino en las zonas más altas del derrame del Xitle (Zambrano *et al.*, 2016).

En el diagrama se observa como en este ecosistema se da la peculiaridad de que en la etapa V habitan en un suelo joven especies leñosas como *Senecio praecox* y también hay roca expuesta mientras que las zonas altas con suelos más profundos se establece un bosque de pino encino.

Aunque no exista un modelo totalmente generalizado de la secuencia de especies vegetales durante una sucesión primaria, se han planteado tendencias generales de los grupos biológicos y el recambio de estas formas de crecimiento. Los organismos colonizadores tienen adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas, que los hacen capaces de establecerse en sitios con condiciones extremas (alta incidencia solar, temperaturas elevadas, baja disponibilidad de nutrientes) y que debido a su presencia e interacción con otros organismos y a sus productos metabólicos, contribuyen a la formación de espacios más adecuados para el establecimiento de más especies. Algunas de las actividades que más se han estudiado al respecto, es su papel en la meteorización biológica, así como el reciclamiento de nutrientes y funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos, además de la estabilización de agregados, reducción de erosión y facilitación de la infiltración (Dale y Adams, 2003).

COMUNIDAD

Una comunidad biológica o biocenosis, se define como un conjunto de poblaciones de distintas especies que comparten un lugar común en el espacio en un tiempo determinado. Es el nivel superior a la población dentro de la jerarquía de la organización de la materia viva. Una comunidad puede ser definida a cualquier nivel taxonómico o funcional y escala geográfica. A gran escala geográfica el principal factor que determina el tipo de comunidad es el clima, y a medida que se reduce la escala es más complejo explicar los factores que determinan los agrupamientos de las especies (Zaady *et al.*, 2000). De aquí que, en principio, es difícil delimitar dónde empieza y dónde termina una comunidad ya que el término puede ser utilizado en un amplio rango de escalas. En un sentido más restringido: se refiere a un subsistema de especies, por ejemplo, dentro de un ecosistema boscoso se puede considerar a toda la comunidad vegetal, y así se puede ir acotando a un cierto estrato, por ejemplo, la comunidad de herbáceas y dentro de este, reducirse aún más. La delimitación de la comunidad entonces depende del objetivo del estudio, y es el investigador quien define los límites de la comunidad (Braun Blanquet, 1965; Smith y Smith, 2008).

Entonces, la definición de comunidad reconoce que las especies que habitan en una asociación estrecha interactúan y de alguna forma todo está interconectado. Esta utilización del término comunidad sugiere una relación o similitud entre los miembros que la integran, en la respuesta al ambiente o en la utilización de recursos (Odum y Barret, 2006).

Una comunidad posee atributos como un todo, que difieren de aquellos individuos que la componen y que tienen significado solo con referencia al conjunto. Estos atributos incluyen el número de especies y la abundancia relativa de cada una, así como sus interacciones y la estructura física que conforman, que se define principalmente por la forma de crecimiento de los componentes vegetales de la comunidad. La estructura biológica de cualquier comunidad se define por la mezcla de especies que la integran, tanto en su número como en su abundancia relativa (Smith y Smith, 2008). Estos atributos, son sólo una medida de la contribución de las especies a la comunidad, que se basa en la supremacía numérica; sin embargo, las especies menos abundantes pueden jugar un papel importante en el funcionamiento de la comunidad (Maestre, 2003).

En la teoría clásica de ecología de comunidades, cada especie ocupa un nicho ecológico propio, diferente al de cualquier otra especie, y hoy sabemos que en realidad hay un solapamiento ecológico superior al previsto. Reconocer esta redundancia ecológica llevó a definir y usar el concepto de grupo funcional, entendido como un conjunto de especies con un papel ecológico similar.

Recurrir a los grupos funcionales resulta útil y necesario en muchos contextos. En metodologías donde no es necesario conocer con detalle cada una de las especies presentes en una comunidad para intentar predecir la respuesta de la productividad, los flujos de nutrientes o la estabilidad de los ecosistemas ante diferentes situaciones, los grupos funcionales son un buen indicador. Se llaman funcionales pues se enfatizan ciertos procesos en lugar de propiedades discretas para describir, por ejemplo, el papel de un organismo en un sistema trófico (Beltrán y Lizarazo-Forero, 2013).

Una comunidad se caracteriza no solo por la mezcla de grupos funcionales y por las interacciones entre éstos, sino también por sus características físicas. La estructura física de la comunidad refleja factores abióticos, como la altitud o humedad relativa y también refleja factores bióticos, como la disposición espacial de los organismos. La forma y estructura de las comunidades vegetales terrestres se define principalmente por la forma de crecimiento (Smith y Smith, 2008).

Los atributos más importantes de una comunidad se refieren a las interacciones entre las especies que la conforman y con el medio donde están establecidas. La adquisición de energía y los nutrientes es el proceso que determina gran parte de estas interacciones, y este flujo de materia y energía se ha modelado o representado mediante las cadenas y niveles tróficos. El agrupamiento de especies en grupos tróficos es una clasificación funcional, que define grupos de especies que obtienen su energía alimenticia de formas similares. Otro enfoque que se utiliza es la subdivisión de cada nivel trófico en grupos de especies que explotan un recurso en común de forma similar. Estos grupos se denominan gremios. Dado que las especies dentro de un gremio obtienen su energía de un recurso compartido, existe el potencial de una fuerte interacción entre los miembros de un gremio (Odum y Barret, 2006; 2001).

Un beneficio de utilizar el enfoque de la clasificación de especies por gremios es que simplifica el estudio de las comunidades, lo que permite manejar subgrupos más simples. Además, clasificar las especies en gremios basados en la similitud funcional, se exploran cuestiones relativas a la organización de la comunidad. De esta forma, según Belnap (1993), una comunidad puede ser una compleja unidad de gremios que interactúan entre sí y generan la organización y estructura observada.

CUBIERTAS CRIPTOGÁMICAS

En las superficies terrestres del planeta, incluidos suelos, rocas y plantas existen comunidades compuestas por organismos fotoautótrofos que no son plantas vasculares, los cuales pueden sintetizar su alimento a partir de sustancias

inorgánicas mediante la luz solar. Estas comunidades son denominadas cubiertas criptogámicas, que comprenden diferentes proporciones de cianoprocariontes, algas, líquenes y briofitas, además de organismos heterótrofos como hongos y microfauna asociada. Los organismos fotosintéticos son capaces de capturar carbono y las cianoprocariontes pueden fijar nitrógeno atmosférico. Las cubiertas criptogámicas incluyen a las establecidas sobre superficies de suelo o rocosas e incluyen a las comunidades descritas como costra biológica del suelo y costras saxícolas, así como alfombras de briofitas y líquenes en diversos sustratos; también se consideran cubiertas criptogámicas a aquellas desarrollándose sobre superficies vegetales, ya sea en troncos, ramas y hojas de árboles y arbustos. Estas cubiertas criptogámicas muestran una diversidad de formas, colores y grupos de organismos que las componen y pueden encontrarse en gran variedad de ambientes y ecosistemas (Figura 2). El término proviene de la botánica criptogámica que considera a las especies vegetales que no poseen flores y tienen órganos reproductivos cubiertos o una reproducción no distinguible a simple vista. Este grupo incluye algas marinas y terrestres, musgos, líquenes, hongos y helechos (Eldridge, 1993; Elbert *et al.*, 2012).

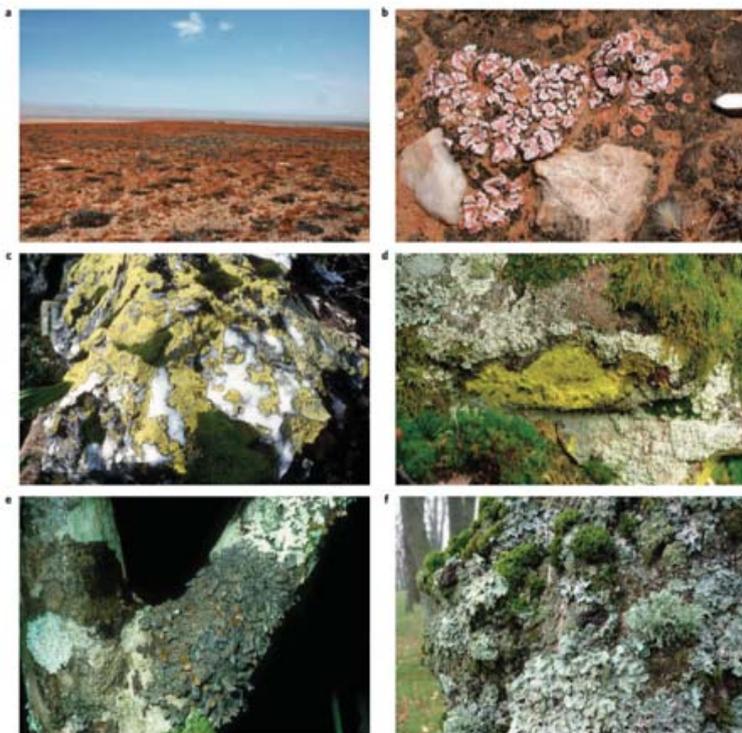


Figura 2. Cubiertas criptogámicas en distintos ambientes. A= Cubierta del suelo en los campos de líquenes de Nabin, Sudáfrica. B=Costra de suelo de cianoprocariontes (negro) y chlorolíquen (*Psora decipiens*), desierto de Nama Karro, Capo Norte, Sud-África. C=Costra saxícola con chlorolíquen (*Rizocarpon geographicum* aggr.) Alpes del Este, Austria. D= Costra saxícola con clorolíquenes (*Chrysothrix chlorina*, amarillo y *Leproloma membranaceum*, en grisáceo) y musgos (*Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*) Spessart, Alemania. E=Cubierta criptogámica con cianolíquen (*Physma byrsaeum*) en un bosque tropical, noreste de Queensland, Australia. F=Cubierta epífita de chlorolíquenes (*Evernia prunastri*, *Parmelia sulcata*, *P. subrudecta* y otros) y una briofita (*Orthotrichum affine*) sobre corteza de maple, Tier, Alemania. Tomado de Elbert y cols. (2012).

SINONIMIAS

Todos estos ejemplos tienen en común los grupos de organismos que los conforman, aunque se han descrito diferencias entre estas comunidades de acuerdo con el sustrato donde están establecidas y con distintas aproximaciones según el área de estudio, dando como resultado una terminología extensa para describir a los distintos tipos de cubiertas criptogámicas. Los diferentes términos se muestran en el cuadro 1.

Cuadro 1. Terminología de las diferentes comunidades que pueden ser consideradas cubiertas criptogámicas.

TÉRMINO	GRUPOS BIOLÓGICOS	SUSTRATO	AUTOR	AÑO
Costra biológica del suelo (CBS)	Hongos, algas, cianoprocariontes, líquenes, briofitas	Suelo	Belnap	2001
Costra saxícola	Líquenes, cianoprocariontes y algas, briofitas y hongos	Rocas	Büdel	2002
Cubierta epífita o comunidades corticícolas	Líquenes, briofitas, algas	Cortezas de árbol, tallos o ramas	Downing y Selkirk	1993
Tapete/Alfombra de briofitas y/o líquenes	Briofitas, Líquenes	Suelo, Cortezas vivas	West	1990
Microflora	Briofitas (hepáticas y musgos), hongos y líquenes	Suelo, cortezas, rocas	Loope y Gifford	1972

La costra biológica del suelo (CBS) es una comunidad de organismos que viven en la capa superficial del suelo. Esta asociación se da entre cianoprocariontes, algas, hongos, líquenes y briofitas, quienes se encuentran íntimamente asociados con las partículas del suelo, creando una capa delgada, cohesiva y horizontal. Son comunes en ecosistemas con altas entradas de luz hacia la superficie del suelo, especialmente en las zonas áridas y semiáridas del planeta (Belnap y Lange, 2003; Bowker, 2007).

En la figura 3 se muestra un modelo general de la CBS con los grupos funcionales que la conforman, así como los agregados y partículas del suelo integrando el tapete. Aunque cada costra sea específica en el ensamble de especies que la componen y la abundancia relativa de cada una, este modelo es utilizado en

diversos textos y artículos cuyo interés es esta comunidad.

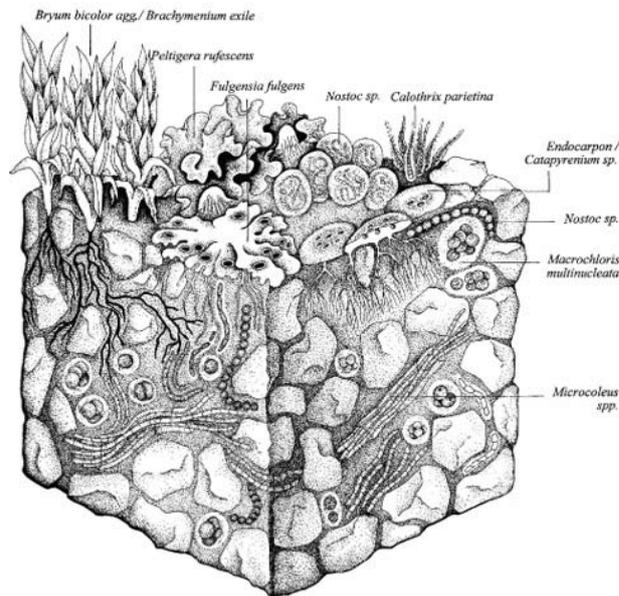


Figura 3. Diagrama tridimensional de la costra biológica del suelo con colonizadores comunes. El grueso del tapete es de 3 mm aproximadamente. Los organismos no fueron dibujados a escala. Ilustración de Renate Klein- Rödder. Tomado de Belnap y Lange (2003).

La CBS difiere de los otros tipos de cubiertas criptogámicas ya que el término no aplica para comunidades en las que las partículas del suelo no sean agregadas por estos organismos (como tapetes de cianoprocariontes y algas en horizontes de arena litoral o marismas) o en donde los organismos no estén en estrecho contacto con la superficie del suelo (alfombras de musgo/lichen creciendo sobre materia orgánica en descomposición) o en donde la mayor parte de la biomasa se encuentre por arriba de la superficie del suelo (tapetes de musgos altos sobre pastizales en Norte América). Sin embargo, el límite entre estas comunidades y la CBS es fluido, de forma que las mismas especies de cianoprocariontes, algas verdes y hongos están presentes tanto en comunidades formadoras de costras, como en tapetes intermareales, tapetes en cortezas de árboles y superficies rocosas.

La microflora es un término que fue acuñado en 1972 por Loope y Gifford cuando describieron a la comunidad de la superficie del suelo integrada por hongos, cianoprocariontes y líquenes asociados y mencionan que comunidades semejantes

pueden encontrarse establecidas en otros sistemas. De acuerdo a la descripción de sus características y propiedades es más bien una sinonimia de la CBS y como este ejemplo, existen múltiples términos que se han aplicado para la CBS. Estas comunidades han sido referidas como microbióticas, criptobióticas o costras organogénicas. CBS es el término más amplio que expresa que estas costras son dependientes de la actividad de organismos vivos, en contraste con las costras físicas o químicas, además de que el término carece de implicaciones taxonómicas y por lo tanto aplica a todos los tipos de costras del suelo, independientemente de su composición específica (Belnap, 2001).

La cubierta epífita es una comunidad de líquenes y briofitas corticícolas veces asociados con algunas algas y cianoprocariontes. Éstas se distribuyen en una gran variedad de ambientes, de templados a tropicales y pueden desarrollarse en la corteza de árboles, así como en el tallo y ramas de otras especies vegetales no leñosas. Existen numerosas investigaciones tanto en el área específica de la liquenología como de la briología cuyo objeto de estudio son las comunidades corticícolas de estos grupos en particular (Nash, 2008).

El ambiente lítico, ya sea superficial o el espacio poroso entre las rocas, es un hábitat para muchos microorganismos en la Tierra. Las comunidades microbianas fotosintéticas y epilíticas habitan los milímetros a centímetros exteriores de roca expuesta en la superficie de la Tierra. Las costras saxícolas o moradoras de rocas, por su etimología del latín *saxum*, roca + *incola*, moradora de (Oxford, 2008), al igual que la CBS es un consorcio compuesto por diversos organismos macro y microscópicos: líquenes, algas, cianoprocariontes, hongos y algunas briofitas; que forman una costra estrechamente unida a la roca, de manera que resulta imposible separar uno de otro sin destruir su estructura. Sólo en casos muy raros todos los componentes biológicos se involucran en la formación de la costra ya que en la mayoría de las ocasiones sólo uno o dos grupos lo hacen (Büdel, 2002).

La estructura externa e interna de la costra cambia de acuerdo con las variaciones ambientales y al tipo y origen de roca donde esté asentada, generando distintos tipos de costra. Según el grupo de organismos dominante, la costra se puede

clasificar como costra de cianoprocariontes, costra algácea o costra liquénica (Büdel, 2002). Además de ser clasificadas según los grupos biológicos que las componen, las costras también pueden ser clasificadas según la forma de los organismos que las compongan: costras hipermórficas, perimórficas y criptomórficas (Eldridge y Greene, 1994). Otras clasificaciones se basan en la morfología externa de la costra, siendo así fácil distinguirla visualmente. En esta clasificación se reconocen cuatro grupos: lisas, rugosas, enrolladas y en pináculos (Eldridge, 2001).

Las costras saxícolas, son cubiertas biológicas que están en estrecho contacto con la superficie de la roca y están constituidos por densas comunidades de organismos que se disponen siguiendo un patrón de estratificación vertical. El orden de estas capas no sigue necesariamente un patrón de establecimiento de las especies, ya que en algunos casos las capas más próximas al sustrato pudieron haberse establecido después de que otros organismos más superficiales lo hayan hecho. Esta estratificación se puede notar a simple vista por el cambio en la coloración o textura de las distintas capas, lo que es un resultado del tipo de pigmentos de los organismos presentes. Las comunidades se entremezclan en los tapetes con partículas de sedimento que son atrapadas entre las estructuras de la superficie (Hu *et al.*, 2003).

La apariencia de las costras ofrece una gran diversidad en términos de color, textura de la superficie y el sustrato donde esté establecida. La morfología externa de la costra está determinada por muchos factores, principalmente el clima seguido de la textura y composición química del suelo o sustrato. La presencia de ciertas especies está asociada a propiedades como el pH, la conductividad eléctrica y humedad (Belnap, 2002). Se ha sugerido en diversos estudios que los cambios microclimáticos y edáficos promovidos por el desarrollo de la vegetación pueden favorecer el desarrollo de ciertos componentes de las costras, que de otra forma no tendría la tolerancia para sobrevivir a condiciones climáticas más extremas en zonas desnudas (Maestre, 2003).

COMPONENTES BIOLÓGICOS

Las costras biológicas están conformadas de múltiples organismos establecidos sobre la superficie. Los distintos grupos que componen esta comunidad tienen varias adaptaciones fisiológicas interesantes. La mayoría son organismos poiquilohídricos, por lo que se dependen del agua para realizar sus actividades metabólicas, sin embargo, son capaces de equilibrar su contenido de agua con la humedad atmosférica o humedad superficial del suelo. Generalmente se activan fotosintéticamente muy rápido, produciendo carbohidratos minutos después de ser humedecidos, sin embargo, la mayoría de las especies necesitan niveles de hidratación altos para un funcionamiento fisiológico óptimo (Belnap, 2001).

Las costras tienen componentes macro y microscópicos. Los microorganismos presentes son bacterias, hongos, algas y cianoprocariontes. Las bacterias pueden contribuir a la fertilidad del suelo al fijar nitrógeno y en la descomposición de la materia orgánica. Los hongos microscópicos que pueden ser organismos de vida libre o pertenecientes a asociaciones micorrízicas de especies vasculares asociadas. Los filamentos o hifas de los hongos agregan partículas del suelo, incrementando la capacidad de retención del agua. Las cianoprocariontes, ya sea de células que forman filamentos o unicelulares, son capaces de fotosintetizar y fijar nitrógeno en condiciones anaerobias; las algas verdes, son un componente fotosintético relevante en estas comunidades (Belnap, 2003).

Los macroorganismos presentes en costras son las briofitas y los líquenes. Las briofitas son plantas pequeñas no vasculares que incluyen a los musgos y hepáticas. Se reproducen por medio de cápsulas que contienen esporas que se elevan sobre las hojas. Las briofitas de zonas áridas presentan estrategias que les permiten resistir la sequía, abarcando desde ajustes morfológicos hasta fisiológicos para la retención del agua y manutención de la fotosíntesis durante periodos de aridez. Los líquenes son una asociación entre uno o dos micobiontes (recientemente se descubrió que levaduras forman parte de la asociación en algunas especies (Sprbillie *et al.*, 2016)) y uno o más fotobiontes, que representa una unidad diferente a los organismos de vida libre que la forman (Hale, 1983). Los líquenes pueden

cubrir la superficie donde se establezcan como una capa de piel bien adherida, o bien, ser tridimensionales con superficies rugosas o en forma de hojas (Belnap, 2001).

El umbral del contenido de humedad para las actividades metabólicas es específico para cada especie y es un factor que determina la distribución de los distintos grupos que integran a este consorcio. Muchos de estos organismos son capaces de trabajar bajo un espectro amplio de intensidad de luz y se secan rápidamente ya que no tienen una epidermis cerosa; los organismos costrosos tienden a liberar nutrientes al sustrato cuando se hidratan y deshidratan (Toledo y Florentino, 2009).

INFLUENCIA SOBRE PROPIEDADES DEL SUSTRATO

Las cubiertas criptogámicas son clave en la colonización de rocas, lava y arena durante el proceso de sucesión ecológica primaria. Generalmente los líquenes son pioneros en la secuencia del recambio de especies, éstos secretan ácidos orgánicos que contribuyen a la mineralización de la roca y permiten adherencia al sustrato, absorbiendo la humedad. La roca es al mismo tiempo el hábitat de microorganismos y microfauna que se alimenta de la materia orgánica y enriquece el suelo en formación, haciendo posible la invasión de otros organismos (Madigan *et al.*, 2009). El proceso permite el establecimiento de especies de briofitas y posteriormente de helechos, pastos y arbustos, por lo tanto, las costras saxícolas representan la primera etapa de la comunidad (Odum y Barret, 2006; Concostrina- Zubiri *et al.*, 2013).

Las costras biológicas actúan como un tapete horizontal, agregando y adhiriendo partículas finas acarreadas por viento o agua. Esta acción es resultado de la producción de polisacáridos por las cianoprocariontes. Los musgos y líquenes también juegan un papel importante, en términos de la acumulación de materia orgánica e infiltración, pero en estos grupos dependerá de su morfología (Belnap y Lange, 2003).

La morfología de estos organismos es de relevancia ya que su forma, tamaño o las estructuras que les permiten anclarse al sustrato, tienen una estrecha relación con

el suelo donde están establecidos, lo que se puede ver reflejado en otros procesos como la infiltración del agua o la erosión del suelo, por ejemplo. El relieve de un líquen o la disposición de las hojas de un musgo permiten acumular agua de diferente manera. La morfología se ha empleado en el monitoreo de estas comunidades pues resulta más fácil distinguirla visualmente y su efecto en mayor proporción sobre las funciones de muchos ecosistemas.

(Toledo y Florentino, 2009).

También se ha evaluado su papel en la generación de flujos de escorrentía aprovechables para la vegetación, así como en procesos de infiltración del suelo. Los procesos de redistribución hidrológica causados por las costras dependen principalmente del tipo de suelo, textura y estructura, así como del grado de desarrollo y tipo de organismos que la conforman (Belnap, 2006; Eldridge *et al.* 2010). En ecosistemas áridos y semiáridos, donde las concentraciones de N son relativamente bajas comparadas con otros ecosistemas, la fijación de N₂ es llevada a cabo principalmente por los organismos que componen este tipo de cubiertas criptogámicas. La fijación de N es altamente dependiente de la humedad, la temperatura y la luz, así como de la composición específica de dicha comunidad (Belnap *et al.*, 1994; Belnap, 2002). Las comunidades dominadas por cianoprocariontes y cianolíquenes son capaces de fijar cantidades significativas de N atmosférico y hacerlo potencialmente disponible para musgos, microorganismos y plantas vasculares. Se ha considerado que podrían ser el puente entre la atmósfera y las manchas discretas de vegetación en la transformación del N (Zaady *et al.* 1998). Belnap y colaboradores (2003) coincidieron en que estas comunidades son un límite entre la atmósfera y el suelo, a través del cual ocurren muchas interacciones ecológicas, así como la transferencia de materia y energía.

En cuanto al ciclo del carbón se ha determinado que estas comunidades juegan un papel significativo en sistemas semiáridos, ya que, al ser una comunidad fotoautótrofa principalmente, se fija el C atmosférico a través de la fotosíntesis y libera C al suelo por medio de la descomposición y procesos de lixiviación. Las costras biológicas mantienen la fertilidad en las zonas donde están distribuidas,

proporcionando una fuente de energía a comunidades microbianas (Castillo-Monroy *et al.*, 2010).

La concentración de P en los materiales de la roca parental, la renovación del P orgánico y la sorción de P en las partículas del suelo determinan de manera importante la disponibilidad de P en el ecosistema. Los cambios en el almacén de P son fuertemente influenciados por las actividades microbianas y por lo tanto varían según la composición de la comunidad y su patrón de actividades (Kurth *et al.*, 2020). De igual manera, la composición en los almacenes de P en el suelo, moldean las comunidades microbianas y determinan su funcionalidad potencial (Bergkemper *et al.*, 2016). Sin embargo, no sólo el almacén de P y la disponibilidad de este conducen los procesos de transformación del P, sino que también influye fuertemente la estequiometría general de los nutrientes en la renovación del P microbiano ya que los organismos mantienen una proporción estable de macronutrientes en su biomasa (Kurth *et al.*, 2020). Además, se ha encontrado una correlación positiva de las fracciones de P biodisponibles en el suelo y los microbios potencialmente capaces de fijar N (Bergkemper *et al.*, 2016). Se ha demostrado que las costras biológicas influyen en la disponibilidad de muchos nutrientes esenciales para las plantas. La pérdida de cubierta por costras puede resultar en menos magnesio, potasio, hierro, calcio, fósforo, azufre y manganeso (Xiago *et al.*, 2008).

GRUPOS MORFOLÓGICOS

Para identificar a los organismos que forman parte de estas comunidades *in situ* se ha trabajado con grupos morfológicos en lugar de taxones específicos, ya que existen fuertes relaciones entre la forma (morfología) de los organismos de la comunidad y sus funciones en relación con el paisaje. La morfología determina como los organismos funcionan ecológicamente (relativos a la erosión y retención de agua) y su tolerancia y recuperación a disturbios (Belnap, 1993).

La aproximación por grupos morfológicos nos permite entender el impacto de la comunidad en los procesos del suelo y el paisaje. Además de la facilidad de

identificación en campo, el monitoreo por grupos funcionales permite cubrir mayor área de estudio (Eldridge y Rosentretter, 1999). Las medidas de cobertura y abundancia de cada grupo pueden obtenerse más rápidamente que medir cada individuo de cada especie. Esto permite utilizar la misma parcela de tamaño para sitios variados y la evaluación de más sitios por unidad de tiempo. Aunque los grupos morfológicos son apropiados para una escala regional, su uso puede no permitir la detección de especies individuales, particularmente raras o poco comunes (Eldridge y Greene, 1994).

Cuadro 2. Comparación del uso de taxones específicos contra el uso de grupos morfológicos para el registro y monitoreo de costras biológicas. Modificado de Belnap y colaboradores (2001).

Método de registro: Taxones individuales vs. grupos morfológicos	
Taxones individuales	<ul style="list-style-type: none"> -Permite la documentación de la biodiversidad. -Más sensible a cambios en el tiempo.
Grupos morfológicos	<ul style="list-style-type: none"> -Identificación más rápida. -Buen indicador de la función ecológica. -Menos variabilidad. -Menos tiempo y esfuerzo de muestreo para tener estimaciones confiables.

Se han establecido distintos grupos morfológicos que agrupan a los organismos presentes en las distintas comunidades que forman cubiertas criptogámicas. Estos se describen brevemente en el cuadro 3.

Cuadro 3. Listado de los grupos morfológicos de los componentes biológicos reportados en comunidades criptogámicas con una breve descripción de cada uno. Adaptado de Belnap *et al.*, 2001.

Grupo Morfológico	Descripción
Cianoprocariontes	Colonias de células filamentosas, negruzcas a verdi-azules, principalmente visibles al humedecerse.
Algas	Organismos unicelulares (cocoides) difíciles de detectarse a simple vista si no es en una colonia.
Briofitas cortas	Musgos de <10 mm de altura.
Briofitas altas	Musgos de >10 mm de altura.
Hepáticas	Briofitas planas y dispuestas en listones angostos que se ramifican de coloración verde-negruzcas.
Líquenes costrosos	Tienen un crecimiento firmemente adherido al sustrato.
Líquenes escuamulosos	Creceden a manera de hojuelas discretas redondeadas, cóncavas o convexas con márgenes lobulados.
Líquenes foliosos	De aspecto foliado, con tendencia a aplanarse y superficie inferior y anterior definida.
Líquenes fruticosos	Tridimensionales, ramificados y sin superficie superior e inferior definidas.

Estudiar el papel de estas comunidades a nivel de grupo morfológico es un método práctico y válido para determinar la participación de la comunidad en los procesos del suelo como la infiltración o la protección frente a la erosión. Esto ha quedado demostrado, por ejemplo, en la mejora de la estabilidad del suelo asociada a distintos grupos morfológicos de líquenes (Concostrina- Zubiri *et al.*, 2013).

Se denomina morfotipos al grupo de organismos que no puede diferenciarse a simple vista o con herramientas sencillas, en sus taxones respectivos. Este concepto es útil para abarcar a las especies con reproducción asexual o especies criptógamas. Los organismos dentro de un morfotipo pueden coincidir en su apariencia física, adaptaciones al medio o comportamiento. Es una forma útil de distinguir y clasificar a los organismos. Se puede usar este concepto entre

variaciones intraespecíficas, es decir, entre organismos de la misma especie que dependiendo de ciertos criterios como dimorfismo sexual, etapa de ciclos de vida o edades, por ejemplo, se pueda distinguir a individuos dentro de una o varias especies (Beurton, 2002).

ESTUDIOS ECOLÓGICOS

Existen varios estudios que describen diversas comunidades de costras en el mundo: en América del Norte las costras biológicas del suelo (Belnap, 2001); en el Ártico, cubiertas de líquenes y microalgas y su efecto sobre la germinación de plantas vasculares (Bliss y Gold, 1999), en la Antártida, las costras de algas en el suelo (Cameron y Devaney, 1970); en África, costras biológicas de cianoprocariontes (Aranibar *et al.*, 2004); en Europa composición de costras biológicas y efectos en infiltración (Maestre *et al.*, 2002); en Medio Oriente sobre fijación de Nitrógeno por organismos de costras microbióticas (Zaady *et al.*, 1998); en Asia sobre la estructura y micro-geomorfología de costras biológicas del suelo (Li *et al.*, 2002); en Australia sobre ecología y manejo de CBS (Eldridge, 2000) y en México caracterizaciones funcionales de las CBS (Rivera-Aguilar *et al.*, 2005).

Ebert y colaboradores (2012) realizaron un análisis utilizando datos publicados sobre la cobertura espacial de las comunidades criptogámicas en distintos tipos de ecosistemas y los flujos asociados de carbono y nitrógeno alrededor del mundo. Estimaron que globalmente, estas comunidades toman 3.9 Pg de carbono anualmente, lo que corresponde al 7% de la producción primaria neta de la vegetación terrestre. Además, calcularon que la fijación de nitrógeno de estas comunidades es de alrededor de 49 Tg por año, representando casi la mitad de la fijación biológica de la Tierra, lo que es crucial para el secuestro de carbono por las plantas. Sobre trabajos con enfoque ecológico se ha estudiado la sucesión de insectos en comunidades de líquenes y briofitas (Mojica y Johansen, 1990).

Rivera-Aguilar y Godinez (2004) evaluaron la composición y diversidad de especies presentes en costras biológicas al noreste del país. También se han realizado investigaciones que evalúan los efectos físicos de estas cubiertas sobre la

germinación de plantas desérticas bajo condiciones de laboratorio (Rivera-Aguilar *et al.*, 2005) y caracterizaciones funcionales de las costras del suelo sobre pastizales en San Luis Potosí, así como su rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas en el Desierto Chihuahuense (Mendoza, 2014). Existen investigaciones sobre la diversidad de microinvertebrados en costras biológicas del suelo en el Valle de Zapotitlán, Puebla (De la Cruz *et al.*, 2016).

Los demás grupos que integran las costras biológicas han sido estudiados por separado. En un conteo actualizado de las especies de líquenes conocidas para México realizado por Herrera-Campos y cols. (2014), se contabilizaron 2722 especies, alcanzando posiblemente más de 5000 especies. La mayoría (62%) son de forma de crecimiento costrosa, seguido de foliosa (28%) y fruticosa (11%). Aquellos creciendo sobre sustratos rocosos ocupan el segundo lugar con un 34% y el matorral xerófilo es el tipo de vegetación con más riqueza de líquenes (544 spp.) después del bosque templado (947 spp.).

En la cuenca de México, Zambrano y Nash (2000) utilizaron líquenes como indicadores de la calidad del aire. Miranda (2008) estudió la riqueza de líquenes saxícolas como un indicador de la salud de algunos ecosistemas en el municipio de Querétaro. Posteriormente, Miranda (2012) realizó un análisis de diversidad y composición de especies de líquenes costrosos en diferentes microhábitats en la Estación de Biología Chamela. Con musgos, se han realizado diversos estudios fitogeográficos, existiendo alrededor de 12800 especies, de las cuales se reconocen 984 especies en México, ya sea en ejemplares depositados en el Herbario Nacional (MEXU) o en registros de literatura. En la franja neovolcánica transmexicana la riqueza de especies es mayor con respecto al resto del país, sin embargo, es posible que esto se deba a la falta de exploraciones más exhaustivas en otras zonas (Delgadillo, 2014) ya que los estudios principales se dieron en áreas como el Cofre de Perote en Veracruz, el Pico de Orizaba (Delgadillo, 1984); el nevado de Toluca y los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl (Delgadillo, 1971) y un listado florístico en la zona alpina del Nevado de Colima en Jalisco (De Luna, 1985).

Los ambientes subaéreos son aquellos que cuentan con agua de manera intermitente por lluvia, goteos o niebla, y son un espacio para colonizar por diversos grupos de

microorganismos. En el caso de las algas subaéreas han sido especialmente estudiadas en relación con el biodeterioro de monumentos. A partir del año 1959 en Roma, se comenzaron los estudios a profundidad sobre alteraciones de origen algal en muros y obras artísticas (Bolivar-Galiano y Sánchez-Castillo, 1998).

En México se han estudiado estas comunidades debido al interés por la conservación del patrimonio cultural, ya que cubren la mayoría de los muros de los edificios en zonas arqueológicas, impactando en su estética y estado de conservación (Ibarra-Gallardo y Novelo, 2018). Se han realizado estudios en la zona arqueológica de Palenque, Yaxchilán y Bonampak en Chiapas (Ramírez, 2012).

Estudios sobre el impacto ecológico de cubiertas criptogámicas en México, principalmente del tipo de costras del suelo, han dado evidencia de la relevancia de su papel en procesos del ecosistema, tales como infiltración del agua (Quiñones-Vera *et al.*, 2009), distribución espacio-temporal del Carbono orgánico en el suelo (Paz Pellat *et al.*, 2016).

ANTECEDENTES

En cuanto a la colonización de roca volcánica, la ecología de la vegetación pionera ha sido particularmente investigada en los flujos de lava de Hawái desde hace poco más de un siglo (Ernst, 1908). Forbes (1912) evaluó aspectos de la dinámica de la vegetación en materiales volcánicos nuevos, resultando en conclusiones que siguen siendo válidas hoy en día sobre la sucesión primaria y la invasión de organismos criptogámicos en flujos de lava. Se ha documentado el recambio de especies de cianoprocariontes y algas formando costras, así como el rol de líquenes en la mineralización de la roca, además se ha observado la relación entre los tipos de enfriamiento y propiedades de la roca con las especies que la colonizan y el tiempo en que lo hacen (Eggler, 1948).

En México, el estudio de las comunidades de sucesión primaria en volcanes se ha llevado a cabo particularmente en el Volcán Parícutín en Michoacán desde su formación en 1943. Segerstrom (1965) registró crecimientos de líquenes en el cono

del volcán y Egger (1963) describió comunidades de algas verdes, líquenes, musgos y helechos, así como 29 especies de plantas vasculares (Cano-Santana y Meave, 1996).

En la REPSA se han realizado dos estudios taxonómicos de grupos biológicos que integran a esta comunidad; Herrera y Lücking (2009) hicieron un listado de 30 especies de líquenes en dos zonas de amortiguamiento. Del total de especies reportadas en este trabajo, los líquenes que crecieron en la roca expuesta representaron al 50%, once de ellos con crecimiento folioso y cinco con crecimiento costroso. Sin embargo, no se describen preferencias microambientales ni asociaciones (cercanía) con otros organismos. En cuanto a la brioflora, Delgadillo y Cárdenas (2009) realizaron un listado de las especies de importancia en la sucesión ecológica encontradas en camellones, zonas de amortiguamiento y en el Jardín Botánico y determinaron que la brioflora comprende 48 especies y variedades de musgos, un antocerote y 18 de hepáticas. Sin embargo, este estudio tomó en cuenta especies establecidas no solamente sobre roca, sino en diferentes sustratos.

No existen antecedentes de estudios que contemplen a estos grupos biológicos desde una perspectiva de comunidad. Recientemente, Alva (2018) muestreó líquenes en distintos sitios de la Ciudad Universitaria para conocer su efecto como bioindicadores de contaminación atmosférica encontrando que los sitios más expuestos a las emisiones vehiculares, acumulan cantidades considerablemente mayores de elementos potencialmente tóxicos que las hojas de los árboles creciendo en los mismos sitios.

JUSTIFICACIÓN

Es necesaria una aproximación que ofrezca un diagnóstico de la diversidad que se alberga en las comunidades saxícolas establecidas en distintos microambientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Estas cubiertas fotosintéticas representan un importante eslabón en el flujo de materia y energía del ecosistema y tienen una importancia fundamental no sólo en las redes tróficas y ciclos

biogeoquímicos, sino también en funciones ecológicas como la captura de contaminantes, la fijación de nitrógeno, la captura de carbono y aporte de materia orgánica, procesos de formación de suelo, germinación de semillas, retención de agua y amortiguamiento de la temperatura. La presente caracterización deriva en una contribución en el conocimiento del sistema de matorral xerófilo en particular y en la comunidad pionera establecida en el sustrato subyacente rocoso. Es importante generar información que sugiera si la distribución y composición de la comunidad responde a las condiciones de los microambientes que predominan en este ecosistema.

HIPÓTESIS

En el derrame lávico del Xitle que resguarda la REPSA, la composición biológica de las comunidades fotosintéticas que conforman las costras saxícolas sobre el basalto varía de acuerdo con el microambiente donde están establecidas. Una mayor diversidad y abundancia de grupos morfológicos estará en los promontorios donde hay mayor disponibilidad de recursos por la variabilidad de nichos que el propio sitio ofrece, seguida de paredes debido a que, en ellas, las fluctuaciones del microclima son mayores, mientras que la menor será en los sitios planos donde la roca tiene la mayor exposición a la insolación y evapotranspiración, con periodos de temperatura y luz intensos y prolongados.

OBJETIVO GENERAL

Describir la comunidad saxícola por medio de grupos morfológicos en microambientes planos, paredes y promontorios del lecho basáltico en la Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Realizar un estudio prospectivo y montaje metodológico en dos pedregales en zonas de amortiguamiento con el fin de elegir los sitios más representativos de muestreo en una ZN de la REPSA.
- Documentar la diversidad y la cobertura de cada grupo morfológico que compone a la comunidad saxícola en cada microambiente.
- Establecer la similitud de las comunidades entre estos microambientes.

DESCRIPCIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO

La REPSA se encuentra ubicada entre las coordenadas 19°18'21"- 19°20'11" N, 99°10'15" - 99°12'4" O al sur de la Cuenca de México, dentro de la Ciudad Universitaria, campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México, en la Ciudad de México (Lot y Cano-Santana, 2009). Se encuentra en una altitud de 2270 a 2349 metros sobre el nivel del mar, abarcando una extensión de 2.373 km² (aproximadamente la tercera parte del campus universitario) con tres áreas prioritarias de conservación: Zona Núcleo Oriente, Poniente y Sur Oriente y zonas de amortiguamiento, así como .48 km² de pedregales remanentes (Zambrano *et al.* 2016) (Figura 3).

El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano. Tiene una estacionalidad marcada con una época lluviosa de junio a octubre y una época seca de noviembre a mayo. La temperatura media anual es de 15.6 °C (Zambrano *et al.* 2016). El tipo de vegetación es matorral xerófilo de alta elevación y está creciendo sobre un sustrato de roca volcánica originaria de la erupción del volcán Xitle hace aproximadamente 1670 años (Siebe, 2009). El suelo se clasifica como un Leptosol hiperesquelético, el cual es joven, pedregoso y poco profundo. El matorral xerófilo que resguarda la REPSA alberga una alta diversidad de formas de vida. Desde 1954 se han realizado estudios cuyo objetivo es enlistar la diversidad que habita en el pedregal, en particular en el territorio de la Reserva Ecológica. Se han levantado más de 22 listados taxonómicos de diferentes grupos biológicos (Lot y Cano-

Santana, 2009) en los que se tienen registradas 1849 especies, de las cuales 317 son clasificadas como exóticas (REPSA, 2019).

Además de la riqueza biológica que alberga, es importante tomar en cuenta su geomorfología, ya que existe una alta diversidad en los tipos de enfriamientos lávicos, lo que representa distintos nichos que colonizar para los organismos. La superficie del Pedregal corresponde al tipo de solidificación pahoehoe que principalmente presenta una serie de formas irregulares, tales como fragmentos acordonados, trenzas y surcos. También se presentan derrames compactos y masivos con pequeñas chimeneas y tubos de explosión. El espesor de las lavas basálticas varía entre 50 cm y poco más de diez metros y se han reconocido hasta tres derrames sobrepuestos. La dirección general del flujo de las lavas es de NE 60°, que estuvo condicionada por la inclinación del terreno preexistente y el cauce de los arroyos antiguos (De la Vega, 1994).



Figura 4. Plano del polígono oficial de la Reserva Ecológica del Pedregal de San ángel de Ciudad Universitaria, UNAM. Imagen recuperada en octubre de 2020 de la REPSA en: www.repsa.unam.mx. Se señala la localización de los puntos de muestreo dentro de la Zona Núcleo Oriente. Los sitios planos se señalan en rojo, los promontorios en verde y las paredes en azul. Imagen modificada obtenida de Google Earth.

MÉTODOS

MÉTODOS EN CAMPO

ESTUDIO PROSPECTIVO Y MONTAJE METODOLÓGICO

Se realizaron recorridos para observar los distintos crecimientos saxícolas establecidos en el área de amortiguamiento A12 del Espacio Escultórico, así como un pedregal remanente (204-Geopedregal) perteneciente al programa de adopción de pedregales instaurado por la Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, el cual está sujeto a esfuerzos de restauración ecológica por los Institutos de Geología y de Geografía de la UNAM desde 2013.

Se seleccionaron cinco puntos de muestreo que corresponden a los microambientes descritos por Castillo-Argüero y cols. (2007) con el objetivo de establecer el diseño de muestreo definitivo y adecuar las metodologías pertinentes para diagnosticar a los distintos grupos morfológicos presentes en la comunidad saxícola.

Cada punto de muestreo fue referenciado geográficamente y fotografiado. Se midió la cobertura de cada crecimiento y se identificaron los grupos morfológicos presentes en cada microambiente.

Los resultados (Anexo 1) indicaron que los microambientes con comunidades saxícolas más diversas y distintas entre sí fueron los sitios planos, paredes y promontorios.

Una vez finalizado este primer acercamiento a estas comunidades se realizaron recorridos prospectivos en la Zona Núcleo Poniente, la Senda Ecológica y Zona Núcleo Oriente en la REPSA para observar los crecimientos dentro de áreas conservadas.

MUESTREO

Derivado de los recorridos prospectivos, se seleccionó la Zona Núcleo Oriente en los tres microambientes mencionados, ya que ésta presenta una mayor heterogeneidad de microambientes debido a su complejo relieve, lo que le proporciona espacios más restringidos y, por lo tanto, un mayor grado de

conservación.

La selección de los puntos de muestreo se dio con base en su conectividad con el paisaje, es decir, aquellos embebidos en espacios con especies vegetales representativas del pedregal y en donde los crecimientos saxícolas se presentaran como un conjunto complejo y diverso, cubriendo casi en su totalidad el lecho de basalto, sin espacios de roca expuesta sin colonizar. Las variables independientes fueron los microambientes, mientras que las variables dependientes fueron los grupos morfológicos presentes en éstos. Los atributos medidos de los grupos morfológicos fueron la cobertura y la diversidad. Cada microambiente se muestreó por cuatro réplicas dando un total de 12 puntos de muestreo (Figura 3).

CARACTERIZACIÓN DE LOS MICROAMBIENTES

En cada uno de los puntos de muestreo se tomaron coordenadas geográficas con un GPS Garmin GPSMAP 64s; se registraron las dimensiones del sitio (largo, ancho y altura en su caso), así como la inclinación y orientación de la roca. Además, se registró la vegetación circundante de acuerdo con las descripciones de Castillo-Argüero y cols. (2007).

MÉTODO DE MUESTREO POR CUADRANTES

Para términos de la presente investigación se documentaron los grupos morfológicos, así como su cobertura *in situ*. Se adecuó el método establecido por Eldridge y Rosentretter (1999) sobre el uso de grupos morfológicos y los cuadrantes de Belnap (2001) para el monitoreo de costras biológicas. Se sobrepuso una cuadrícula de 60 cm² con 16 subcuadrantes internos de 15 cm² (Figura 5). Debido al complejo relieve del sustrato rocoso del pedregal, la cuadrícula utilizada era flexible y resistente al agua elaborada con lona. Previo a cada documentación, se humedeció el área con 350 mL de agua corriente mediante un aspersor para una mejor observación de las estructuras de los organismos presentes y una mejor diferenciación de éstos. La cuadrícula fue sujeta en el centro de cada crecimiento. La cuadrícula se fijó con ayuda del mismo relieve de la roca, sin usar nada permanente ni lastimar ningún componente de la comunidad. La roca desnuda se

marcó con aerosol negro con el objeto de tener el lugar exacto marcado, debido a que la caracterización del sitio y de la comunidad fue realizada en días consecutivos.



Figura 5. Diseño de cuadrantes para la documentación de comunidades saxícolas en tres microambientes (A= pared, B= plano y C= promontorio) en la Zona Núcleo Oriente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez] (REPSA, 2016).

Una vez fijada la cuadrícula, se seleccionaron los tres subcuadrantes con mayor diversidad para la caracterización, con el objetivo de tener tres repeticiones por sitio de estudio. Para medir la cobertura de crecimiento, se sobrepuso un acetato cuadriculado en los cuadrantes seleccionados y se delineó el contorno de cada crecimiento dentro del área (Figura 6).

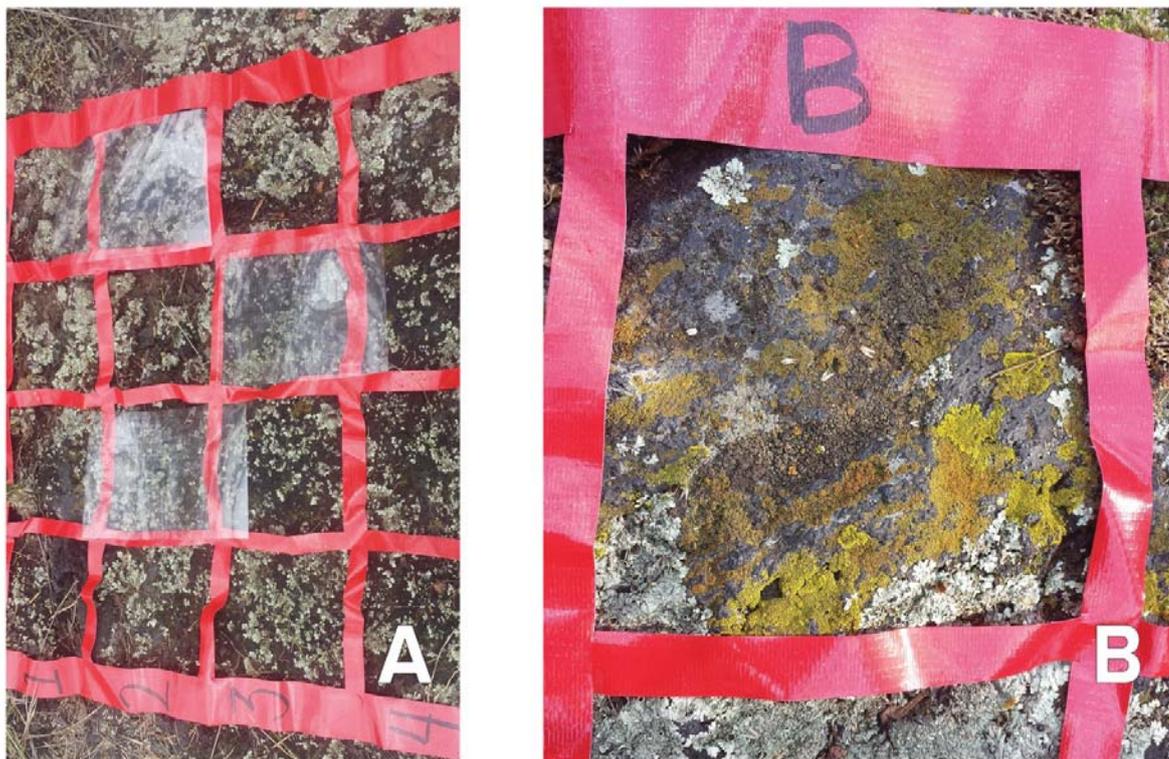


Figura 6. Selección de los cuadrantes para la documentación de la costra saxícola en la Zona Núcleo Oriente de la REPSA. A) sobreposición de los acetatos cuadriculado sobre tres subcuadrantes. B) Área de un subcuadrante seleccionado para medir coberturas de los grupos morfológicos [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez] (REPSA, 2016).

RECOLECTA

Con el objetivo de obtener el material biológico de los sitios para su observación y descripción se realizó una recolecta de cada sitio. Se tomó una muestra pequeña (2 cm^2) de cada morfotipo para su observación y conservación. La colecta se llevó a cabo a finales de la temporada de lluvias, de octubre a noviembre del 2016.

TAPETES DE MICROORGANISMOS

Los crecimientos de microorganismos formando tapetes, fueron raspados directamente de la roca mediante un bisturí y fueron guardados en papel encerado y almacenados a su vez en sobres de papel etiquetados. Se consideró a cada tapete que fuera visiblemente homogéneo en cuanto a coloración y textura.

GRUPOS DE LÍQUENES COSTROSOS Y FOLIOSOS

Los líquenes saxícolas, independientemente del grupo morfológico al que fueron asignados, fueron recolectados con la ayuda de un cincel para removerlos adheridos al sustrato rocoso, de manera que no se dañaran sus estructuras. Fueron guardados y transportados en sobres de papel etiquetados para su posterior observación y descripción de acuerdo a Brodo y cols. (2001).

BRIOFITAS

Las briofitas, independientemente del grupo morfológico al que fueron asignadas, fueron recolectadas con pinzas sin remover las partículas de suelo adheridas a sus estructuras, y en el caso de aquellas creciendo directamente sobre otro grupo de organismos como líquenes costrosos, se tomaron mediante un cincel con el fragmento de roca para poder describir la estratificación presentada. Las muestras fueron almacenadas en sobres de papel etiquetados para su posterior observación.

ESTRATIFICACIÓN

Además de la recolecta de cada grupo morfológico por separado, se tomaron fragmentos de roca entre 2 y 5 cm de diámetro por sitio, en la conjunción de diferentes crecimientos para observar y caracterizar la estratificación de los grupos presentes en cada microambiente (Figura 7). Se realizaron esquemas generales a partir del registro fotográfico y las medidas de cobertura para representar la estructura de estas comunidades en los distintos microambientes del pedregal.

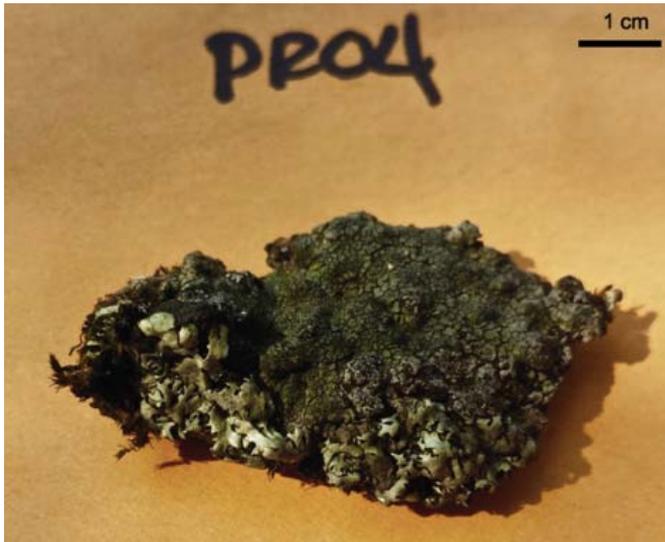


Figura 7. Fragmento de roca para observación en microscopía de los grupos presentes en una muestra recolectada en un promontorio de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel [Fotografía de María Fernanda Martínez-Báez Téllez]. (REPSA, 2016).

MÉTODOS DE LABORATORIO

TAPETES DE MICROORGANISMOS

MATERIAL DE HERBARIO

Los tapetes fueron preservados en formol al 2.5%. Debido que los grupos morfológicos principales en estos tapetes fueron algas y cianoprocariontes subaéreos, las muestras fueron incorporadas al Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), en la sección de algas continentales.

PREPARACIONES SEMIPERMANENTES

De cada sitio se realizaron tres preparaciones permanentes en gelatina glicerizada para su posterior observación y descripción de grupos biológicos (González-González y Novelo-Maldonado, 1986) obteniendo un total de 36 preparaciones.

OBSERVACIÓN Y DESCRIPCIÓN DE GRUPOS

Se realizaron observaciones en microscopía óptica de las preparaciones semipermanentes. Se determinaron los principales grupos biológicos observados por muestra y además se registró la presencia de esporas, semillas y restos de

tejidos vegetales.

LÍQUENES

Los líquenes fueron conservados con las partículas de suelo subyacentes en sobres de papel etiquetados. En el caso de los líquenes con crecimiento costroso, se recolectaron con el fragmento de roca donde estaban adheridos.

Para la descripción de los diferentes morfotipos encontrados dentro de cada grupo morfológico se tomaron en cuenta los siguientes caracteres morfológicos: coloración del talo en seco, coloración del talo al humedecerse, textura, presencia de isidios y/o soreidos, el patrón de ramificación, los bordes marginales, el tamaño del talo y la presencia de ricinas. En aquellos ejemplares que estaban en fructificación se observó la forma y tamaño de apotecios (Brodo *et al.* 2001; McMullin y Anderson, 2014).

BRIOFITAS

Todas las briofitas recolectadas fueron agrupadas por su morfología en tres grupos: musgos largos >10 mm de altura; musgos cortos <10 mm de altura y las hepáticas, cuyo talo crece adherido al sustrato, con un grosor no mayor a 3 mm.

Los ejemplares recolectados por separado se dejaron secar a temperatura ambiente una vez en el laboratorio para evitar su putrefacción y fueron conservados en sobres de papel etiquetados para su posterior observación y descripción.

Para la descripción de los distintos morfotipos se tomaron en cuenta los siguientes caracteres: en gametofitos, tamaño y color de hojas, estomas. En esporofitos, cápsula, pie y seta. En hepáticas, color y forma del talo, presencia de rizoides y cápsula

ESTRATIFICACIÓN

La observación de los fragmentos líticos que contienen la conjunción de varios grupos se realizó en microscopía estereoscópica documentando cada capa de grupo funcional presente hasta llegar a la roca para describir la estratificación de los

organismos presentes. Los atributos se registraron fotográficamente, como adhesión a partículas de suelo, roca y/o fracturas o vesículas del basalto, así como la presencia de semillas y/o artrópodos.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

La riqueza y diversidad dentro de los grupos morfológicos se midió a través del número de morfotipos integrando el grupo morfológico en cada microambiente. Se utilizaron los datos de cobertura superficial como la abundancia relativa de cada morfotipo en cada grupo.

Se aplicó el Índice de Shannon Wiener (H') como un indicador de la riqueza potencial y se aplicó el índice de Jaccard (I_j) para expresar el grado en que las comunidades fueron similares entre sí de acuerdo con los morfotipos que compartían (Moreno, 2001).

RESULTADOS

ESTUDIO PROSPECTIVO Y MONTAJE METODOLÓGICO

En el Geopedregal, pedregal remanente adoptado y en la zona de amortiguamiento REPSA A12 (Espacio Escultórico) se registró un total de 15 crecimientos biológicos distintos, denominados morfotipos. Estos crecimientos fueron clasificados en grupos morfológicos y se reportaron todos los descritos por Belnap y cols. (2001) para la costra biológica del suelo. Estos grupos son: comunidades de algas subaéreas y cianoprocariontes, líquenes con crecimiento folioso, costroso y un morfotipo con talo leproso, así como briofitas.

Los microambientes con mayor diversidad en el ensamble de estos morfotipos fueron los promontorios, paredes y planos, en los otros sitios observados se registraron poblaciones aisladas o tapetes menos complejos. Los resultados de este estudio y el catálogo de morfotipos integrando las costras en estos pedregales se presentan como parte de esta tesis en el Anexo II.

CARACTERIZACIÓN DE LOS MICROAMBIENTES

De acuerdo con el diseño de muestreo de tres sitios por cuatro réplicas, se caracterizaron 12 sitios cuya descripción se encuentra en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Caracterización de los microambientes de estudio y sus réplicas en el muestreo de costras saxícolas en la Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel, UNAM, Ciudad de México (NA= No aplica).

Clave del sitio	Microambiente	Georeferencia		Altitud (msnm)	Alto (m)	Ancho (m)	Inclinación (°)	Orientación (°)	Área total (m ²)
PL01	Plano	N 19° 19' 11.279''	9° 10' 18.922'' O	2276	2.08	1.41	12	NA	2.93
PL02	Plano	N 19° 19' 20.557''	99° 10' 38.183'' O	2282	2.11	1.25	10	NA	2.63
PL03	Plano	N 19° 19' 32.41''	99° 10' 49.17'' O	2279	4.92	1.62	15	NA	7.32
PL04	Plano	N 19° 19' 11.71''	99° 10' 45.82'' O	2282	3.79	1.4	12	NA	5.3
PA01	Pared	N 19° 19' 9.12''	99° 10' 52.39'' O	2265	2.17	1.46	72	82 SE	3.16
PA02	Pared	N 19° 19' 11.279''	99° 10' 38.183'' O	2268	3.84	1.3	78	76 SE	4.99
PA03	Pared	N 19° 19' 14.76''	99° 10' 50.811'' O	2296	6.78	2.3	88	166 S	15.59
PA04	Pared	N 19° 19' 14.54''	99° 10' 50.812'' O	2292	6.8	1.4	88	220 SE	9.49
PR01	Promontorio	N 19° 19' 17.76''	99° 10' 30.183'' O	2271	1.65	1.47	55	220 SW	2.42
P02	Promontorio	N 19° 19' 27.3''	O 99° 10' 35.69''	2282	1.32	1.18	48	132 SW	1.55
PR03	Promontorio	N 19° 19' 09.76''	O 99° 10' 47.88''	2299	1.17	0.85	42	120 W	0.994
PR04	Promontorio	N 19° 19' 11.39''	O 99° 10' 47.07''	2302	1.12	1.12	42	215 SW	1.07

DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS

MICROAMBIENTE PLANO

Los microambientes planos, denominados lavas plateaux, son planchas de basalto cuya extensión osciló entre los 3 a 7 m² y se caracterizaron por estar desprovistos de vegetación vascular (Figura 8). Su inclinación fue menor a los 20° y al no presentar cobertura de dosel estuvieron expuestos a la radiación solar y alta evapotranspiración durante todo el día, sin sombra. A pesar de esto, estos microambientes estuvieron rodeados por vegetación de estrato herbáceo, principalmente de las familias Poaceae y Asteraceae, así como Crassulaceae y Cactaceae, lo que confiere cierta humedad alrededor. Debido a su poca inclinación, todo el material depositado por el viento y la lluvia permanece ahí, no se escurre ni cae por efecto de la gravedad, por lo que existe una acumulación de materia orgánica, así como semillas que quedan atrapadas entre el microrelieve y porosidad de la roca cuyo aspecto general se aprecia en la siguiente figura.



Figura 8. Aspecto de los sitios de microambiente plano. A=PL01, B= PL02, C=PL03 y D= PL04) donde se realizó la caracterización de la comunidad saxícola en la Zona Núcleo Oriente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez] (REPSA, 2016).

MICROAMBIENTE DE PROMONTORIO

Son microambientes elevados formados por fracturas horizontales y/o verticales que dejan superficies irregulares de rocas expuestas con diverso relieve. La orientación seleccionada fue sureste y suroeste y la inclinación varió de los 48 a los 62° (Figuras 9). Las rocas que los conformaron tuvieron muchas vesículas de enfriamiento, oquedades y pequeñas grietas donde se acumula mayor cantidad de materia orgánica y promueve la formación de suelo. La incidencia solar fue elevada, así como la evaporación, aunque, en estos sitios hubo mayor presencia de plantas vasculares, principalmente herbáceas de las familias Asteraceae y algunas especies leñosas alrededor como *Senecio praecox* y *Buddleia* sp. lo que les brindó algunos espacios sombreados por la cobertura de dosel y, por lo tanto, incorporación de su hojarasca contribuyendo a la formación de suelo.



Figura 9. Aspecto de los sitios con microambiente de promontorio (A=PR01 y B=PR02, C=PR03 y D= PR04) donde se realizó la caracterización de la comunidad saxícola en la Zona Núcleo Oriente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez] (REPSA, 2016).

MICROAMBIENTE DE PARED

Se seleccionaron muros rocosos con una inclinación de los 70 a los 90° y con áreas de los 3 a 15 m². La orientación seleccionada en todas las paredes al sur y suroeste (Figura 10). La incidencia de la radiación solar dependió de su exposición de acuerdo con su orientación y pueden ser parte de una grieta. El enfriamiento presenta algunas vesículas de gas, producto del enfriamiento de las lavas, que ahora forman pequeñas oquedades a lo largo de las mismas. La vegetación vascular presente fue escasa, debido probablemente a la inclinación y a la poca materia orgánica que se acumula en estos sitios y a la gravedad. Las plantas circundantes fueron principalmente pteridofitas de las familias Pteridaceae y Polypodiaceae. El aspecto general de cada sitio de pared se aprecia en la siguiente lámina.



Figura 10. Aspecto de los sitios con microambiente de pared (A=PA01 y B=PA02, C=PA03 y D=PA04) donde se realizó la caracterización de la comunidad saxícola en la Zona Núcleo Oriente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez] (REPSA, 2016).

CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD SAXÍCOLA

GRUPOS MORFOLÓGICOS

Los crecimientos registrados fueron agrupados en seis categorías morfológicas distintas: líquenes costrosos, líquenes foliosos, hepáticas, musgos cortos, musgos largos, tapetes aterciopelados y tapetes mucilaginosos, cuya descripción se presenta en el cuadro 5.

Cuadro 5. Grupos morfológicos que integran las costras saxícolas establecidas en sitios planos, promontorios y paredes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez] (REPSA, 2016).

GRUPO MORFOLÓGICO Y DESCRIPCIÓN	FOTOGRAFÍA
<p>Líquenes costrosos</p> <p>Crecimiento fuertemente adherido al sustrato ya que las ricinas están incrustadas en la superficie rocosa (afin a <i>Dimelaena radiata</i>).</p>	
<p>Líquenes foliosos</p> <p>Parcialmente adherida al sustrato con talo semejante a pequeñas hojas. Tiende a ser plano con respecto al suelo, aunque presenta cierta textura en la superficie (afin a <i>Xanthoparmelia</i> sp.).</p>	
<p>Musgos cortos</p> <p>Musgos < a-10 mm en altura, (afin a <i>Barbula calycina</i>).</p>	
<p>Musgos largos</p> <p>Musgos > a-10 mm (afin a <i>Campylopus pilifer</i>).</p>	
<p>Hepáticas</p> <p>Crecimiento plano y angosto con ramificaciones sobre el lecho rocoso (afin a <i>Riccia</i> sp.).</p>	
<p>Tapete Aterciopelado (Células filamentosas)</p> <p>Coloración marrón a negruzcas, mayormente visibles al humedecerse. Colonias multiespecíficas con dominancia de cianoprocariontes filamentosos.</p>	
<p>Tapete Mucilaginoso (Células cocoides)</p> <p>Coloración verde brillante a pardo con apariencia húmeda. Colonias multiespecíficas de microalgas subaéreas cocoides.</p>	

Cada grupo morfológico está integrado por uno o más morfotipos distintos los cuales podrían ser considerados como especies diferentes. El número de morfotipos totales que integran cada uno de los grupos morfológicos es de 1 para hepáticas, 6 para musgos, 14 líquenes con crecimiento costroso y 9 líquenes con crecimiento folioso. En total se registran 30 morfotipos distintos de líquenes y briofitas y dos tipos de tapetes; el aterciopelado y el mucilaginoso.

De los tapetes no se señala el número de especies ya que cada uno es una colonia multiespecífica de algas y cianoprocariontes, dominados por un par de especies.

La descripción de cada uno de estos morfotipos se presenta en el Anexo I.

COBERTURA DE GRUPOS MORFOLÓGICOS

La cobertura total de cada grupo morfológico integrando las costras saxícolas en los microambientes se muestra en el cuadro 6.

Cuadro 6. Cobertura superficial total (reportada en cm²) de cada grupo morfológico en microambientes planos, promontorios y paredes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (LC=Liquen costroso, LF= Liquen folioso, H= Hepática, Mc= Musgo corto, MI= Musgo largo, TA= Tapete aterciopelado de cianoprocariontes, TM= Tapete mucilaginoso de algas).

Grupo morfológico	Planos	Paredes	Promontorio
Liquen Costroso	1785	637	1482
Liquen Folioso	692	1068	2078
Hepática	0	52	0
Musgo Corto	140	79	159
Musgo Largo	64	0	326
Tapete Aterciopelado	522	154	176
Tapete Mucilaginoso	346	128	62
Cobertura total	3549	2118	4283

El microambiente con la mayor cobertura total es el de promontorio (4283 cm²), mientras que las paredes presentan la menor cobertura (2118 cm²), prácticamente la mitad.

El grupo morfológico con mayor cobertura es el de líquenes foliosos en promontorios (2078), seguido del grupo de líquenes costrosos en sitios planos (1785) y líquenes costrosos en promontorios (1482). El grupo morfológico menos abundante y que sólo se encuentra presente en un microambiente es el de las hepáticas en paredes (52). Las gráficas con resultados de cobertura por grupo morfológico se presentan en la figura 11.

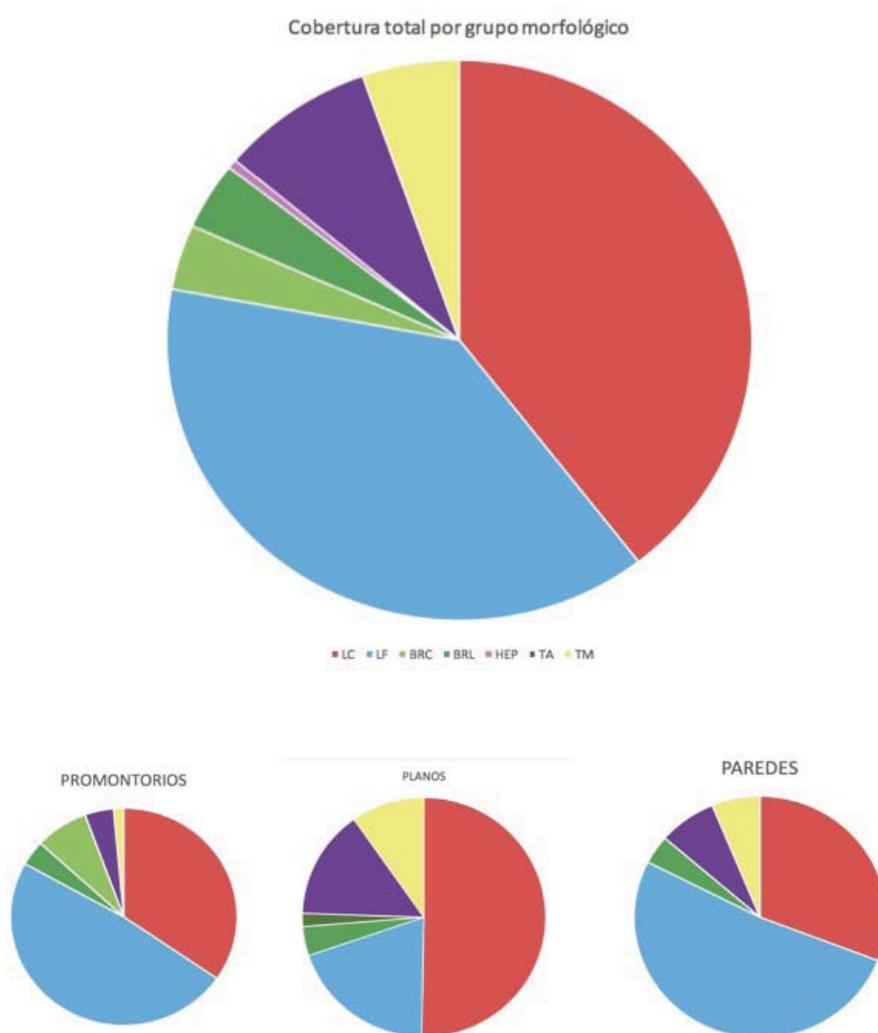


Figura 10. Cobertura total por grupo morfológico. En la gráfica superior se representa la cobertura total en todos los microambientes muestreados. En las gráficas inferiores se presentan las coberturas de grupos morfológicos en promontorios, planos y paredes. (LC=Liquen costroso, LF= Liquen folioso,

H= Hepática, Mc= Musgo corto, MI= Musgo largo, TA= Tapete aterciopelado de cianoprocariontes, TM= Tapete mucilaginoso de algas).

En general, los grupos con mayor cobertura fueron los líquenes costrosos y foliosos, seguidos por los tapetes; los musgos y el grupo con menos cobertura en estas comunidades fue el de las hepáticas. Tanto los promontorios como las paredes tienen una mayor cobertura de líquenes foliosos, mientras que en los sitios planos la cobertura dominante es la de líquenes costrosos.

COBERTURAS POR MORFOTIPOS

La diversidad por morfotipo que está integrando las costras saxícolas en los distintos microambientes se muestra en el cuadro 7.

Cuadro 7. Número de morfotipos que integran la costra saxícola presente en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Microambiente	Numero de morfotipos
Planos	16
Paredes	23
Promontorio	22

Los morfotipos que componen la costra saxícola presente en microambientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel se presentan y describen en el Anexo I.

El sitio con mayor diversidad de morfotipos son las paredes con 23, le siguen los promontorios con 22 y el microambiente con menor diversidad de morfotipos son los sitios planos con 16.

La cobertura total de cada morfotipo en todos los microambientes, así como la cobertura por morfotipo en cada microambiente se muestra en la figura 12.

Cobertura total por morfotipo

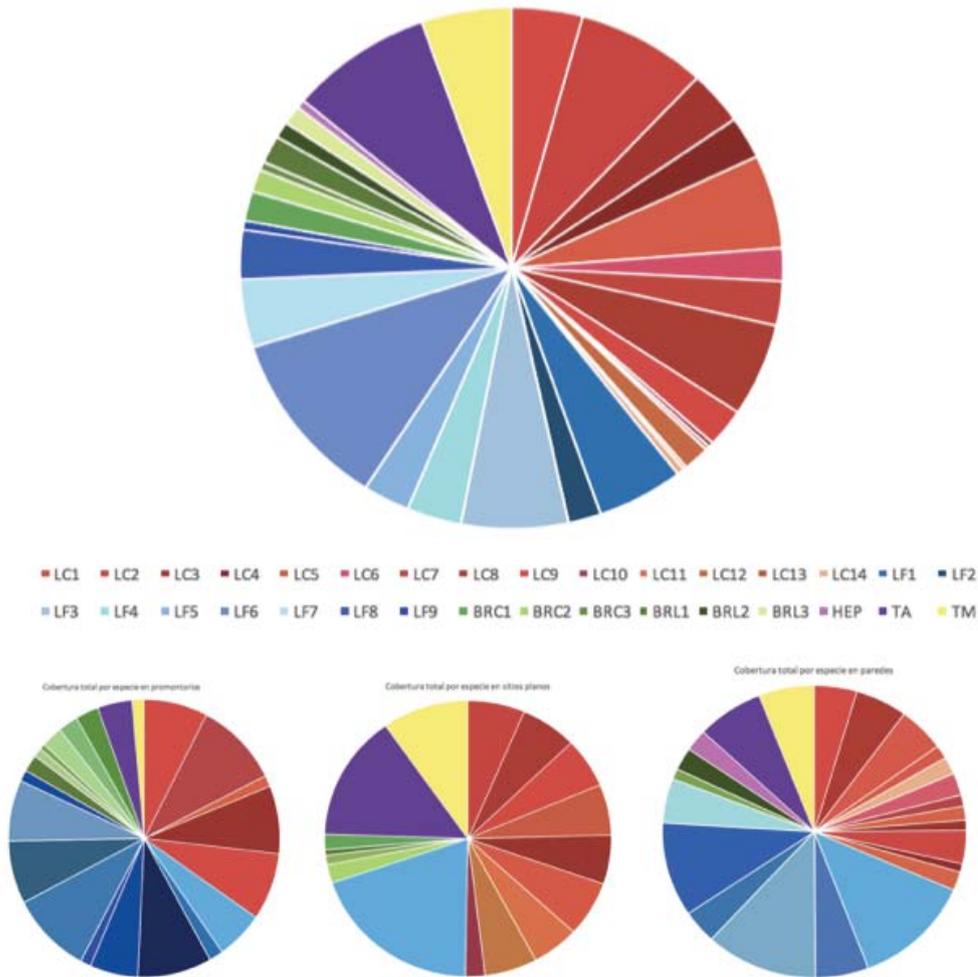


Figura 12. Cobertura total de todos los morfotipos integrando las costras saxícolas en microambientes planos, paredes y promontorios en la Zona Núcleo Oriente de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria, UNAM. La descripción de cada uno se presenta en el Anexo I.

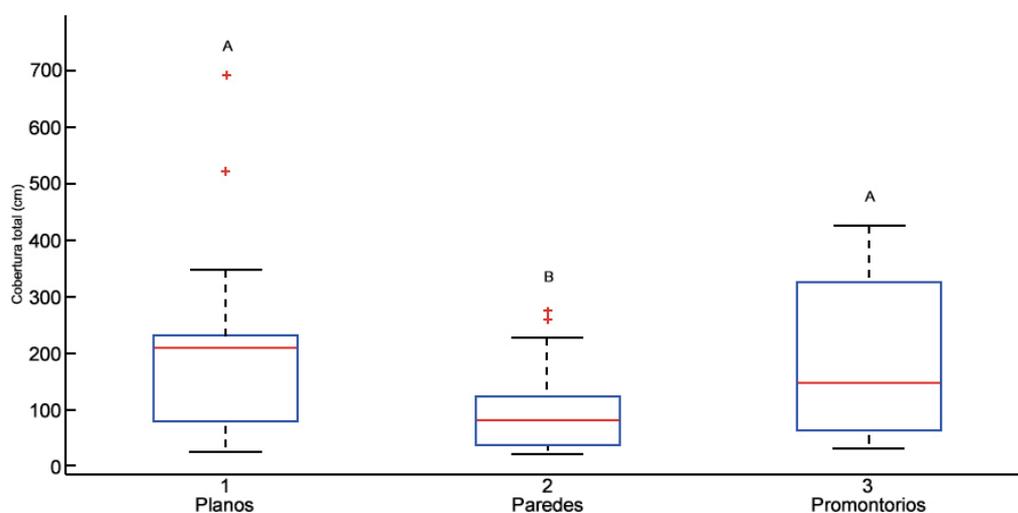
El morfotipo más abundante es el líquen folioso 6 (LF6) afín a la especie *Xanthoparmelia plitti*, con una cobertura total de 1104 cm² además de ser el único presente en los tres microambientes. El morfotipo menos abundante es el líquen

costroso 13 (LC13) afín a *Lecanographa hypothallina* con una cobertura total de 20 cm².

SIMILITUD ENTRE MICROAMBIENTES

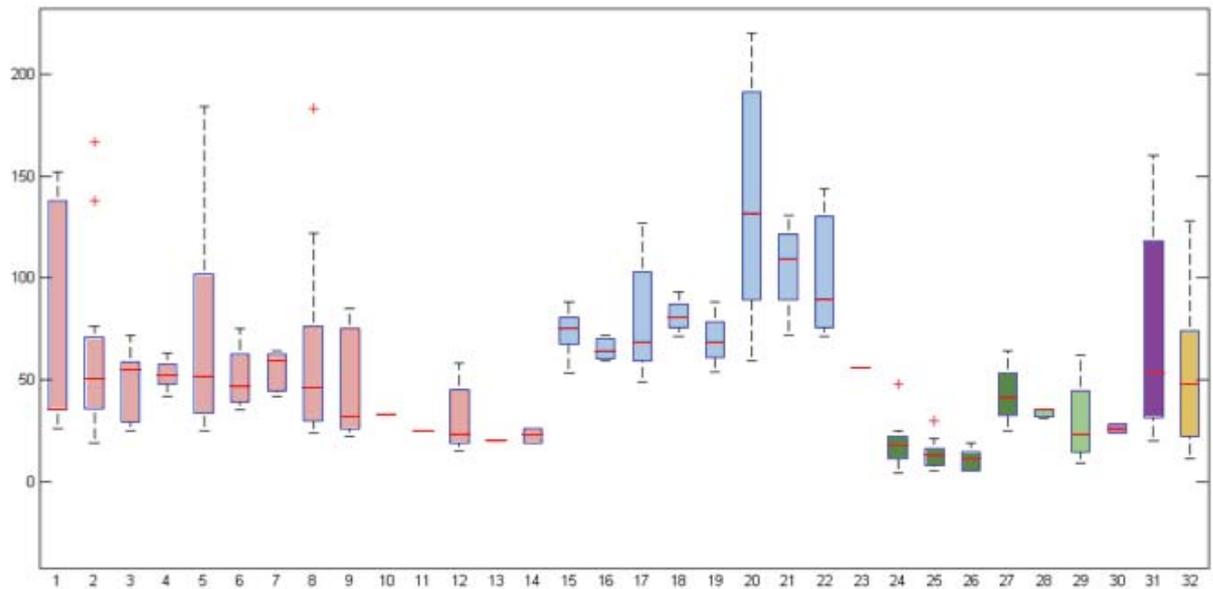
En la gráfica 1 se presentan las coberturas totales de todos los grupos morfológicos integrando la costra saxícola del pedregal en cada microambiente.

La mayor cobertura se presenta en microambientes de promontorio, mientras que el microambiente con menor cobertura total es de paredes. Se señalan dos grupos distintos, los planos y promontorios como el grupo A y las paredes como el grupo B. Los valores atípicos que se señalan en el gráfico son por la alta cobertura de microalgas y cianoprocariontes en estos microambientes.



Gráfica 1. Gráficas de coberturas totales en cada microambiente del pedregal, planos, paredes y promontorios dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Se señalan los valores mínimos, máximos y dentro de la caja los percentiles. Las líneas rojas señalan la mediana y los símbolos + son valores atípicos. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre los grupos $p < 0.05$.

En la gráfica 2 se presenta la cobertura de cada morfotipo integrando a las costras saxícolas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.



Gráfica 2. Cobertura de cada morfotipo. Se señalan los valores mínimos, máximos y dentro de la caja los percentiles. Las líneas rojas señalan la mediana y los símbolos + son valores atípicos. Los colores representan los grupos morfológicos. En rojo se presentan los morfotipos que integran los líquenes costrosos; en azul, los líquenes foliosos; en verde oscuro, las briofitas cortas; en verde claro, las briofitas largas; en rosa, la hepática; en morado, el tapete aterciopelado y en amarillo, el tapete mucilaginoso.

Las mayores coberturas son presentadas por los líquenes costrosos, seguidos de los tapetes de microalgas y cianoprocariontes y los líquenes foliosos. El morfotipo afín a *Lepraria* sp. presenta la mayor cobertura dentro de los líquenes con crecimiento costroso mientras que el morfotipo afín a *Xanthoparmelia plittii* es el líquen folioso con mayor cobertura y presencia en todos los sitios de muestreo.

La menor cobertura de los líquenes costrosos la presentan los morfotipos afines a *Diplochistes scruposus*, *Haematomma fenziianum* y *Lecanographa hypothallina*. Dentro de los líquenes con crecimiento folioso el morfotipo afín a *Collema temax* es el que presentó menos cobertura y presencia en un solo sitio de muestreo.

ÍNDICES DE DIVERSIDAD

Se midió la diversidad alfa mediante el índice Shannon-Wiener. Los resultados del cuadro 8 muestran que los sitios con mayor diversidad fueron los promontorios (2.1),

seguidos de los sitios planos (1.9) y de las paredes (1.8).

La similitud entre los microambientes fue medida mediante el índice de Jaccard. Los resultados muestran que los sitios más comunes entre sí son los planos y promontorios (52%), mientras que los menos similares son los planos y paredes (29%).

Cuadro 8. Índice de diversidad de Shannon-Wiener de la costra saxícola establecida en sitios planos, paredes y promontorios de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, UNAM, CdMx.

Índice de diversidad Shannon Wiener (H')		
PLANOS	PAREDES	PROMONTORIOS
2.1	1.8	2.3
Similitud entre microambientes (IJ)		
Planos y paredes	Paredes y promontorios	Planos y promontorios
29%	34%	52%

OBSERVACIONES ADICIONALES

MICROFAUNA Y SEMILLAS

Durante el estudio de la composición de esta comunidad se realizó un registro de la presencia de microfauna encontrada, tanto con los organismos o sus restos y mudas, así como estructuras construidos por ellos como telarañas. También se registró de la presencia de semillas en las muestras para tener una caracterización más completa de la comunidad. Algunos ejemplos se presentan en la siguiente figura.

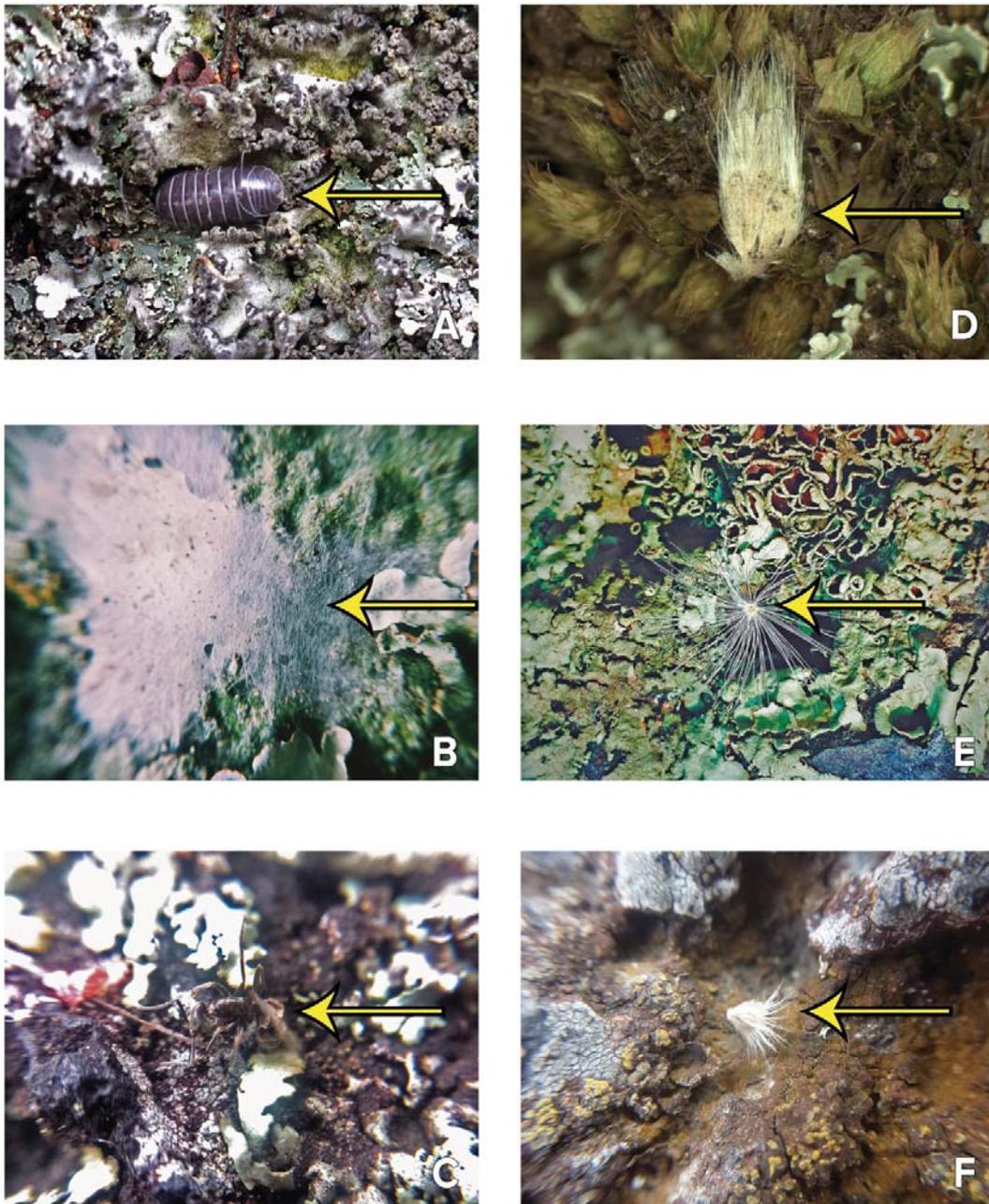


Figura 15. Presencia de semillas y microfauna en tres microambientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. A) artrópodo entre el relieve de un líquen folioso B) Telaraña sobre líquenes costrosos C) Exoesqueleto de microartrópodo sobre la costra saxícola D) Semilla de familia Poaceae sobre un líquen folioso en el sitio; E) semilla de familia no identificada sobre líquenes; E) Semilla de familia no identificada sobre tapete aterciopelado y líquenes costrosos. [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez].

ESTRATIFICACIÓN

La estratificación de los grupos integrando la costra saxícola, así como la cobertura de cada uno en los distintos microambientes se muestra en la figura 16.

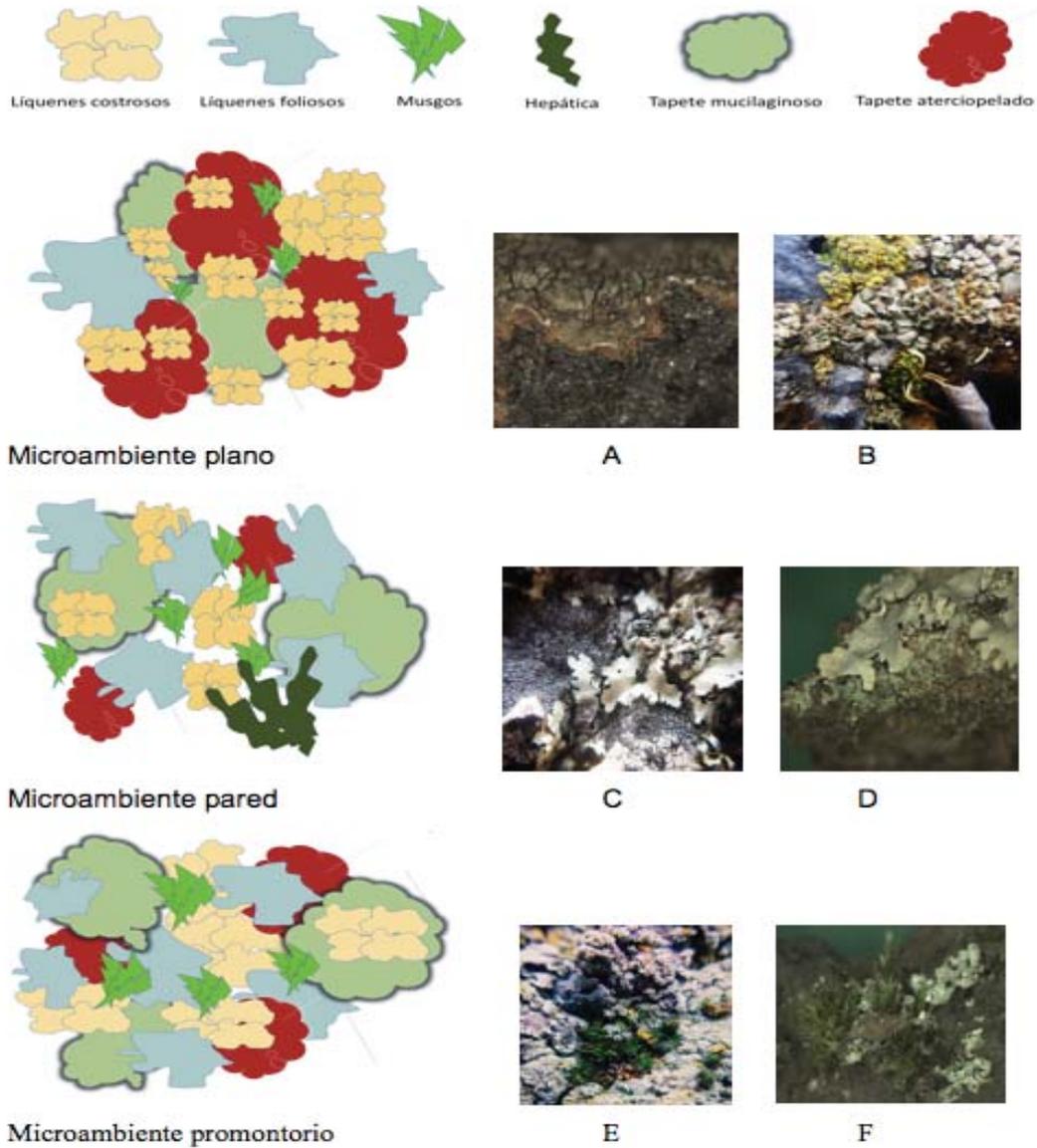


Figura 16. Estratificación de los distintos grupos morfológicos integrando la costra saxícola en tres microambientes de la Reserva Ecológica del San Ángel (planos, paredes y promontorios). (A= Se aprecia el perfil del basalto y a un líquen costroso como la primera capa sobre el sustrato, B= Mosaico de líquenes sobre la superficie rocosa con un grupo de musgos cortos creciendo sobre éstos, C= Líquen folioso desarrollándose sobre capa de líquen costroso en una pared, D= Líquen folioso sobre tapete mucilaginoso; E= Briofitas creciendo sobre líquen folioso, F= Agregación del suelo en los rizoides de briofitas y líquenes foliosos sobre un promontorio. [Fotografías de María Fernanda Martínez-Báez Téllez].

La capa de organismos más próxima o adherida al sustrato rocoso está conformada por tres grupos morfológicos, líquenes costrosos formando un mosaico que está rodeado por los tapetes de microalgas y cianoprocariontes, quienes también están en contacto directo con el lecho basáltico. Es sobre esta primera capa que están afianzados los líquenes foliosos y las briofitas. Se encontraron agregados de suelo entre los rizoides de las briofitas. Los líquenes con crecimiento folioso, debido a su morfología, “atrapan” o acumulan partículas de suelo y materia orgánica debajo de su talo, ya que éste no está completamente adherido al suelo. Es en estas zonas donde hay mayor profundidad en el incipiente suelo.

MODELO DE LA COSTRA SAXÍCOLA DEL PEDREGAL

Derivado de las observaciones y los resultados obtenidos en esta investigación, se generó un diagrama general (Figura 17) que muestra la composición de los grupos funcionales formando las costras saxícolas que están presentes en el lecho de roca volcánica de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Se representaron los grupos morfológicos encontrados en las distintas costras para crear un modelo general de una costra saxícola que sirva de referencia para futuros acercamientos a esta comunidad, ya que la única cubierta criptogámica ilustrada es la costra biológica de suelo de Klein-Rödder (2001).

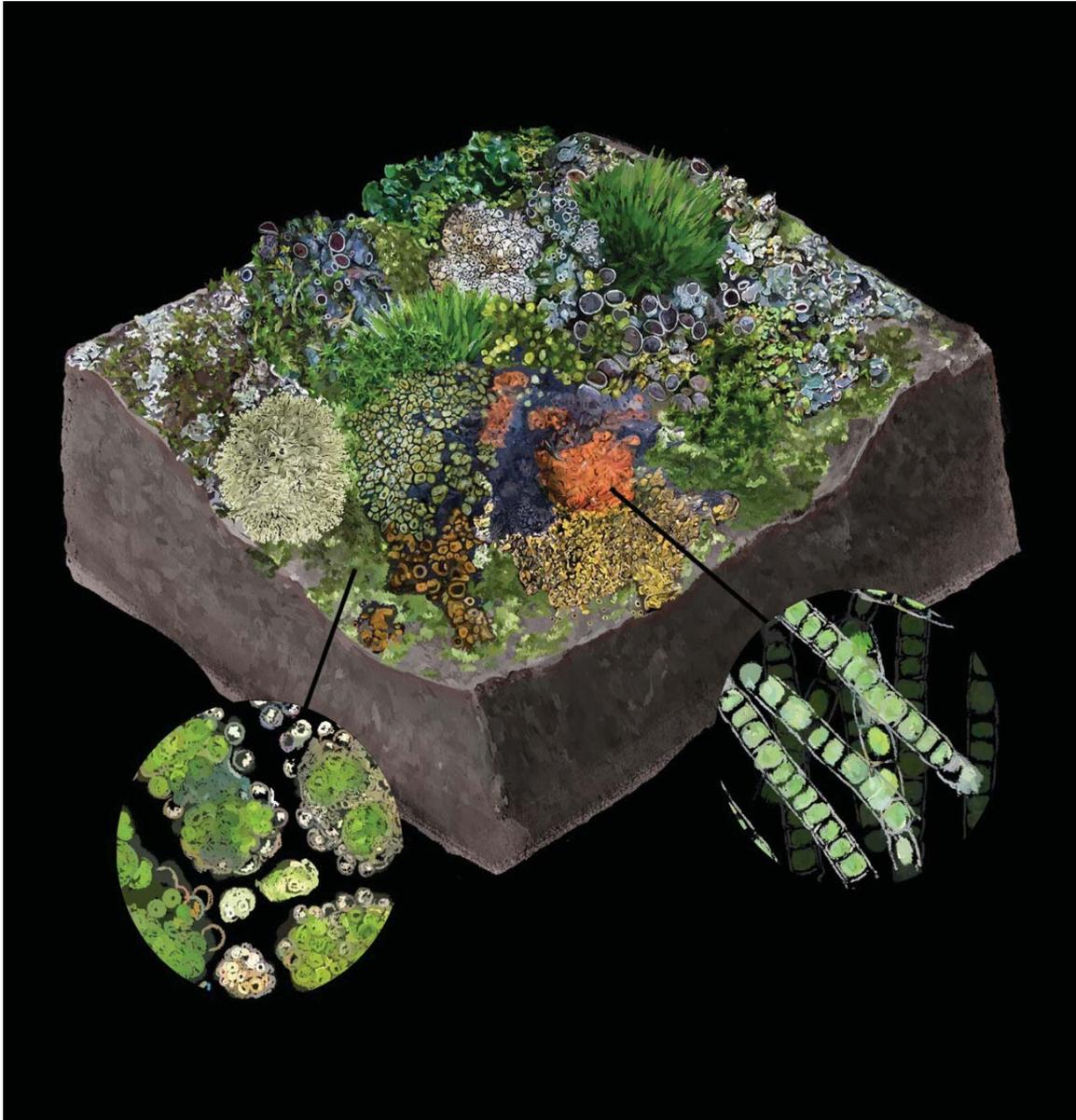


Figura 17. Diagrama tridimensional general de la costra saxícola presente en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Se representan todos los grupos morfológicos reportados en esta investigación. En los acercamientos se aprecia a los organismos integrando al grupo de tapetes aterciopelados y mucilaginosos. Los organismos no están dibujados a escala. Adaptación a la ilustración de la costra biológica del suelo hecha por Renate Klein-Rödger (Belnap *et al.*, 2001). Ilustración realizada por Diana Flores Blázquez.

DISCUSIÓN

Los patrones de distribución y abundancia de las costras biológicas son reflejo de las condiciones diferenciales en los factores ambientales, que, a su vez, son resultado de la heterogeneidad espacial a escalas muy pequeñas (Belnap, 2006). En primera instancia, la caracterización de los lechos rocos sobre los que se analizó la diversidad de las costras, indica que los sitios planos tienden a ser espacios más homogéneos, mientras que los promontorios son más distintos entre sí, a pesar de que se hizo un esfuerzo porque todas las repeticiones fueran lo más parecidas posibles en cuanto a la orientación, inclinación y dimensiones de la roca. Las especies vasculares en los alrededores de los sitios muestreados corresponden a la caracterización de microambientes del pedregal descrita por Castillo-Argüero (2007).

Se hizo un análisis de la comunidad a nivel de grupos morfológicos y a nivel de morfotipos. En cuanto a grupos, se reportaron todos los grupos morfológicos descritos para estas comunidades según la clasificación establecida por Eldridge y Rossentretter (1999), Belnap (2001), Büdel (2002) y Ebert y cols. (2012). Esto indica que existen los recursos y las condiciones necesarias para el establecimiento de distintos grupos funcionales organismos con distintos rangos de tolerancia que pueden estar establecidos en el mismo lugar, compartiendo nichos ecológicos y que quizás se beneficien mutuamente.

El microambiente con mayor cobertura superficial registrada fue el de promontorios, seguido por planos y las paredes registraron las menores coberturas. Esto se puede explicar por la mayor heterogeneidad que un mismo promontorio ofrece. Dependiendo la escala de estudio, en un promontorio puede haber pequeñas paredes, grietas y zonas planas, con distintas zonas de insolación y sombra y además son los sitios con mayor presencia de plantas vasculares asociadas, lo que favorece la acumulación de materia orgánica y por lo tanto, mayor número de especies aprovechando estos nichos (Castillo-Argüero, 2007). Los sitios planos tienen pocas especies vasculares asociadas y condiciones ambientales más extremas pero constantes, y es justo este régimen climático lo que puede favorecer

un ensamble de comunidad complejo con los intervalos de tolerancia que les permiten sobrevivir en este ambiente (Corvalán *et al.*, 2018). Las paredes, muchas veces forman parte de grietas, tienen, debido a su orientación e inclinación, ciertas horas de luz directa y ciertas horas de sombra total, son sitios con mucha variabilidad ambiental y, por lo tanto, es necesario hacer un muestreo dirigido con más repeticiones que abarque el rango de condiciones que este microambiente puede ofrecer. La escorrentía en temporada de lluvias que puede acarrear partículas de suelo, debido a la gravedad en estos sitios, en lugar de favorecer la acumulación, las deslava.

En microambientes planos y paredes, el grupo con mayor cobertura fue el de líquenes con crecimiento folioso, mientras que, en los sitios planos, los líquenes con crecimiento costroso. Aunque todos los sitios son parte de una misma zona biogeográfica con un mismo régimen climático y sustrato mineralógico, en estas comunidades el microclima cobra más valor. Por lo tanto, cada caso es distinto pues la escala es muy importante en microorganismos. Una pequeña modificación debida a la heterogeneidad del sustrato, puede llevar a una composición florística distinta o a la aparición de especies raras o vulnerables (Concostrina- Zubiri *et al.*, 2013).

El agua, es un factor que influye sobre la distribución de la comunidad liquénica. Las especies foliáceas que predominan en paredes y promontorios, son especies que dependen del vapor de agua de la atmósfera y se denominan aereohigrófitos, sin embargo, los líquenes con crecimiento costroso, dominando sitios planos, son sustratohigrófitos y dependen en gran parte, de la capacidad del sustrato para retener el agua o condensarla. Los cianolíquenes dependen del agua líquida que discurre por el sustrato, mientras que los foliosos, que son más independientes al sustrato, tienen un comportamiento hídrico intermedio (Barreno y Pérez-Ortega, 2003). La proporción de formas de crecimiento representadas en las diferentes comunidades, resultan hidroindicadoras de gran sensibilidad, respecto a la cantidad y características del agua en el ecosistema (Barreno y Pérez-Ortega, 2003).

Los grupos de tapetes tanto mucilaginosos como aterciopelados, constituidos principalmente por colonias de microalgas y cianoprocariontes representan un gran

porcentaje en la cobertura de cada microambiente. Algunos grupos pueden incluso fijar nitrógeno y dióxido de carbono en condiciones aerobias con estructuras especializadas denominadas heterocistos, que conforman entre el 5 y 10 % del total de un individuo (Corvalán et al., 2018). Este grupo de organismos resulta sumamente importante en ambientes áridos y semiáridos ya que son la principal fuente de N en suelos de estos ecosistemas. Varias costras biológicas, constituidas por cianoprocariontes como *Scytonema* sp. y cianolíquenes como *Peltula* sp., son fijadoras de nitrógeno y por tal motivo, juegan un papel clave en la productividad de desiertos fríos y calientes (Belnap et al., 2003). En desiertos calientes caracterizados por altas temperaturas y elevada evapotranspiración, las CBS son formadas principalmente por cianoprocariontes, mientras que, al disminuir estos factores, los líquenes son más abundantes (Núñez-Ravelo, 2013).

Respecto al número de morfotipos que integran cada uno de los grupos morfológicos, el más diverso fue el de líquenes costrosos, con 14, seguido de líquenes con crecimiento folioso con nueve morfotipos. Esto se debe a que estos organismos tienen un amplio rango de tolerancia, capaces de sobrevivir en condiciones extremas de incidencia solar y periodos largos de sequía (Armstrong y Welch, 2007). La mayor cobertura liquénica en este estudio correspondió al crecimiento costroso, lo cual concuerda con las especies reportadas para México, que en su mayoría tienen esta forma de crecimiento (62%), seguida del crecimiento folioso (28%) (Herrera-Campos y Lücking, 2008). Los resultados derivados de esta investigación demuestran que con un muestreo dirigido y con mayor número de repeticiones, puede aumentar el número de morfotipos caracterizados: en el levantamiento realizado dentro del mismo campus de la UNAM tanto en cortezas de árboles como en sustrato rocoso, por Herrera Campos y Lücking (2009) reportan un mayor porcentaje de líquenes saxícolas con crecimiento folioso con respecto a los que presentan crecimiento costroso, reportando solamente cinco especies, mientras que, en este estudio, se registran 14 morfotipos costrosos y nueve foliosos.

Las briofitas, tanto las que son agrupadas bajo la categoría de musgos cortos, como

los musgos largos, están también presentes en todos los sitios, siendo un constituyente vegetal en todos los microambientes. Aunque de manera general la presencia de briofitas se asocia con la disponibilidad de agua en el ambiente, son también características de zonas áridas, y semiáridas (Seppelt *et al.*, 2016). No obstante, la diversidad de hepáticas es baja en relación a la diversidad reportada por Delgadillo y Cárdenas (2009) ya que, en el levantamiento en el Jardín Botánico y alrededores de Ciudad Universitaria encontraron 18 distintas especies, mientras que, en la presente investigación, el grupo de hepáticas está integrado por un solo morfotipo en una pared de todos los sitios de muestreo. Esto probablemente se debió al tipo de muestreo que no fue dirigido exclusivamente para briofitas, sino con un enfoque de comunidad, seleccionando sitios con consorcios complejos y en sólo tres microambientes de todos los que el pedregal alberga. En los recorridos prospectivos se observó a hepáticas creciendo generalmente en ambientes de mayor humedad como grietas y cuevas y haciéndolo de manera aislada, si acaso compartiendo espacios con otras briofitas, pero no con líquenes ni tapetes de algas. La cobertura de hepáticas se encontró en la periferia de la pared, con una mayor acumulación de suelo en la parte baja de la superficie vertical, con mayor humedad y debido a la inclinación de la roca se encontraba en la sombra. Esta hepática taloide, afin a *Riccia* sp. se puede desprender fácilmente de la roca y dejar ese espacio expuesto para reiniciar la sucesión (Delgadillo y Cárdenas, 2009).

Se han descrito 320 especies de briofitas asociadas a costras biológicas, sin embargo, los grupos que se establecen en estas comunidades dependen de factores como la química del sustrato y principalmente de otros factores biológicos, como presencia de propágulos o de otros organismos (Seppelt *et al.*, 2016). En todos los casos, independientemente del microambiente, se observó crecimiento de musgos en las diminutas grietas y oquedades de la roca, donde hay mayor acumulación de partículas de suelo y retención de humedad. Es también en estos espacios donde se encontraron semillas atrapadas, sería interesante estudiar si además hay influencia sobre la tasa de germinación y establecimiento de plantas vasculares herbáceas pequeñas que propician la sucesión, fracturando la roca.

Delgadillo y Cárdenas (2009) sugieren por observaciones en campo dentro de la REPSA que, “es posible que las briofitas sean las colonizadoras en la roca desnuda y que los líquenes costrosos aparezcan después, de manera que los líquenes pueden no tener mayor efecto en la sucesión porque su crecimiento es lento y que en los casos en los que los líquenes se han establecido primero algunas especies como *Campylopus pilifer* pueden invadir a los líquenes.

Respecto al análisis de los morfotipos, se registró un total de 30 morfotipos distintos de líquenes y briofitas, además de dos tipos de tapetes de algas y cianoprocariontes, ambos multiespecíficos. Los microambientes de pared y promontorios, tuvieron el mayor registro de morfotipos con 23 y 22, respectivamente integrando a la costra saxícola, mientras que la comunidad en sitios planos está integrada por 16 morfotipos. El líquen folioso afín a *Xanthoparmelia plitti*, es el de mayor abundancia en cuanto a su cobertura superficial total, además de estar presente en todos los microambientes. Es el único líquen con crecimiento folioso reportado en sitios planos. Es una especie del orden Lecanorales y la familia Parmeliaceae que crece predominantemente en rocas ácidas, aunque hay reportes del mismo creciendo en otros sustratos (Brodo *et al.*, 2001). Fue reportado creciendo sobre roca expuesta en el levantamiento de Herrera-Campos y Lücking (2009) y en una investigación sobre líquenes como bioindicadores de contaminación atmosférica en la Ciudad Universitaria (Alva, 2018). Dentro del grupo de líquenes costrosos, que fue el grupo más diverso en número de morfotipos, el líquen más abundante es el afín a *Lepraria* sp. Este tipo de crecimiento, de talo no corticado, es frecuente en ambientes con una humedad relativa del aire elevada y menos luz directa. Estos morfotipos fueron registrados en paredes y promontorios, pero no en sitios planos, su ausencia en estos microambientes es debido a las altas temperaturas que estos microambientes presentan, se ha documentado alcanzan temperaturas del aire que llegan a los 34 °C y en la roca basáltica puede llegar inclusive a más de 50 °C (Wall, 2017).

La especie con afinidad a *Lecanographa hypothallina* sólo se registró en una pared y alcanzó tan solo 20 cm², pertenece al orden Arthoniales y a la familia

Roccellaceae. Se establece principalmente en sustratos rocosos, ya sea volcánicos o calcáreos, aunque rara vez también en suelos arenosos y su distribución es más reducida que las especies del género *Xanthoparmelia* debido principalmente a su capacidad de dispersión más que factores asociados al ambiente, aunque podría serlo en una menor escala (Brodo *et al.*, 2001). Dentro del grupo de líquenes foliosos, el morfotipo menos abundante fue el afín a *Collema temax* con presencia en un solo sitio. Este cianoliquen depende de la cantidad de agua líquida en el sustrato y fue encontrado entre un parche de briofitas largas, que mantienen por más tiempo la humedad en el ambiente. El fotobionte asociado es la cianoprocarionte *Nostoc commune* que fija nitrógeno atmosférico (Barreno y Pérez-Ortega, 2003).

Dentro de las briofitas, el morfotipo con afinidad a *Campylopus pilifer* es el más abundante. Esta especie fue reportada en el muestreo dirigido de Delgadillo y Cárdenas (2009) en la CU. La especie de briofita menos frecuente fue la afín a *Triquetrella papillata*. Dentro del tapete aterciopelado predomina la cianoprocarionte *Scytonema* sp. que es un género fijador de nitrógeno heterocístico que produce exopolisacáridos que, en conjunto con sus vainas, fijan partículas del suelo. Se ha reportado en ambientes similares, en costras formadas principalmente por cianoprocariontes que, una mayor biomasa de costras en los espacios abiertos podría estimular un mayor contenido de C y N en el sustrato (Jiménez Aguilar, 2005). De acuerdo con los análisis estadísticos llevados a cabo, el índice de diversidad de Shannon-Weiner indica que la costra saxícola evaluada es más diversa que la descrita para costras biológicas en ambientes áridos. Molina-Guerra y cols. (2013) reportaron resultados de 1.6 en pastizales de Nuevo León, mientras que, en El Saldo, al norte del estado de San Luis Potosí se reportan valores de diversidad de 1.44 (Molina *et al.*, 2012). Pinzón y Linares (2006) reportaron valores de diversidad de 0.74 en comunidades dominadas por líquenes en la región subxerófitica de La Herrera, en Colombia.

Los sitios más similares en cuanto a diversidad fueron los planos y promontorios, lo cual concuerda con el análisis de cobertura que señala a las paredes como un grupo aparte. La incidencia solar, que determina la temperatura y la evapotranspiración,

es un factor que muy probablemente influenciaba la distribución y la abundancia de los grupos encontrados en las costras. Las paredes reciben menos horas de luz directa debido a su inclinación. De acuerdo con lo que se pensaba en la hipótesis formulada en esta investigación, la mayor abundancia fue en los promontorios, que son los sitios con la mayor disponibilidad de recursos por la variabilidad de nichos que el propio sitio ofrece. Contrario a la hipótesis, las paredes son los microambientes con la menor cobertura y no los sitios planos, esto debido que por su inclinación son los microambientes que menos incidencia solar reciben. Aunque los microambientes planos están expuestos a periodos de luz intensa y prolongada, los organismos que los habitan están adaptados a estas condiciones y además es posible que el mismo consorcio le confiera parte de esta adaptabilidad. Algunas variables dentro de la comunidad que pueden influir sobre la adaptabilidad del consorcio al ambiente son la tasa de colonización de los distintos grupos, la diversidad de talos, las diferentes tasas de crecimiento y el tipo de contacto entre las especies (Armstrong y Welch, 2007).

El ensamble de especies ejerce un conjunto único de influencias sobre la multifuncionalidad del ecosistema. La documentación de los perfiles funcionales de las costras biológicas puede ser un paso útil para entender el papel de la biodiversidad en los ecosistemas del suelo con una comunidad modelo novedosa (Bowker *et al.*, 2011). Sobre el registro de artrópodos y semillas, la presencia de estas evidencias nos habla de la posible función ecológica de estas comunidades tanto como sitios de refugio, anidación y forrajeo de microfauna, como camas de semillas para especies circundantes.

Es posible que además de los factores ambientales como la incidencia solar y la humedad, el microrelieve de la roca incida sobre la estructura de la comunidad establecida. Los diferentes tipos de enfriamientos lávicos, tienen diferencias en las propiedades de la roca, por ejemplo, en la textura, porosidad y perfil mineral. Se ha estudiado la relación entre estos factores con la presencia y el ensamble de líquenes en flujos de lava en las Islas Canarias, España (Li *et al.*, 2015).

CONCLUSIONES

- Las cubiertas criptogámicas que crecen de manera discontinua en los espacios rocosos desprovistos de vegetación vascular, son comunidades constituidas por un ensamble distinto de líquenes, briofitas y algas terrestres y se pueden considerar del tipo de costras biológicas saxícolas. La mayor parte de la cobertura está compuesta por organismos formadores de costra, y si bien, no todos los organismos por las que están conformadas son de tipo costroso, están unidos a aquellos que sí, formando una cubierta uniforme, indivisible en sus partes y estratificada.
- Las costras saxícolas del pedregal, están integradas por al menos 7 grupos morfológicos de distintos grupos funcionales en distintas proporciones: líquenes con crecimiento costroso, líquenes con crecimiento folioso, musgos cortos, musgos largos, hepáticas, tapetes aterciopelados y tapetes mucilaginosos.
- Cada grupo morfológico está a su vez integrado por distintos morfotipos. El grupo con mayor diversidad de morfotipos y también con mayor cobertura total en microambientes planos, promontorios y de pared fue el de líquenes. La costra saxícola del pedregal es, por lo tanto, liquénica.
- Los segundos grupos dominantes de acuerdo con el área cubierta fueron los tapetes, formados por cianoproariontes y algas subaéreas. Cada uno de estos tapetes es multiespecífico. El tercer grupo con mayor cobertura fueron las briofitas.
- El grupo predominante en promontorios y paredes fue el de líquenes foliosos, mientras que en los sitios planos el de líquenes costrosos. En cuanto a la diversidad de morfotipos, las paredes presentaron una mayor riqueza, pero menor cobertura general y estratificación.
- Las paredes fueron el microambiente más distinto en cuanto a la cobertura y los planos y promontorios fueron más similares entre sí en su cobertura y estructura de grupos funcionales.

RECOMENDACIONES

Realizar un listado taxonómico que permita confirmar la identidad de los morfotipos descritos, así como contribuir a los listados florísticos de la REPSA y del país. Es muy probable que haya especies únicas y/o endémicas en el ecosistema, así como especies que se hayan registrado en otros ambientes y resulte en una discusión interesante y más profunda.

Realizar un muestreo más exhaustivo, considerando otros microambientes importantes en el pedregal como lo son las grietas y cuevas, ya que las condiciones ambientales en sitios más oscuros y húmedos pueden propiciar la presencia de otro ensamble de especies.

Medir condiciones ambientales como humedad relativa e incidencia solar, mediante el uso de sensores para poder hacer análisis de multivariadas que puedan explicar mejor la presencia de especies.

Un punto importante a considerar en futuras aproximaciones a esta comunidad es el tipo de enfriamiento lávico y las propiedades de la roca en relación al ensamble de especies.

Sería de gran relevancia hacer una descripción de la comunidad que integrando al grupo morfológico de tapetes de algas y cianoprocariontes, ya que además de las observaciones registradas seguramente existe una diversidad de organismos microscópicos como bacterias, hongos, protozoos que deberían tomarse en cuenta para el estudio de la costra saxícola.

Es posible que esta diversidad sea mayor en varios órdenes de magnitud. El conocimiento de estas comunidades, tanto sobre su composición específica, como ecología y relación con las propiedades del suelo es aún incipiente en el país y particularmente en el ecosistema estudiado.

El estudio de éstas, así como su monitoreo es esencial no solo para entender el funcionamiento del ecosistema y la posible función ecológica que desempeñan estas comunidades, entre otras como sitios de refugio, anidación y forrajeo de microfauna o camas de semillas para especies nativas.

Es importante contemplar a estas comunidades como parte fundamental del ecosistema, tanto por su diversidad biológica como por el papel que fungen y entender que cada centímetro del pedregal es el resultado de una adaptación a la complejidad del relieve, por lo que es valioso de conservar.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alva, A. K. (2018). Líquenes saxícolas como bioindicadores de contaminación atmosférica en la Ciudad Universitaria, UNAM. (Tesis de licenciatura) UNAM, México.
- Aranibar J. N., Anderson I.C., Ringrose S. (2004). Importance of cyanobacterial crusts as a source of nitrogen of Southern African arid ecosystems-indicated by acetylene reduction and stable isotopes. *Journal of Arid Environments*, 54, 345-358.
- Armstrong R. A., Welch A. R. (2007). Competition in lichen communities. *Symbiosis*, 43, 1-12.
- Barreno, E. Pérez-Ortega, S. (2003). Líquenes de la reserva natural integral de Muniellos, Asturias. KRK Ediciones, España. 460 p.
- Belnap, J. (2002). Nitrogen fixation in biological soil crust from southeast Utah, USA. *Biology and Fertility of Soils* 35: 128-135
- Belnap, J. (2006). The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes* 20: 3159-3178.
- Belnap, J. (1993). Recovery rates of cryptobiotic crusts: inoculant use and assesment methods. *Great Basin Naturalist*, 53:(1), 89-95.
- Belnap, J. (2001). Comparative structure of physical and biological crusts. En J. Belnap y O. L. Lange (ed.), *Ecological studies: vol. 150. Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management* (pp. 177- 191). New York: Springer- Verlag.
- Belnap J, Harper K.P., Warren S.D. (1994) Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 8: 1-8
- Belnap J, Kaltenecker J.H., Rosentreter R., Williams J., Leonard S. y Eldridge D. (2001). Biological soil crusts: Ecology and management. U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, National Science and Technology Center. Denver, Colorado.
- Belnap J., Hawkes C.V. y Firestone M.K. (2003). Boundaries in Miniature: two

examples from soil. *BioScience* 53: 739-749

- Belnap J. & Lange O.L. (2003) Biological soil crust: Structure, function, and management. Springer-Verlag, Berlin.
- Beltrán, P. M. y Lizarazo-Forero, L. M. (2013). Grupos funcionales de microorganismos en suelos de páramo perturbados por incendios forestales. *Revista de Ciencias*, Universidad del Valle. 121-136 p.
- Bergkemper, F., Schöler, A., Engel, M., Lang, F., Krüger, J., Schloter, M., Schulz, S. (2016). Phosphorus depletion in forests soils shapes bacterial communities towards phosphorus recycling systems. *Environmental microbiology*. 18(6) 1988-2000.
- Beurton, P. J. (2002). Ernst Mayr through time on the biological species concept, a conceptual analysis. *Theory in Sciences*. 1: 81-98.
- Bliss, L.C. y Gold, W.G. (1999). Vascular plant reproduction, establishment and growth and effects of cryptogamic crust in a polar desert ecosystem, Devon Island, NWT, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 77:623-636.
- Bowker, M. (2007). Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: An underexploited opportunity. *Restoration Ecology*, 15 (1), 13-23.
- Bowker, M. A., Mau, R., Maestre, F. T., Escolar, C., Castillo-Monroy, A. P. (2011). Functional profiles reveal unique ecological roles of various biological soil crust organisms. *Functional Ecology*. 25:787-795.
- Braun-Blanquet, B. J. (1965): Plant sociology. The study of plant communities (Facsimile of the edition of 1932). Hafner Publishing Company, New York and London.
- Brodo, I. M., Sharnoff, S. D. y Sharnoff, S. (2001). Lichens of North America. Yale University Press. Canadá. 795 pp.
- Büdel, B. (2002). Diversity and Ecology of Biological Crusts. Progress in Botany. Springer. pp. 386-404.
- Cameron, R. E. y Devaney, J. R., (1970). Antarctic soil algal crusts: scanning electron and optical microscope study. *American Microscopic Society* 89:264-273.
- Cano-Santana, Z. y Meave, J.A. (1996). Sucesión primaria en derrames

volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41:58-68.

- Castillo-Argüero, S., Martínez, Y., Romero, M., Guadarrama, P., Núñez, O., Sánchez, I., y Meave, J. (2007). La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: aspectos florísticos y ecológicos. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 294 p.
- Castillo Monroy, A. y Maestre, F.T. (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 pp.
- Clements, F.E. (1916). Plant succession. Carnegie Institute Washington Publication 242, Washington, D.C.
- Concostrina-Zubiri, L., Martínez, I., Huber-Sannwald, E., Escudero, A. (2013) Efectos y respuestas de la Costra Biológica del Suelo en ecosistemas áridos: Avances recientes a nivel de especie. *Ecosistemas* 22 (3): 95-100.
- Cordova-Tapia, F., Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24(3): 78-87.
- Dale, V.H. y Adams, W.M. (2003). Plant reestablishment 15 years after the debris avalanche at Mount St. Helens, Washington. *The Science of the Total Environment* 313, 101-113.
- De la Cruz, J.M., Herrera- Fuentes M.C., García-Sánchez, R. y Montañón-Arias, M.N. (2016). Diversidad de microinvertebrados en costras biológicas y suelo del Valle de Zapotitlán, Puebla). *Entomología mexicana*, 3: 549-554.
- De la Vega, E., 1994. Las lavas del Pedregal. *Ecología, Historia Natural y Manejo*. 123-128pp.
- De Luna, E. 1985. Afinidades fitogeográficas de los musgos de los extremos del eje neovolcánico, México. *Biotica*, vol.1(3): 235-255.
- Delgadillo, M. C. 1971. Phytogeographic studies on alpine mosses of Mexico. *The Bryologist*. 74 (3): 331-346.
- Delgadillo, M. C. 1984. Musgos alpinos de México: Cofre de Perote y Pico de Orizaba. *Biotica*. 9(4) 399-405.
- Delgadillo, M.C. (2014). Biodiversidad de bryophyta (musgos) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 100-105

- Delgadillo, M. C. y Cárdenas-Soriano, Á. (2009). Musgos y otras briofitas de importancia en la sucesión primaria. En: A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.) Biodiversidad del Pedregal de San Ángel. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica, D.F. México. Pp. 101-105.
- Downing, A.J. y Selkirk, P.M. (1993). Bryophytes on the calcaerous soils o Mungo National Park- and arid area of southern central Australia. *Great Basin Naturalist*. 53, 13-23.
- Ebert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Meinrat, O. y Ulrich, P. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience* 5, 459-462.
- Egger, W.A., (1948). Plant communities in the vicinity of the volcano El Paricutin, Mexico, after two and half years of eruption. *Ibid*, 29: 57-69.
- Egger, W.A. (1963). Plant life of Particutín volvano, Mexico, eight years after activity ceased. *Am. Midl. Na.* 69. 38-68.
- Eldridge, D. (1993). Cryptogams, vascular plants, and soil hydrological relations: some preliminary results from the semiarid woodlands of Eastern Australia. *Great Basin Naturalist*, 53 (48-58).
- Eldridge, D. J. (2000). New Frontiers in bryology and lichenology-Ecology and management of biological soil crusts: Recent developments and future challenges. *Byologist* 103: 742-747.
- Eldridge, D. J. (2001). Biological soil crusts and wáter relations in Australian Deserts. En: Belnap, J. y Lange, O. L. (eds.) *Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management*. pp. 315-325
- Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Mau, R.L., Papadopolous, J. (2010). Interactive effects of three ecosystem engineers on infiltration in a semi-arid mediterranean grassland. *Ecosystems* 13: 499-510.
- Eldridge, D. y Greene, R. (1994). Microbiotic soil crust: A review of their roles in soil and ecological processes in the Rangelands of Australia. *Australian Journal Soil Research*, 32, 389-415.
- Eldridge, D. y Rosentreter, R. (1999). Morphological groups: a framework for

monitoring microphytic crusts in arid landscapes. *Journal of Arid Environments*, 41, 11-25.

- Ernst, A. (1908). The new flora of the volcanic islands of Krakatoa. Cambridge Univ. Press. 74 p.
- Forbes, C.N. (1912). Preliminary observations concerning the plant invasion of some of the lava flows of Mauna Loa, Hawaii. *Bishop Mus. Occ. Papers* 5 (1): 15-23.
- González-González, J. y Novelo-Maldonado, E. (1986). Técnicas especiales de recolección y preparación de ejemplares de grupos selectos de plantas: Algas. En Lot, A. y Chiang, F. (eds.), *Manual de Herbario*, México: Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., p. 47-54.
- Hale, M.E. (1983). *The biology of lichens*. 3rd ed. Edward Arnold. 190 pp.
- Herrera-Campos, M.A., Lücking, R. (2008). Líquenes. En: *Biodiversidad del Ecosistema de Pedregal de San Ángel*. Lot, A., Cano-Santana, Z. (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp 81-85.
- Herrera y Lucking 2009 Herrera-Campos, M.Á. y Lücking, R. (2009). Líquenes. Pp. 81-94. En: A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.) *Biodiversidad del Pedregal de San Ángel*. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica, D.F. México.
- Herrera-Campos, M., Lücking, R., Pérez-Pérez, R. E., Miranda-González, R., Sánchez, N., Bárcenas-Peña, A., Carrizosa, A., Zambrano, A., Ryan, B. D. y Nash III, T. H. (2014). Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85 suplemento enero.
- Hu, C., Zhang, D., Huang, Z. y Liu, Y. (2003). The vertical microdistribution of cyanobacteria and Green algae within desert crust and the development of the algal crust. *Plant and Soil*, 257, 97-111.
- Ibarra-Gallardo, E., Novelo, E., (2018). Algas y cianoprocariontes epilíticos de la Zona Arqueológica de Yaxchilán, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 89: 590-603.
- Jiménez-Aguilar, A. (2005). Caracterización funcional de costras biológicas de suelo en un pastizal semiárido de San Luis Potosí. Tesis de Maestría en

Ciencias Aplicadas, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. 60 p.

- Kurth, J. K., Albrecht, M., Karsten, U., Glaser, K., Schloter, M., Schulz, S. (2020). Correlation of the abundance of bacteria catalysing phosphorus and nitrogen turnover in biological soil crusts of temperate forests of Germany. *Biology and Fertility of Soils*. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01515-3>.
- Li, X., Wang, X. P. Li, T. y Zhang, J. (2002). Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and hábitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China. *Biology and Fertility Soils*, 35: 147-154.
- Li, L., Solana, C., Canters F., Chan J.W., Kervyn M., (2015). Impact of Environmental Factors on the Spectral Characteristics of Lava Surfaces: Field Spectrometry of Basaltic Lava Flows on Tenerife, Canary Islands, Spain. *Remote Sensing* 7(12):16986-17012.
- Loope, W. Y Gifford, G. (1972). Influence of a soil microfloral crust on select properties of soils under Pinyon-Juniper in southeastern Utah. *Journal Soil Water Conservation*, 27, 164-167.
- Lot, A. y Cano-Santana Z. (Eds.) Biodiversidad del Pedregal de San Ángel. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica, D.F. México. Pp. 101-105.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M. y Parker, J. B. (2009). Biología de los microorganismos. 12ª edición. Prentice-Hall, Madrid 1160 pp.
- Maestre, F. (2003) Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural*. 76 (1), 35- 48.
- Maestre F.T., M. Huesca, E. Zaady, S. Bautista & J. Cortina (2002) Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 895-898.
- McMullin, T. y Anderson, F., (2014). Common Lichens of Northeastern North America: A Field Guide. The New York Botanical Garden Press. 192 p.
- Mendoza-Aguilar, D.O. (2014). Costras biológicas del suelo en ecosistemas

semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma de Nuevo León. 131 p.

- Miranda, G. R. 2008. Riqueza de líquenes saxícolas como indicadora de la salud de determinados ecosistemas en el Municipio de Querétaro. Tesis, Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro. 80 p
- Miranda, G. R. 2012. Líquenes costrosos de la Estación de Biología Chamela, un análisis de diversidad y composición de especies en diferentes microhábitats. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental), Posgrado de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 101 p
- Mojica, A. y R. M. Johansen. 1990. Successional studies of thrips (Insecta) in lichens and mosses from five localities at the Sierra Madre Oriental from the state of Hidalgo, Mexico. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*. Universidad Nacional Autónoma de México 61:197-256.
- Molina, G.V.M., Pando, M.M., Estrada, C.A.E., Flores, R.J., Chacón, R.V., Marmolejo, M.J.G. 2012. Costras biológicas del suelo en pastizales del Altiplano Mexicano. Memoria VIII Simposio Internacional sobre Flora Silvestre en Zonas Áridas. Gómez Palacio, Durango, México. pp. 423-432
- Molina, V. M., Pando, M., Jurado, E., Cantú, I., & Alanís, E. (2013). Costras biológicas del suelo en pastizales gipsófilos del noreste de México. *Ciencia UANL*, 16(63), 89–97.
- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. CYTED, ORCYT y S.E.A. (eds). Primera Edición. 83 pp.
- Nash III, T. H. (2008). Introduction. En: *Lichen biology*. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 1-8
- Núñez-Ravelo, F. (2013). Efectos de la costra microbiótica en algunas propiedades del suelo en el sur de la quebrada Los Barrancos, Valle de Quíbor, Venezuela. *Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía*, UNAM 84: 5-19.

- Odum, E. P. y Barret, G.W. (2006). Fundamentos de Ecología. 2da. edición, Editorial Interamericana, México.
- Oxford 2008 Oxford. (2008). Dictionary of Biology. Oxford University Press. Sexta Edición.
- Palacios, J.L. y Guilbaud, M.N. (2014). Patrimonio natural de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y áreas cercanas: sitios de interés geológico y geofolológico al sur de la Cuenca de México. 67 (2): 227-244.
- Paz Pellat, F., Espinoza, J.A., Cruz, G., Etchevers, J. D., Jong, B. (2016) Distribución espacial y temporal de carbono orgánico del suelo en los ecosistemas terrestres de México. *Terra Latinoamericana* 34(3):289-310.
- Pinzón M., Linares E. L. (2006) Diversidad de líquenes y briofitos en la región subxerofítica de La Herrera, Mosquera (Cundinamarca, Colombia) I. Riqueza y estructura. *Caldasia*, 28(2), 243-257.
- Quiñones-Vera J.J., Castellanos-Pérez E., Valencia-Castro C.M., Martínez-Ríos J.J., Sánchez-Olvera T., Montes-González C.A. (2009) Efecto de la costra biológica sobre la infiltración de agua en un pastizal. *Terra Latinoamericana* 27(4): 287-293.
- Ramírez, M. (2012). Biodeterioro algal en monumentos históricos mayas de la zona tropical húmeda: Palenque, Yaxchilán y Bonampak (Chiapas, México) (Tesis doctoral). Facultat de Farmacia, Universitat de Barcelona. Barcelona, España.
- Repsa. (s./f.) Biodiversidad de la REPSA recuperado de: <http://www.repsa.unam.mx/index.php/objetivosrepsa/conservacion>
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel, (Distrito Federal, México). *Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8 (1-2): 59-129.
- Rivera-Aguilar, V.M., y Godinez, H. (2004). Las costras biológicas del suelo y las zonas áridas. *Ciencias* (revista en línea) Disponible:<http://www.ejournal.unam.mx/cns/no75/CNS07508.pdf> (fecha de última consulta: 4 de agosto de 2020).
- Rivera-Aguilar, V.M., Godinez-Álvarez, H., Manuell-Cacheux I., (2005) Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert

plants under laboratory conditions. *Journal of Arid Environments*. 63 (1) 344-352.

- Segerstrom, K., (1965). Paricutin, 1965-Aftermath of Eruption. *Geological Survey Research*, UNAM.
- Seppelt R.D., Downing A.J., Deane-Coe K.K., Zhang Y., Zhang J. (2016) Bryophytes Within Biological Soil Crusts. In: Weber B., Büdel B., Belnap J. (eds) *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Ecological Studies Analysis and Synthesis*, vol 226. Springer, Cham.
- Siebe, C. (2009). La erupción del volcán Xitle y las lavas del Pedregal hace 1670+/- 35 años AP y sus implicaciones.
- Smith, R.L., y Smith, T.M., (2008). *Ecología*. Séptima edición. Madrid, España. Editorial Pearson.
- Spribillie, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinsky, H., Aime, M.C., McCutcheon, J.P. (2016). Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353 (6298), 488-492.
- Toledo, V., y Florentino, A. (2009) Las costras microbióticas del Suelo. *Revista de Investigación (Venezuela)* 33: 199-216.
- Walker, L.R. and del Moral, R. (2003) *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press, New York.
- Wall, M. (2017). Servicio ecosistémico de regulación de un pedregal remanente: características térmicas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 100 p.
- West, N. (1990). Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advance Ecology Research*, 20, 179-223.
- Xiago, B., Zhao, Y. G., Xu, M.X., Shao, M. A. (2008) Soil nutrients accumulation and their loss risk under effects of biological soil crust in Loess Plateau of Northern Shaanxi Province, China. *The Journal of Applied Ecology*. 19(5): 1019-1026.
- Zaady, E., Kuhn, U. Wiske, B. Sandoval-Soto, L. y Kesselmeier, J. (2000). Patterns of CO₂ exchange in biological soil crust of successional age. *Soil*

Biology and Biochemistry, 32, 959-966.

- Zaady, E., Groffman, P. Y Shachak, M. (1998). Nitrogen fixation in macro and microphytic patches in the Negev desert. *Soil Biology and Biochemistry*, 30, 449-454
- Zambrano, L., Rodríguez-Palacios, S., Pérez-Escobedo, M., Gil-Alarcón, G., Camarena, P., Lot, A. (2016). La Reserva Ecológica del pedregal de San Ángel: Atlas de Riesgos. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zambrano, A., Nash, T. H. (2000) Lichen responses to short-term transplantation in Desierto de los Loenes, Mexico City. *Environmental Pollution*, 107 (3), 407-412.

ANEXO I. Catálogo de morfotipos presentes en los grupos morfológicos que integran las costras saxícolas en microambientes planos, promontorios y paredes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Descripción del grupo de líquenes de acuerdo a Brodo, Sharnoff y Sharnoff 2001.

A) Líquenes costrosos

(LC1) Afín a *Lepraria* sp.



Liquen de talo costroso que consiste en una capa continua delgada de soredios o gránulos de soredios, que parecen agregaciones esféricas de algunas partículas individuales de soredios agrupados. El margen del talo es indistinto y poco definido, de coloración verde pálido. Sin apotecios. Aspecto polvoso pero bien adherido a la superficie rocosa.



Imagen del género *Lepraria*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC2) Afín a *Dimelaena radiata*

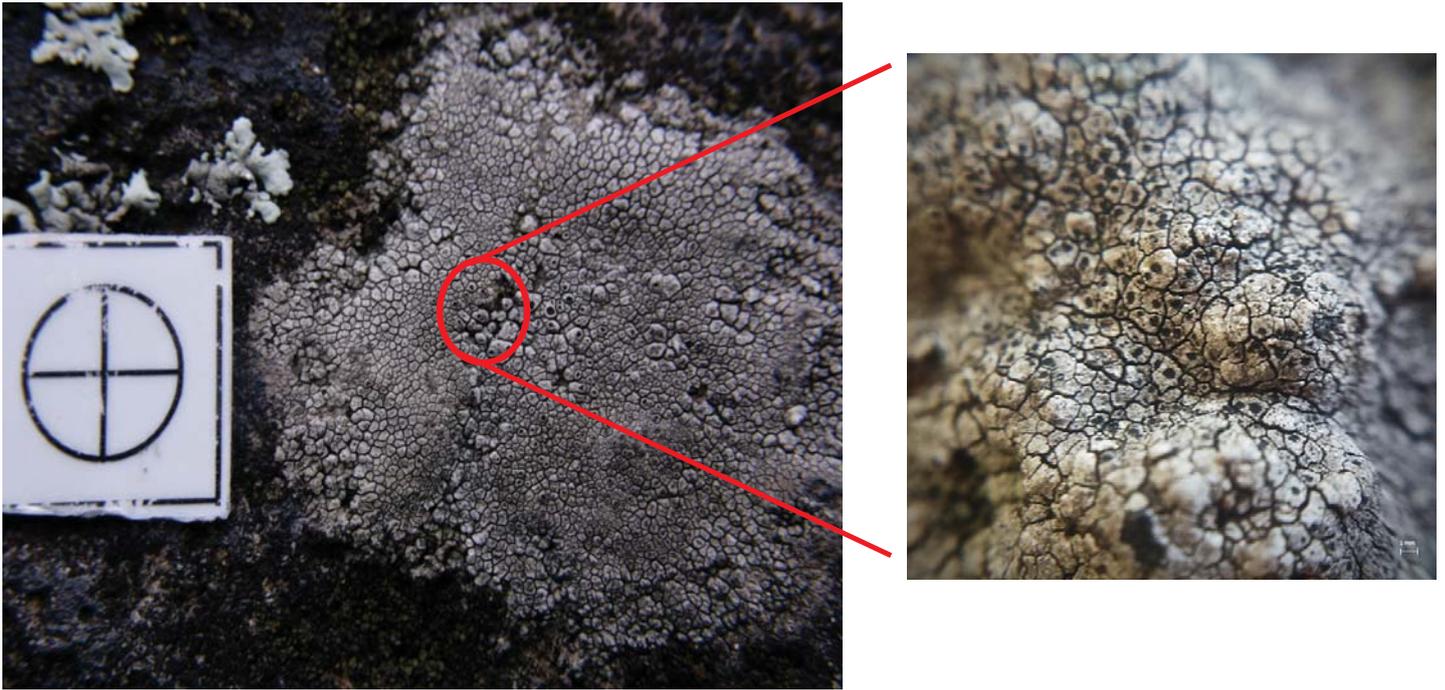


Figura 14. Talo blanco a gris claro con aspecto cuarteado y sin márgenes definidos. Los apotecios si están bien definidos, de color negro y con un diámetro de 2 mm.



Imagen de la especie *Dimelaena radiata*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC3) Afín a *Psora pacifica*

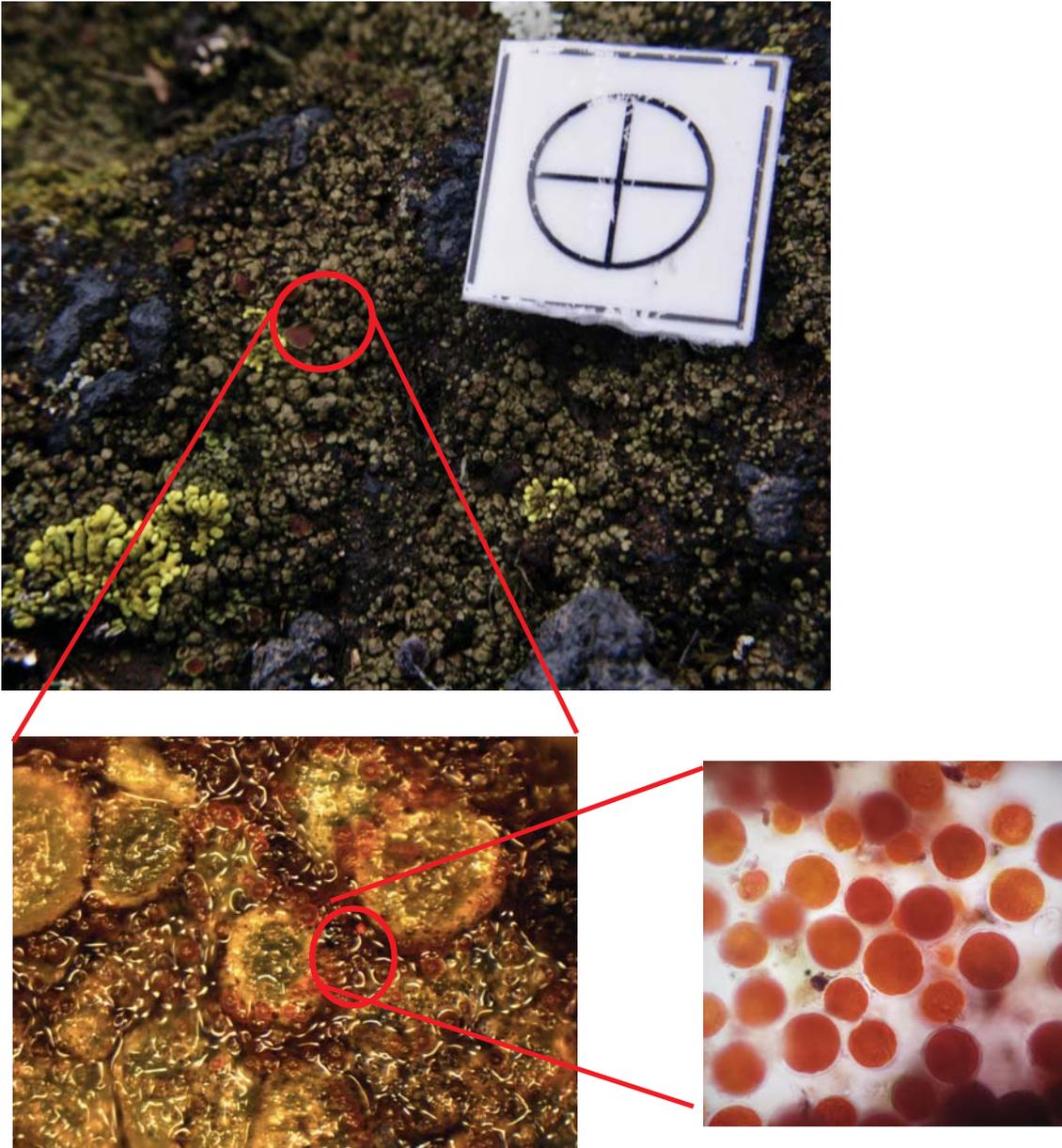


Figura 15. Liqueo costroso con los lóbulos ligeramente elevados en las orillas lo que le da un aspecto de escamas. Color del talo es verde con tonos marrón. Al humedecerse los colores se vuelven mas brillantes. Los apotecios son café rojizo bien definidos de 2.5 mm de diametro. En observaciones de microscopía se aprecian estructuras esféricas naranjas.



Imagen de la especie *Psora pacifica*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC4)

Afín a *Rhizocarpon* sp.

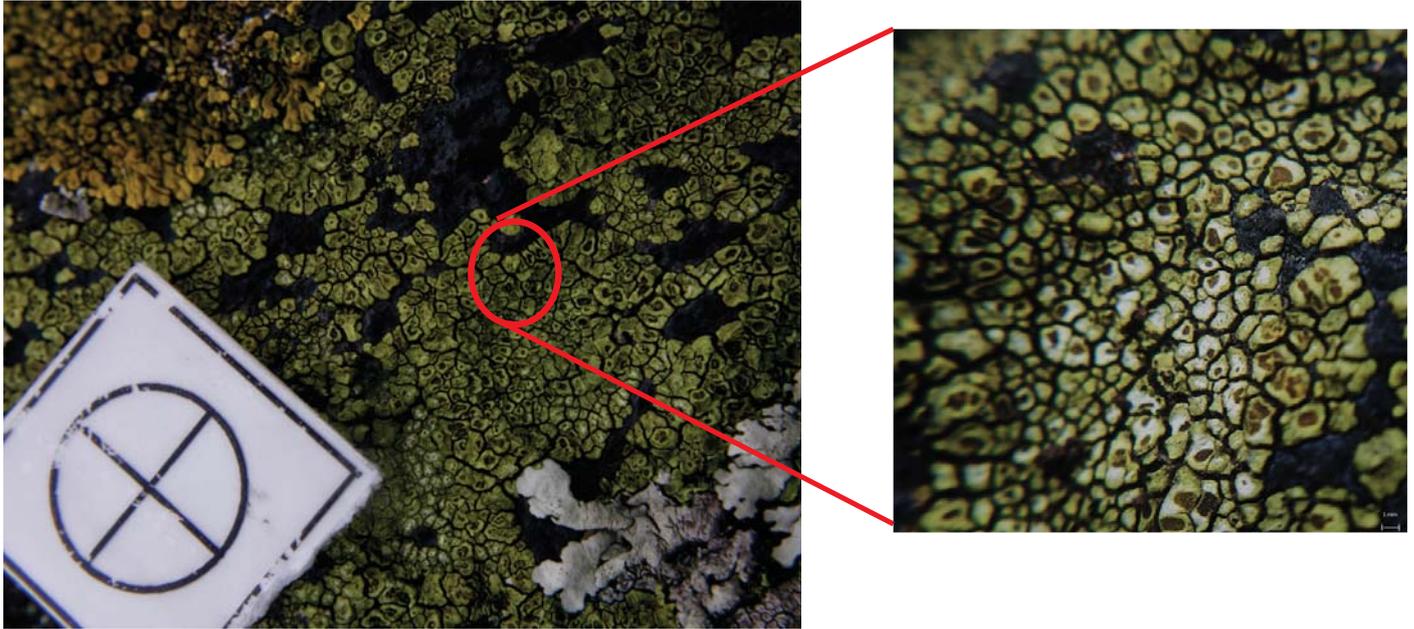


Figura 16. Talo verde brillante de aspecto plano cuarteado sin márgenes definidos. Forma parches de 3 a 10 cm². Los apotecios son 1.5 mm de diametro y son negros con un margen verde que los define bien.

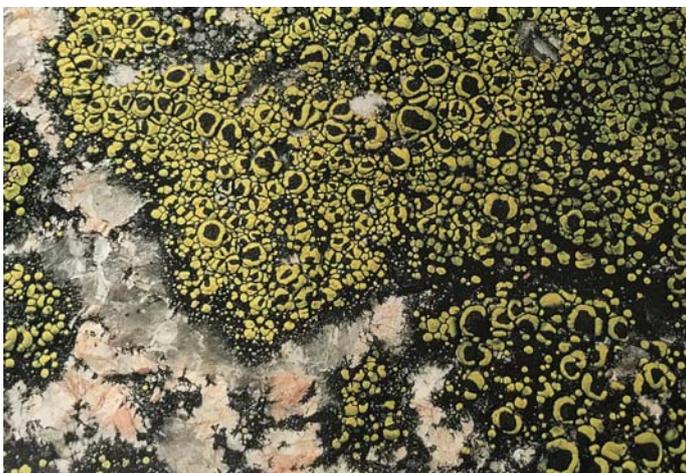


Imagen de la especie *Rhizocarpon lecanorium* Tomado de Brodo, 2001.

(LC5) Afín a *Caloplaca citrina*

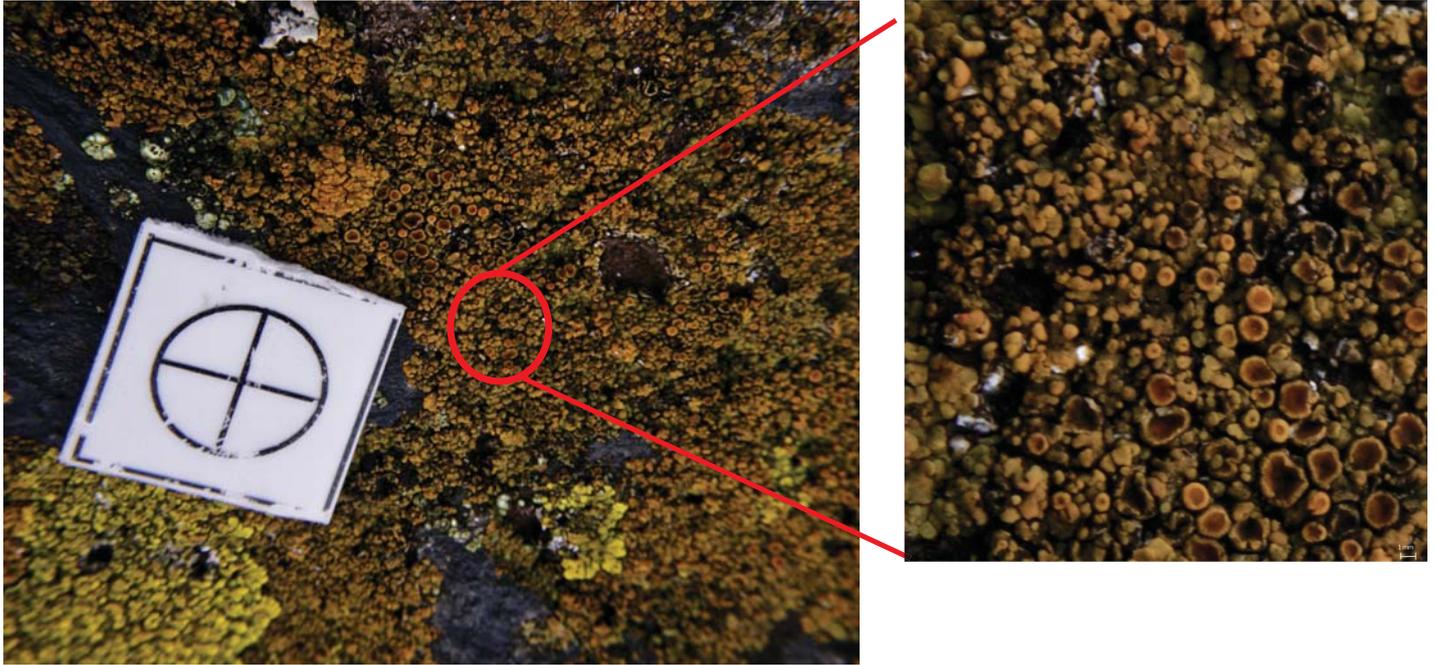


Figura 17. Talo naranja brillante con apotecios naranja rojizo bien definidos de 3 a 5 mm de diámetro. Médula verde brillante. Lobululs definidos en las orillas y fuertemente incrustado en el sustrato rocoso.



Imagen de la especie *Caloplaca citrina*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC6) Afín a *Candelaria concolor*

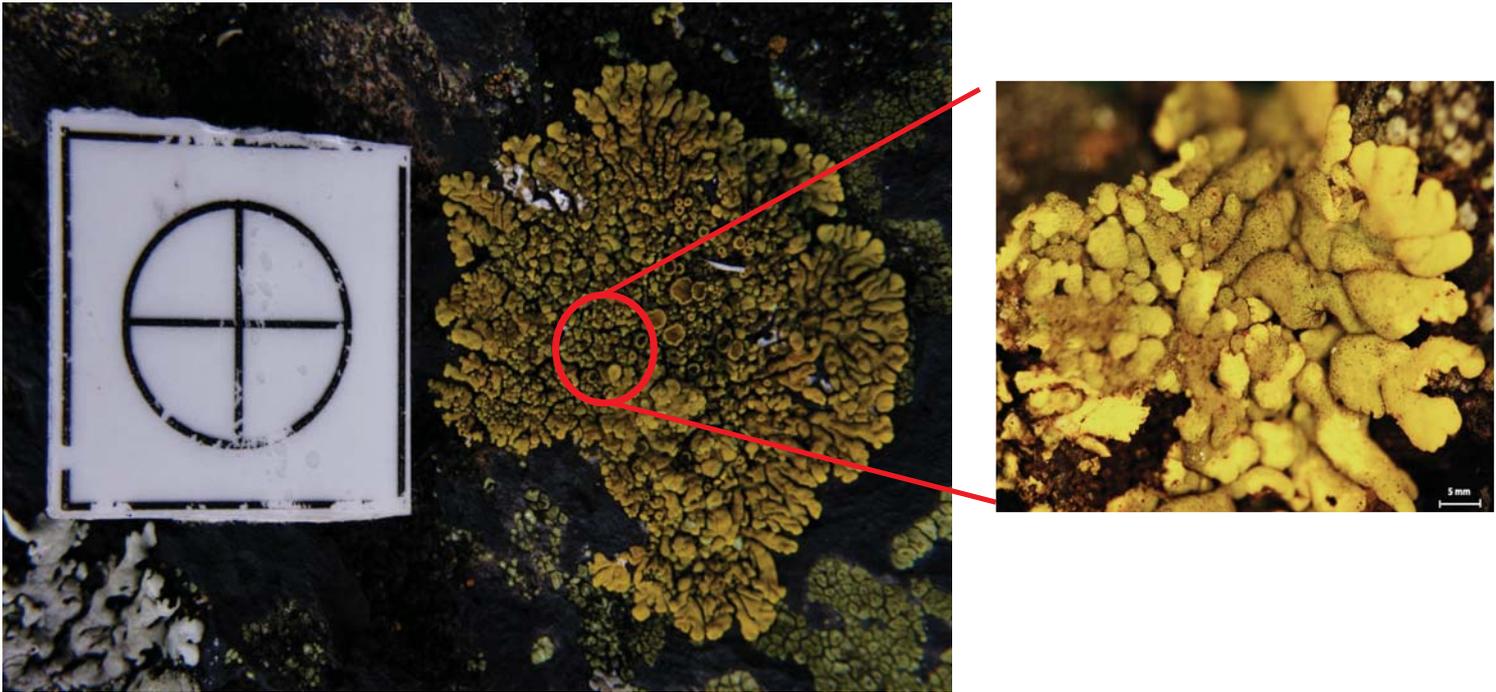


Figura 18. Lóbulos definidos amarillo brillante, firmemente unidos al sustrato en el centro. Talo areolado en el centro con lobulos convexos de 5 mm de largo y 1 de ancho. Apothecios abundantes con márgenes elevados de color amarillo tambien pero ligeramente mas anaranjados.



Imagen de la especie *Candelaria concolor*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC7) Afín a *Candelariella vitellina*



Figuración 19. Talo amarillo anaranjado con médula verde brillante. Forma pequeñas agrupaciones de gránulos aplanados con areolas amarillas esparcidas en todo el talo. Apotecios de 1.5 mm de diametro ligeramente mas naranja que el resto del talo.



Imagen de la especie *Candelariella vitellina*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC8) Afín a *Dirina catalinariae*



Figura 20. Coloración blanca a grisácea, talo suave y plano, puede verse cuarteado o hasta rugoso, produce soredios gruesos granulados de color blanco de entre 2 y 4 mm que pueden estar distribuidos a lo largo del talo, aunque también presenta apotecios blancos bien definidos a lo largo de la superficie del talo con apariencia polvosa.



(LC9) Afín a *Xanthoria fulva*



Figura 21. Talo de color naranja a rojizo en condiciones de humedad, lóbulos redondeados y finamente divididos, de .2 a .6 mm de ancho. El talo es plano y está muy adherido al sustrato en el centro y un poco menos en las orillas, la parte posterior de coloración más clara. Con soredios en el centro del talo de apariencia granular y misma coloración. Sin apotecios.



(LC10) Afín a *Diplochistes scruposus*

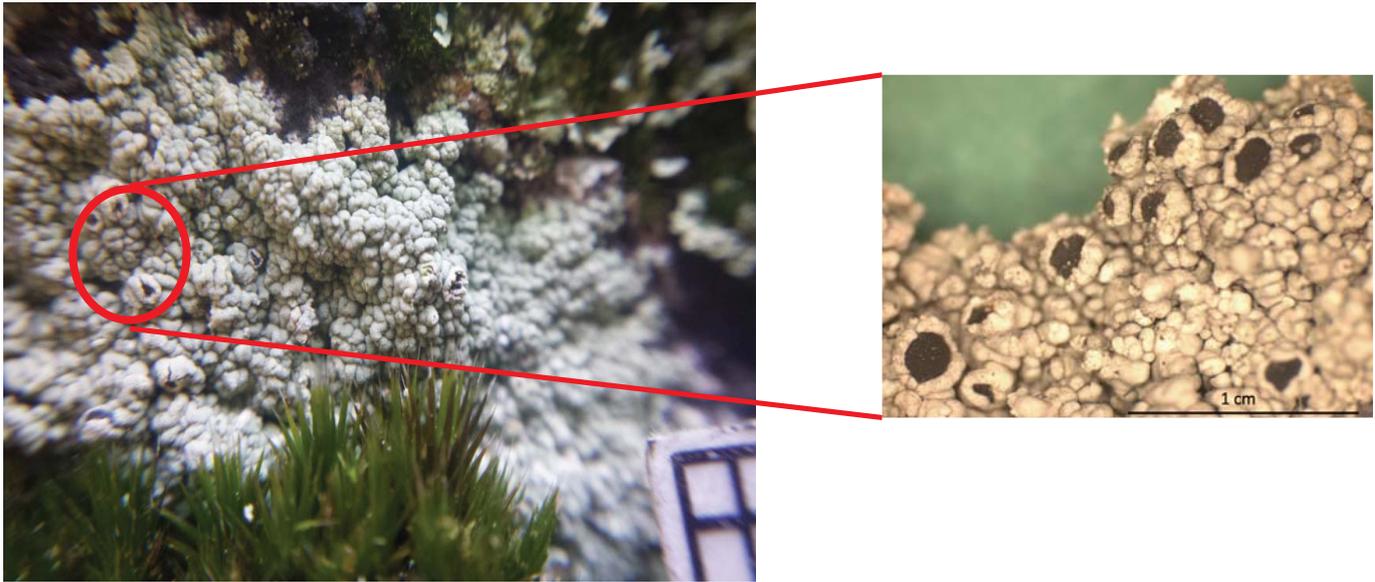


Figura 22. Talo grueso grisáceo casi blanco con apotecios de aspecto de crater negros con bordes gruesos bien definidos por un margen blanco. El diámetro de los apotecios es de 1.5 a 3 mm.



Imagen de la especie *Diplochistes scruposus*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC11) Afín a *Haematomma fenzlianum*

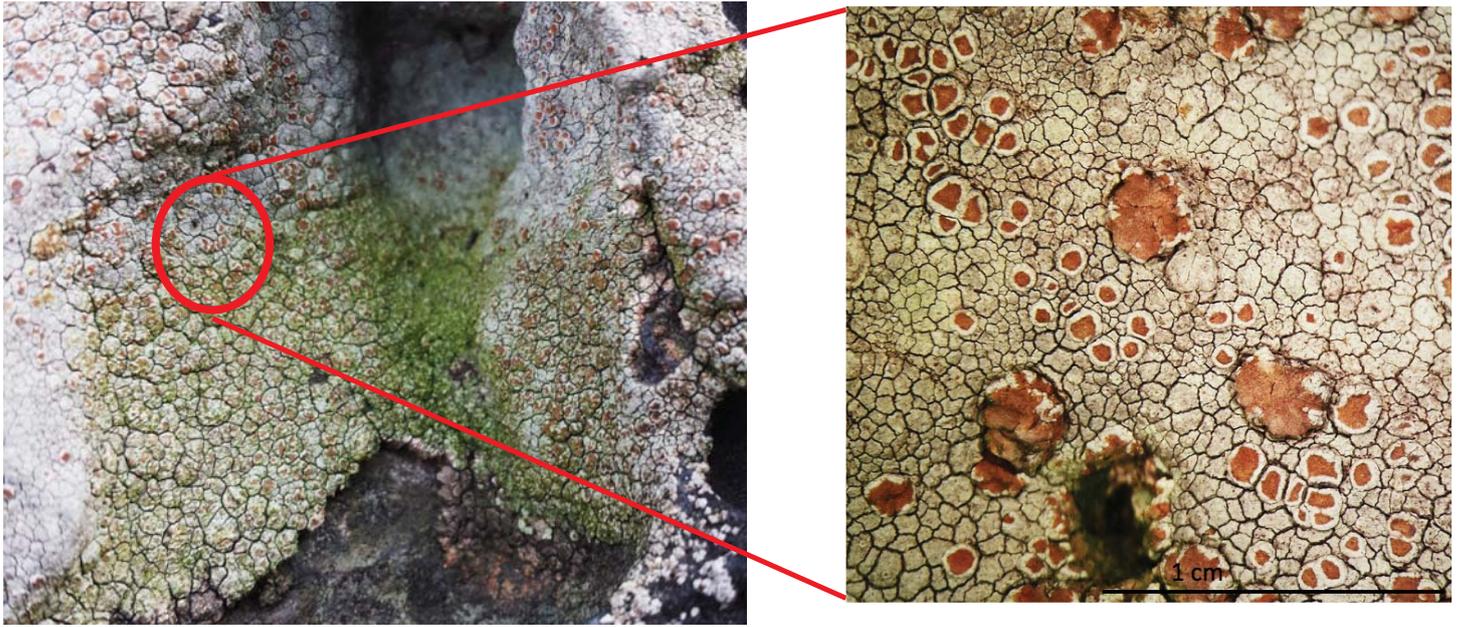


Figura 23. Talo blanco grisáceo claro con apotecios prominentes de .8-2 mm de diametro. Son discos rojizos lisos con un margen claro bien definido. La médula es color verde brillante y el talo tiene un grosor de 5 mm de ancho.



Imagen de la especie *Haematomma fenzlianum*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC12) *Lepraria* sp. 2



Liquen que consiste en una capa continua de soreidos o gránulos de soreidos, que parecen agregaciones esféricas. El margen del talo es difuso y se presenta en pequeños grupos de pocos centímetros. Coloración azul claro. Sin apotecios. Aspecto polvoso pero bien adherido a la superficie rocosa, especialmente en pequeñas oquedades de la superficie.

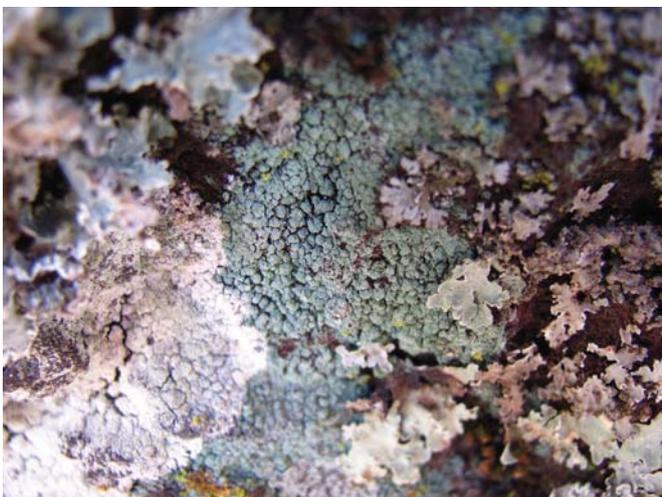


Imagen de la especie *Lepraria harrisiana*. Tomado de Brodo, 2001.

(LC13) Afín a *Lecanographa hypothallina*

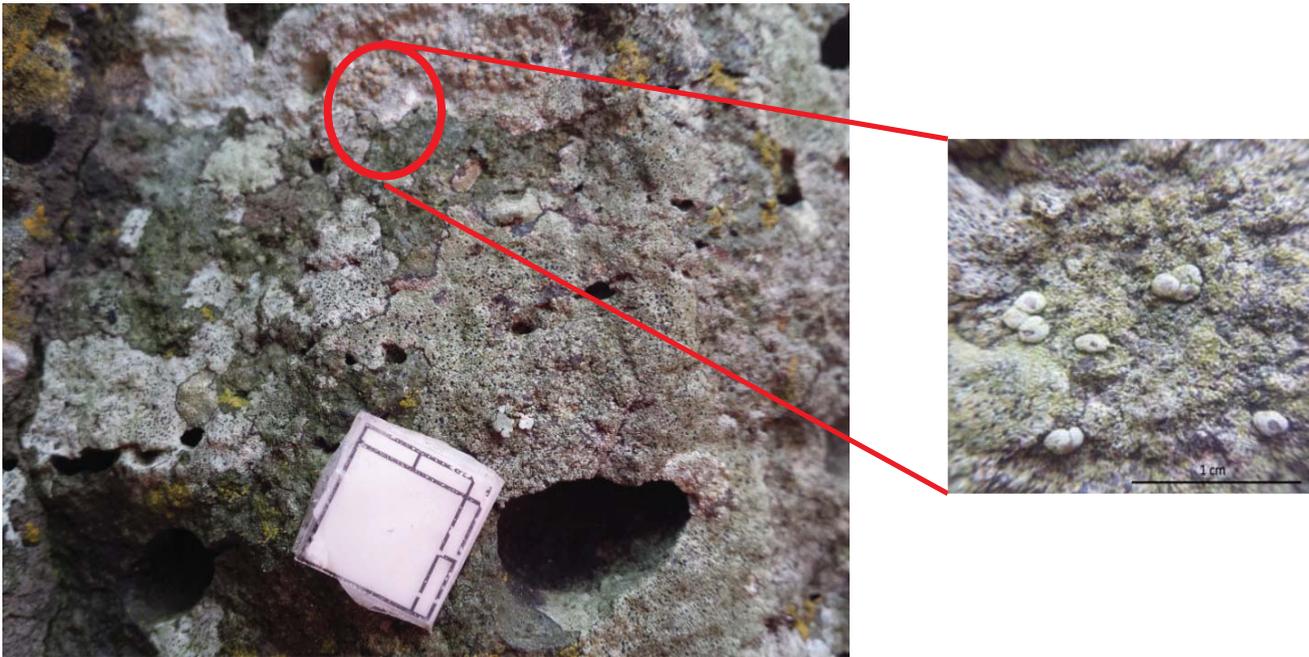


Figura 25. Talo verde pálido a grisáceo, liso y suave en las orillas pero con pústulas de aspecto inflado en el centro las cuales están huecas, dándole al talo una apariencia un tanto rugoso o granulada granulada. Sin apotecios aparentemente.



(LC14) Afín a *Lecania dubitans*



Figura 26. Talo blanco talco con textura polvosa que forma parches irregulares que se asemejan a un rompecabezas, ya que tiene límites bien definidos. Los apotecios son muy pequeños de .2 a.4 mm de diámetro y son muy oscuros. Son planos y están esparcidos por todo el talo de manera irregular.



Imagen de la especie *Lecania dubitans*. Tomado de Brodo, 2001.

Líquenes foliosos (LF)

(LF1) Afín a *Physcia subtilis*

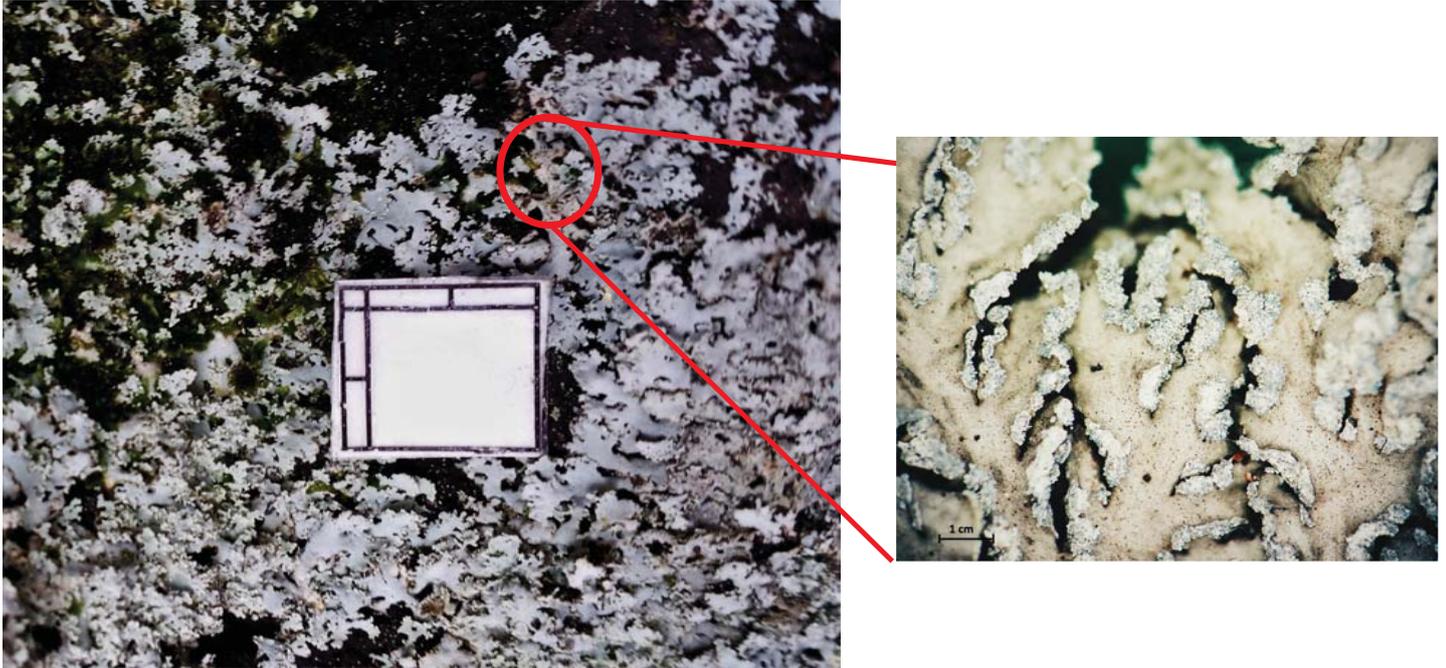


Figura 27. De tamaño pequeño a mediano, verde pálido a grisáceo casi blanco. Lóbulos redondeados que se ramifican, con soredios granulares en los márgenes de éstos. La parte posterior es clara casi blanca con rizinas mas abundantes en el centro y muy escasa en las orillas por lo que está diferencialmente adherido al sustrato.



Imagen de la especie *Physcia subtilis*. Tomado de Brodo, 2001.

(LF2) Afín a *Cetrelia olivetorum*

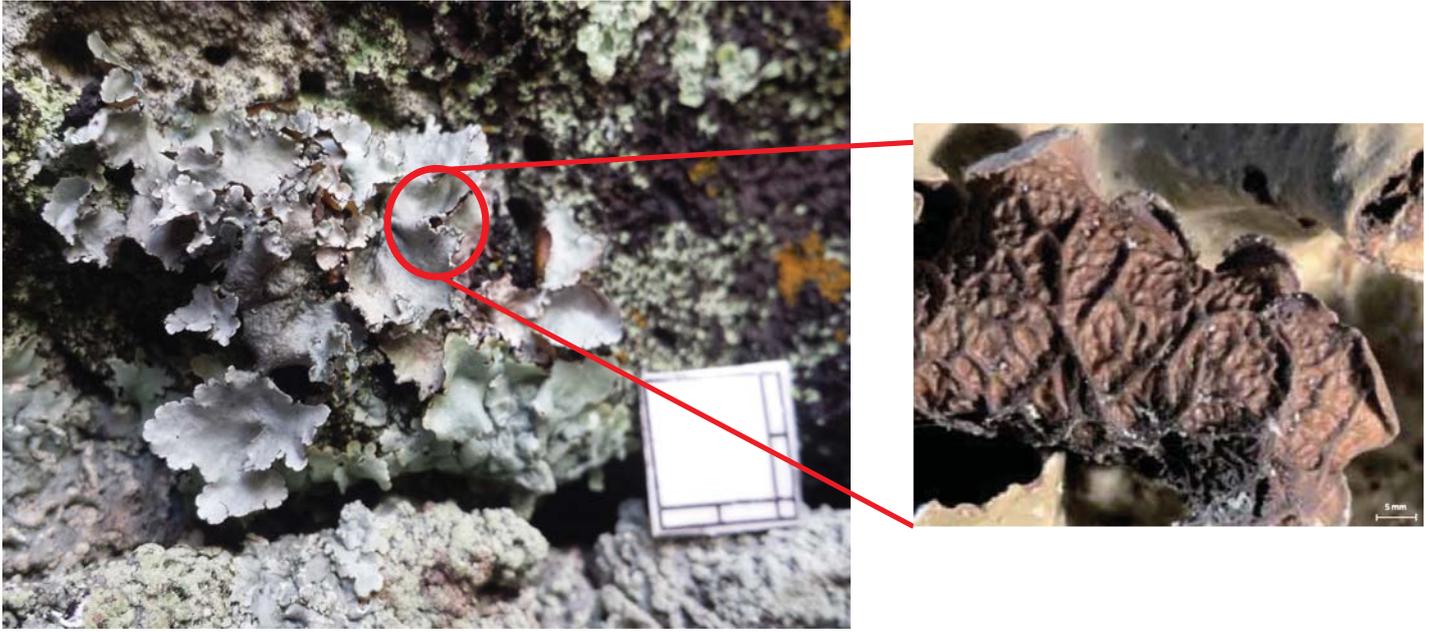


Figura 28. Talo verde pálido-grisáceo con lóbulos anchos (de hasta 2 cm) ondulados en las orillas y márgenes con soralia en las orillas. La cara ventral es café oscura (se aprecia en el acercamiento) con rizinas negras en los márgenes. Sin apotecios visibles.



Imagen de la especie *Cetrelia olivetorum*. Tomado de Brodo, 2001.

(LF3) Afín a *Canoparmelia texana*

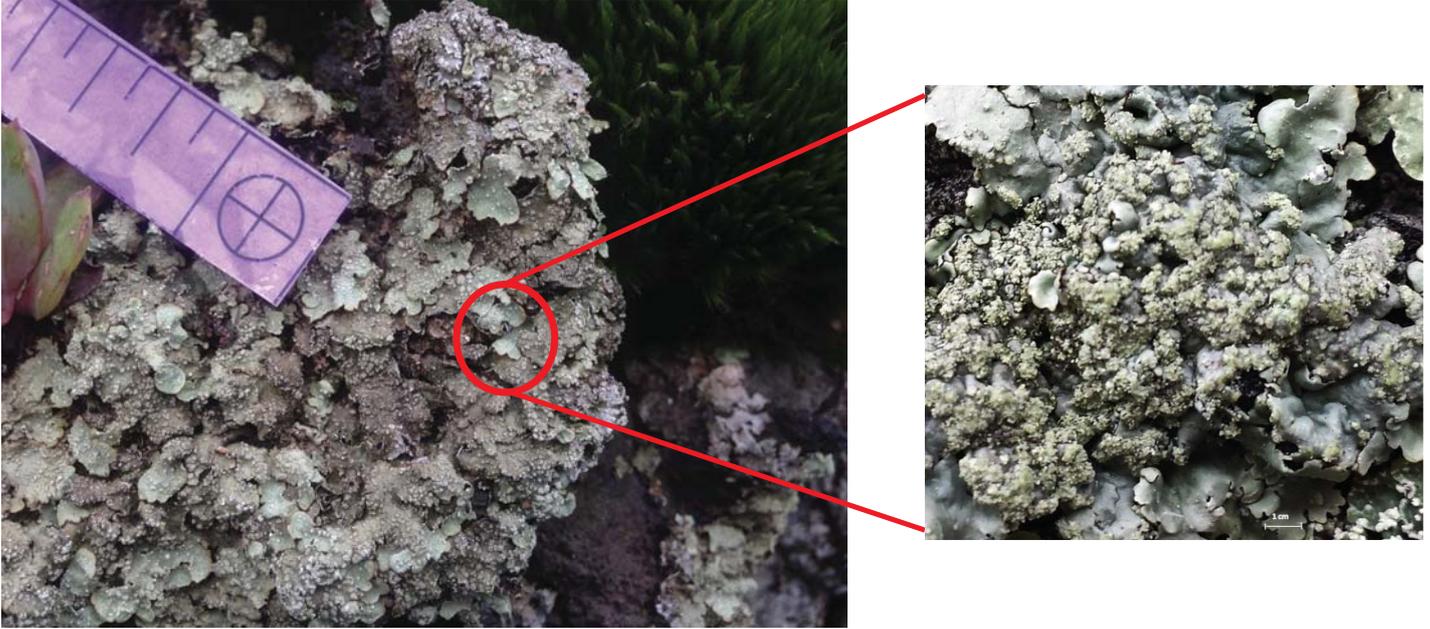


Figura 29. Tamaño mediano, coloración verde pálida a grisácea. Grosor delgado, cercanamente adherida al sustrato, lóbulos redondeados de 5-9 mm de diámetro, sin cilios marginales. La parte posterior café oscuro a negro, excepto por el borde que suele ser más claro, rizinas distribuidas aleatoriamente y sin ramificaciones. Sin apariencia aparente de apotecios.



Imagen de la especie *Canoparmelia texana*. Tomado de Brodo, 2001.

(LF4) Afín a *Parmelia triptophylla*



Figura 30. Lóbulos de 2-6 mm sin cilios, gris azulado pálido, los lóbulos tienen una apariencia digitiforme, mas anchos en el centro y angostos en las orillas. La superficie tiene una red de isidios blancos pequeños, lóbulos encimados con apariencia de arrugas y depresiones, lo que le da al talo una apariencia rugosa. La superficie posterior oscura con rhizinas negras.



(LF5) Afín a *Collema tenax*

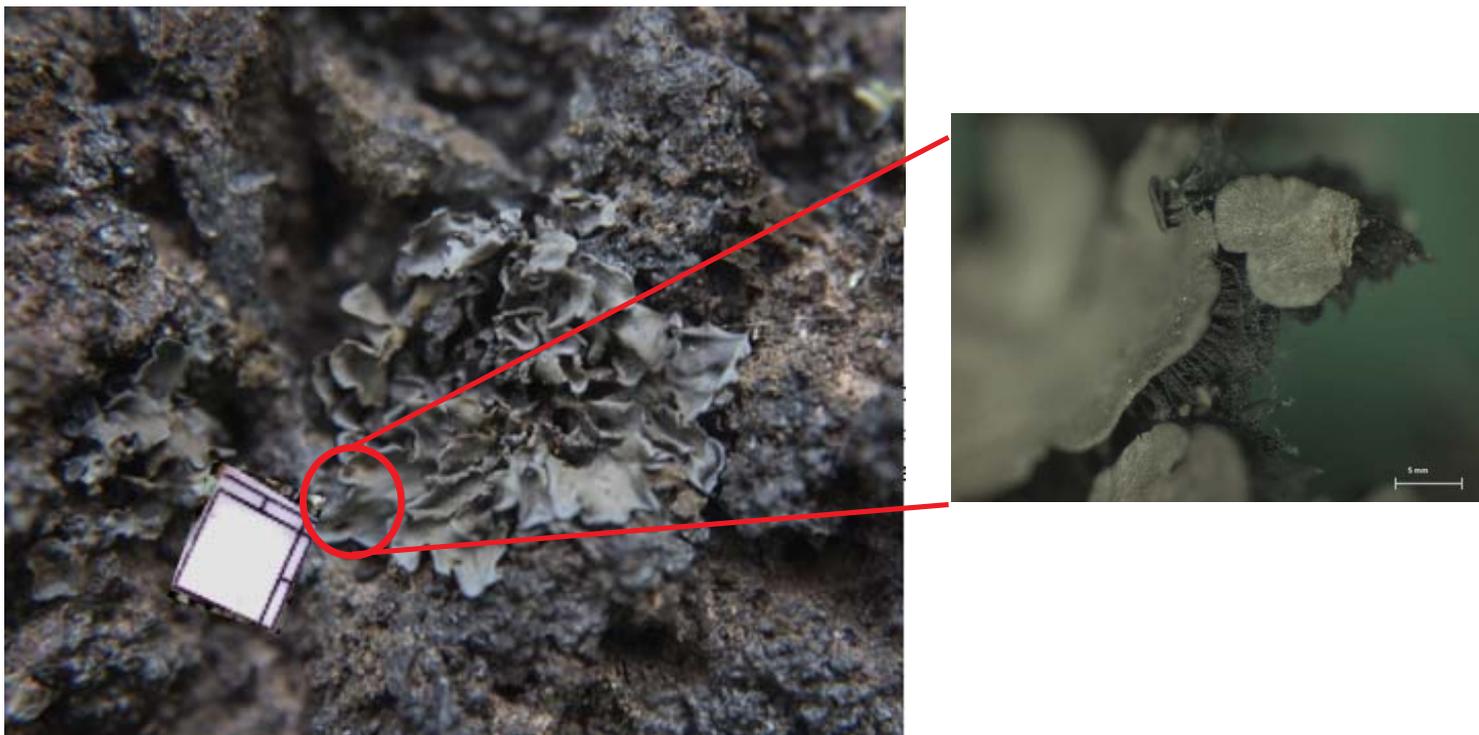


Figura 31. Talo negro y grueso con lóbulos no muy bien definidos ondulados y corrugados de 2-3 cm de ancho y un grosor de 3 mm. Al humedecerse y bajo observación de microscopía se aprecia un color verde grisáceo oscuro. Sin apotecios aparentes y con ricinas abundantes en la parte posterior de color verde más oscuro.



Imagen de la especie *Collema tenax*. Tomado de Brodo, 2001.

(LF6) Afín a *Xanthoparmelia plittii*

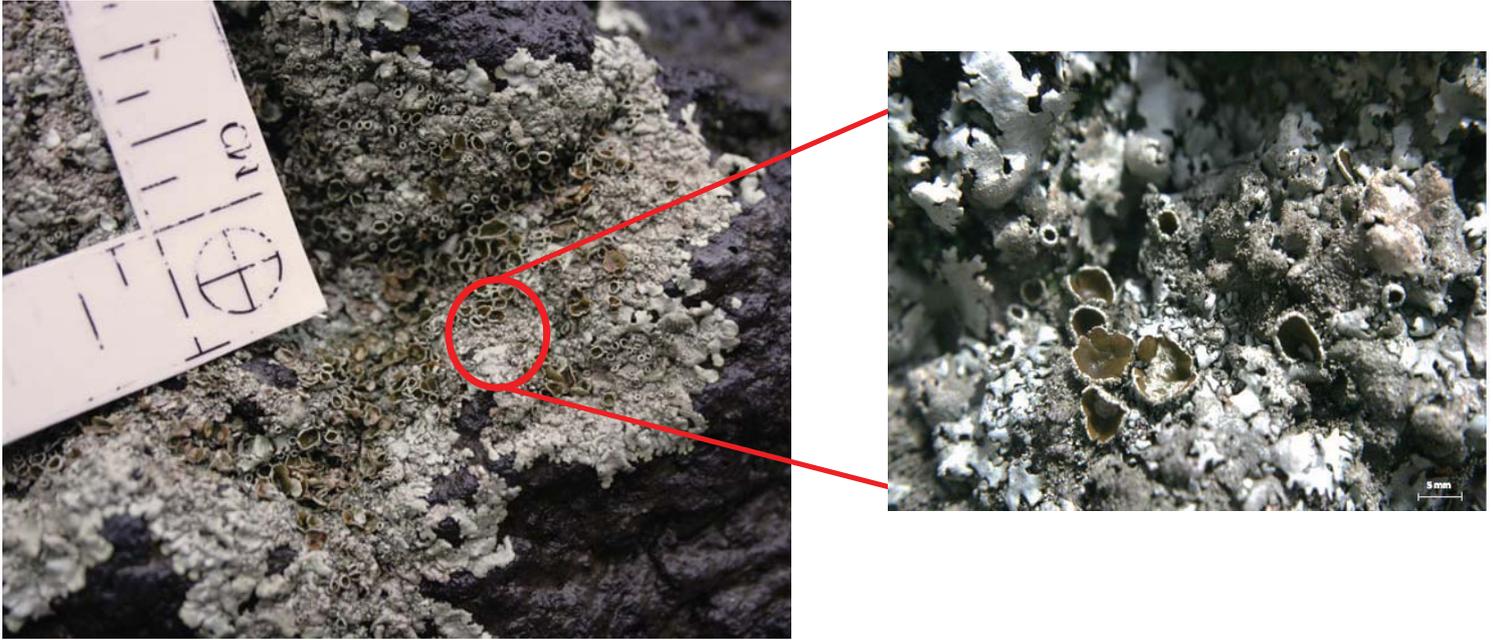


Figura 32. Coloración verdosa a tonos cemento. Talo muy adherido al sustrato rocoso, a menudo formando parches muy grandes (de hasta 12 cm a lo largo) lóbulos redondeados y un poco dentados en los extremos, El diámetro de los lóbulos es de 1.5 a 4 mm con orillas negras en algunos casos. Rizinas pálidas y muy escasas. Los apotecios de 2 a 8 mm de diámetro cde un color más oscuro.



(LF7) Afín a *Flavoparmelia baltimorensis*

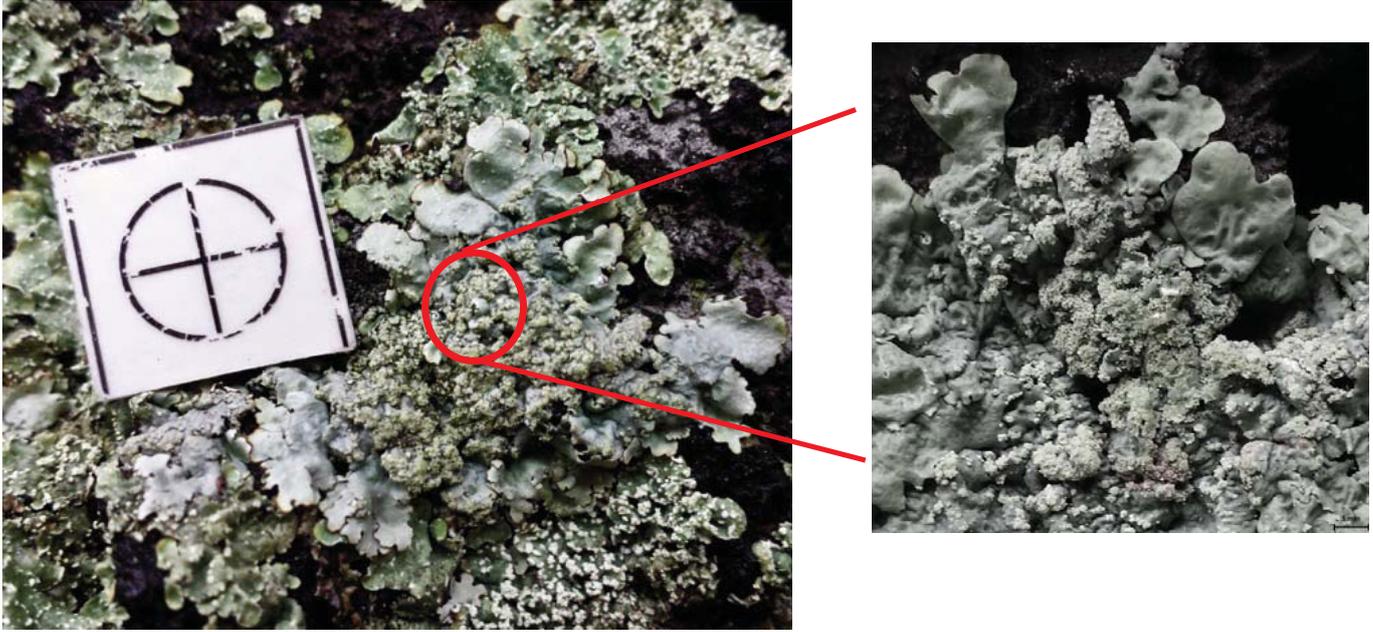


Figura 33. Descripción: Talo redondeado con un centro arrugado que se va alisando en las orillas. Coloración grisácea verdosa con crecimientos en forma de pústulas en la superficie de los lóbulos. Sin presencia aparente de apotecios ni ricinas.



(LF8) Afín a *Flavopunctelia flaventior*

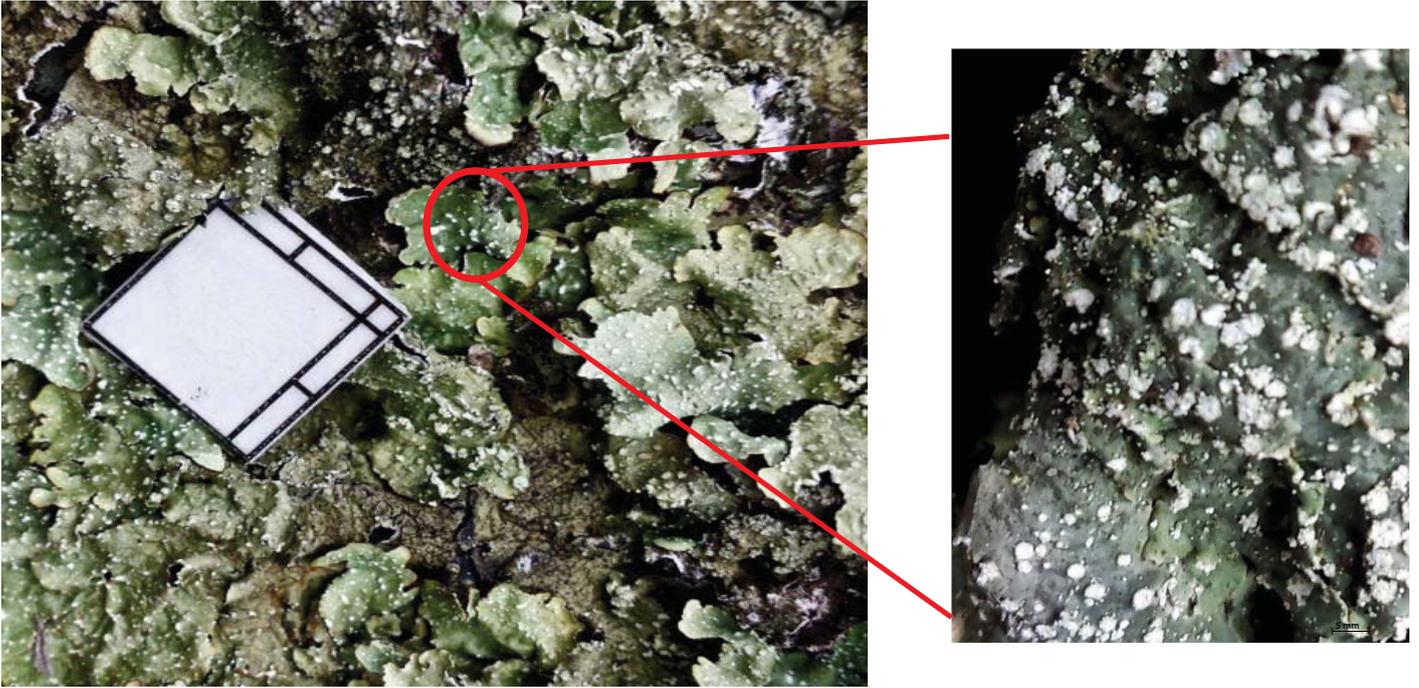


Figura 34. De tamaño mediano, verde claro con lóbulos redondeados de 4 a 8 mm de diámetro. La superficie superior con presencia de soreidos en los márgenes. La parte posterior es oscura. Sin presencia aparente de apotecios ni de isidios y con abundantes soreidos granulares que pueden estar agrupados en el centro o esparcidos por toda la superficie.



Imagen de la especie *Flavopunctelia flaventior*. Tomado de Brodo, 2001.

(LF9) Afin a *Cetrelia chicitae*

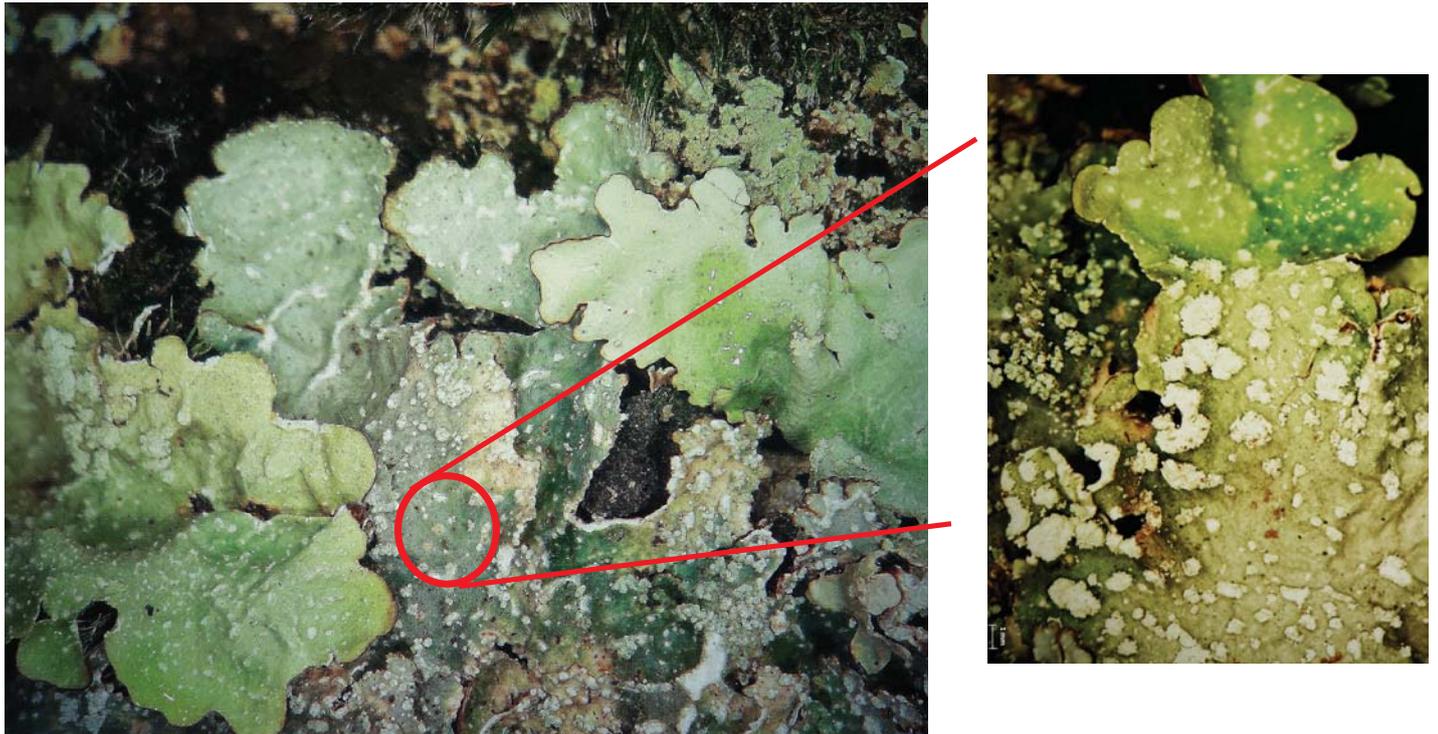


Figura 35. Lóbulos anchos, hasta 1.8 cm de diámetro. Coloración verde pálido con tonos blancos, talo irregular con lóbulos redondeados y ondulados. Con algunos isidios en la superficie. La parte inferior de coloración oscura, café a negra. Sin presencia de apotecios ni ricinas. Con médula color blanco.



BRIOFITAS

Musgos cortos (MC)

(MC1) Afín a *Barbula calycina*



Figura 36. Briofita con una altura de 1-2 mm. Hojas ligeramente dobladas en las orillas, retorcidas cuando están secas pero extendidas y erectas cuando tienen humedad. Superficie verde amarillenta hialina. Sin presencia de cápsula.

(MC2) Afín a *Barbula costesii*



Figura 37. Briofita con una altura de 8 -10 mm del suelo a la superficie. Hojas dispuestas en roseta con el centro de color marrón-rojizo y las puntas verde hialino. Se encuentra establecida en micro oquedades y grietas. Al estar humedecidas las hojas se estiran en forma puntiaguda, mientras que al estar secas se enroscan y adquieren un tono amarillento.

(MC3) Afín a *Bryoceuthospora* sp.

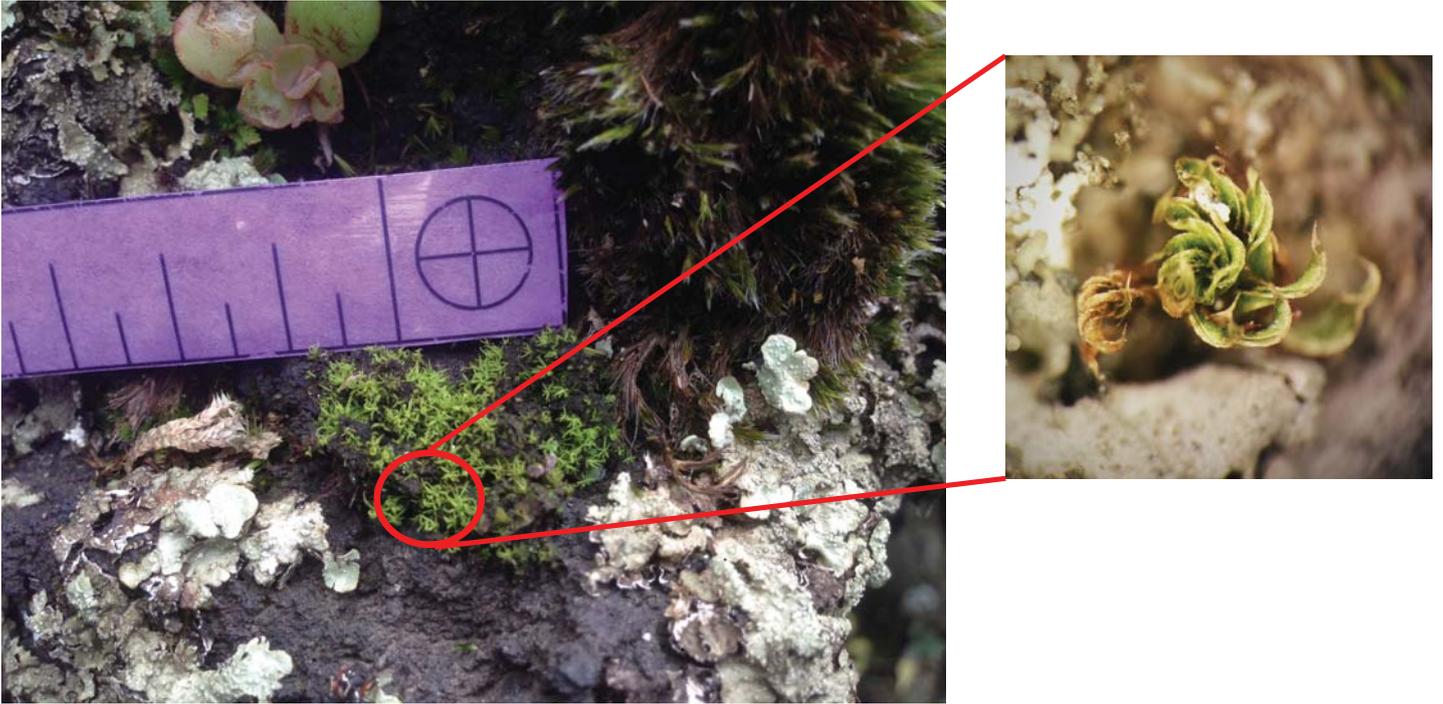


Figura 38. Se encuentra en parches pequeños de hasta 10 cm de cobertura y especialmente en grietas del sustrato rocoso (A). Es una planta pequeña de 2-5 mm de altura. Las hojas son un tono verde pálido; cuando están secas se encuentran enrolladas y al humedecerse se abren en forma de estrella en la punta curvada. Las hojas presentan una terminación en punta amarillenta.

(MC4) Afín a *Polytrichum juniperinum*



Figura 39. Briofita que se encuentra en parques abultados, creciendo una encima de otra. Las hojas tienen una altura de hasta 6 mm al estar humedecidas. Todas parten de un centro en el que son más anchas y se extienden en todas direcciones semejando un asterisco. Su coloración es verde oscuro y terminan en punta.

BRIOFITAS

Musgos Largos (ML)

(ML1) Afín a *Triquetrella papillata*



Figura 41. Se encuentra zonas mas oscuras y húmedas, nunca totalmente expuesta al sol. La altura de la planta es de hasta 2 cm y se puede confundir con una planta vascular. Las hojas son un tono verde brillante y su estructura se asemeja a un pequeño helecho.

(ML2)

Afín a *Campylopus pilifer*



Figura 40. Se encuentra en manchones verde oscuro de 5 cm de altura con hojas gruesas y densamente agrupadas y empacadas. El largo de las hojas es de 5 a 7.5 mm, rectas y duras cuando están húmedas y mas dispersas cuando están secas. Las hojas son angostas y terminan en una punta delgada con terminación de pelo transparente aserrado y puntiagudo.

BRIOFITAS

Hepática (H) Afin a *Riccia* sp.



Figura 42. Crecimiento taloide plano respecto al sustrato sin estructuras foliosas (A). Se distingue claramente la zona dorsal verde brillante con poros marcados (B) y una región ventral incolora. Rizoides blancos en la cara inferior (C). Presencia de cápsula (esporangio) color rojizo-púrpura (D).

Tapete Aterciopelado (TA)



Figura 43. Apariencia del tapete aterciopelado *in situ*. Sitio plano (A), pared (B) y pomontorio (C). Coloración oscura cuando está seco (C) y rojiza al humedecerse (A y B), siempre manteniendo una textura aterciopelada.

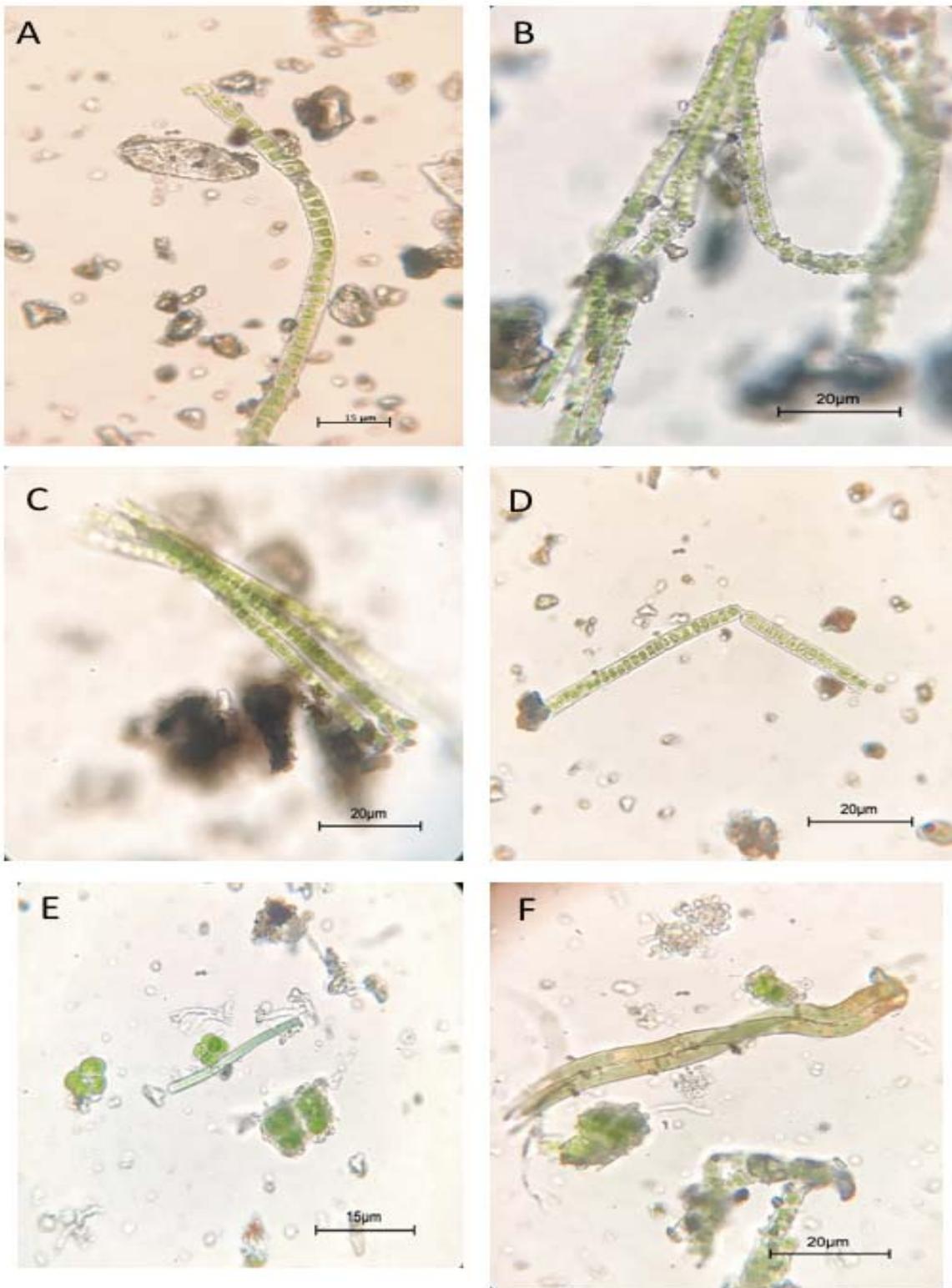


Figura 44. Muestras del tapete aterciopelado en microscopía óptica. Se presenta una foto por sitio de muestreo; Planos (A, B, C y D), Pared 01 y 02 (E y F). Descripción: colonias de cianoprocariontes, en que domina una especie filamentososa afín a *Scytonema sp.* Las células están envueltas en vainas y presentan una coloración verde-azulada. En todas las imágenes se aprecian partículas minerales provenientes de la fragmentación del basalto. Se pueden observar también algunas algas verdes subaéreas dispuestas en grupos de cuatro células envueltas en un gel hialino (E) y en grupos de más células (F).

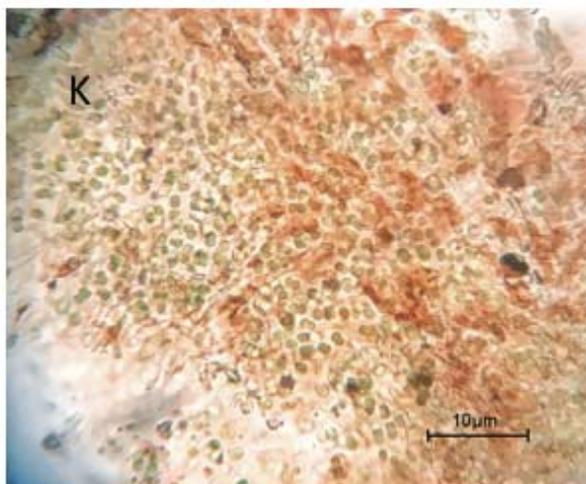
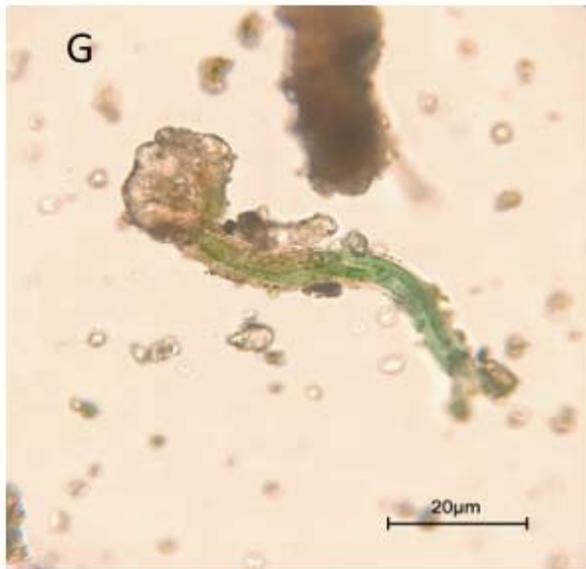


Figura 45. Muestras del tapete aterciopelado en microscopía óptica. Se presenta una foto por sitio de muestreo; Pared 03 y 04 (G y H) y de los cuatro promontorios (I, J, K y L). En todas las imágenes se aprecian partículas minerales provenientes de la fragmentación del basalto. Se observan algas verdes dispuestas en paquetes de dos células envueltas en un gel hialino (I).

Tapete mucilaginoso (TM)

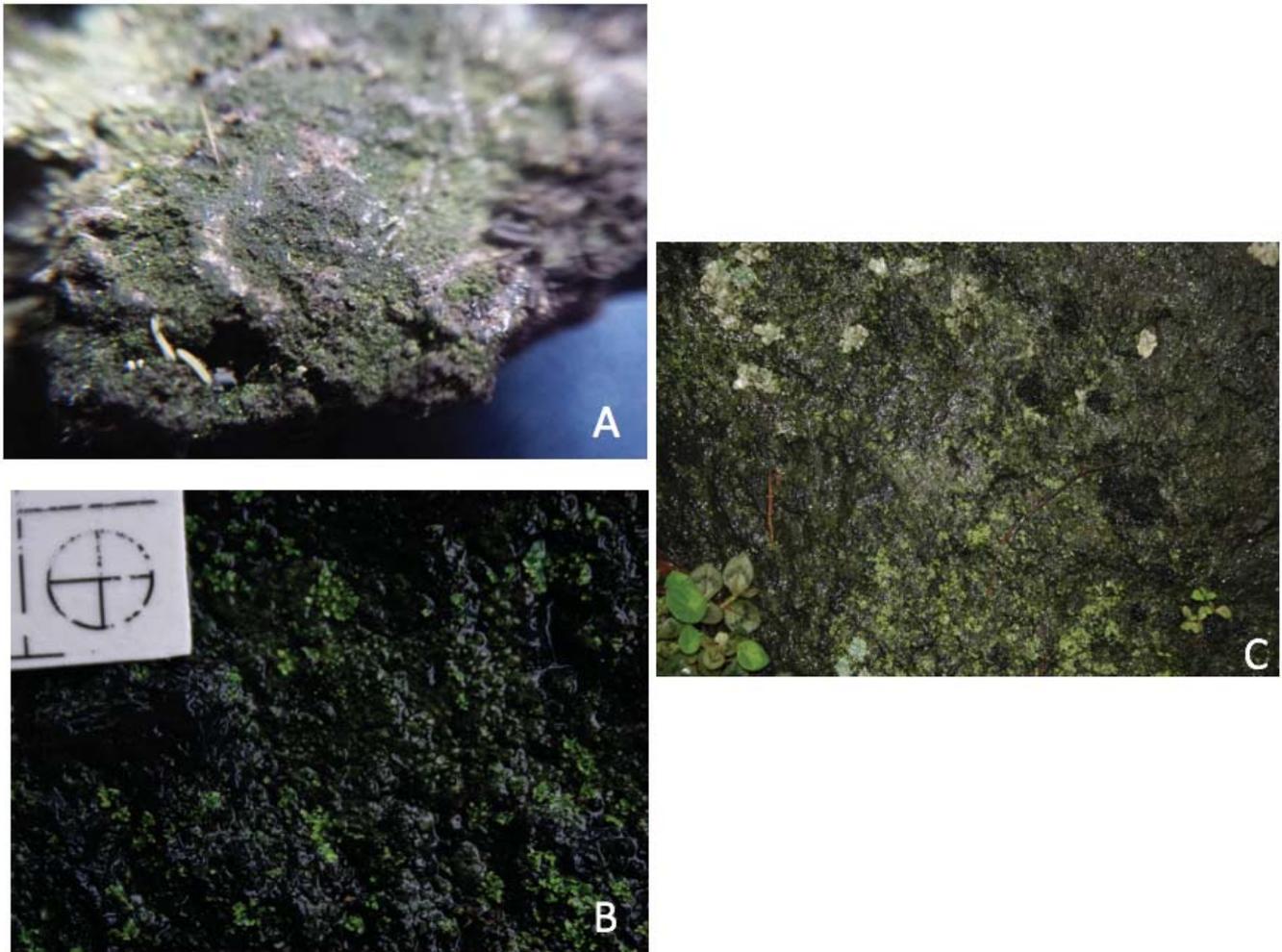


Figura 46. Apariencia del tapete mucilaginoso *in situ*. Sitios planos (A) Paredes (B) y Pomontorios (C) . Coloración pardo- verde oscuro en seco pero brillante al humedecerse, siempre con una textura gelatinosa .

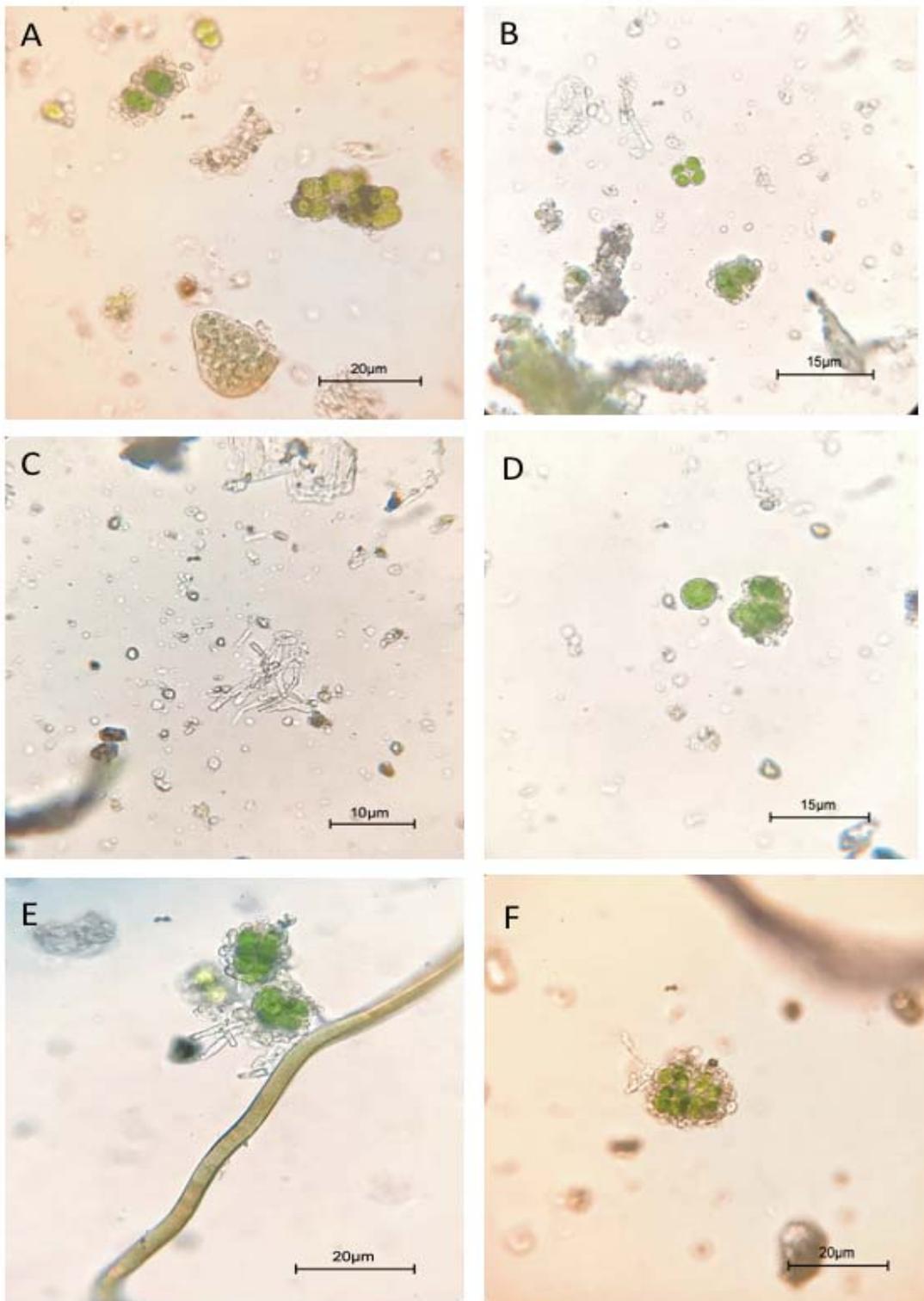


Figura 47. Muestras del tapete mucilaginoso en microscopía óptica. Se presenta una foto por sitio de muestreo; Planos (A, B, C y D), Pared 01 y 02 (E y F). Se observan colonias multispecíficas de algas verdes del grupo de Chlorophytas. Algunas están empaquetadas en grupos de dos, otras en grupos de 8, mientras que otra especie se encuentra en un mucílago que contiene a mas de 12 células (A). Se observan también filamentos de hongos hialinos (C) e individuos de cianoproariontes de la especie que domina en os tapetes atercipelados (E).

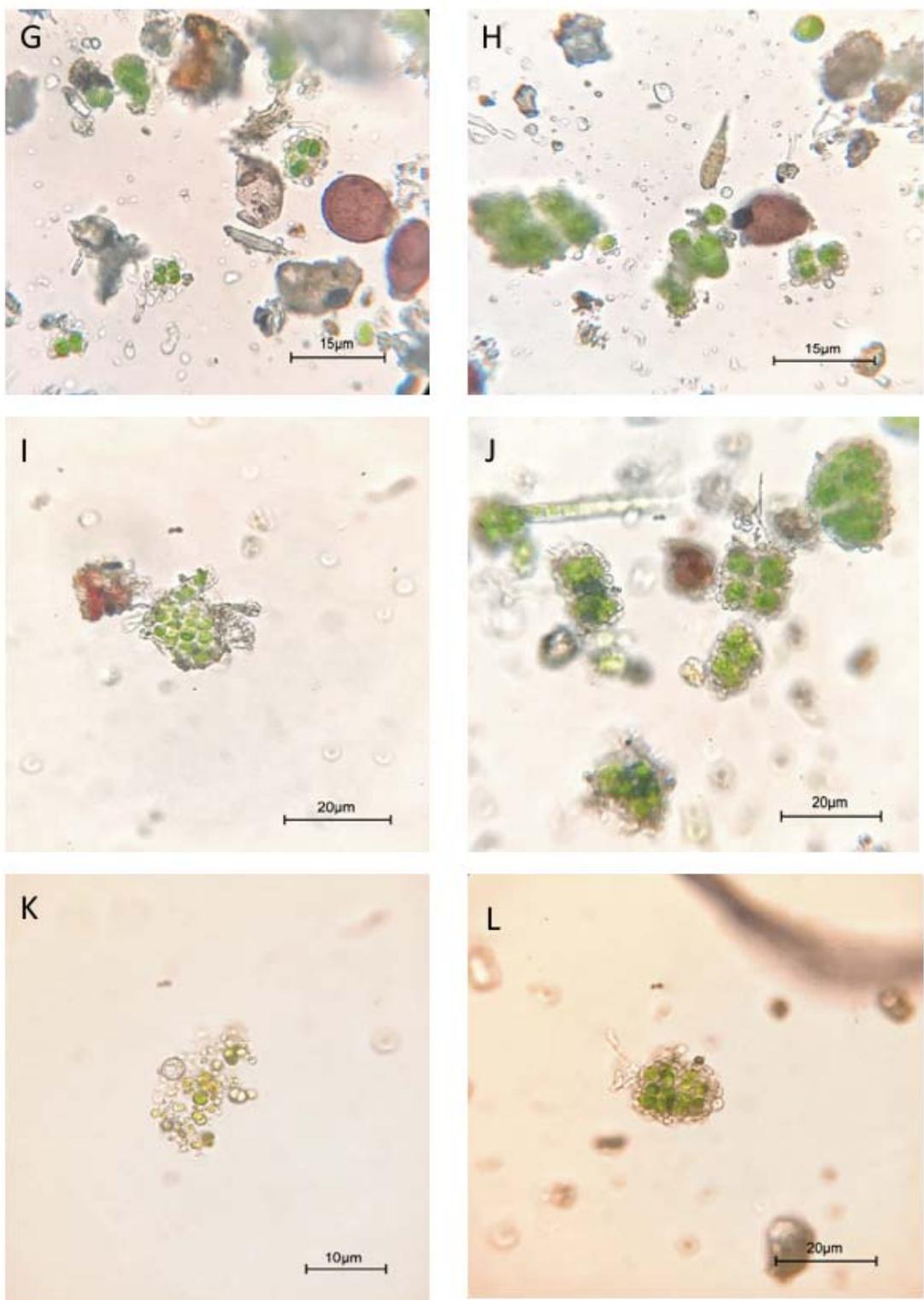


Figura 48. Muestras del tapete mucilaginoso en microscopía óptica. Se presenta una foto por sitio de muestreo; Pared 03 y 04 (G y H) y de los cuatro promontorios (I, J, K y L). Se observan colonias multispecíficas de algas verdes así como esporas de hongos (en color marrón-rojizo) y fragmentos minerales del basalto.

ANEXO II

La costra saxícola presente en un pedregal remanente adoptado y restaurado (Geopedregal) y en la zona de amortiguamiento REPSA A12 (Espacio Escultórico).

RESUMEN

El presente anexo es una descripción de la comunidad establecida en el lecho rocoso de un pedregal remanente (204) en Ciudad Universitaria y del Área de amortiguamiento en la REPSA conocida como Espacio Escultórico (A12). Se realizaron recorridos prospectivos en estas áreas para reconocer los distintos crecimientos biológicos establecidos sobre el sustrato en los diferentes microambientes del pedregal; se realizó un inventario de éstos y se seleccionaron aquellos sitios en donde estuvieran establecidas comunidades complejas, con cierta uniformidad y con bajo porcentaje de roca expuesta, formando cubiertas fotosintéticas donde además, las condiciones ambientales fueran contrastantes entre sí, resultando en la selección de paredes, planos y promontorios. Dentro de estas comunidades se definieron grupos morfológicos basados según la coloración, textura y adherencia a la roca de los organismos y se midió la cobertura de cada uno con el objetivo de determinar diferencias en composición y abundancia de cada grupo en los distintos microambientes.

Se describen 16 morfotipos de cinco grupos morfológicos distintos integrando dichas comunidades saxícolas. La composición de estas comunidades varía según el microambiente muestreado, siendo los líquenes costrosos el grupo dominante en todos los sitios. La pared, seguida por el promontorio, tiene la mayor diversidad de grupos morfológicos. En los tres microambientes, estas cubiertas criptogámicas son de tipo costroso ya que los organismos están en estrecho contacto con el sustrato rocoso haciendo prácticamente imposible su separación y es sobre esta costra donde se llegan a establecer otros organismos no necesariamente formadores de costra.

INTRODUCCIÓN

Las cubiertas criptogámicas son comunidades de organismos fotosintéticos no vasculares, que pueden estar conformadas por diferentes proporciones de cianoprocariontes, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briofitas, y que han sido descritas en una gran variedad de ambientes y sobre diversos sustratos. Esta comunidad de organismos, está distribuida en prácticamente todos los ecosistemas terrestres y los organismos que la integran son de vida larga y resistentes a condiciones adversas, capaces de colonizar lugares inhóspitos para otros organismos o con condiciones ambientales extremas, de manera que generalmente son comunidades pioneras (Elbert *et al.*, 2012).

Las cubiertas criptogámicas incluyen a las comunidades establecidas sobre la superficie o primeros centímetros del suelo o sobre estratos rocosos e incluyen a costras biológicas del suelo y costras saxícolas, así como alfombras de briofitas y líquenes en diversos sustratos (Elbert *et al.*, 2012); también se consideran cubiertas criptogámicas a aquellas desarrollándose sobre superficies vegetales, ya sea en troncos, ramas y hojas de árboles o arbustos. Estas cubiertas criptogámicas muestran una diversidad de formas, colores y grupos de organismos que las conforman. El término proviene de la botánica criptogámica que considera a las especies vegetales que no poseen flores y tienen órganos reproductivos cubiertos o una reproducción no distinguible a simple vista. Este grupo incluye algas marinas y terrestres, musgos, líquenes, hongos y helechos (Elridge, 1993; Elbert *et al.*, 2012).

Esta comunidad es particularmente clave en las primeras etapas serales en procesos de sucesión primaria o secundaria de rocas, lava o arenas, ya que los líquenes y los tapetes de algas son generalmente los colonizadores (Odum y Barret, 2006). Cuando estos organismos pioneros se establecen, secretan sustancias que disuelven los minerales de la roca y permiten su adherencia al sustrato, absorbiendo la humedad. Al mismo tiempo, la roca es el hábitat de pequeños insectos y microorganismos que se alimentan de la materia orgánica y enriquecen el proceso de formación de suelo haciendo posible la invasión de otros organismos, donde posteriormente se podrán establecer plantas vasculares (Madigan *et al.* 2009).

Estas cubiertas fotosintéticas en roca desnuda son el primer aporte de materia orgánica en el sistema, contribuyen a la fijación de N y captura de C. Además, es posible que contribuyan en

el amortiguamiento de la temperatura, la retención e infiltración del agua y germinación de semillas. Estas comunidades son zonas de anidamiento, alimentación y refugio de microfauna. Representan el inicio de las cadenas tróficas, del flujo de materia y energía y los ciclos biogeoquímicos del ecosistema (Castillo-Monroy y Maestre, 2011).

Conocer la estructura de esta comunidad en distintos microambientes del pedregal, además de ser un aporte a los inventarios biológicos del ecosistema, nos permite construir el flujo de materia y energía del ecosistema y podrían estar jugando un papel importante en el proceso de formación del suelo del pedregal. Es importante conocer la composición y estructura de esta comunidad en zonas con cierto grado de perturbación, ya que su presencia puede estar relacionada con algunos servicios ecosistémicos tales como la captura de contaminantes atmosféricos y podrían también contribuir al establecimiento de otras especies vasculares nativas de importancia biológica. Tener un estudio de estas comunidades en estos espacios también ayudará a evaluar estas zonas con respecto a zonas con mayor grado de protección.

GEOPEDREGAL

El pedregal (204) conocido como Geopedregal, es un remanente de 3052 m² del hábitat originario resguardado en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel dentro de Ciudad Universitaria, UNAM (Figura 1).

Pertenece al programa de adopción de pedregales de la Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (SEREPSA) cuyo objetivo es restaurar y conservar pedregales remanentes en el territorio universitario para fomentar una conectividad de paisaje y resguardar la biodiversidad que estos albergan.

En este espacio, protegido por convenio entre el Instituto de Geología y el Instituto de Geografía, funciona como laboratorio vivo para la investigación científica en donde se cuantifican los diversos servicios ecosistémicos que provee el pedregal y sus especies nativas.

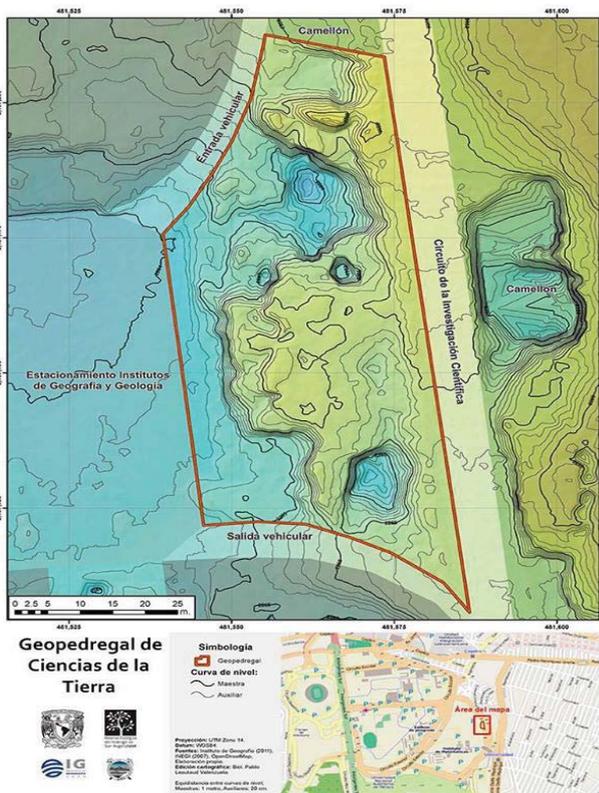


Figura 1. Ubicación del Geopedregal, CU, UNAM. Tomado de Wall, 2017.

Dentro de este pedregal se encuentran todos los microambientes descritos para la REPSA (Castillo-Argüero *et al.*, 2007), con diversas zonas de roca volcánica expuesta en donde están establecidas espaciadamente poblaciones de organismos saxícolas que aprovechan estos nichos ecológicos.

ESPACIO ESCULTÓRICO

Es un área de amortiguamiento dentro de la Zona Núcleo Oriente en la REPSA (Figura 2). Debido a su proximidad con una zona núcleo de la reserva ecológica y la normatividad que lo protege, tiene zonas con mayor grado de conservación, además de extensiones planas que permitió la observación de esta comunidad particularmente en microambientes planos, para tener una referencia de lo que se podría encontrar en una zona restringida.



Figura 2. Mapa de la REPSA. Tomado de ww.repsa.unam.mx.

MÉTODOS

CARACTERIZACIÓN DE MICROAMBIENTES

Se realizaron recorridos en toda el área para identificar aquellos sitios donde estuvieran establecidas comunidades conformadas por varios organismos saxícolas. Una vez seleccionados los microambientes con la presencia de estas comunidades, fueron caracterizados, tomando en cuenta su dimensión, orientación e inclinación, debido a la influencia de estos factores sobre las variables ambientales como la incidencia solar y temperatura. Todos los sitios fueron georreferenciados y marcados para futuras mediciones.

CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD *IN SITU*

Se adaptó el método de cuadrantes para monitoreo de costras biológicas de Belnap (2006) para este ecosistema en particular, cuyo sustrato rocoso le da una particularidad al matorral xerofítico establecido. Los crecimientos fueron humedecidos previo a la caracterización. Se sobrepuso una cuadrícula flexible y resistente al agua sobre el centro de estos crecimientos. Se seleccionaron tres subcuadrantes de 15 x 15 cm y se sobrepuso un acetato cuadriculado en cada uno para delimitar el contorno de cada grupo morfológico presente y obtener la cobertura superficial de cada uno.

RECOLECTA

Se tomó una muestra de cada crecimiento según el grupo morfológico. Los crecimientos de algas fueron raspados con una navaja y almacenados en sobres para su posterior fijación y observación. Los líquenes fueron recolectados con un cincel y martillo para obtener el material lítico donde estaban adheridos sin dañar ninguna estructura. Las briofitas fueron almacenadas también en sobres de papel etiquetados para su secado y posterior observación.

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS

La caracterización de los sitios seleccionados para el estudio de la comunidad presente en ellos se muestra en el cuadro 2. Se detalla la dimensión, orientación e inclinación de los muros rocosos, así como su ubicación geográfica. Los sitios de pared, promontorio y plano 01 se encuentran dentro del Geopedregal, mientras que el sitio plano 02 se encuentra en el Espacio Escultórico.

Cuadro 2. Caracterización de los microambientes de estudio en el muestreo de comunidades saxícolas en el Geopedregal y Espacio Escultórico, UNAM, Ciudad de México (NA= No aplica).

Sitio	Microambiente	Pedregal	Ubicación Geográfica	Altitud (msnm)	Área (m)	Inclinación (°)	Orientación
GPL01	Plano	Geopedregal	N 19° 19' 42.6" O 99° 10' 32.3"	2276	6.84	12°	NA
GPA01	Pared	Geopedregal	N 19° 19' 41.6" O 99° 10' 32.4"	2273	9.4	95°	80° N
GPR01	Promontorio	Geopedregal	N 19° 19' 42.0" O 99° 10' 31.3"	2274	11.88	72°	76° N
EEPL02	Plano	Espacio Escultórico	N 19° 19' 07.00" O 99° 11' 01.41"	2314	16.45	16°	NA

El aspecto de los sitios seleccionados para el estudio de las comunidades saxícolas se muestra en la siguiente figura (3).

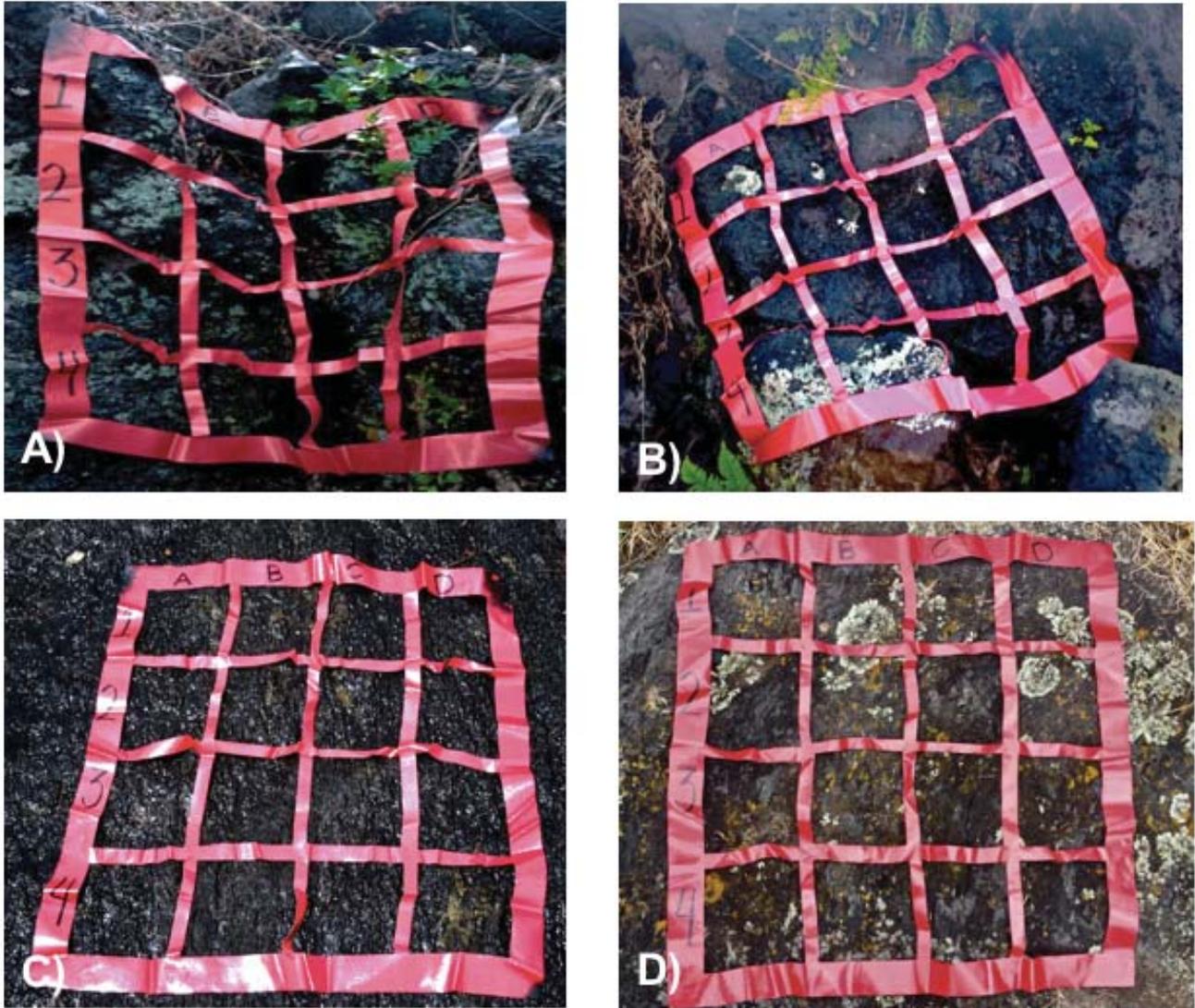


Figura 3. Aspecto de los microambientes en pedregales en áreas de amortiguamiento. Se muestra la sobrexposición de la cuadrícula flexible para la medición de los grupos morfológicos presentes en la comunidad saxícola. a. A) Microambiente de promontorio dentro del Geopedregal. C) Microambiente de pared C) Microambiente plano dentro del Geopedregal. D) Microambiente plano dentro del área de amortiguamiento en el Espacio Escultórico. [Fotografías de Ma. Fernanda Martínez-Báez Téllez].

INVENTARIO DE CRECIMIENTOS BIOLÓGICOS

Se registró un total de 15 crecimientos biológicos distintos, denominados morfotipos, en todo el Geopedregal, y cuatro adicionales en el Espacio Escultórico. Estos organismos pertenecen a comunidades de algas subaéreas y cianoprocariontes, líquenes con crecimiento folioso, costroso y una especie con talo leproso, así como briofitas. Los resultados se muestran en el cuadro 1.

Cuadro 1. Inventario de los crecimientos biológicos establecidos sobre la superficie rocosa en tres diferentes microambientes del Geopedregal y Espacio Escultórico, UNAM. La columna de color fue realizada mediante tablas de color de tejidos vegetales de Munsell; la columna "Afin a" está sujeta a una posterior identificación.

Clave	Grupo funcional	Crecimiento	Color	Microambiente	Afin a	Pedregal
TM01	Algas subaéreas	Mucilaginoso	7.5 GY 8/8	Pared	Chlorophyta	Geopedregal
TM02	Algas subaéreas	Mucilaginoso	5GY ¾	Promontorio	Chlorophyta	Geopedregal
TA01	Cianoprocariontes	Aterciopelado	2.5 N	Pared	<i>Scytonema</i> sp.	Geopedregal
TA02	Cianoprocariontes	Aterciopelado	5GY ¾	Pared/Plano	<i>Scytonema</i> sp.	Geopedregal
HE01	Hepática	Taloide	7.5 GY 8/8	Pared	<i>Riccia</i> sp.	Geopedregal
MC01	Musgo	Corto	5GY 6/10	Pared/Promontorio	<i>Bryum</i> sp.	Geopedregal
ML01	Musgo	Largo	5GY 6/10	Promontorio/Plano	<i>Campylopus pilifer</i>	Geopedregal
LC01	Líquén	Costroso	2.5 G 8/6	Pared	<i>Lepraria</i> sp.	Geopedregal
LC02	Líquén	Costroso	5Y 8/12	Pared	<i>Candelina submexicana</i>	Geopedregal
LC03	Líquén	Costroso	2.5 Y 8/10	Plano	<i>Candelaria concolor</i>	Geopedregal
LF01	Líquén	Folioso	2.5 GY 8/2	Plano/Promontorio/ Pared	<i>Xanthoparmelia</i> sp.	Geopedregal
LF02	Líquén	Folioso	2.5 N	Pared	<i>Umbilicaria cylindrica</i>	Geopedregal
LF03	Líquén	Folioso	2.5 GY 6/2	Promontorio	<i>Canoparmelia</i> sp.	Geopedregal
LF04	Líquén	Folioso	2.5 G 8/2	Promontorio	<i>Flavopunctelia</i> sp.	Geopedregal
LF05	Líquén	Folioso	2.5 YR	Promontorio/Pared	<i>Xanthoparmelia</i> sp.	Geopedregal
LC04	Líquén	Costroso	10 YR 8/14	Plano	<i>Caloplaca</i> sp.	Espacio Escultórico
LC05	Líquén	Costroso	5GY 6/10	Plano	<i>Candelaria</i> sp.	Espacio Escultórico
LC06	Líquén	Costroso	YG 7.5 7/2	Plano	<i>Canoparmelia</i> sp.	Espacio Escultórico
LC07	Líquén	Costroso	10 YR 4/3	Plano	<i>Caloplaca</i> sp.	Espacio Escultórico

La composición por morfotipos de cada microambiente se muestra en las próximas figuras. En la figura 4 se presentan los organismos saxícolas que integran la comunidad establecida sobre sitios planos.

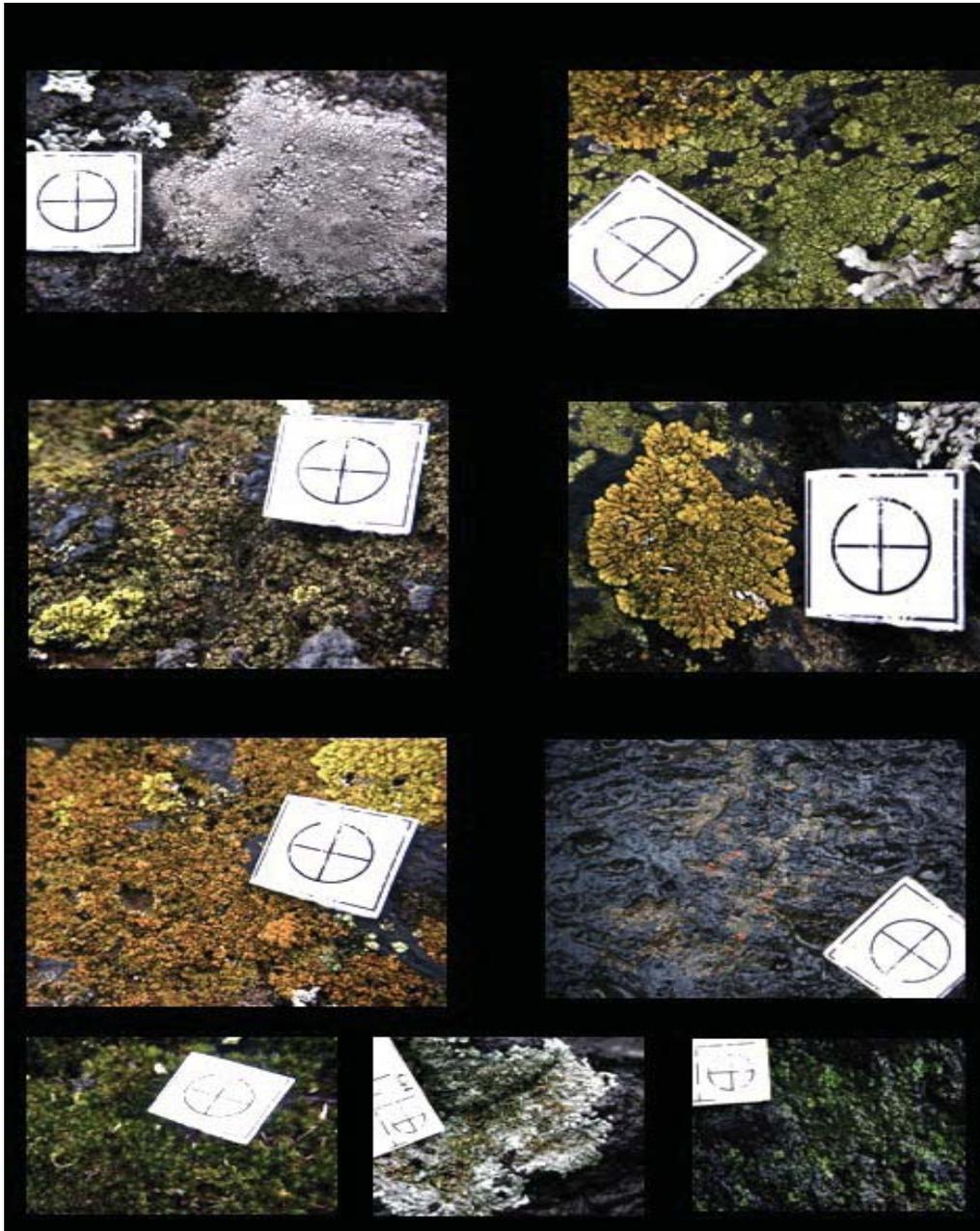


Figura 4. Morfotipos que integran la costra saxícola en el microambiente plano en un pedregal remanente y en una zona de amortiguamiento de la REPSA. Se observan los organismos con las siguientes claves; LC01, LC03, LC04, LC05, LC06, LC07, ML01, LF01 y TA01 [Fotografías de Ma. Fernanda Martínez-Báez Téllez].

En la figura 5 se presentan los organismos saxícola que integran la comunidad establecida sobre microambiente de pared.



Figura 5. Morfotipos que integran la costra saxícola en el microambiente de pared en el Geopedregal, Ciudad Universitaria. Se observan los organismos con las siguientes claves; HE01, ML01,MC01, TA01, TM01, LC01, LF01, LF02, LF03 y LF04 [Fotografías de Ma. Fernanda Martínez-Báez Téllez].

En la figura 6 se detallan los organismos saxícolas que integran la comunidad establecida sobre microambiente de promontorio.

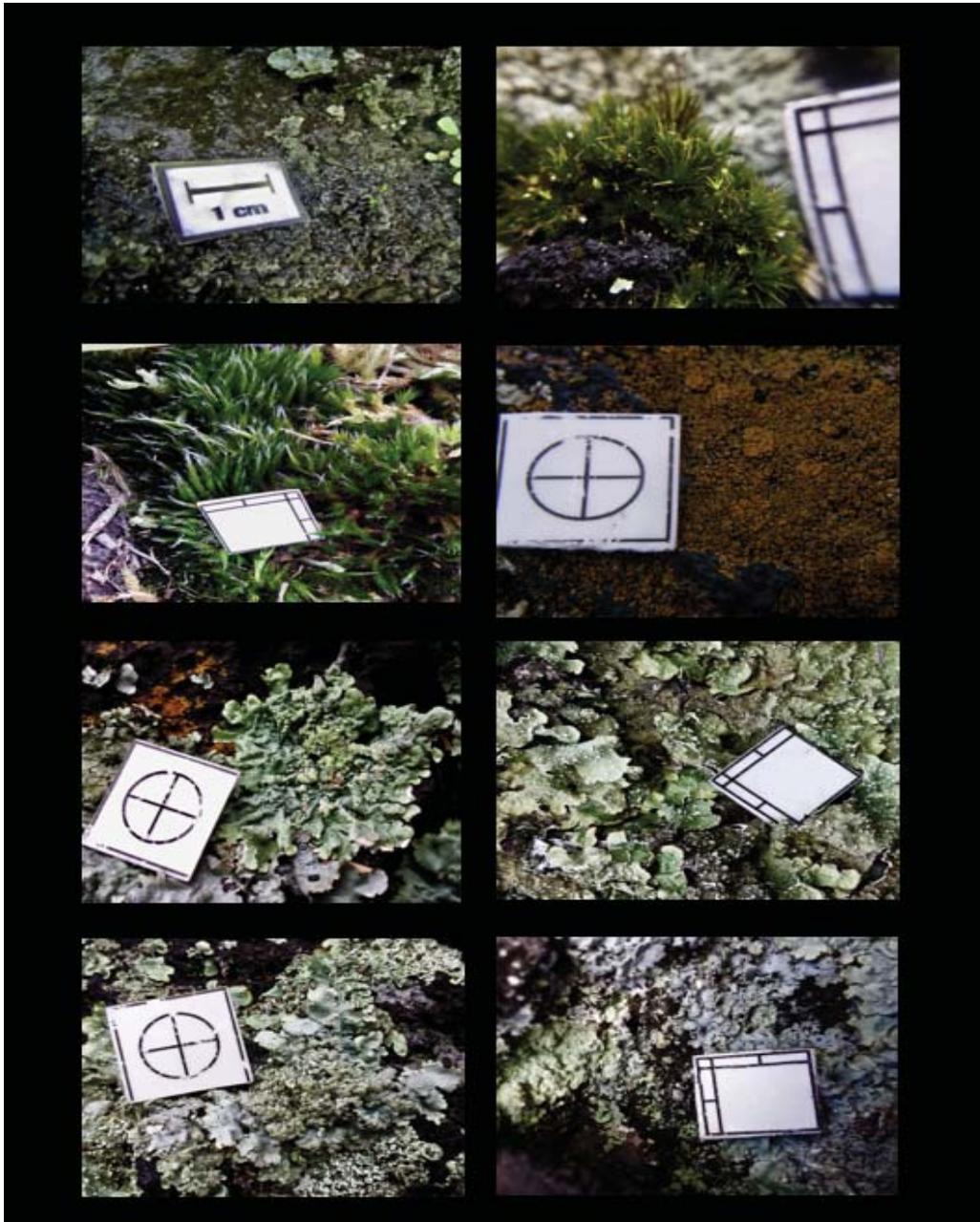


Figura 6. Morfotipos que integran la costra saxícola en el microambiente de promontorio en el Geopedregal, Ciudad Universitaria. Se observan los organismos con las siguientes claves; TM01, MC01, ML01, LC03, LF01, LF02, LF03 y LF04 [Fotografías de Ma. Fernanda Martínez-Báez Téllez].

GRUPOS MORFOLÓGICOS

Los grupos morfológicos que integran a la comunidad saxícola en el Geopedregal y Espacio escultórico se muestran en el cuadro 2.

Cuadro 2. Grupos morfológicos integrando la comunidad saxícola en dos pedregales en áreas de amortiguamiento de la REPSA así como su descripción y una fotografía característica [Fotografías de Ma. Fernanda Martínez-Báez Téllez].

GRUPO MORFOLÓGICO, DESCRIPCIÓN Y TAXA REPRESENTATIVO	FOTOGRAFÍA
<p>Liquenes Costrosos</p> <p>Crecimiento fuertemente adherido al sustrato. Ricinas incrustadas en la superficie rocosa (afin a <i>Lepraria</i> sp.).</p>	
<p>Liquenes foliosos</p> <p>Parcialmente adherida al sustrato con talo semejante a pequeñas hojas. Tiende a ser plano con respecto al suelo, aunque presenta cierta textura en la superficie (afin a <i>Xanthoparmelia</i> sp.).</p>	
<p>Musgos cortos</p> <p>Musgos < a 10 mm en altura. Su crecimiento se da principalmente sobre las rocas, debajo de otros organismos (afin a <i>Braunia</i> sp.).</p>	
<p>Musgos altos</p> <p>Musgos > a 10 mm</p> <p>(afin a <i>Campylopus pilifer</i>).</p>	
<p>Hepáticas</p> <p>Crecimiento plano y angosto con ramificaciones sobre el lecho rocoso</p> <p>(afin a <i>Riccia</i> sp.).</p>	
<p>Tapete aterciopelado</p> <p>(Células filamentosas)</p> <p>Coloración marrón a negruzcas, mayormente visibles al humedecerse. Colonias multiespecíficas de cianoprocariontes filamentosas (afin a <i>Scytonema</i> sp.).</p>	
<p>Tapete mucilaginoso</p> <p>(Células cocoides)</p> <p>Coloración verde brillante a pardo. Colonias multiespecíficas de microalgas subaéreas (algas afin a <i>Chlorophytas</i>).</p>	

Cada grupo morfológico está integrado por uno o más morfotipos distintos, los cuales pueden corresponder a distintas especies una vez que se realice una futura identificación. El número de morfotipos integrando cada grupo morfológico se muestra en el cuadro 3

Cuadro 3. Número de morfotipos integrando cada grupo morfológico en la comunidad saxícola del Geopedregal o Espacio Escultórico, UNAM.

<i>Grupo morfológico</i>	Hepática	Musgos cortos	Musgos largos	Tapete aterciopelado	Tapete mucilaginoso	Líquenes costrosos	Líquenes foliosos
Número de morfotipos	1	2	1	1	1	10	4

La cobertura total de cada grupo morfológico en los distintos microambientes se detalla en el cuadro 4.

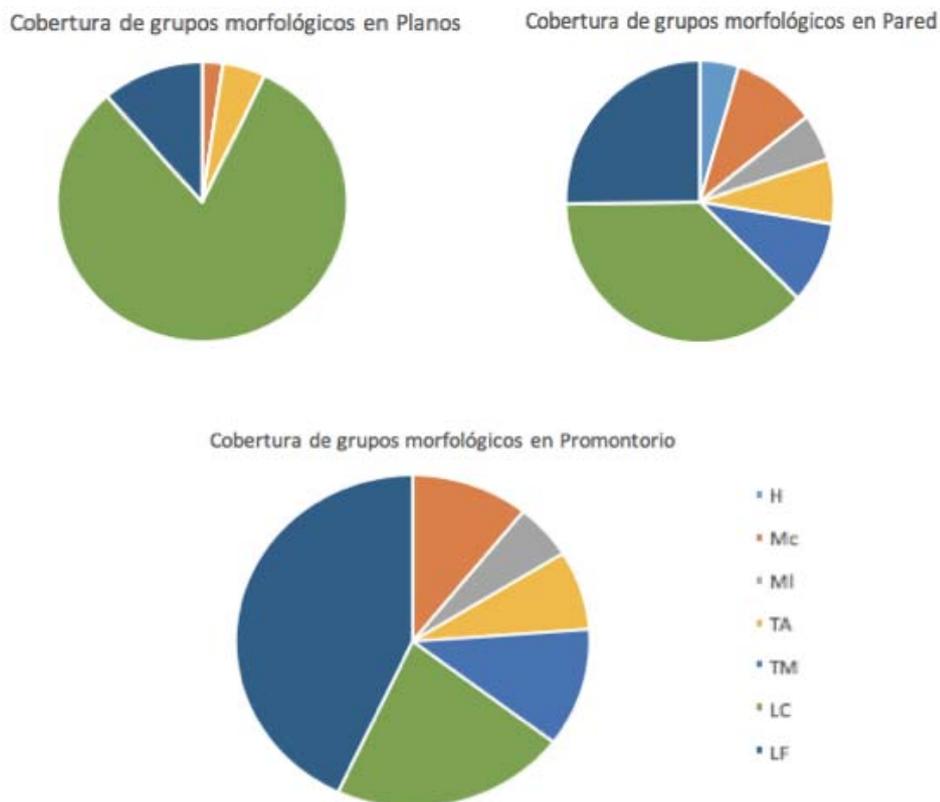
Cuadro 4. Cobertura (cm) de cada grupo morfológico en el microambiente plano, de pared y promontorio dentro del Geopedregal y Espacio escultórico., UNAM

Microambiente	PLANOS	PAREDES	PROMONTORIOS
Grupo morfológico	Cobertura	Cobertura	Cobertura
Hepática	0	45	0
Musgo corto	25	95	70
Musgo largo	0	52	35
Tapete aterciopelado	50	70	50
Tapete mucilaginoso	0	90	75
Liquen costroso	860	360	140
Liquen folioso	120	240	280

COBERTURA DE GRUPOS MORFOLÓGICOS POR MICROAMBIENTE

La cobertura de cada grupo morfológico presente en las comunidades descritas dentro del Geopedregal y Espacio Escultórico se reporta para cada microambiente seleccionado.

Figura 7. Cobertura de grupos morfológicos en la costra saxícola establecida en tres microambientes dentro del Geopedregal y Espacio Escultórico, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, UNAM. Se muestran las diferencias entre los microambientes planos, promontorios y paredes.



El grupo con mayor cobertura en los microambientes planos es el de líquenes costrosos, mientras que la menor cobertura la presenta el grupo de musgos cortos. En este microambiente están ausentes los grupos: musgos largos, hepáticas y tapete mucilaginoso.

En paredes, el grupo con mayor cobertura es el de líquenes costrosos, seguido de líquenes foliosos, mientras que la menor cobertura corresponde a las hepáticas. En este microambiente están presentes todos los grupos morfológicos.

En los promontorios la mayor cobertura registrada son los líquenes foliosos, seguido de líquenes costrosos, mientras que la menor cobertura corresponde al grupo de musgos largos. En este microambiente están presentes todos los grupos morfológicos excepto las hepáticas.

CONCLUSIONES

Las cubiertas criptogámicas descritas, se pueden considerar del tipo de costras saxícolas. La mayor parte de la cobertura está compuesta por organismos formadores de costra, y si bien, no todos los organismos por las que están conformadas sean de tipo costroso, están unidos a aquellos que sí, formando una cubierta uniforme, indivisible en sus partes y estratificada. Además, el hecho de que la principal cobertura sea por parte de organismos costrosos y que los demás grupos que forman parte de estas comunidades están anclados o adheridos a la superficie rocosa o sobre los organismos formadores de costras, resulta en una comunidad en estrecho contacto con la superficie rocosa, haciendo prácticamente imposible la separación de los organismos del sustrato.

En todas las comunidades la capa más próxima a la roca está compuesta por un mosaico de líquenes con crecimiento costroso y/o una biopelícula de algas desarrollándose incluso endolíticamente; y es sobre estas capas que se desarrollan otros organismos como los líquenes folioso y las briofitas. En las zonas donde están ancladas las briofitas, el grosor del tapete es mayor y hay incluso una incipiente capa formada por partículas del suelo debajo de éstas.

La composición de estos tapetes criptogámicos varía según el microambiente, en todos los microambientes los líquenes costrosos tienen gran cobertura respecto a los otros grupos, siendo los más extendidos en sitios planos y paredes y los segundos más extensivos en promontorio. En el sitio plano, tienen la mayor cobertura y dominancia, ya que sólo está presente

una especie de líquen folioso y un musgo corto, mientras que en paredes y promontorios también están presentes otros grupos morfológicos de manera más equitativa. La diversidad de líquenes costrosos es mayor en sitios planos, probablemente por la gran resistencia que presentan estos organismos a condiciones ambientales extremas, y en los microambientes con más acumulación de agua y periodos de sombra durante el día se pueden desarrollar otros organismos.

LITERATURA CITADA

- Belnap, J. (2006). The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Process*. 20: 3159–3178.
- Castillo Monroy, A. y Maestre, F.T. (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 pp.
- Eldridge, D.J. (1993) Cryptogams, vascular plants, and soil hydrological relations: some preliminary results from the semiarid woodlands of eastern Australia. *Great Basin Nat.* 53: 48-58.
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andrae, M. O., Poschl, U. (2012) Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience* 5: 459-462.
- Odum, E. P. y Barret, G.W. (2006). *Fundamentos de Ecología*. 2da edición, Editorial Interamericana, México.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M. y Parker, J. B. (2009). *Biología de los microorganismos*. 12ª edición. Prentice-Hall, Madrid 1160 pp.