

Las comunidades criptógamas como potenciales indicadores de recuperación post-fuego en el pedemonte

CECILIA ZABALA^{1,✉}; JULIETA ARANIBAR^{2,3} & DANIELA RODRÍGUEZ^{1,4}

¹Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. ²Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CONICET - CCT, Mendoza, Argentina. ³Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. ⁴Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA) - CONICET, Mendoza, Argentina.

RESUMEN. Entre los disturbios que afectan los ecosistemas terrestres, el fuego es uno de los más importantes en la ecorregión del Monte. En el pedemonte, los incendios generan cambios en la composición de la vegetación y la fisonomía del paisaje, pero aún se desconocen los efectos del fuego en las criptógamas. Estas comprenden las costras biológicas del suelo (CBS), líquenes cortícolas, saxícolas y musgos. Estas comunidades son cruciales en ecosistemas degradados y en zonas áridas al cumplir funciones clave como fijar nitrógeno y estabilizar el suelo. Además, algunos de los organismos que las componen son de desarrollo lento y sensibles a disturbios, lo que los hace potenciales indicadores de disturbio o recuperación. En este trabajo evaluamos la cobertura y la frecuencia de tipos funcionales de criptógamas, y los factores ambientales que favorecen su desarrollo, para así identificar potenciales indicadores de recuperación post-fuego. Encontramos que la abundancia de líquenes saxícolas y cortícolas, la cobertura de CBS y las CBS dominadas por cianobacterias variaron según del tiempo de recuperación post-fuego. Su abundancia también resultó afectada por la cobertura de plantas vasculares, mantillo, rocas y de montículos de animales. Estas variaciones pueden utilizarse como indicios del éxito de estrategias de restauración ecológica pasiva. Los líquenes cortícolas y saxícolas pueden ser buenos indicadores de recuperación post-fuego, ya que solo están presentes en sitios con +40 años desde el último incendio y mostraron una mayor respuesta que las plantas vasculares. Las CBS dominadas por cianobacterias, —más abundantes en sitios con fuegos recientes— serían buenas indicadoras de procesos recientes de recuperación del suelo. La amplia distribución de CBS dominadas por musgos, y el desarrollo de cianobacterias en lugares recientemente disturbados resaltan la potencialidad de estos dos grupos de organismos para restaurar de forma activa ecosistemas áridos degradados por incendios.

[Palabras claves: fuego, costras biológicas del suelo, musgos, líquenes cortícolas y saxícolas]

ABSTRACT. *Cryptogam communities as potential indicators of post-fire recovery in the piedmont.* Among the disturbances affecting terrestrial ecosystems, fire is one of the most important in the Monte ecoregion of Argentina. In the foothills, recurrent fires generate changes in the composition of the vegetation and the physiognomy of the landscape, without knowledge of the effects of fire on cryptogams. Cryptogams include biological soil crusts (BSC), corticolous and saxicolous lichens, and mosses. These communities are crucial in degraded ecosystems and in arid zones by fixing nitrogen and stabilizing the soil. Furthermore, some of the organisms of BSC develop quite slowly and are sensitive to disturbances, which makes them potentially useful as indicators of disturbance or recovery. In this work, we evaluate the cover and frequency of functional types of cryptogams, as well as the environmental factors that favor their development in sites with different fire histories, in order to identify potential indicators of post-fire recovery. We found that saxicolous and corticolous lichen frequency, BSC cover and cyanobacterial-dominated BSC frequency varied as a function of post-fire recovery time. Their cover and frequency were also affected by the cover of vascular plants, bare soil, rocks and mounds generated by animals. These variations in abundance can be used as indicators of the success of passive ecological restoration strategies. Corticolous and saxicolous lichens may function as indicators of post-fire recovery as they are only present on sites with +40 years since the latest fire and showed a greater response than vascular plants. On the other hand, CBS dominated by cyanobacteria —being more abundant in sites with recent fires— would be good indicators of more recent soil recovery processes. The wide distribution of BSC dominated by mosses, and the development of cyanobacteria in recently disturbed places, highlight the potential of these two groups of organisms to actively and more quickly restore arid ecosystems degraded by fires.

[Keywords: biological soil crusts, mosses, recovery, epiphytic lichens]

INTRODUCCIÓN

El fuego es un disturbio que afecta a la mayoría de los ecosistemas terrestres del planeta (Fernández et al. 2017). La ocurrencia de incendios depende de factores climáticos (i.e., precipitación, humedad ambiente y del suelo, temperatura, velocidad del viento) (Flannigan and Harrington 1988), de factores endógenos propios del ecosistema (e.g., cantidad y combustibilidad del material, tipo de estructura y composición de la comunidad) (White 1979; Perry 2008; González et al. 2014) y de la susceptibilidad natural o adaptación de la vegetación a la ignición, en especial durante las sequías (Cesca et al. 2014). Luego de un incendio, la vegetación de la ecorregión del Monte, en general, responde a través de un incremento de la cobertura de pastos junto a la disminución o eliminación de especies arbustivas, simplificando así la estructura del ecosistema y aumentando la superficie con espacios abiertos (Martínez Carretero 1995). El suelo también se ve afectado, ya que se modifica la estabilidad de los agregados, el reservorio de nutrientes, la porosidad, los procesos de remoción, transporte y sedimentación de partículas (Mataix-Solera and Cerdà 2009; McLauchlan et al. 2020), así como la germinación de semillas, los microorganismos y las criptógamas que lo habitan.

Se pueden describir como criptógamas a los líquenes, musgos, hepáticas y cianobacterias de las costras biológicas del suelo (CBS), tanto como a los líquenes saxícolas (se desarrollan sobre las rocas) y cortícolas (se desarrollan sobre tallos o ramas de árboles y arbustos) y a los musgos del mantillo (Elbert et al. 2012). Las CBS son importantes en ecosistemas degradados y, en particular, en las zonas áridas (Belnap and Lange 2003), ya que tienen funciones clave como fijar nitrógeno, estabilizar el suelo y colonizar terrenos desnudos, superficies de roca y áreas quemadas (Elbert et al. 2012). Algunos líquenes, cianobacterias y musgos son los primeros colonizadores en la sucesión primaria terrestre y, por lo tanto, también resultan importantes después de un disturbio en la sucesión secundaria (Bowker 2007). Algunos tienen efectos facilitadores hacia otros organismos, lo cual mejora la probabilidad de colonización o facilita la germinación de semillas y el establecimiento y la supervivencia de plántulas (Bowker 2007). Por otro lado, los organismos de las CBS tienen distinto grado de sensibilidad a los disturbios, modificando su abundancia o composición

según el tipo y la intensidad del disturbio, haciéndolos potencialmente útiles como indicadores ecológicos (Johansen and Clair 1986). En particular, la composición específica y funcional de líquenes cortícolas en las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) respondió a la historia de incendios, indicando bosques poco disturbados o con una alta frecuencia o intensidad de fuegos, según el número y tipo de especies presentes (Rodríguez et al. 2009).

A pesar de que el fuego no es el factor antrópico de mayor incidencia de las ecorregiones áridas de la Argentina (Nanni et al. 2020), este disturbio toma gran relevancia en la ecorregión del Monte (Villagra et al. 2009). La velocidad de restauración de los procesos ecológicos es en particular lenta, y a menudo fracasa debido a las condiciones ambientales extremas. Los líquenes pueden ser muy vulnerables a disturbios como el fuego y el pisoteo (Hawkes and Flechtner 2002), que pueden disminuir la cobertura y modificar su composición y diversidad específica y funcional (Belnap and Lange 2003). Este cambio estructural modifica también las funciones ecosistémicas que ellas desempeñan, como la retención de humedad y de suelo. Por el contrario, el fuego también puede aumentar el desarrollo de las CBS en el desierto de la Gran Cuenca (EE.UU.) al aumentar los nutrientes disponibles después del fuego, junto con una mayor disponibilidad de luz en la superficie del suelo y la consecuente disminución de la cobertura de vasculares (Johansen 2001).

En la provincia de Mendoza, los incendios ocurren mayoritariamente en el sur (San Rafael y General Alvear) y en las zonas periurbanas del pedemonte y la precordillera norte (Martínez Carretero 1995). La Reserva Natural Villavicencio, ubicada en el pedemonte de Mendoza, es una de las zonas con alto riesgo de incendio. En ella, los incendios que ocurrieron a lo largo del tiempo cambiaron la composición de la vegetación y la fisonomía del paisaje original, principalmente en el área que ocupa la ecorregión del Monte (Dalmasso et al. 1999). Existe información detallada sobre los efectos de los incendios en la vegetación (Dalmasso et al. 1999; Zivkovi et al. 2013), pero se desconocen los efectos en las CBS en otros líquenes y musgos, y su rol en la dinámica de recuperación del sistema. Por ello, nuestro objetivo es analizar la potencialidad de musgos, líquenes, hepáticas y cianobacterias para ser utilizados como indicadores de recuperación post-fuego del ecosistema en la ecorregión del Monte de la Reserva

Natural Villavicencio. Para esto, evaluamos los cambios en la cobertura de musgos, líquenes, hepáticas y cianobacterias de las CBS, líquenes saxícolas, cortícolas y musgos del mantillo, en sitios con distinta historia de recuperación post-fuego, e identificamos otros factores bióticos y abióticos que influyen en estos patrones de organización.

En base a estudios en el Monte (García et al. 2015) y a conocimiento general sobre interacciones entre radiación, humedad y actividad biológica, hipotetizamos que el fuego no es el único factor que modela la distribución de estas comunidades, sino la sinergia entre varios de ellos, sobre todo aquellos que afectan el balance entre la disponibilidad de sustratos de cada organismo (troncos para los líquenes cortícolas, mantillo para los musgos del mantillo, rocas para los líquenes saxícolas, suelo desnudo para las CBS), la disponibilidad de luz, la radiación UV y la conservación de la humedad. Las variables seleccionadas que podrían afectar ese balance incluyen la cobertura de distintas plantas vasculares, los proveedoras de sombra y protección contra la radiación UV, los montículos de roedores (e.g., el tunduque [*Ctenomys* sp.]) que generan micrositios de distinta pendiente y orientación y afectan la exposición a la radiación UV, la disponibilidad de luz y la conservación de la humedad, el mantillo (que limita la disponibilidad de luz a organismos del suelo

y provee sustrato a los musgos del mantillo) y la cobertura de rocas de distinto tamaño, que proveen sustrato para líquenes saxícolas y sombra o protección contra disturbios para las CBS.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Reserva Natural Villavicencio está ubicada en el noroeste de la provincia de Mendoza, entre los 32°43'37" S y los 69°09'38" O y los 32°25'12" S y los 68°48'33" O (Figura 1). La reserva ocupados unidades morfoestructurales (Precordillera y Pedemonte) y tres provincias fitogeográficas (Monte, Cardonal y Puna) (Roig and Martínez Carretero 1998) que presentan ecosistemas frágiles y de lenta capacidad de recuperación. Aunque en la actualidad en la reserva no se permiten actividades que puedan causar incendios accidentales o intencionales, en el pasado ocurrieron incendios que causaron la pérdida de especies vegetales, sitios de nidificación y recursos alimentarios para la fauna (Dalmaso et al. 1999). Estos eventos fueron registrados mediante teledetección desde el año 2000, lo cual permitió determinar las causas (natural, accidental, intencional o desconocida), las fechas —cuando la disponibilidad de imágenes de calidad lo permitió— y su ubicación. Para años anteriores se cuenta con los relatos de los

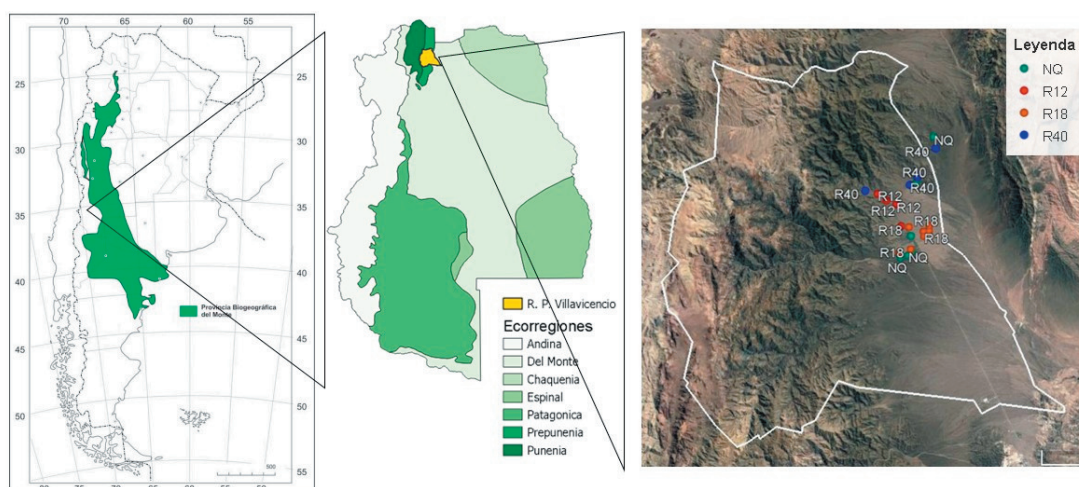


Figura 1. Área de estudio. A) Ecorregión del Monte en un mapa de la Argentina. B) Ecorregiones de la provincia de Mendoza y Reserva Natural Villavicencio. C) Imagen satelital mostrando la Reserva Natural Villavicencio y los sitios de muestreo categorizados según los años de recuperación post-fuego. Se muestran en verde los sitios no incendiados; en azul, los sitios con 40 años de recuperación; en naranja, los sitios con 18 años de recuperación, y en rojo, los sitios con 12 años de recuperación.

Figure 1. Study area. A) Monte ecoregion in a map of Argentina. B) Ecoregions of Mendoza province, and Villavicencio Natural Reserve. C) Satellite image showing the Villavicencio Natural Reserve and sampling sites categorized according to years of post-fire recovery. Sites not burned are shown in green; sites with 40 years of recovery, in blue; sites with 18 years of recovery, in orange, and sites with 12 years of recovery, in red.

pobladores locales y equipo de guardaparques, que tienen registros históricos, por lo que los años exactos y las causas en estos casos son más difusos (Fundación Villavicencio 2015).

Luego de un incendio, lo primero que se observa es una recuperación de la cobertura de pastos, que después es reemplazada por especies arbustivas. A los 12 años se observa una cobertura vegetal desarrollada, similar a la de sitios no quemados, pero persisten tocones y ramas quemadas indicadoras del incendio. Sin embargo, la recuperación de las plantas vasculares no equivale necesariamente a la recuperación de las funciones ecosistémicas y la biodiversidad (Chiaradia 2021), ya que otros componentes del sistema pueden requerir comunidades más maduras y complejas para desarrollarse, como los líquenes cortícolas (Rodríguez et al. 2009). En este trabajo asumimos como ecosistema de referencia las áreas no quemadas o sin registros históricos de incendios, y el tiempo desde el último incendio como tiempo de recuperación post-fuego.

Elección de sitios y diseño experimental

En este estudio se consideraron los incendios ocurridos en la porción de la reserva que ocupa la ecorregión del Monte, categorizada como área de riesgo de incendio muy alto (Fundación Villavicencio 2015). En el Monte, la vegetación tiene una organización espacial bastante regular, parches de *Larrea divaricata* o *Larrea cuneifolia* e interparches con baja o nula cobertura vegetal, donde se observan CBS, musgos y líquenes. Para registrar los cambios producidos a lo largo de los distintos períodos de recuperación post-fuego se utilizaron los sitios identificados por personal de la Reserva Villavicencio, en base a un análisis de imágenes satelitales LANDSAT desde el 2000, y registros históricos previos a dicha fecha (Fundación Villavicencio 2015). Por lo tanto, de los sitios con registro de incendio se seleccionaron 21 sitios (distanciados al menos 500 m uno de otro) en la misma ecorregión (Monte), excluyendo quebradas o topografías muy diferentes, y se agruparon en las siguientes categorías de recuperación post-fuego, según la información disponible: NQ (6 sitios no quemados, que no registraron incendios al menos desde 1965); R40 [4 sitios con más de 40 años de recuperación post-fuego, representando 3 incendios de diferentes edades, según diálogo con los pobladores]; R18 (7 sitios con 18 años de recuperación post-fuego, corresponden a 2 incendios acontecidos en un período aproximado de 12 meses), y R12

(4 sitios con 12 años de recuperación post-fuego, corresponden la mayoría a un mismo incendio de gran extensión, y a otro de menor extensión).

El número de sitios por categoría varió según la disponibilidad de sitios con registro de incendios en la reserva. Se considera a cada sitio como una réplica de la categoría de recuperación post-fuego asignada.

Para registrar la vegetación y CBS, entre junio y julio de 2019 se trazó una transecta de 30 m de largo en el centro de cada sitio, en dirección a la pendiente del terreno, que sirvió como punto de referencia para el todo el muestreo. Las criptógamas se censaron utilizando un diseño sistemático de distancias variables, asegurándose así que el diseño de muestreo no coincidiera con el patrón de vegetación vascular común en los desiertos (parches/interparches) (Pietrasiak et al. 2011) (Figura 2). A ambos lados de cada transecta se trazaron 10 bandas de 15 m cada una, espaciadas cada 3 m. En cada banda se utilizó una cuadrícula de 0.25 m² delimitada interiormente con cuadrados de 0.0025 m² (que contiene 36 intersecciones y 25 cuadrados). La cuadrícula fue colocada sistemáticamente a distintos intervalos de distancia a lo largo de las bandas para lograr 78 muestras por sitio, a intervalos de 1, 1.5, 2, 2.5 y 3 m en la primera, segunda, tercera, cuarta y quinta banda, respectivamente, y así sucesivamente. En cada cuadrícula de 0.25 m² se midieron las variables: a) cobertura de grupos biológicos (número de intersecciones de la cuadrícula que están en contacto con CBS, plantas vasculares [árboles, arbustos, gramíneas, proyectadas sobre el suelo], suelo desnudo y mantillo. Esta variable puede tomar valores de 0 a 36 intersecciones, las que son transformadas a porcentajes de cobertura, representando cuantitativamente el porcentaje de superficie cubierta por esta variable); b) frecuencia de grupos biológicos (número de cuadrados de la cuadrícula con presencia de las siguientes variables: líquenes saxícolas, cortícolas, musgos que crecen sobre mantillo, CBS dominadas por musgos, líquenes gelatinosos, líquenes escamulosos, hepáticas y cianobacterias. La variable frecuencia puede tomar valores de 0 a 25 cuadrados, la que es transformada también a porcentaje. Se estimó frecuencia, en vez de cobertura, para aquellas variables poco abundantes, que resultarían en una cobertura nula si se estima por medio de las intersecciones); c) presencia de disturbios por cuadrícula (dentro de cada cuadrícula se registró la presencia o ausencia de montículos

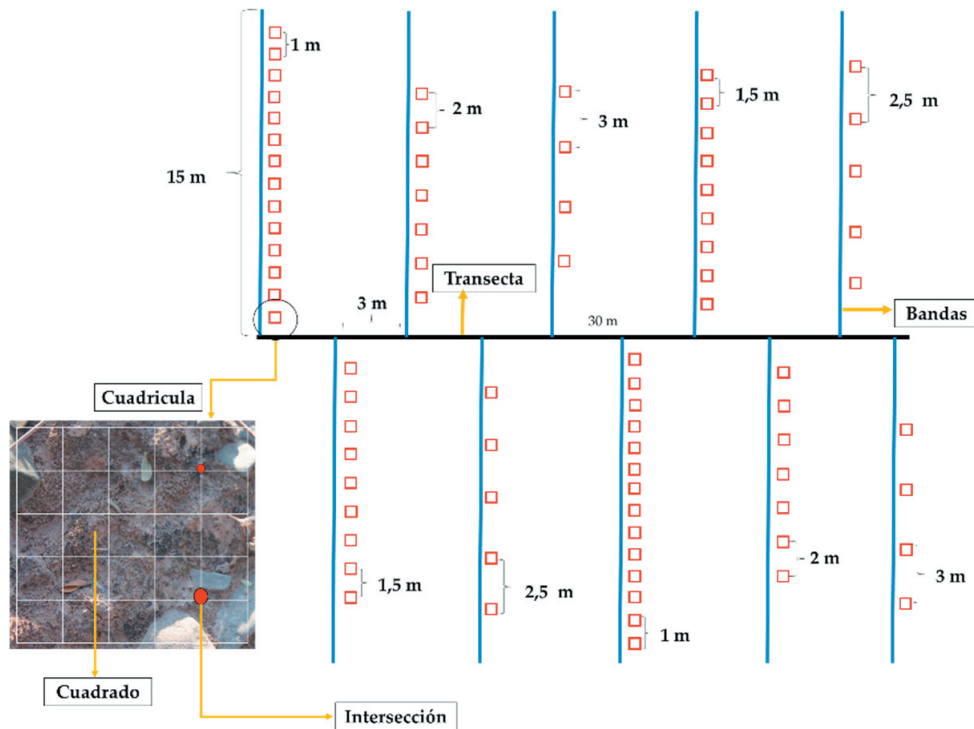


Figura 2. Diseño de muestreo de las variables explicatorias y respuesta, realizado en cada sitio. Las variables de cobertura se estimaron con el número de intersecciones en las que se presentó cada grupo biológico, mientras que las de frecuencia se estimaron con el número de cuadrados en las que se registró cada grupo biológico. Ambos valores se transformaron en porcentajes (cobertura o frecuencia).

Figure 2. Sampling design of explaining and response variables, done in each site. Cover variables were estimated with the number of intersecting points of each biological group, whereas frequency variables were estimated with the number of squares that registered the presence of each biological group. Both values were transformed into percent values (cover or frequency).

de roedores y signos de disturbios [ramas y tocones quemados, bosta y huellas de animales]); d) pendiente de la cuadrícula (igual o mayor a 45° se consideró pendiente alta, igual o menor a 10° se consideró baja, y valores intermedios se consideraron pendiente media); e) orientación de la pendiente (en las categorías N, NO, O, SO, S, SE, E, NE, estimadas con una brújula), y f) cobertura de rocas (estimación visual de la cobertura [en porcentaje] de distintos tamaños de rocas: bloques [rocas mayores a 150 mm, gravas [rocas entre 150 y 50 mm], cantos rodados [rocas entre 50 y 5 mm], y gránulos [rocas menores a 5 mm]).

Análisis estadístico

El efecto del tiempo de recuperación post-fuego en la cobertura y la frecuencia de criptógamas (CBS dominadas por musgos, líquenes y cianobacterias, frecuencia de líquenes cortícolas, saxícolas y musgos sobre mantillo) se evaluó con un análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal-Wallis)

considerando a cada sitio como una réplica de cada categoría de recuperación post-fuego. En este caso, se utilizó un dato para cada variable por sitio, promediando los valores de todas las cuadrículas. Se seleccionó esta prueba debido a la distribución no normal de los datos, las diferencias de varianzas y el número de réplicas (sitios), que varía entre 4 y 7 por categoría de recuperación post-fuego.

El efecto de los factores microambientales (cobertura de vasculares, suelo desnudo, pendiente, orientación, disturbios, granulometría) que influyen en la abundancia de criptógamas se infirió con modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) para cada categoría de recuperación post-fuego que mostró efectos significativos del tiempo de recuperación post-fuego según el análisis no paramétrico. Para este análisis se consideraron los datos de cada cuadrícula como réplicas, y a los sitios dentro de cada categoría como factores aleatorios. Debido a la abundancia variable de cada tipo de criptógamas en cada categoría de fuego, los numerosos sitios con

valores nulos de cobertura para algunas de ellas y la consecuente distribución de los datos (con numerosos ceros para algunas variables en distintas categorías de fuego) se plantearon modelos independientes para cada categoría de recuperación post-fuego en los casos en los que las criptógamas estuvieron presentes y fueron significativamente afectadas por el tiempo de recuperación post-fuego. Se incluyeron las variables explicatorias (cobertura de pastos, de arbustos, rocas, pendiente, orientación, montículos) como factores fijos para cada variable respuesta (CBS, líquenes cortícolas y saxícolas) y cada sitio dentro de cada categoría de recuperación post-fuego como factor aleatorio. El uso de modelos mixtos con factores aleatorios permite incluir las variaciones ambientales y factores no controlados que se presentan en los distintos sitios — como la topografía, características de cada incendio y granulometría del terreno— y detectar los factores que afectan la variable respuesta. Se utilizaron los paquetes estadísticos *fitdistrplus* (Delignette-Muller and Dutang 2015), *GLM* y *MuMIn* del entorno estadístico R (Barton 2020; RStudioTeam 2020). La distribución que mejor se ajustaba a cada variable respuesta (normal, log-normal y gamma para las variables continuas, Poisson y binomial negativa para las discretas) se seleccionó con el paquete *fitdistrplus*, según el criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc) (Wong and Li 1998). Dado que el número de muestras disponibles varía según el tipo de organismo criptógamo considerado, y que el AICc converge en AIC a mayor número de muestras, se utilizó AICc en todos los casos. Una vez determinada la distribución de cada variable se construyeron modelos con las variables explicativas que según el conocimiento ecológico podrían afectar a cada variable respuesta (e.g., el tamaño de las rocas se incluyó como factor independiente en la respuesta de los líquenes saxícolas, y no de las cortícolas). El conjunto de modelos considerado para cada variable se muestra en el Material Suplementario-Tabla S1. Se utilizó inferencia multimodelo del paquete *MuMIn* en el entorno de R (Barton 2020; RStudioTeam 2020) para seleccionar los modelos que mejor ajustaban la variabilidad de los datos. Los modelos con el menor AICc y los que difirieron por 2 unidades del mejor modelo ($dAICc < 2$) se utilizaron para explicar las variables respuesta siempre que se diferenciaron del modelo nulo (sin ninguna variable independiente) por más de 2 unidades. Se consideró que los factores incluidos en dichos modelos tenían un efecto

sobre cada variable respuesta. En todos los modelos seleccionados se estimaron los parámetros para conocer la magnitud y la dirección (positiva o negativa) de cada variable independiente en cada variable respuesta. Sin embargo, como para algunas variables la cantidad de modelos con $dAICc < 2$ fue alta, el poder explicativo de cada uno puede ser bajo. Para evaluar el poder explicativo de los modelos seleccionados con inferencia multimodelo ($dAICc < 2$), se estimaron los estadísticos R^2 , el peso de Akaike (w , por su definición en inglés *Akaike weight*, que indica el peso relativo de un modelo sobre los otros), el $dAICc$ entre cada modelo y el nulo, y el número de modelos con $dAICc < 2$ (Burnham and Anderson 2004).

RESULTADOS

Recuperación post-fuego de las CBS

La cobertura de CBS fue menor en los sitios no quemados que en los de 18 y 12 años de recuperación post-fuego ($H=10.67$, $P=0.01$). Estos no mostraron diferencias significativas de esta variable entre ellos (Figura 3).

Los distintos grupos funcionales de CBS (líquenes escamulosos, gelatinosos, cianobacterias, hepáticas o musgos) respondieron diferencialmente al tiempo de recuperación post-fuego. Los líquenes escamulosos (Figura 4A), líquenes gelatinosos (Figura 4B) y musgos (Figura 4C) no mostraron diferencias significativas entre las distintas categorías de recuperación post-fuego. Las hepáticas (Figura 4D) se registraron en menor frecuencia que los otros grupos, estando básicamente presentes solo en sitios con más de 18 años de recuperación o no incendiados. Aunque los mayores valores se observaron en sitios sin incendios, y el valor de ajuste es significativo ($P=0.04$), el análisis no arrojó diferencias significativas entre tratamientos.

Las CBS dominadas por cianobacterias (Figura 4E) fueron el único tipo de CBS que presentó diferencias significativas entre las categorías de tiempo de recuperación post-fuego, con mayores frecuencias en las dos categorías de incendios más recientes (18 años y 12 años de recuperación) que en las categorías de incendios más antiguos o sin incendios (40 años de recuperación o sitios no quemados).

La frecuencia de líquenes cortícolas aumentó con el tiempo de recuperación post-

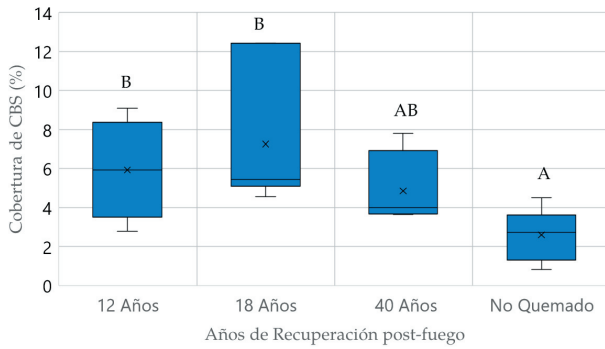


Figura 3. Cobertura de CBS según los años de restauración post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un P-valor de 0.05. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas.

Figure 3. Total BSC cover in sites with different post fire recovery times. Means (x), medians (internal line), 1º y 3º cuartiles (outside lines of the boxes), minimum and maximum values (whiskers) are shown. Different letters indicate significance differences among fire categories for a P-value of 0.05.

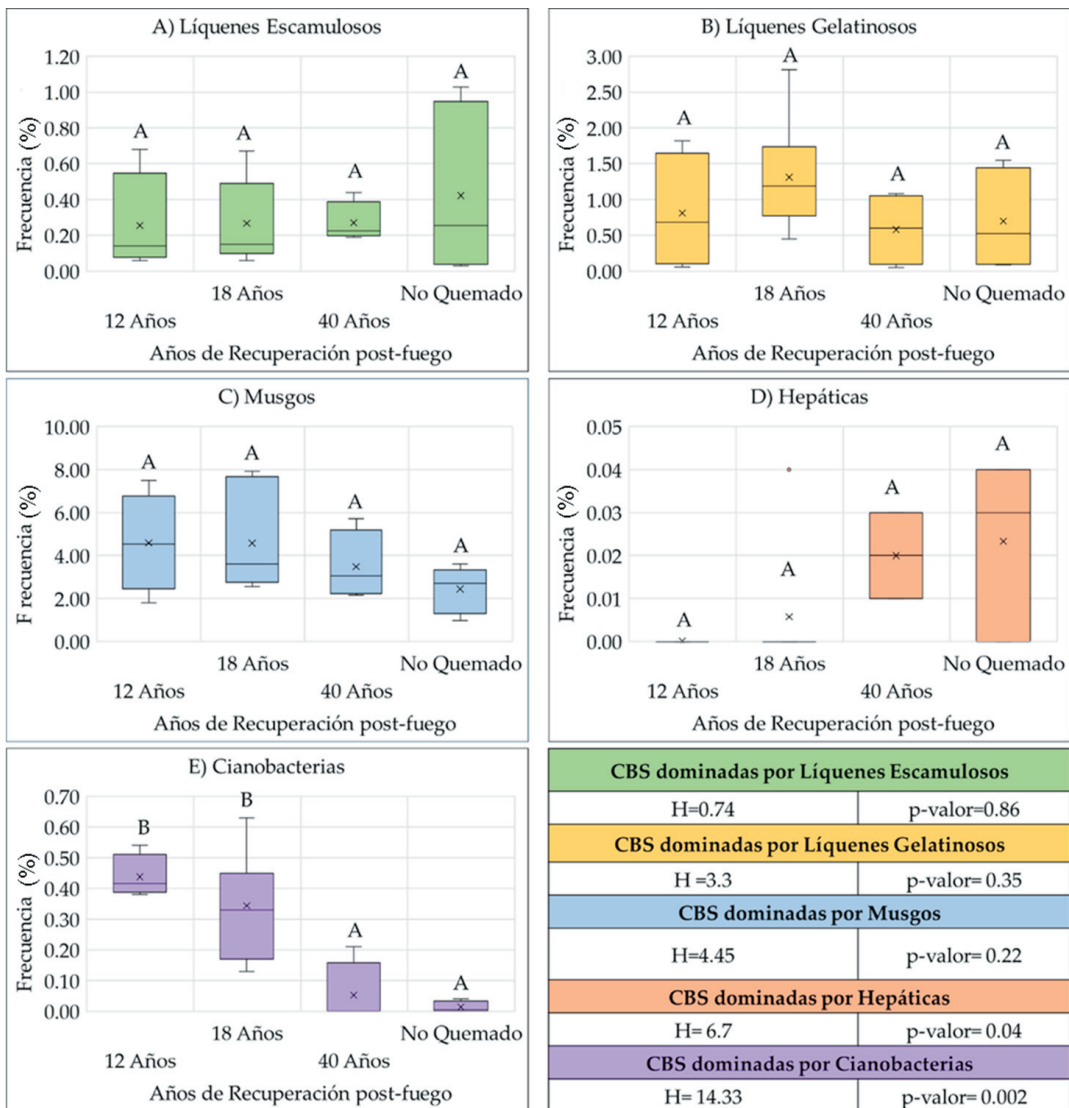


Figura 4. Frecuencia de CBS dominadas por líquenes escamulosos (A), Líquenes Gelatinosos (B), Musgos (C), Hepáticas (D) y Cianobacteria (E) según los años de recuperación post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un valor de P=0.05. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas entre categorías de recuperación post-fuego.

Figure 4. Frequency of BSC dominated by squamulose lichens (A), gelatinous lichens (B), mosses (C), liverworts (D) and cyanobacteria (E) in sites with different post fire recovery times. Means (x), medians (line), 1º y 3º cuartiles (outside lines of the boxes) and minimum and maximum values (whiskers) are shown. Different letters indicate significance differences among fire categories for a P-value of 0.05.

fuego ($H=3.77$, $P=0.287$) (Figura 5), siendo significativamente más alta en los sitios no quemados, respecto a los de 12 y 18 años de quemados, pero siendo similar a los de 40 años post-fuego, mientras que el sustrato de dichos líquenes (cobertura de árboles y arbustos) no presentó diferencias significativas entre las distintas categorías ($H=5.11$, $P=0.163$). Los líquenes saxícolas también aumentaron su frecuencia con el tiempo de recuperación desde

el incendio, siendo significativamente mayor la frecuencia en los sitios no quemados que en las dos categorías de fuego más recientes (12 y 18 años; $H=15.02$, $P=0.001$) (Figura 6). Los bloques, principal sustrato de estos líquenes, no mostraron diferencias significativas entre las distintas categorías ($H=5.05$, $P=0.168$). Las gravas, en cambio, fueron menos abundantes en la categoría de 40 años de recuperación post-fuego ($H=8.8$, $P=0.032$). La frecuencia de

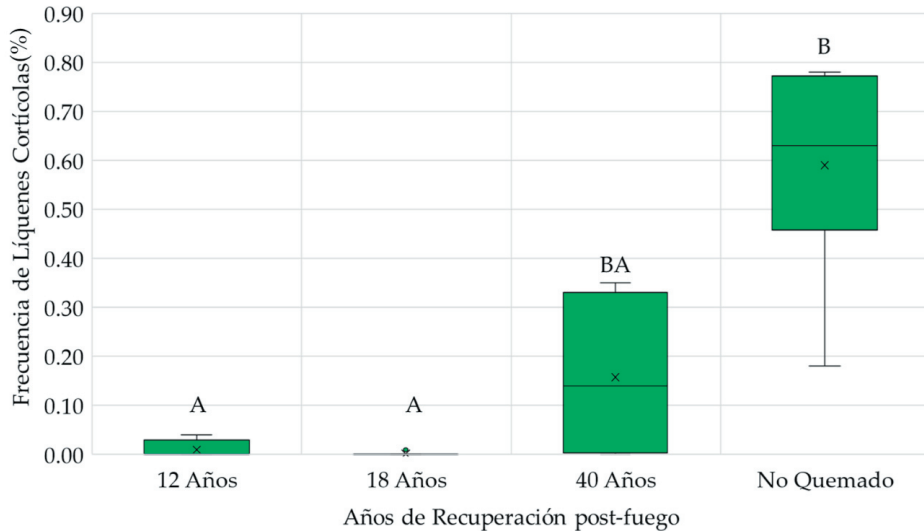


Figura 5. Frecuencia de líquenes cortícolas según los años de recuperación post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas de la caja), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un valor de $P=0.05$. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas.

Figure 5. Frequency of bark lichens in sites with different post fire recovery times. Means (x), medians (line), 1º y 3º quartiles (outside lines of the boxes), minimum and maximum values (whiskers) are shown. Different letters indicate significance differences among fire categories for a P-value of 0.05.

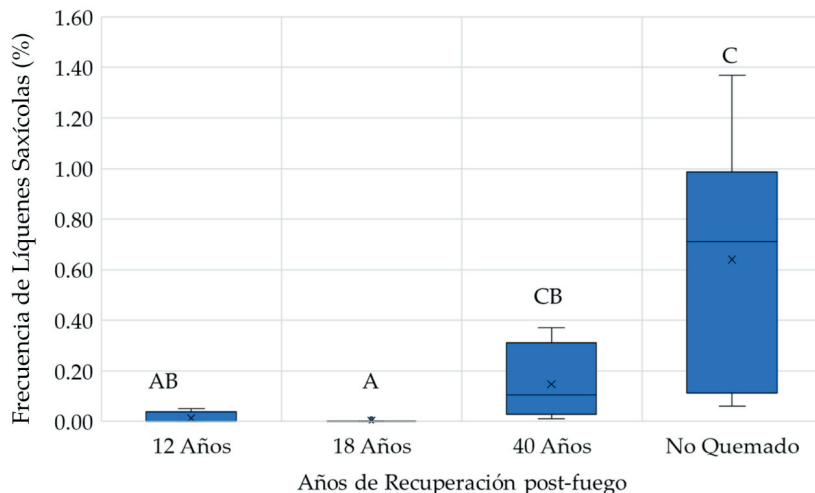


Figura 6. Frecuencia de líquenes saxícolas en función de los años de recuperación post-fuego. Se indican medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas de la caja), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un valor de $P=0.05$. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas entre las categorías.

Figure 6. Frequency of rock lichens in sites with different post fire recovery times. Means (x), medians (line), 1º y 3º quartiles (outside lines of the boxes) and minimum and maximum values (whiskers) are shown. Different letters indicate significance differences among fire categories for a P-value of 0.05.

musgos que utilizan el mantillo como sustrato fue significativamente menor en sitios con 18 años de recuperación post-fuego que en las otras categorías de recuperación ($H=12.4$, $P=0.0049$) (Figura 7), donde la cobertura de mantillo, el sustrato de estos musgos también fue menor ($H=8.6$, $P=0.035$).

Efecto de factores microambientales

Para este objetivo solo se analizaron aquellos grupos funcionales que presentaron alguna diferencia significativa en sus coberturas o frecuencias en relación al tiempo de recuperación post-fuego. En general, tanto las coberturas totales de CBS como las frecuencias de los diferentes grupos funcionales analizados respondieron a diferentes factores ambientales, dependiendo del tiempo de recuperación post-fuego.

La cobertura de plantas vasculares (árboles, arbustos, gramíneas) los cantos rodados y los gránulos del suelo fueron los factores presentes en los modelos seleccionados, por lo que se considera que afectaron la cobertura de CBS (Tabla 1). La pendiente y la orientación del terreno mostraron una relación positiva con la cobertura de CBS, de forma tal que aquellos sitios con mayor pendiente y orientación sur-sureste presentaron mayor cobertura de CBS. Los montículos de tundra se asociaron positivamente a la cobertura de CBS solo en aquellos sitios no quemados o con muchos años de recuperación post-fuego.

Los líquenes saxícolas fueron analizados en todos los sitios, excepto en aquellos quemados más recientemente (R12), ya que no se registró un número de datos suficiente para el análisis en esta categoría. La cobertura de arbustos y

las rocas de mayor tamaño (bloques y gravas) afectaron positivamente la frecuencia de líquenes sobre roca, mientras que las rocas de menor tamaño (cantos rodados y gránulos) la afectaron de forma negativa.

Las frecuencias de líquenes cortícolas resultaron casi nulas en los sitios con incendios más recientes, por lo que el efecto de otros factores ambientales fue analizado solo en los sitios no incendiados y con más de 40 años de recuperación. En ambas categorías, la frecuencia estuvo afectada positivamente por la cobertura de arbustos y negativamente por la cobertura de pastos.

En el caso de las CBS dominadas por cianobacterias, las variables ambientales que, según los modelos e hipótesis planteados, afectaron su frecuencia, fueron diferentes entre sitios incendiados y no incendiados. En los sitios incendiados, la pendiente, la orientación, la cobertura de suelo desnudo y la presencia de cantos rodados y gránulos se asociaron positivamente, mientras que la cobertura de arbustos, pastos y mantillo se asociaron negativamente con la frecuencia de cianobacterias. En los sitios no incendiados, en cambio, la cobertura de arbustos y de grava se asoció positivamente, mientras que la de gránulos y cantos rodados se asoció negativamente con la frecuencia de cianobacterias. La presencia de montículos de roedores se asoció positivamente a las CBS dominadas por cianobacterias, tanto en los sitios no incendiados como en los sitios con 18 años de recuperación post-fuego (Tabla 1).

Los musgos sobre mantillo no se analizaron en sitios con 18 años de recuperación por su baja frecuencia (Figura 7). En los 3 sitios

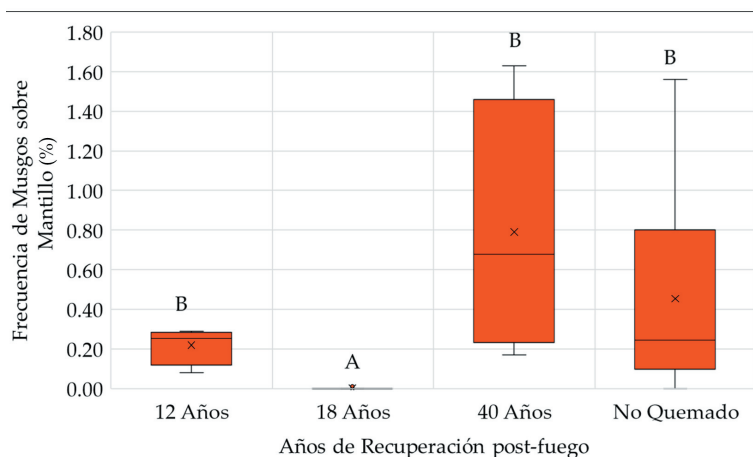


Figura 7. Frecuencia de musgos sobre mantillo en función de los años de recuperación post-fuego. Se indican medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un P-valor de 0.05. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las categorías de tiempo de recuperación.

Figure 7. Frequency of mosses growing on litter in sites with different post fire recovery times. Means (x), medians (line), 1º and 3º quartiles (outside lines of the boxes) and minimum and maximum values (whiskers) are shown. Different letters indicate significance differences among fire categories for a P-value of 0.05.

Tabla 1. Factores que afectan la distribución de comunidades criptógamas, incluyendo cobertura de CBS, frecuencia de líquenes saxícolas y cortícolas, CBS dominadas por cianobacterias y musgos de mantillo, en cada categoría de fuego, en base a la inferencia multimodelo. Se incluyen las variables explicatorias presentes en todos los modelos con $dAICc < 2$ para cada variable respuesta, siempre que tuvieran un $dAICc$ con el modelo nulo mayor a 2. Los signos indican si es el efecto de cada variable explicatoria es negativo o positivo sobre cada variable respuesta, en cada categoría de fuego.

Table 1. Factors that affect the distribution of cryptogams, including total BSC cover, rock and bark lichens, BSC dominated by cyanobacteria, and mosses growing on litter, in sites with different post fire recovery times. Results are based on multimodel inferences. Explaining variables included in the selected models, those with $dAICc < 2$ for each response variable, are included. Signs indicate whether the effect of each explaining variable is positive or negative for each response variable, in each post fire recovery category.

| Incendio | Cobertura CBS (%) | | Variable respuesta | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------|-------------------|-----|-------------------------|-----|----|-------------|-----|----|-----|----|-----|-----|-----|----|-----|-----|---|---|
| | | | Frecuencias de líquenes | | | Frecuencias | | | | | | | | | | | | |
| | NQ | R40 | R18 | R12 | NQ | R40 | R18 | NQ | R40 | NQ | R40 | R18 | R12 | NQ | R40 | R12 | | |
| Cobertura de Árbol | | | | | - | + | | | | | | | | | | + | + | + |
| Cobertura de Arbusto | - | | - | | + | + | + | + | + | + | - | - | - | | | | | |
| Cobertura de Pasto | | | | - | - | + | + | - | - | - | - | - | - | | | + | | |
| Cobertura de Mantillo | | - | | | - | | | | | | - | - | - | | | + | + | + |
| Suelo Desnudo | | | | | | | | | | | | | + | + | | | | |
| Pendiente | + | | + | + | + | - | - | | | | | | | + | - | - | - | |
| Orientación (S-SE) | + | + | | + | + | | | | | | | | + | + | + | + | + | + |
| Bloque | | | | | + | + | + | | | | - | + | - | - | - | | + | |
| Grava | | | | | + | + | + | | | | + | - | - | - | - | | | |
| Cantos Rodados | | | | - | - | - | - | | | | - | | + | + | + | - | - | |
| Gránulos | | - | - | - | - | - | - | | | | - | | + | | | | | + |
| Montículos | + | + | | | | | | | | | + | | + | - | - | - | - | |

Tabla 2. Indicadores de ajuste del modelo con menor AICc arrojado por inferencia multimodelo para las variables respuesta Cobertura de Costra Biológica del suelo (CCBS), Frecuencia de Líquenes Saxícolas (FLS), Frecuencia de Líquenes Cortícolas (FLC), Frecuencia de CBS dominadas por Cianobacterias (FCBSC), Frecuencia de Musgos sobre Mantillo (FMMO) y la categoría de tiempo de recuperación post-fuego (TR). Además, para cada modelo se muestra el valor estimado de R^2 ajustado, el $dAICc$ entre el mejor modelo y el nulo, el peso del mejor modelo y el número de modelos con $\Delta AICc < 2$.

Table 2. Model adjustment statistics for the best model for each response variable (total BSC cover, rock and bark lichens, BSC dominated by cyanobacteria), selected by multimodel inference, for each post fire recovery category. Adjusted R^2 , $dAICc$ between best model and null model, Akaike weights and number of models with $\Delta AICc < 2$.

| Variable respuesta | Categoría de incendios | Modelo de menor $dAICc$ | R^2 | $dAICc$ (mejor modelo - modelo nulo) | PESO (w) | # de modelos con $dAICc < 2$ |
|--------------------|------------------------|-------------------------|-------|--------------------------------------|----------|------------------------------|
| CCBS | NQ | ~Ar+P | 0.12 | 15.58 | 0.35 | 2 |
| | R40 | ~Ma+Mo+Or | 0.20 | 16.62 | 0.33 | 2 |
| | R18 | ~Ar+Gra+Pa+Cr | 0.20 | 23.25 | 0.22 | 3 |
| | R12 | ~Ma+Or+Pa+Cr | 0.35 | 64.51 | 0.36 | 2 |
| FLS | NQ | ~A+B+Grv+Or+Pa | 0.77 | 445.3 | 0.06 | 18 |
| | R40 | ~B+Gra+Grv+Cr | 0.65 | 148.1 | 0.04 | 20 |
| | R18 | Modelo nulo | 0 | 0 | 0.08 | 7 |
| FLC | NQ | ~Ar | 0.56 | 330.3 | 0.37 | 4 |
| | R40 | ~Ar | 0.41 | 53.8 | 0.35 | 4 |
| FCBSC | NQ | ~Cr | 0.06 | 1.4 | 0.03 | 15 |
| | R40 | ~Ar+Gra+Pa+Cr | 0.45 | 11.1 | 0.04 | 8 |
| | R18 | ~Ar+Gra+Mo+Or | 0.18 | 46.4 | 0.04 | 10 |
| | R12 | ~B+Grv+Pa | 0.11 | 25 | 0.02 | 22 |
| FMMO | NQ | ~A+B+Gra+Mo+Or+Pa+P | 0.55 | 90.5 | 0.18 | 4 |
| | R40 | ~B+Grv+Ma+Mo+Or+P | 0.53 | 91.8 | 0.05 | 10 |
| | R12 | ~Ar+Gra+Mo+Or+Cr+P | 0.64 | 197.8 | 0.1 | 10 |

*Cobertura de Árbol (A), Cobertura de Arbusto (Ar), Cobertura de Pasto (Pa), Cobertura de Mantillo (Ma), Pendiente (P), Orientación (Or), Bloque (B), Grava (Grv), Cantos Rodados (Cr), Gránulos (Gra), Montículos (Mo).

analizados, la frecuencia de musgo sobre mantillo se asoció negativamente a la cobertura de rocas y de arbustos, la pendiente y la presencia de montículos. Al mismo tiempo, se asoció positivamente a la cobertura de árboles, pastos, mantillo y la orientación Sur y Sureste del terreno (Tabla 1). El potencial explicativo del análisis para cada grupo funcional en cada tiempo de recuperación post-fuego se evaluó con el número de modelos con $dAICc < 2$ y el R^2 estimado. Para algunas variables, como la frecuencia de líquenes saxícolas y de CBS dominadas por cianobacterias, se observó una gran cantidad de modelos (Tabla 2) que explicaban las variables respuesta, con distintos niveles de ajuste. En cambio, otras variables, como la cobertura de CBS, la frecuencia de líquenes cortícolas, y la frecuencia de musgos sobre mantillo en sitios no quemados, se explicaron con una menor cantidad de modelos con $dAICc < 2$ y con ajustes mayores a 18%, indicando un mayor poder explicativo de los modelos seleccionados para estas variables.

DISCUSIÓN

Para que un organismo o sus poblaciones se puedan usar como indicadores, deben responder a cambios ambientales, modificando su fisiología, abundancia, diversidad u otra característica fácilmente determinable a campo (Mistry 1998). A diferencia del resto de los grupos funcionales, la frecuencia de los líquenes cortícolas y saxícolas y de las CBS dominadas por cianobacterias fueron sensibles al tiempo de recuperación post-fuego y, por lo tanto, potencialmente útiles como indicadores de recuperación. Tanto la frecuencia de líquenes cortícolas como de saxícolas responden al tiempo de recuperación post-fuego de forma independiente de la cobertura de sus sustratos (árboles/arbustos y rocas de gran tamaño, respectivamente), por lo que también se podrían emplear para indicar recuperación post-fuego del ecosistema del pedemonte. Específicamente, estos líquenes fueron más frecuentes en sitios no quemados o incendiados hace más de 40 años y estuvieron ausentes en sitios incendiados recientemente, incluso donde la cobertura de sus sustratos fue similar a las otras categorías. Los incendios pueden afectar características de las plantas vasculares no reflejadas en las estimaciones de cobertura, como el tamaño o diámetro del tronco, las cortezas, la densidad o masa del mantillo o la estructura tridimensional de árboles y arbustos, que indirectamente

afectan a las criptógamas. Sin embargo, las determinaciones simples y rápidas de frecuencia y cobertura muestran que algunos grupos de criptógamas son más sensibles al tiempo transcurrido desde el último incendio que las de plantas vasculares. En sitios de fuegos más recientes, además de la ausencia de líquenes cortícolas como bioindicador, podría también utilizarse la cobertura de CBS y, en particular, la frecuencia de CBS dominadas por cianobacterias. Considerando estos resultados, la ausencia de registros sobre incendios previo al 2000 en la reserva en particular, y en la ecorregión del Monte en general, junto a la característica de la simplicidad metodológica para el registro de estos grupos de organismos, postulamos que podrían ser utilizados como indicadores del estado de recuperación del sistema.

Los cambios de frecuencia en las comunidades de líquenes cortícolas debido al fuego han sido registrados en una gran variedad de ecosistemas, como los bosques serranos de la ecorregión Chaco Seco y los bosques del Distrito Federal de Brasil (Mistry 1998; Rodríguez et al. 2009). Estos organismos son sensibles a los disturbios y un componente muy lento en recuperarse (Hawksworth et al. 2005). A su vez, necesitan condiciones de humedad e intensidad de luz y temperatura moderadas para su desarrollo (Rodríguez et al. 2009), las cuales no están presentes luego de un incendio en las regiones áridas del Monte (Mistry 1998; Navas Romero 2019). Estos estudios son coincidentes con lo registrado en nuestro trabajo donde este grupo funcional presentó mayor frecuencia en los sitios con más de 40 años de recuperación post-fuego y en sitios sin incendios y frecuencias casi nulas en los sitios con incendios recientes. Los sitios con 18 años de recuperación post-fuego, afectados por dos incendios diferentes acontecidos en un período de 12 meses, notablemente presentan frecuencias casi nulas de varios grupos funcionales además de los líquenes cortícolas, como los líquenes saxícolas, los musgos sobre mantillo y las CBS dominadas por hepáticas. Esto, sumado a la proximidad de 4 de las 6 réplicas y la menor cobertura de mantillo en sitios de esta categoría, podría indicar la posibilidad de efectos independientes de cada tipo de fuego, y no solo la edad, afectando así tanto a plantas vasculares como a criptógamas.

El fuego también puede generar efectos indirectos sobre estos organismos, en particular a través de la modificación del

microhábitat adecuado para su supervivencia. En el área de estudio, la mayor frecuencia de líquenes cortícolas y saxícolas en los sitios no incendiados puede deberse a una mayor complejidad estructural de la vegetación, que genera microhábitats adecuados para estos organismos (troncos, sombra, humedad), fomentando así una mayor diversidad o líquenes de mayor tamaño (Mistry 1998), incluso aunque no se detectan con las determinaciones de cobertura vegetal. Contrariamente, las bajas o nulas frecuencias de estos organismos en los sitios incendiados recientemente pueden resultar del daño que el fuego generó tanto a las algas como a la vegetación o a las condiciones microambientales. El restablecimiento de los líquenes puede ser, entonces, más lento que el de las plantas vasculares, dependiendo de la complejidad estructural del ecosistema (Mistry 1998).

El tiempo transcurrido desde el último incendio también tuvo efectos sobre la frecuencia de las CBS y, en particular, de las CBS dominadas por cianobacterias. Estas presentaron mayores coberturas en sitios con registros de incendios más recientes, de modo similar a lo encontrado en otros desiertos del mundo como Chihuahua (México), Mojave y Sonora (EE.UU.) (Johansen and Clair 1986; Belnap and Lange 2003). Las cianobacterias son organismos resistentes a la desecación y a las condiciones extremas de temperatura, a la salinidad y a la irradiación (Weber et al. 2016), y funcionan como pioneras en diferentes procesos de sucesión al ser los primeros organismos fotosintéticos que aparecen en suelos alterados (Weber et al. 2016). En general, las cianobacterias filamentosas son las que primero aparecen, reiniciando la sucesión de los ecosistemas degradados (Belnap and Lange 2003). Estos organismos se adhieren a las partículas de suelo por medio de secreciones de mucílago, formando agregados que estabilizan los suelos y que generan cambios microambientales que pueden dar paso a una sucesión de la comunidad criptógama y de plantas vasculares. Este proceso se ve continuado luego por las cianobacterias no filamentosas, por algas verdes y, por último, por las briófitas y líquenes no crustosos, crustosos, fruticosos y foliosos, aunque claramente esto depende del tipo de clima y los suelos presentes en cada región (Li et al. 2012; Dettweiler-Robinson et al. 2013).

Los otros grupos funcionales analizados en este trabajo no se vieron afectados

significativamente por el tiempo de recuperación post-fuego en sí mismo. Esto podría deberse a que la respuesta de algunos grupos funcionales fue más rápida que los tiempos de recuperación analizados en este trabajo. En algunos sistemas como en los bosques dominados por *Polylepis australis* Bitter en las Sierras Grandes de la provincia de Córdoba, la cobertura criptogámica del suelo y de las rocas desaparece o queda reducida al mínimo luego de 15 meses de ocurrido el incendio, dependiendo de variables como la orientación y pendiente (Perazzo and Rodríguez 2019). En otros casos, la falta de diferencias significativas entre tiempos de recuperación podría deberse a la baja abundancia de algunos organismos, lo que impide un análisis estadístico riguroso (e.g., hepáticas), o a las diferencias entre los distintos incendios en una misma categoría (que no fueron registradas). Distintos incendios pueden haber modificado de manera diferencial la cobertura de plantas vasculares o su capacidad de rebrote, características que influyen en factores microambientales que regulan la cobertura de CBS. La cobertura de distintos tipos de vasculares (pastos, árboles, arbustos), la cobertura de mantillo, la pendiente y la orientación del terreno y la presencia de montículos de tunduques afectan el balance entre la disponibilidad de luz y la conservación de la humedad.

Evaluar estas relaciones contribuye no solo a inferir los mecanismos mediante los cuales actúa el fuego (e.g., indirectamente al afectar cobertura de vasculares o mantillo), sino también a diseñar estrategias de restauración que favorezcan el desarrollo de criptógamas. Por ejemplo, todos los grupos de criptógamas evaluados en este estudio presentaron mayor frecuencia cuando ocupaban espacios con orientaciones de menor insolación (en el caso del Hemisferio Sur, hacia el sur o hacia el sureste) y con pendientes medias. Esto coincide con lo observado en trabajos anteriores en las regiones desérticas de América del Norte (Belnap and Lange 2003), donde la distribución hacia sitios de menor insolación podría deberse al daño que la radiación ultravioleta genera sobre estos organismos, y a la desecación del suelo (Weber et al. 2016). Sin embargo, la relación negativa entre las CBS y cobertura de vasculares y mantillo indica la importancia de la radiación (radiación fotosintéticamente activa) para el desarrollo de los organismos del suelo. Por lo tanto, la generación de micrositios con suficiente radiación y conservación de la humedad presenta un desafío en la

restauración de CBS en zonas áridas. Las plantas vasculares pueden proveer sombra y reducir la desecación, y también reducir la radiación fotosintéticamente activa que potencialmente se puede recibir (Bowker et al. 2010), lo cual ejerce una competencia por luz, espacio y nutrientes entre ambos grupos de organismos (criptógamas y plantas vasculares) (Belnap and Lange 2003; Weber et al. 2016). Los pastos también parecen generar patrones de repulsión hacia las CBS debido a la competencia por los recursos o el espacio vital, como lo observado en la Reserva Provincial Telteca, Mendoza (Tabeni et al. 2014).

En particular, los líquenes cortícolas resultan beneficiados por la presencia de árboles y arbustos, no solo porque los utilizan como sustrato, sino porque esta ubicación también es una estrategia para suplir su demanda de radiación PAR y evitar el exceso de radiación UV y la sequedad (Mistry 1998; Perazzo and Rodríguez 2019). Chiaradia (2021) encontró, para los mismos sitios de estudio, que los parches abiertos mixtos, compuestos por árboles y arbustos acompañados por herbáceas o cactus, son los tipos de microhábitat que más contribuyen a una mayor funcionalidad del paisaje en todos los sitios incendiados. De esta forma, los líquenes cortícolas aparecerían como un grupo funcional clave dentro de estos los parches abiertos mixtos (PAM), que permite identificar el nivel de recuperación de los parches incendiados. Al igual que los demás grupos de criptógamas, los líquenes cortícolas se pueden dañar al exponerse a excesos de radiación; en particular, al UV (Weber et al. 2016), y se seca rápidamente; así se detiene la fotosíntesis y, finalmente, la respiración (Granados-Sánchez et al. 2003).

Por último, los líquenes saxícolas mostraron una relación positiva con la cobertura de rocas de mayor tamaño, como bloques y gravas, que brindan un sustrato estable. En cambio, las rocas de menor tamaño mostraron una relación negativa con los líquenes saxícolas, probablemente por su escasa estabilidad y superficie (Rodríguez et al. 2017; Perazzo and Rodríguez 2019). Esto resalta la importancia de una mirada integral al momento de analizar los diferentes disturbios y su efecto sobre las criptógamas, ya que si se solo se considera el factor de disturbio como modelador de la presencia o la frecuencia de las comunidades, se podrían proponer estrategias de manejo inadecuadas.

Las CBS dominadas por cianobacterias fueron más frecuentes en micrositios con

mayor cobertura de suelo desnudo, en los sitios incendiados hace poco, probablemente debido a la disponibilidad de sustrato para estos organismos pioneros (Belnap and Lange 2003). Por otro lado, en los sitios no incendiados, las CBS —en general— y las CBS dominadas por cianobacterias —en particular— fueron más abundantes ante la presencia de montículos causados por animales excavadores. La remoción del suelo que causan estos animales expone los sedimentos, genera micrositios de distinta pendiente y radiación solar (i.e., exposiciones sur, donde las temperaturas y la evapotranspiración son menores), y previene la acumulación de mantillo en microtopografías elevadas, lo cual aumenta la disponibilidad de luz para los organismos de la superficie del suelo. Estas nuevas condiciones microambientales pueden favorecer la colonización de cianobacterias de las CBS (Zhang et al. 2016; Li et al. 2012; Weber et al. 2016).

Los musgos sobre mantillo registraron mayores coberturas en micrositios con orientación sur-sureste, de mayor cobertura de mantillo y plantas vasculares. Las plantas vasculares favorecen a estos musgos al producir mantillo, que es el sustrato de estos organismos. Además, proporcionan sombra y amortiguan el estrés ambiental, generando distintos microhábitats para los musgos, que requieren humedad para su reproducción y desarrollo (De Paz et al. 2013; Weber et al. 2016). Finalmente, la pendiente del terreno y la presencia de montículos se asociaron negativamente a estos musgos, probablemente porque disminuyen la acumulación de mantillo, sustrato de estos organismos.

Nuestro estudio resalta la importancia de integrar no solo los factores de disturbio al entendimiento de la cobertura, la frecuencia y la composición de criptógamas, sino también otros factores microambientales para su desarrollo. De esta forma, los factores ambientales evaluados permiten proponer estrategias para acelerar la recuperación post-fuego de los ecosistemas del pedemonte. Realizando cambios en los microambientes se podría acelerar el desarrollo de distintas criptógamas. Por un lado, en sitios recientemente incendiados se podría estimular la colonización de cianobacterias y musgos (como grupos pioneros de la sucesión) modificando las micro-pendientes del terreno o generando artificialmente montículos de tierra, con microambientes de menor insolación, donde ambos grupos biológicos

puedan desarrollarse. Por otro lado, si el objetivo es, en cambio, restaurar la diversidad de criptógamas en sitios degradados, podría agregarse mantillo en microsítios sombreados, troncos y bloques de diferentes tamaños para fomentar el desarrollo de musgos de mantillo, líquenes sobre rocas y líquenes cortícolas, respectivamente. Estas estrategias, sumadas a las funciones ecológicas de las CBS y a la producción primaria en regiones áridas y semiáridas, podrían mejorar la recuperación funcional de ecosistemas degradados por fuego (Bowker 2007; Liu et al. 2013; Weber et al. 2016).

CONCLUSIÓN

En Villavicencio, algunos grupos de criptógamas respondieron al tiempo de recuperación post-fuego, lo que nos permite proponerlos como indicadores de restauración ecológica. Las frecuencias de líquenes saxícolas y cortícolas se podrían usar como

indicadores de recuperación post-fuego, ya que estos organismos solo se registraron en los sitios con más de 40 años de recuperación o en sitios sin incendios, y son más sensibles que otros componentes del ecosistema como la cobertura de plantas vasculares. En cambio, las CBS dominadas por cianobacterias fueron más frecuentes en los sitios con incendios recientes, lo que indica el inicio de procesos de recuperación. La amplia distribución de CBS dominadas por musgos y el desarrollo de cianobacterias en lugares recientemente disturbados, sumados a sus propiedades estabilizadoras y fertilizadoras de suelos, indican el potencial de estos dos grupos de organismos para restaurar ecosistemas degradados por incendios. Los factores y las variables microambientales que parecen beneficiar o inhibir a los distintos organismos, como las plantas vasculares, el mantillo y la orientación del terreno, pueden utilizarse para diseñar estrategias de implantación de musgos y cianobacterias, y así acelerar la restauración de sitios incendiados recientemente.

REFERENCIAS

- Barton, K. 2020. MuMIn: Multi-Model Inference. URL: cran.r-project.org/package=MuMIn.
- Belnap, J., and O. L. Lange (eds.). 2003. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Ecological Studies series. 1st edition. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. Pp. 506. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8>.
- Bowker, M. A. 2007. Biological Soil Crust Rehabilitation in Theory and Practice: An Underexploited Opportunity. *Restoration Ecology* 15:13-23. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00185.x>.
- Bowker, M. A., S. Soliveres, and F. T. Maestre. 2010. Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *Journal of Ecology* 98(3):551-560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01647.x>.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson (eds.). 2004. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. Springer. <https://doi.org/10.1007/b97636>.
- Cesca, E., P. E. Villagra, and J. A. Álvarez. 2014. From forest to shrubland: Structural responses to different fire histories in *Prosopis flexuosa* woodland from the Central Monte (Argentina). *Journal of Arid Environments* 110:1-7. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.05.025>.
- Chiaradia, G. 2021. Dinámica post-fuego de la comunidad vegetal y del funcionamiento del paisaje en la Reserva Natural Privada Villavicencio. Tesis de Grado, Ingeniería en Recursos Naturales Renovables, Facultad de Ciencias Agrarias, UNCuyo.
- Dalmaso, A., E. Carretero, F. Videla, R. Candia, and S. Puig. 1999. Reserva Natural Villavicencio (Mendoza, Argentina). Plan de Manejo. *Multequina* 8:11-50.
- De Paz, M., M. Gobbi, and E. Raffaele. 2013. Mantillo de las especies leñosas de matorrales del NO de la Patagonia: abundancia, composición, estructura y heterogeneidad. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48:525-541. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n3-4.7607>.
- Delignette-Muller, M. L., and C. Dutang. 2015. fitdistrplus: An R Package for Fitting. *Journal of Statistical Software* 64: 1-34. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>.
- Dettweiler-Robinson, E., J. Bakker, and J. Grace. 2013. Controls of biological soil crust cover and composition shift with succession in sagebrush shrub-steppe. *Journal of Arid Environments* 94:96-104. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2013.01.013>.
- Elbert, W., B. Weber, S. Burrows, et al. 2012. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geosci* 5:459-462. <https://doi.org/10.1038/ngeo1486>.
- Fernández, R., M. D. Rodríguez, M. S. Albanese, and G. Miranda. 2017. El fuego como factor modelador de la estructura poblacional de *Calomys musculinus* en el Desierto del Monte, Mendoza, Argentina. V Congreso Nacional de la Biodiversidad. Las Grutas, Río Negro, Argentina.
- Flannigan, M., and J. B. Harrington. 1988. A study of the relation of meteorological variables to monthly provincial area burned by wildfire in Canada (1953-80). *Journal of Applied Meteorology* 27:441-452. [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1988\)027%3C0441:ASOTRO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1988)027%3C0441:ASOTRO%3E2.0.CO;2).
- Fundación Villavicencio. 2015. Registros de incendios y detección de áreas quemadas en Reserva Natural Villavicencio.

- Informe, Área Técnica. Mendoza, Argentina.
- García, V., J. N. Aranibar, and N. Pietrasiak. 2015. Multiscale effects on biological soil crusts cover and spatial distribution in the Monte Desert. *Acta Oecologica* 69:35-45. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.08.005>.
- González, M., M. Amoroso, A. Lara, T. Veblen, C. Donoso, et al. 2014. Ecología de disturbios y su influencia en los ecosistemas forestales templados de Chile y Argentina. Pp. 411-502 *en* C. Donoso, M. González and A. Lara (eds.). *Ecología Forestal: Bases para el Manejo Sustentable de los Bosques Nativos*. Editorial Universidad Austral de Chile.
- Granados-Sánchez, D., G. F. López-Ríos, M. A. Hernández-García, and A. Sánchez-González. 2003. Ecología De Las Plantas Epífitas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 9(2):101-111.
- Hawkes, C. V., and V. R. Flechtner. 2002. Biological soil crusts in a xeric Florida shrubland: composition, abundance, and spatial heterogeneity of crusts with different disturbance histories. *Microbial Ecology* 1:1-12. <https://doi.org/10.1007/s00248-001-1017-5>.
- Hawksworth, D., T. Iturriaga, and A. Crespo. 2005. Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medioambientales en los trópicos. *Revista Iberoamericana de Micología* 22:71-82. [https://doi.org/10.1016/S1130-1406\(05\)70013-9](https://doi.org/10.1016/S1130-1406(05)70013-9).
- Johansen, J. R., and L. Clair. 1986. Cryptogamic soil crusts: recovery from grazing near Camp Floyd State Park, Utah, USA. *Great Basin Naturalist* 46:632-640.
- Johansen, J. R. 2001. Impacts of Fire on Biological Soil Crusts. Pp. 393-395 *en* J. Belnap and O. L. Lange (eds.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Ecological Studies series. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_28.
- Li, X., P. Zhang, S. Yangui, and J. Rong-Liang. 2012. Carbon fixation by biological soil crusts following revegetation of sand dunes in arid desert regions of China: A four-year field study. *Catena* 97:119-126. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.05.009>.
- Liu, Y., X. Li, Z. Xing, X. Zhao, and Y. Pan. 2013. Responses of soil microbial biomass and community composition to biological soil crusts in the revegetated areas of the Tengger Desert. *Applied Soil Ecology* 65:52-59. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.01.005>.
- Martínez Carretero, E. 1995. Los incendios forestales en la Argentina. *Multequina* 4:105-114.
- Mataix-Solera, J., and A. Cerdà. 2009. Los efectos de los incendios forestales en los suelos. Síntesis y conclusiones. Nuevos retos en la investigación y en la gestión. Pp. 493-529 *en* Efectos de los incendios forestales sobre los suelos en España. El estado de la cuestión visto por los científicos españoles. Universitat de Valencia. España.
- McLauchlan, K., P. Higuera, J. Miesel, B. Rogers, J. Schweitzer, et al. 2020. Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *Journal of Ecology* 108:2047-2069. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13403>.
- Mistry, J. 1998. Corticolous lichens as potential bioindicators of fire history: a study in the Cerrado of the Distrito Federal, central Brazil. *Journal of Biogeography* 25:409-441. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.2530409.x>.
- Nanni, A. S., D. Rodríguez, M. Rogueiro, M. E. Periago, S. Aguiar, et al. 2020. Presiones sobre la conservación asociadas al uso de la tierra en las ecorregiones terrestres de la Argentina. *Ecología Austral* 30:175-330. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1056>.
- Navas Romero, A. L. 2019. Funciones ecosistémicas y atributos ecológicos de las costras biológicas en el centro-oeste de la Argentina. Doctorado en Biología (PROBIOL). Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. Argentina. Pp. 229.
- Perazzo, A., and J. M. Rodríguez. 2019. Impacto del fuego sobre la vegetación no vascular del suelo: un caso de estudio en los bosques de *Polylepis australis* (Rosaceae) del centro de Argentina. *Lilloa*. 56(2):67-80. <https://doi.org/10.30550/j.lil/2019.56.2/6>.
- Perry, D. A. 2008. *Forest ecosystems*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Pietrasiak, N., J. R. Johansen, T. LaDoux., and R. C. Graham. 2011. Comparison of Disturbance Impacts to and Spatial Distribution of Biological Soil Crusts in the Little San Bernardino Mountains of Joshua Tree National Park, California. *Western North American Naturalist* 71(4):539-552. <https://doi.org/10.3398/064.071.0412>.
- Rodríguez, J. M., C. Estrabou, R. P. Fenoglio, F.O. Robbiati, M. C. Salas, et al. 2009. Recuperación post-fuego de la comunidad de líquenes epífitos en la provincia de Córdoba, Argentina. *Acta Botanica Brasílica* 23:854-859. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000300026>.
- Rodríguez, J. M., D. Renison, E. Filippini, and C. Estrabou. 2017. Climate change in the mountains: insights from a study of saxicolous lichen communities in relation to altitude and microsite. *Biodiversity and Conservation* 26:1199-1215. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1293-0>.
- Roig, F. A., and E. Martínez Carretero. 1998. La vegetación puneña en la provincia de Mendoza, Argentina. *Phytocoenologia* 28:565-608. <https://doi.org/10.1127/phyto/28/1998/565>.
- RStudioTeam. 2020. *Integrated Development for R*. RStudio.
- Tabeni, S., I. A. Garibotti, C. Pissolito, and J. N. Aranibar. 2014. Grazing effects on biological soil crusts and their interaction with shrubs and grasses in an arid rangeland. *Journal of Vegetation Science* 25(6):1417-1425. <https://doi.org/10.1111/jvs.12204>.
- Villagra, P., G. Defossé, H. Del Valle, M. Tabeni, C. Rostagno, E. Cesca, and E. Abraham. 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73(2):202-211. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.08.002>.
- Weber, B., B. Budel, and J. Belnap. 2016. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0>.

- White P. S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45:229-299. <https://doi.org/10.1007/BF02860857>.
- Wong, C. S., and W. K. Li. 1998. A note on the corrected Akaike information criterion for threshold autoregressive models. *Journal of Time Series Analysis* 19:113-124. <https://doi.org/10.1111/1467-9892.00080>.
- Zhang, Y., A. L. Aradottir, M. Serpe, and B. Boeken. 2016 Interactions of Biological Soil Crusts with Vascular Plants. Pp. 385-406 *in* B. Weber, B. Büdel and J. Belnap (eds.). *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Ecological Studies, vol 226. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_19.
- Zivkovic, L., E. Martínez Carretero, A. Dalmaso, and M. Almirón. 2013. Carbono acumulado en la biomasa vegetal de la reserva de Villavicencio (Mendoza-Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48(3-4):543-551. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n3-4.7608>.