Ecología Austral 33:962-977 Diciembre 2023
Asociación Argentina de Ecología
https://doi.org/10.25260/EA.23.33.3.0.1968

Efecto de la luz, la humedad y la salinidad sobre el crecimiento de los organismos que componen la costra biológica del suelo

Vanesa R. Garcia[1,2]✉; Julieta N. Aranibar[1,2] & Pablo E. Villagra[1,3]

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

Resumen. Las tierras secas constituyen ~41% de la superficie terrestre y sufren degradación, erosión de suelos, disminución de la cobertura y la diversidad de plantas vasculares y de costras biológicas del suelo. Las biocostras son comunidades de organismos como cianobacterias, líquenes, algas y briófitas asociadas a partículas del suelo. Este estudio tiene como objetivo identificar condiciones óptimas de crecimiento de las costras biológicas mediante ensayos de propagación en vivero bajo distintos niveles de luz, humedad y salinidad. En invernadero se cultivaron distintos tipos de costras, dominadas por cianobacterias, cianolíquenes y musgos. Las biocostras fueron cultivadas en macetas bajo tratamientos de radiación (alta, media y baja) y riego (agua destilada cada tres y dos semanas, y riego semanal). A otro grupo de macetas se le agregó sal disuelta en el agua de riego (S1: 0.05 M de NaCl; S2: 0.1 M de NaCl). La cobertura total y por tipo funcional de costras se determinó mediante fotografías de cada maceta utilizando el software libre SamplePoint. Los resultados indicaron que la cobertura total de costras aumentó luego de 24 meses de cultivo y fue superior con los tratamientos de riego semanal para los niveles de radiación media y baja. Las macetas sembradas con musgos alcanzaron mayores coberturas de costras, más del 70%, seguidas por las macetas sembradas con cianobacterias y cianolíquenes. En macetas sin siembra también crecieron costras biológicas, favorecidas por las radiaciones bajas y medias con máximo nivel de riego. Además, al finalizar el ensayo, las cianobacterias crecieron en macetas sembradas con todos los tipos funcionales. El riego con solución salina perjudicó la cobertura de biocostras con respecto a las macetas sin agregado de solución salina. En conclusión, el tipo funcional sembrado, como cianobacterias y musgos, la radiación baja y máxima frecuencia de riego beneficiaron el crecimiento de las costras.

[Palabras clave: biocostras, cianobacterias, cianolíquenes, musgos]

Abstract. Effect of light, moisture and salinity on the growth of biological soil crust organisms. Drylands cover ~41% of the earth's surface and suffer from degradation, soil erosion, and biodiversity and biomass reductions of vascular plant and biological soil crusts (BSC). Biological soil crusts are communities of cyanobacteria, lichens, algae and bryophytes associated with soil particles. This study aims to identify the optimal growth conditions of biological soil crusts, through culture and propagation tests in greenhouse under different light, moisture, and salinity levels. Different types of biocrusts, dominated by cyanobacteria, cyanolichens, and mosses, were cultivated in greenhouses. The biocrusts were grown in pots under three radiation (high, medium and low) and irrigation (distilled water every three and two weeks and weekly watering). The salt dissolved in the irrigation water was added to another group of pots (S1: -0.05 M NaCl; S2: -0.1 M NaCl). Total biological soil crust cover and each functional type of cover was determined by photographs of each pot using the SamplePoint free software. Results indicated that total biocrust cover increased after 24 months of being cultivated. Higher total biocrust cover were obtained under the weekly irrigation treatments for medium and low radiation levels. Among these treatments, pots sown with mosses reached higher biocrust cover than the other functional types, more than 70%, followed by pots sown with cyanobacteria and cyanolichens. Pots without sowing also registered biological soil crust growth, favored by low and medium irradiances with maximum irrigation. Furthermore, at the end of the experiment, cyanobacteria grew in pots sown with all functional types. Saline solution irrigation impaired biological soil crust cover compared to pots without saline solution. In conclusion, functional type sown as cyanobacteria and mosses, low radiation and high irrigation frequency benefited biocrusts growth.

[Keywords: biocrusts, cyanobacteria, cyanolichens, mosses]

Editora asociada: Natalia Pérez Harguindeguy

✉ vgarcia@fcen.uncu.edu.ar

Recibido: 6 de Abril de 2023
Aceptado: 26 de Octubre de 2023

Introducción

Las tierras secas constituyen ~41% de la superficie terrestre. Debido a la expansión de actividades humanas como la ganadería y la agricultura, se estima que al menos el 20% sufre degradación severa y, por lo tanto, cambios en sus funciones ecosistémicas (Reynolds et al. 2007; Steffen et al. 2015). Estos cambios impactan sobre la erosión de suelos, los desestabilizan (Belnap et al. 2001) y disminuyen la cobertura y la diversidad de organismos como plantas vasculares y costras biológicas del suelo (CBS o biocostras) (Garcia et al. 2015).

Las CBS son comunidades de organismos como cianobacterias, líquenes, algas y briófitas —entre ellas, musgos, hepáticas y antoceros—, que se unen a sedimentos finos y viven en los primeros milímetros del suelo (Weber et al. 2016). Según estudios recientes, las biocostras ocupan ~12% de la superficie terrestre (Rodríguez-Caballero et al. 2018) y son habituales en regiones áridas y semiáridas, aunque también se las puede encontrar en ecosistemas más húmedos (e.g., bosques templados) (Maestre et al. 2011; Glaser et al. 2018). Por lo general, los lugares ocupados por las biocostras son ecosistemas donde el crecimiento de las plantas vasculares está limitado por la disponibilidad de agua, temperaturas extremas o propiedades químicas del suelo. Sin embargo, la funcionalidad y el crecimiento de las costras biológicas también pueden verse afectados por la escasez de recursos y de barreras biológicas como la dispersión o la disponibilidad de propágulos (Bowker 2007).

Estas comunidades de costras biológicas desempeñan papeles importantes en la estabilización de los desiertos arenosos (Eldridge and Leys 2003; Belnap et al. 2004), ya que reducen la erosión por viento y por agua (Zhao et al. 2013; Fattahi et al. 2020). Las cianobacterias filamentosas productoras de exopolisacáridos como las del género *Scytonema* y *Microcoleus* forman una matriz o colonias en la superficie del suelo aportando a la cohesión de partículas (Chamizo et al. 2020). Los líquenes y los musgos protegen físicamente los suelos con sus talos aéreos y con estructuras de anclaje como rizohifas y rizoides que penetran la matriz del suelo (Garcia et al. 2021). Además, las costras biológicas aportan carbono y nitrógeno a los suelos (Liu et al. 2017), y con la presencia de estructuras como expolisacáridos ayudan a la retención de agua (Rossi et al. 2012). Estas comunidades aumentan la diversidad de los ecosistemas, ya que están compuestas por organismos fotosintéticos de variadas formas de vida, son base para el crecimiento de microorganismos y, en algunos casos, resultan un elemento sucesional temprano que luego es reemplazado o permite el establecimiento de plantas vasculares (Reynolds et al. 2007; Antoninka et al. 2020a; Corvalán Videla et al. 2021).

La restauración de estas comunidades puede aportar a la recuperación de ambientes degradados debido a las funciones ecosistémicas que cumplen. Sin embargo, la suposición de que estos organismos crecen lentamente disminuye el interés de implementarlas para mejorar las funciones ecológicas del ecosistema (Weber et al. 2016). Para restaurar las CBS, se propone disminuir barreras ambientales e implementar mejoras del hábitat que aceleren la recuperación (Bowker et al. 2020) y la selección de organismos con adaptaciones a cada ambiente a restaurar. Por ejemplo, líquenes de los géneros *Collema* y *Psora*, y musgos de los géneros *Tortula* y *Aloina* se encontraron en suelos muy salinos del norte de Irán (Kakeh et al. 2021), y experimentos de laboratorio mostraron que el musgo antártico *Pohlia nutans* puede tolerar un alto estrés salino (Zhang et al. 2019). Además, cianobacterias del género *Microcoleus* se reportaron en suelos salinos cumpliendo un papel importante en la formación del suelo (Canfora et al. 2016), mientras que los géneros *Nostoc* y *Sytonema* se reportaron en sitios con alta exposición a la radiación UV (Castenholz and Garcia-Pichel 2012; Singh 2018).

El trasplante directo de biocostras desde un sitio sin disturbio para la restauración de otro puede ocasionar algún deterioro de estas áreas de recolección (Antoninka et al. 2020b). Una alternativa es recolectar biocostras en sitios pensados para otros usos, como, por ejemplo, la construcción de caminos o infraestructura cercanos a los sitios a restaurar y el posterior cultivo de estos organismos en invernadero. En la actualidad se están estudiando métodos para cultivar costras biológicas a escalas menores (Antoninka et al. 2016; Chiquoine et al. 2016; Velasco-Ayuso et al. 2017; Zhou et al. 2020) bajo diferentes tipos de suelo, con la adición de nutrientes al sustrato, sombreado, radiación incidente, sistemas y frecuencias de riego, para reducir o eliminar la desecación (Doherty et al. 2015; Velasco-Ayuso et al. 2020). Además, para el cultivo se implementan inóculos con diferentes tipos

funcionales de costras biológicas, con especies únicas o mixtos para evaluar el éxito de los organismos (Bowker et al. 2017; Zhou et al. 2020). Todas estas estrategias se centran en acelerar la producción de inóculo, aumentar la biomasa de costra biológica en condiciones controladas de invernadero o conocer y reducir las limitaciones de crecimiento encontradas en el campo, para la posterior aplicación en tareas de restauración (Doherty et al. 2018; Roncero-Ramos et al. 2019).

En el desierto del Monte prevalecen las cianobacterias y los cianolíquenes en áreas más expuestas a la radiación, y los musgos en zonas sombreadas, debajo de arbustos (Garcia et al. 2015). En ensayos in situ, los musgos disminuyeron las concentraciones de fósforo disponible cuando aumentaron las precipitaciones simuladas; es decir, al activar el metabolismo absorbieron mayor concentración del nutriente para su desarrollo, lo que indica un mayor requerimiento de fósforo que los líquenes y los suelos sin costras biológicas (Aranibar et al. 2022). Ensayos en vivero con biocostras procedentes del Monte realizados bajo condiciones óptimas de humedad mostraron un aumento de la cobertura en 19 meses, con un aumento asociado de la estabilidad del suelo (Garcia et al. 2021), una facilitación de la emergencia y un aumento de la calidad nutricional de plántulas de pastos, entre otros efectos (Corvalán Videla et al. 2021). Aunque las costras biológicas del Monte realizan diferentes procesos que contribuyen a la salud de los suelos bajo condiciones óptimas de humedad, ya sea por riego superficial frecuente o por capilaridad, no se conoce aún su capacidad para propagarse en condiciones más cercanas a las que se encontrarían en terreno, de mayor exposición solar, menor humedad y alta salinidad, que permitan diseñar estrategias de restauración de suelos degradados. Por lo tanto, este estudio tiene como objetivo específico identificar condiciones óptimas de crecimiento de organismos de las CBS, potenciales para la restauración, mediante ensayos de propagación en vivero, bajo distintos niveles de luz, humedad, temperatura, y salinidad del agua de riego. Se hipotetiza que la propagación de las cianobacterias, los cianolíquenes y los musgos que componen las costras biológicas, por sus características estructurales, fisiológicas y reproductivas, presentan distintos requerimientos de luz, humedad, temperatura y diferente tolerancia a la salinidad. Los organismos de la biocostra son poiquilohídricos; es decir, pueden equilibrarse con la humedad relativa del aire durante los períodos secos y recuperarse fisiológicamente después de la hidratación. Sin embargo, se espera encontrar que la costra biológica dominada por musgos necesite condiciones de mayor humedad y menor luminosidad en comparación con la dominada por cianobacterias y cianolíquenes. Los musgos en estado hidratado son más sensibles a la radiación y a las temperaturas elevadas porque pierden agua rápidamente; por lo tanto, desarrollaron la capacidad de mantener la eficiencia fotosintética a baja irradiancia y de crecer a temperaturas óptimas relativamente bajas o medias (5 a 25 °C) (He et al. 2016; Adessi et al. 2021). Por otro lado, las biocostras dominadas por cianobacterias y cianolíquenes poseen escitonemina, un compuesto sintetizado por el cianobionte en respuesta a la alta radiación UV-A que se acumula en las vainas y le brinda fotoprotección contra la radiación dañina. Además, las vainas de polisacáridos le permiten resistir tiempos de desecación prolongados (Tamaru et al. 2005; Adessi et al. 2021). También se espera que la tolerancia a la salinidad sea mayor en cianobacterias que en cianolíquenes y musgos, ya que las cianobacterias tienen estrategias diferentes de tolerancia al estrés salino. Entre ellas, la de incrementar los polisacáridos extracelulares y las concentraciones de disacáridos en el interior celular, reduciendo de esta manera la desnaturalización de macromoléculas y estabilizando las membranas celulares, proteínas y pigmentos que intervienen en la fotosíntesis y la respiración (Sand-Jensen and Jespersen 2012; Singh et al. 2022).

Materiales y Métodos

Para determinar el efecto de la luz, la humedad y la salinidad sobre el crecimiento de los organismos que componen la costra biológica del suelo (CBS) o biocostra se cultivaron en invernadero distintos tipos: las dominadas por cianobacterias, por cianolíquenes y por musgos. Se seleccionaron estos tipos de costras biológicas por su abundancia (Gómez et al. 2012; García et al. 2015) y su composición en la reserva de la Biosfera de Ñacuñán, Mendoza, en la que no se encontraron hepáticas ni antoceros, solo musgos del grupo de las briófitas. El experimento se realizó durante 24 meses, desde marzo de 2018 a marzo de 2020, en un invernadero del campo experimental IADIZA

(Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas 32°53′ S - 68°57′ O), situado en la ciudad de Mendoza, Argentina.

Recolección del material biológico

Los fragmentos de distintos tipos funcionales de costras biológicas y el sustrato a utilizar fueron recolectados entre los años 2016 y 2017 de los bordes de caminos que atraviesan la reserva de la Biosfera de Ñacuñán, Mendoza, Argentina, para reducir el impacto sobre las comunidades nativas de biocostras. Luego, en el laboratorio, mediante observaciones en microscopio y lupa, las costras biológicas se clasificaron en los distintos tipos funcionales dominantes en cada muestra como cianobacterias, cianolíquenes gelatinosos y musgos. Se seleccionaron estos tipos funcionales porque representan los grupos biológicos que en ensayos de invernadero anteriores tuvieron mayor éxito en el crecimiento (Garcia et al. 2021). Se espera tengan distintas respuestas a las condiciones ambientales empleadas. Los géneros más frecuentes de cada tipo funcional, identificados mediante uso de claves (Casas et al. 2006; Komárek and Johansen 2015; Nash III et al. 2002), fueron las cianobacterias *Scytonema* y *Microcoleus*, los cianolíquenes *Enchylium* y los musgos *Tortula*, *Bryum* y *Pseudocrossidium*.

Diseño experimental

El cultivo de biocostras se realizó en un invernadero cubierto con nylon polietileno de 100 micrones para proteger a las muestras de las precipitaciones. Durante el día se mantenían los laterales abiertos para favorecer la circulación de aire y evitar extremos de temperatura; durante la noche o en días con tormentas, se cerraban los laterales para reducir los daños ocasionados por vientos o ingreso de precipitaciones. Se utilizaron macetas plásticas rectangulares de 14.5 cm de largo, 10.5 cm de ancho y 5 cm de altura, de color azul para impedir que la luz favoreciera el crecimiento de organismos debajo de la superficie, tales como algas verdes. En cada maceta se colocaron 300 g de suelo previamente esterilizado en estufa a 100 °C para evitar que germinen plántulas o que crezcan otros organismos no inoculados. Luego, se sembraron cianobacterias y cianolíquenes en trozos de 3 cm de diámetro colocados en el centro de la maceta. Los musgos se sembraron de forma triturada, con un método adaptado de Antoninka et al. (2016). las muestras de musgo se rompieron suavemente con el mortero, y luego, para separarlas de las partículas de suelo mineral, se colocaron en un tamiz de 1 mm malla, nro. 18, repitiendo el procedimiento dos veces. Lo retenido en el tamiz se lavó con agua en un recipiente, agitándolo y dejando decantar el sustrato. Los musgos en suspensión se retiraron y secaron esparciéndolos y escurriéndolos suavemente sobre toallas de papel y dejándolos secar al aire a temperatura ambiente. Se colocaron 4 g de musgos, distribuidos homogéneamente en la superficie de cada maceta, y se estabilizaron con un riego inicial. La inoculación diferenciada entre los organismos se debió al éxito obtenido anteriormente para cada grupo, en el que cianobacterias y cianolíquenes se vieron favorecidos por la siembra en trozos y los musgos alcanzaron mayores coberturas con siembra triturada (Garcia et al. 2021).

Las CBS se cultivaron bajo distintas combinaciones de tratamientos de radiación y riego. El tratamiento de radiación consistió en tres niveles de sombreado, colocando debajo del nylon, mallas media sombra 80% (radiación baja) y 65% (radiación media), y un control sin malla (radiación alta). La radiación fotosintéticamente activa (RFA), tanto en el invernadero como en áreas expuestas, se midió con radiómetro con barra integradora de 1 m (radiómetro Li-COR modelo LI-185 A Lincoln, Nebraska, USA). Para cada nivel de sombreado, la radiación se obtuvo del promedio de tres mediciones en distintos puntos tomadas al mediodía solar. Los valores obtenidos se detallan en la Tabla 1.

El nivel de radiación alta presentó mayores temperaturas que los niveles de radiación

Tabla 1. Valores de radiación fotosintéticamente activa (RFA) obtenidos para los tratamientos de radiación en invierno y verano.

Table 1. Photosynthetically active radiation values obtained for radiation treatments in winter and summer.

Nivel de radiación	Invierno		Verano	
	RFA μmol.m^{-2}.s^{-1}	Sombra (%)	RFA μmol.m^{-2}.s^{-1}	Sombra (%)
Baja	300	71.4	633	72.2
Media	420	60	800	65
Alta	737	30	1733.3	24
Exterior	1050	0	2275	0

media y baja. La temperatura se registró cada 15 minutos, desde febrero del 2019 a mayo del 2020, con un sensor de temperatura HOBO instalado bajo un protector de radiación solar. En los meses de invierno, en los tratamientos de radiación media y baja se registró una temperatura media de 11.93 °C y una mínima de -5.12 °C. En los meses de verano se registró una temperatura promedio de 29.19 °C, con una máxima de 54.6°C. Bajo el nivel de radiación alta (sin malla media sombra) se registró en invierno una temperatura promedio de 12.73 °C y una mínima de -4.88 °C; en verano, una temperatura media de 29.5 °C y una máxima de 55.58 °C (Material Suplementario-Figura S1). A fin de determinar si estas temperaturas son equivalentes a las encontradas en ambientes naturales, se las contrastó con las de Ñacuñán en períodos comparables. En el invierno de 2019, Ñacuñán registró una temperatura media de 8.03 °C y una mínima de 6.6 °C. En los meses de verano de 2020 no hay datos, por lo que se reportan datos del verano del 2018 y del 2019, como referencia. En el verano de 2018 se registró una temperatura media de 25 °C y una máxima de 44.1 °C; en el verano del 2019, la temperatura registrada fue 24.8 °C y una máxima de 42.8 °C (URL: mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/red_iadiza/index.htm).

El riego se realizó aplicando agua destilada con ayuda de un rociador simulando lluvia, asegurándose que la superficie de cada maceta quedara humedecida de forma homogénea. El tratamiento consistió en tres frecuencias: riego mínimo aplicado cada 3 semanas (R1 o control), riego medio aplicado cada dos semanas (R2) y riego máximo aplicado semanalmente (R3). Se emplearon 50 mL de agua en cada maceta por instancia de riego, equivalente a un pulso de 3.3 mm. Esta cantidad se calculó a partir de datos de los eventos de precipitación ocurridos en cinco años en Ñacuñán (URL: mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/red_iadiza/index.htm), área de donde se extrajeron las CBS, y observaciones que indicaban que aportar humedad a toda la superficie del suelo, sin saturarla, evitaba los daños asociados a las condiciones de saturación. En esta zona, la precipitación media anual es 324 mm, y el 82% de los eventos es menor a 10 mm (Greco et al. 2013). En los meses de verano, en Ñacuñán suelen aumentar los eventos de precipitación, por lo que para asemejar las condiciones y para impedir la desecación de los organismos, se aplicó un riego semanal a todos los tratamientos, en los que las macetas se rociaron homogéneamente simulando pulsos inferiores a 2 mm.

Las macetas ya armadas se dispusieron en bloques de 4 que incluían a los diferentes tipos funcionales de costras biológicas (macetas sembradas con cianobacterias, con cianolíquenes y musgos) y las de macetas sin siembra o control. Luego, estos bloques de macetas se distribuyeron al azar en las mesas de trabajo para que las condiciones ambientales impactaran de forma equitativa sobre todos los tratamientos. Se consideraron 10 repeticiones de cada tipo funcional para cada una de las 9 combinaciones de tratamiento radiación y riego, obteniendo un total de 360 macetas. Para evitar los efectos directos de los bordes sobre las condiciones de luz, temperatura, viento y humedad, se colocaron macetas sin inocular denominadas bordura que contenían igual cantidad de sustrato y se sometían a los mismos tratamientos de riego.

Además, otro grupo de macetas se sometió a los tratamientos de radiación media y riego medio (R2) para agregarles un tercer tratamiento de salinidad con dos niveles S1 (0.05 M de NaCl) y S2 (0.1 M de NaCl). La sal se agregó disuelta en el agua de riego. Estas concentraciones de sal se obtuvieron a partir de datos de molaridad del agua disponible para riego en sitios donde podrían aplicarse estrategias de restauración, como perforaciones de Telteca (Mendoza) (0.03 M) y fincas agrícolas de San Juan (0.13 M). El total de macetas en este tratamiento fue 40, tomando como control a macetas sin agregado de sal que estaban bajo los tratamientos de radiaciones y riego intermedios (radiación media y R2). Estas macetas también se agruparon en bloques de 4, incluyendo a los diferentes tipos funcionales de costras biológicas y macetas sin siembra. Después, los bloques se distribuyeron al azar en las mesas de trabajo bajo el tratamiento de radiación media, entre los bloques sin tratamiento de salinidad.

Variables respuesta determinadas

Al concluir el ensayo se midió la cobertura total y la cobertura de cada tipo funcional en todas las macetas, dos variables relacionadas con el desarrollo de las costras.

Cobertura total de biocostras. Para medir la cobertura total, se fotografió cada maceta colocando una cámara Canon PowerShot SX50 HS en un soporte cuatrípode de 15 cm de altura.

Se tomaron fotografías de cada maceta en dos instancias: a los 2 meses de comenzar el ensayo y a los 24 meses, al finalizarlo. La primera toma de fotografías se considera la cobertura inicial, después de que las costras inoculadas se adhirieran correctamente al sustrato.

Todas las macetas fueron fotografiadas inmediatamente después de haber sido regadas para que las costras biológicas estuvieran hidratadas y que las cianobacterias, al movilizarse hacia la superficie, fueran visibles. El porcentaje de cobertura total y por tipo funcional de costras se determinó a partir de estas fotos utilizando el software libre SamplePoint, una herramienta que facilita el muestreo puntual de imágenes digitales (Booth et al. 2006). Para realizar el análisis de intercepción de puntos de cuadrículas en la fotografía de cada maceta, se superpuso una cuadrícula de 225 puntos de clasificación. Estos puntos se colocan de manera sistemática con puntos iguales en filas y columnas, y el programa permite seleccionar la categoría a la que pertenecen. Las categorías de clasificación se definieron con antelación, como suelo desnudo, cianobacteria, cianoliquen y musgo (Material Suplementario-Figura S2). Con esta información, en cada maceta se calculó la cobertura de cada tipo funcional (en porcentaje), contando el número de puntos con presencia de estos organismos sobre el total de los 225 puntos, y también la cobertura total de costras biológicas, sumando de cobertura de todos los tipos funcionales.

Análisis estadístico

Los datos se analizaron utilizando modelos lineales generalizados con los paquetes estadísticos fitdistrplus, glm y MuMIn, effects en el entorno estadístico R (R Core Team 2021). Mediante gráficos Q-Q plot realizados por el paquete fitdistrplus (Delignette-Muller and Dutang 2015) se ajustó la distribución de los datos comparando entre las distribuciones normal y gamma, siendo gamma la que mejor ajustaba los datos. La variable respuesta cobertura total de costras biológicas se modeló en función de las variables explicativas categóricas (también llamadas factores) tipo funcional, radiación, riego —en un análisis— y salinidad —en otro análisis—. Se utilizó el paquete MuMIn (inferencia multimodelo) (Barton 2020) para seleccionar el modelo de mejor ajuste. Este paquete plantea, a partir del modelo global, todas las otras combinaciones posibles de los factores y utiliza los criterios de AIC (criterio de información de Akaike) (Wong and Li 1998) y peso para elegir el mejor modelo. Los modelos con menor AIC, dAIC menor a dos y mayor peso se utilizaron para inferir los factores que afectaron a la variable respuesta, con los que se obtuvieron los estimadores de los coeficientes, que indican magnitud y dirección de cada efecto. Además, para mostrar la significancia de los coeficientes se calcularon los intervalos de confianza para cada modelo, considerando como significativo al efecto de la variable cuyos intervalos de confianza no incluyan el cero, que indicaría ausencia de efecto. Se utilizaron gráficos de cajas para visualizar los efectos de los factores incluidos en el modelo seleccionado La diversidad de tipos funcionales se estimó mediante gráficos de frecuencias que muestran la cobertura de organismos en las macetas a los dos (inicio) y a los 24 meses (final del ensayo) de la siembra.

Resultados

Efecto de la radiación y el riego sobre la cobertura total de CBS

La cobertura total de CBS alcanzada al final del ensayo estuvo influenciada por el tipo funcional sembrado, por los tratamientos de radiación y riego, y por la interacción entre las tres variables, que integran el modelo de mayor peso y menor dAIC (Tabla 2). Los intervalos de confianza del modelo global (aquellos que no incluyen el valor 0) indican que la siembra de cualquiera de los distintos tipos funcionales y la menor radiación aumentaron, en general, la cobertura total de costras biológicas con respecto a suelo

Tabla 2. Modelo lineal generalizado global para cobertura total de CBS que incluye las interacciones entre los factores fijos tipo funcional, radiación y riego. El modelo seleccionado tiene mayor peso y dAIC<2 (dAIC entre el mejor modelo y el siguiente de mayor peso).

Table 2. Global generalized linear model for total biological soil crusts cover that includes the interactions between the fixed factors (functional type, radiation and irrigation). The selected model has the highest weight and dAIC<2 (dAIC between the best and the second best models).

Modelo	AIC	dAIC	Peso
Tipo funcional*Radiación*Riego	1795.2	0.00	1
Tipo funcional*Radiación+ Tipo funcional*Riego+ Radiación * Riego	1814.7	19.46	0

sin siembra bajo condiciones extremas de radiación y sequía (intercepto). Sin embargo, la mayor cobertura de biocostras se alcanzó con la combinación de los tratamientos de riego y radiaciones bajas, indicado en el modelo por las interacciones entre las distintas variables (Tabla 3).

A niveles de radiación medios (M) y bajos (B) y frecuencias máximas de riego (R3) aumentó la cobertura total de costras biológicas en macetas con y sin siembra (Figura 1). Sin embargo, el efecto del riego y la radiación fue mayor en las macetas sin siembra que en las macetas sembradas con alguno de los tipos funcionales, tal como lo indica el valor negativo de las interacciones entre variables (Tabla 3). Las coberturas alcanzadas en macetas sembradas con cianobacterias y cianolíquenes fueron similares bajo los tres

Tabla 3. Efecto de los tipos funcionales, niveles de radiación (A: alta; M: media; B: baja) y riego (R1: cada tres semanas; R2: cada dos semanas; R3: semanal) sobre la cobertura total de biocostras. Se muestran los valores de los estimadores y sus intervalos de confianza. En negrita se muestran los intervalos de confianza que no incluyen el cero, indicando un efecto significativo de la variable. El intercepto es el suelo sin siembra bajo radiación alta y menor frecuencia de riego (R1).

Table 3. Effect of functional types, radiation levels (A: high; M: medium; B: low) and irrigation (R1: every three weeks; R2: every two weeks; R3: weekly) on total biological soil crust cover. Estimates and confidence intervals are shown. Confidence intervals that not include zero are shown in bold, indicating a significant effect of the variable. The intercept refers to soil without sowing under the highest radiation and the lowest irrigation frequency (R1).

Coeficientes	Estimadores	Intervalo de confianza 2.5%-97.5%
Suelo sin siembra:Radiación A:Riego R1	**- 1.96**	**-2.44-(-1.40)**
Cianobacteria	**3.22**	**2.49-3.96**
Cianoliquen	**3.62**	**2.88-4.35**
Musgo	**2.21**	**1.47-2.95**
Radiación media	0.25	-0.48-0.98
Radiación baja	**2.62**	**1.88-3.35**
Riego R2	0.25	-0.48-0.98
Riego R3	0.30	-0.43-1.04
Cianobacteria:Radiación M	-0.10	-1.14-0.93
Cianoliquen:Radiación M	-0.05	-1.09-0.98
Musgo:Radiación M	0.45	-0.58 - 1.48)
Cianobacteria:Radiación B	**-1.99**	**-3.02-(-0.95)**
Cianoliquen:Radiación B	**-2.08**	**-3.12-(-1.04)**
Musgo:Radiación B	-0.50	-1.53-0.53
Cianobacteria:Riego R2	-0.21	-1.24-0.82
Cianoliquen:Riego R2	-0.16	-1.20-0.86)
Musgo:Riego R2	0.12	-0.90-1.16
Cianobacteria:Riego R3	0.37	-0.66-1.40
Cianoliquen:Riego R3	0.03	-0.99-1.07
Musgo:Riego R3	0.78	-0.25-1.81
Radiación M:Riego R2	**1.56**	**0.53-2.60**
Radiación P:Riego R2	-0.91	-1.95-0.12
Radiación M:Riego R3	**3.63**	**2.59-4.66**
Radiación B:Riego R3	**2.11**	**1.08-3.15**
Cianobacteria:Radiación M:Riego R2	-1.45	-2.91-0.01
Cianoliquen:Radiación M:Riego R2	**-1.57**	**-3.03-(-0.11)**
Musgo:Radiación M:RiegoR2	-1.11	-2.58-0.34
Cianobacteria:Radiación B:Riego R2	1.22	-0.24-2.68
Cianoliquen:Radiación B:Riego R2	0.89	-0.56-2.35
Musgo:Radiación B:Riego R2	0.28	-1.17-1.74
Cianobacteria:Radiación M:Riego R3	**-3.06**	**-4.52-(-1.60)**
Cianoliquen:Radiación M:Riego R3	**-2.85**	**-4.31-(-1.39)**
Musgo:Radiación M:Riego R3	**-1.95**	**-3.41-(-0.49)**
Cianobacteria:Radiación B:Riego R3	-1.06	-2.52-0.39
Cianoliquen:Radiación B:Riego R3	-1.35	-2.81-0.10
Musgo:Radiación B:Riego R3	**-1.61**	**-3.07-(-0.15)**

niveles de radiación con frecuencias de riego mínimas (R1) y medias (R2), a diferencia del suelo sin siembra, en el que las diferencias fueron muy evidentes (Figura 1).

Para una interpretación más clara de las respuestas de cada tipo funcional a los tratamientos de riego y radiación, y debido a que el modelo global indica una interacción entre todos los factores fijos, se analizó por separado la cobertura total alcanzada en macetas sin siembra y las sembradas con los tres tipos funcionales, cianobacterias, cianolíquenes y musgos. En todos los tipos funcionales sembrados y suelo sin siembra, la cobertura de costras biológicas total alcanzada dependió de la radiación y del riego. La cobertura de CBS fue superior con los tratamientos de riego máximos (R3) para los niveles de radiación media y baja (Figura 1). Las macetas sembradas con musgos alcanzaron mayores coberturas de costras biológicas, más del 70% (Figura 1d) seguidas por las macetas sembradas con cianobacterias y cianolíquenes (Figuras 2b y c). En macetas de suelo sin siembra también crecieron costras biológicas, favorecidas por las radiaciones bajas y medias con máximo nivel de riego (R3) (Figura 1a).

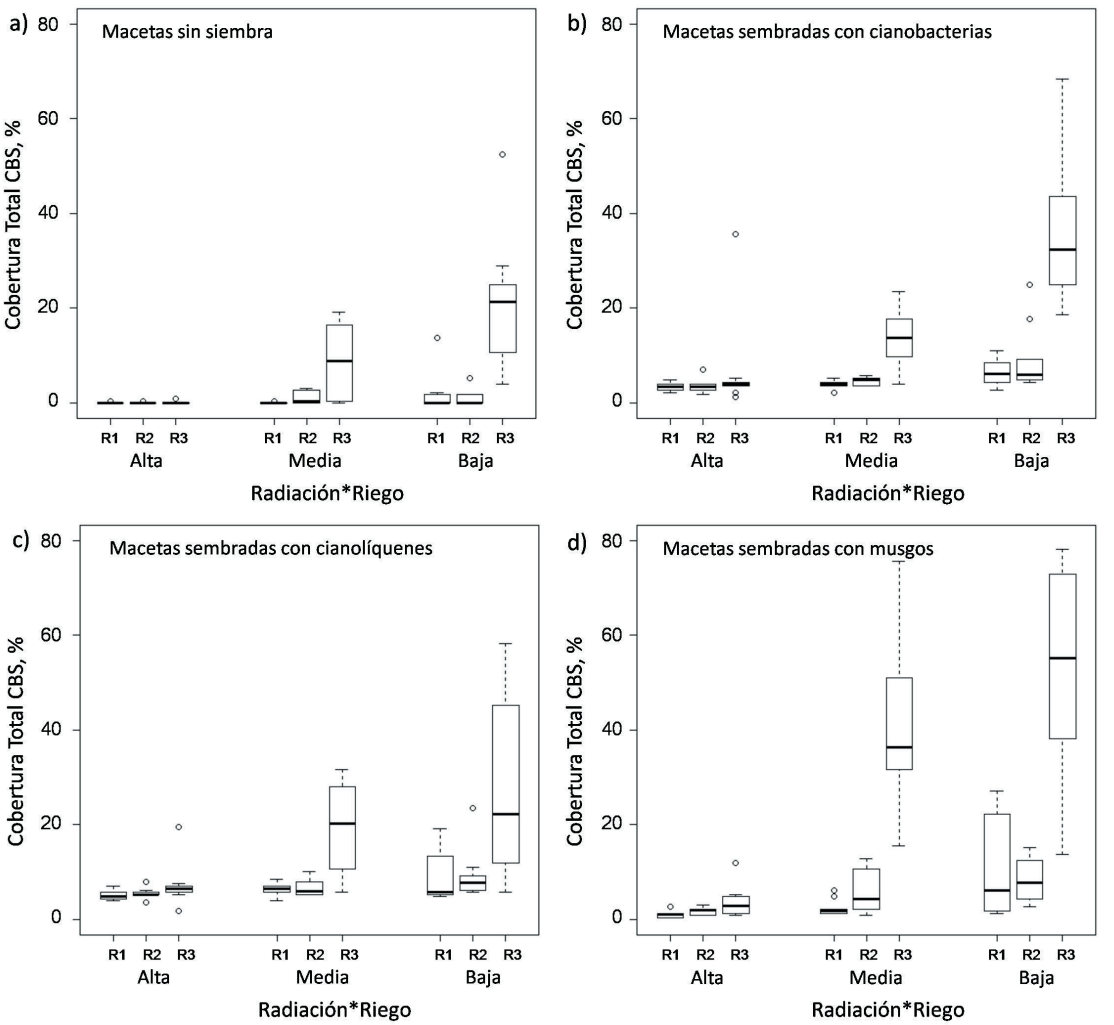


Figura 1. Cobertura total de CBS a tiempo final en macetas inoculadas con los diferentes tipos funcionales de biocostras para cada tratamiento. Los tres niveles de riego son R1 (mínimo, cada tres semanas); R2 (medio, cada dos semanas), y R3 (máximo, semanal) para cada nivel de radiación (alta, media y baja).

Figure 1. Total biological soil crusts cover at the end of experiment in pots inoculated with different functional types of biocrusts for each treatment. The three irrigation levels are R1 (minimum, every three weeks); R2 (medium, every two weeks), and R3 (maximum, weekly) for each radiation level (high, medium and low).

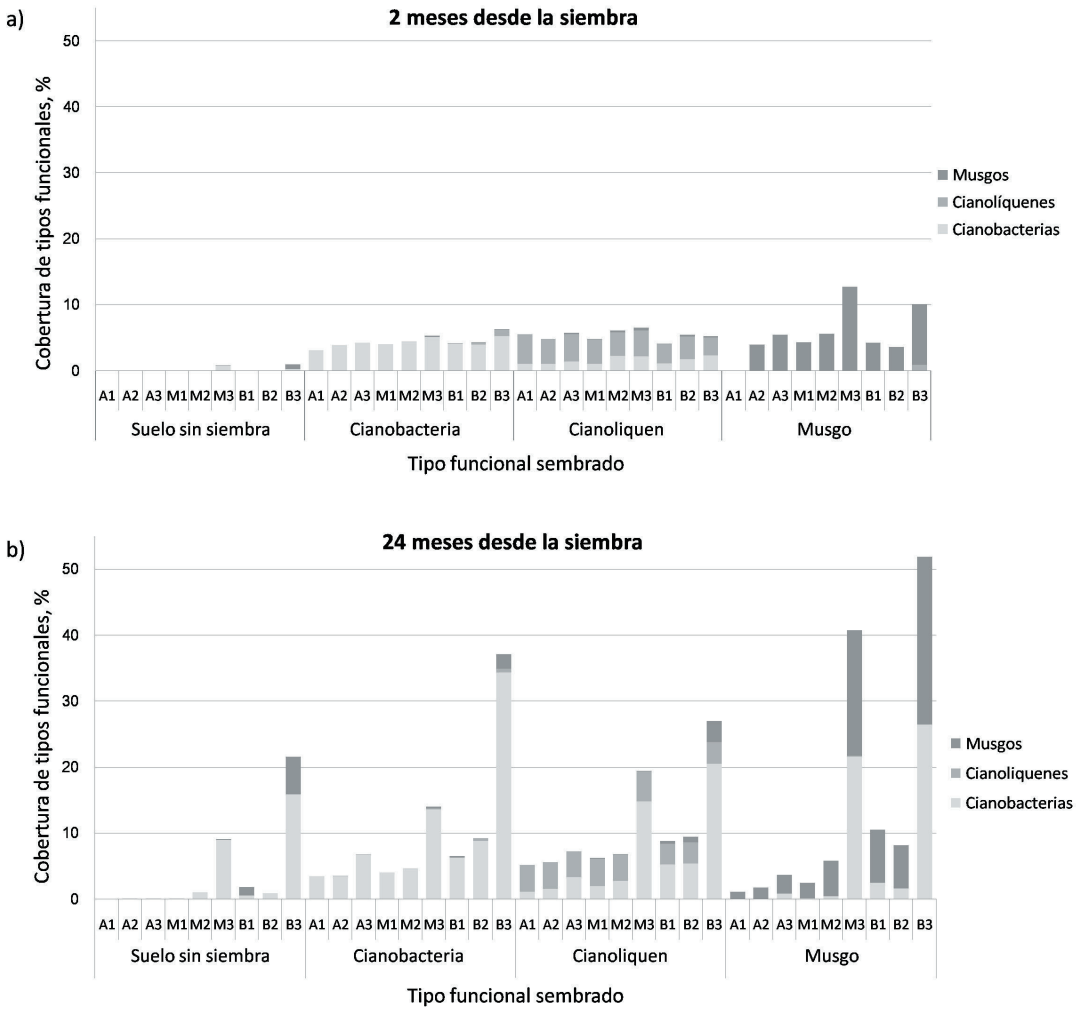


Figura 2. Cobertura promedio de cada tipo funcional desarrollado en macetas sembradas con diferentes tipos de biocostras, a los primeros 2 meses (tiempo inicial) y a los 24 meses (tiempo final del ensayo). A, M y B se refieren a los niveles de radiación (alta, media y baja, respectivamente). 1, 2 y 3 se refieren a los niveles de riego (mínimo [cada tres semanas], medio [cada dos semanas] y máximo [semanal], respectivamente).

Figure 2. Average cover of each functional type developed in pots sowed with different functional types of biological soil crusts after two months of sowing and at the end of the experiment (24 months). A, M, and B refer to high, medium, and low radiation levels, respectively. 1, 2 and 3 refer to watering levels (minimum [every three weeks], medium [every two weeks] and maximum [weekly], respectively).

Diversidad de tipos funcionales

A los dos meses de la siembra, las macetas en las que se sembró algún tipo funcional de CBS alcanzaron coberturas promedio cercanas al 5%, excepto en las macetas sembradas con musgos bajo tratamientos de riego máximo (R3) con radiaciones media (M) y baja (B) (Figura 2a), que alcanzaron coberturas superiores al 10%. En los primeros meses, las cianobacterias estaban presentes en macetas sembradas con dichos organismos y con cianolíquenes. Al finalizar el ensayo, aumentó el número de tipos funcionales en las macetas (Figura 2b), las cianobacterias crecieron en macetas sembradas con todos los tipos funcionales y en las de suelo sin siembra, excepto bajo tratamientos de radiación alta (A) y frecuencias de riego mínimas (R1) y medias (R2). Los musgos también se encontraron en las macetas sin siembra y sembradas por cianobacterias y cianolíquenes, mayormente en tratamientos de radiación baja (B), y cianolíquenes se encontraron en macetas que fueron sembradas por ese tipo funcional y con cianobacterias en tratamientos con radiaciones bajas. Las cianobacterias alcanzaron coberturas

superiores al 20% bajo los tratamientos de radiación baja y riego máximo (R3), mientras que, los musgos alcanzaron estas coberturas también bajo radiaciones medias (Figura 2b).

Cobertura total de CBS bajo tratamientos de salinidad

El riego con solución salina influyó en la cobertura alcanzada por la CBS, y este efecto fue diferente según el tipo funcional sembrado, lo que se evidenció en que el mejor modelo para la cobertura total de costras biológicas incluye la interacción entre los tipos funcionales y la salinidad (Tabla 4). La siembra de los distintos tipos funcionales aumentó, en general, la cobertura con respecto al suelo sin siembra y sin agregado de solución salina (intercepto), aun en condiciones de salinidad. Además, los tratamientos salinos (S1 y S2) afectaron de forma negativa a la cobertura de costras con respecto a las macetas sin agregado de solución salina (Tabla 5). Las macetas sin siembra bajo tratamientos salinos no tuvieron desarrollo de costras, y los cianolíquenes fueron los más afectados debido a que mostraron mayor diferencia entre la cobertura alcanzada sin agregado de solución salina (S0) y los niveles de salinidad (S1, S2) (Figura 3). Los musgos fueron los menos afectados y, al igual que las cianobacterias, no presentaron diferencias de coberturas entre los niveles de salinidad S1 y S2 (Figura 3).

Tabla 4. Modelo lineal generalizado para cobertura total de CBS que incluye las interacciones entre los factores fijos tipo funcional y salinidad. El modelo seleccionado tiene mayor peso y dAIC<2 (dAIC entre el mejor modelo y el siguiente de mayor peso).

Table 4. Generalized linear model for total biological soil crusts cover that includes the interactions between the fixed factors (functional type, salinity) by functional type sown. The selected model has the highest weight and dAIC<2 (dAIC between the best and second best models).

Modelo	AIC	dAIC	Peso
Tipo funcional*Salinidad	319.3	0.00	1
Tipo funcional+Salinidad	346.4	27.13	0

Discusión

En el presente estudio, el cultivo de biocostras durante 2 años bajo condiciones semi controladas en invernadero permitió aumentar con éxito la cobertura total de CBS. De manera consistente con la hipótesis planteada, los organismos de las biocostras presentaron diferentes respuestas a los tratamientos de radiación y riego, y diferente tolerancia a la salinidad. Los tratamientos de reducción de la radiación y riego tuvieron efectos variados y positivos sobre estos organismos. Por su parte, la salinidad perjudicó el crecimiento de las CBS.

En general, la aplicación de riego favoreció la cobertura biocostras cuando se combinó con una reducción de la radiación. Estos organismos son poiquilohídricos y, por lo tanto, son metabólicamente activos cuando están hidratados, pudiendo comenzar con la respiración a los tres minutos luego de ser

Tabla 5. Efecto de los tipos funcionales sembrados y la salinidad (S0; S1=0.05 M de NaCl; S2=0.1 M de NaCl) sobre la cobertura total de biocostras. Se muestran los valores de los estimadores con sus intervalos de confianza. En negrita se muestran los intervalos de confianza que no incluyen el cero, indicando un efecto significativo de la variable. El intercepto es el suelo sin siembra y sin agregado de solución salina.

Table 5. Effect of functional types and salinity (S0; S1=0.05 M de NaCl; S2=0.1 M de NaCl) on total biological soil crust cover. Estimates and confidence intervals are shown. Confidence intervals that do not include zero are shown in bold, indicating a significant effect of the variable. The intercept refers to soil without sowing and saline solution additions.

Coeficientes	Estimadores	Intervalo de confianza 2.5%-97.5%
Suelo sin siembra:salinidad S0	0.10	-0.21-0.46
Cianobacteria	**1.46**	**0.98-1.93**
Cianoliquen	**1.82**	**1.34-2.30**
Musgo	**1.67**	**1.19-2.15**
Salinidad S1	**-2.40**	**-2.88-(-1.92)**
Salinidad S2	**-2.40**	**-2.88-(-1.92)**
Cianobacteria:Salinidad S1	**1.68**	**1.01-2.36**
Cianoliquen:Salinidad S1	**1.57**	**0.90-2.25**
Musgo:Salinidad S1	**1.91**	**1.23-2.58**
Cianobacteria:Salinidad S2	**1.35**	**0.67-2.02**
Cianoliquen:Salinidad S2	**0.77**	**0.09-1.44**
Musgo:Salinidad S2	**1.70**	**1.03-2.38**

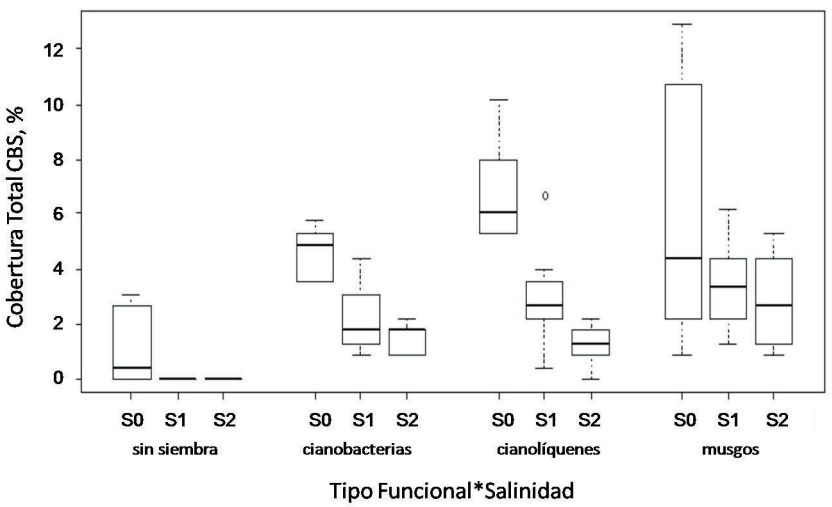


Figura 3. Cobertura total de CBS a tiempo final en macetas inoculadas con los diferentes tipos funcionales de CBS (sin siembra, cianobacterias, cianolíquenes y musgos) para cada nivel de salinidad (S0: sin sal; S1: 0.05 M; S2: 0.1 M).

Figure 3. Total biological soil crust cover at the end of experiment in pots inoculated with different functional types of BSC (without sowing, cyanobacteria, cyanolichens and mosses) for each salinity level (S0: no salt; S1: 0.05 M; S2: 0.1 M).

humedecidos y llegar a su actividad completa de fotosíntesis a los 30 minutos (Belnap et al. 2001). Estudios con biocostras provenientes del desierto occidental de Utah y desiertos cálidos Nueva México en Estados Unidos demostraron que cultivar en invernadero cianobacterias y propágulos de costras biológicas con riego artificial incrementó la cobertura e indujo el establecimiento de estas comunidades en solo semanas o meses (Antoninka et al. 2016; Velasco Ayuso et al. 2017). En los desiertos cálidos, donde las precipitaciones son escasas y la evapotranspiración alta, existen otras condiciones, además del riego o las precipitaciones, que pueden mantener la humedad y reducir la desecación y la exposición a la radiación ultravioleta (Antoninka et al. 2020a,b; Zhou et al. 2020), como el sombreado por plantas vasculares o la microtopografía, que genera micrositios de menor radiación (exposición sur en el hemisferio sur) (Garcia et al. 2015; Zabala et al. 2023).

En este estudio, las condiciones existentes en el tratamiento de mayor radiación fueron limitantes del desarrollo de los diferentes organismos, ya que en los niveles de máxima radiación, la aplicación de las distintas frecuencias de riego afectó las coberturas de biocostras alcanzadas. Cabe resaltar que las temperaturas máximas registradas en las condiciones de invernáculo fueron mayores que las de su ambiente de origen, lo cual pudo haber afectado a algunos organismos. Para implementar estrategias de restauración en terreno con organismos procedentes de Ñacuñán, resulta imprescindible complementar la siembra con la provisión de sombra, sin la cual, la restauración podría no tener éxito. El riego en forma de lluvia no permitía que se mantuviera la suficiente humedad durante el día en los sitios sin sombra, dado que se evaporaba rápidamente de la superficie, de forma contraria a ensayos anteriores en los que el sistema de riego por capilaridad mantenía por mayor tiempo la humedad en las macetas (Garcia et al. 2021). Estos resultados coinciden con lo obtenido en ensayos de campo en el desierto frío de la Gran Cuenca en Estados Unidos y en el valle del Río Weishui, en China, donde la provisión de sombra incrementó un 50% la cobertura de las costras (Antoninka et al. 2020b) y evitó que hubiera alta mortalidad de musgos en verano (Bu et al. 2018). Aunque las CBS tienen mecanismos de tolerancia al estrés y a la desecación, y protección contra radiación ultravioleta (Coe et al. 2014; Green and Proctor 2016), en condiciones naturales, las mayores coberturas de estas comunidades —en particular, de musgos— se encuentran en micrositios bajo la sombra de arbustos (Garcia et al. 2015). La sombra reduce la exposición a la radiación ultravioleta dañina, disminuye la temperatura y mantiene una mayor humedad en el suelo (Bowker et al. 2008).

Las biocostras alcanzaron coberturas totales de hasta 70%, en coincidencia con ensayos anteriores en los que se cultivaron los mismos tipos funcionales presentes en el desierto del Monte (Garcia et al. 2021), pero bajo riego por capilaridad, que mantenía continuamente la humedad del suelo. Además, a los dos meses, las macetas bajo los diferentes tratamientos estaban dominados por el tipo funcional sembrado. Luego, al finalizar la estación

lluviosa, entre los meses de verano febrero y marzo, había mayor cantidad de protonema en macetas sembradas con musgo y cianobacterias filamentosas creciendo en las macetas donde se sembraron cianobacterias y cianolíquenes (observaciones personales). Sin embargo, a los 24 meses ya habían sido colonizadas por otros tipos funcionales (Figura 2b); este aumento en la variedad de organismos fue similar a lo ocurrido en ensayos anteriores con costras provenientes del mismo sitio en suelos sin esterilizar (Garcia et al. 2021). La diversidad alcanzada en el cultivo de CBS puede contribuir al éxito a la hora de aplicarlas a la restauración de áreas degradadas (Bowker and Antoninka 2016), ya que la presencia de organismos de sucesión temprana como cianobacterias favorecen la supervivencia y el establecimiento de estas comunidades (Belnap and Eldridge 2003; Housman et al. 2006).

Las cianobacterias, y en menor cantidad los musgos, estuvieron presentes en las macetas sembradas con todos los tipos de costras biológicas, incluso en suelos sin siembra. Esto puede deberse al transporte de pequeños trozos de biocostras por el viento o por animales antes de que se adhirieran al sustrato, o separadas del mismo por la acción de las gotas del riego, como ocurre en sus lugares de origen por la acción de las precipitaciones (Gao et al. 2020; Slate et al. 2020). Además, las macetas sembradas con cianoalíquenes cultivadas con la mayor frecuencia de riego y baja y moderada radiación presentaron mayor crecimiento de cianobacterias que de cianolíquenes. Es probable que esto haya sucedido porque el riego simulando lluvia fragmentaba los talos, lo que puede haber causado una mayor dispersión de las cianobacterias de vida libre que crecen entre los líquenes (Lan et al. 2012) o la ruptura de la simbiosis liquénica y el desarrollo independiente del organismo fotosintético (Honegger 2012).

Si bien los géneros de musgos aquí aplicados, como *Bryum* y *Tortula*, son de rápido crecimiento y reproducción (Rosenter 2020), y que las macetas sembradas con musgos alcanzaron mayores coberturas totales de costras biológicas, cabe destacar que al menos 50% de los organismos en esas macetas fueron cianobacterias. Estos resultados indican que aunque los musgos fueron previamente triturados y separados de las partículas de suelo, pueden haber quedado cianobacterias adheridas o en asociaciones epífitas con estos, las que luego se desarrollaron de manera independiente. Estudios previos demostraron que con esta técnica de inoculación se favoreció la reproducción y la dispersión de los musgos y, por lo tanto, se logró mayor éxito de restauración (Bu et al. 2018; Garcia et al. 2021). Sin embargo, en el presente estudio, esta técnica puede haber impedido que los musgos con baja frecuencia de riego se fijaran correctamente al sustrato, resultando en una pérdida de material debido a los vientos de la zona. Por otro lado, los resultados muestran que las costras de musgos cultivadas requieren más tiempo para el desarrollo y para formarse completamente (i.e., de 2 a 4 años) que las costras dominadas por cianobacterias, que pueden requerir solo unas pocas semanas (Xiao et al. 2015). En consecuencia, se necesita seguir avanzando en el estudio de la forma de siembra y el establecimiento de estos organismos.

En el presente estudio, el mayor éxito en la cobertura alcanzada por las costras fue a causa de la combinación de los tratamientos, las mayor frecuencia de riego y la baja intensidad de radiación. Estos resultados muestran que sería efectivo trasladar al campo condiciones empleadas en invernadero, generando micrositios sombreados con arbustos, madera muerta, montículos o cárcavas que, además, mantengan la humedad. Experimentos in situ muestran que el crecimiento exitoso de líquenes y musgos se consiguió construyendo micrositios favorables al aplicar ramas o tela arpillera. Estas técnicas aceleraron la colonización de CBS, ya que limitaron la erosión eólica y proporcionaron sombra que disminuyó los rayos UV, aumentó la humedad relativa y redujo la evaporación de suelo (Condon and Pyke 2016; Slate et al. 2020).

El agregado de solución salina mediante riego tuvo un efecto negativo en el desarrollo de los organismos de las biocostras, ya que en las macetas sin siembra no crecieron organismos y en las macetas sembradas, la cobertura de costras biológicas no superó el 3%. Estos resultados evidencian que, en general, los musgos y los líquenes no toleran concentraciones muy altas de sal (Chandler et al. 2019), ya que sufren alteraciones en funciones celulares como la regulación osmótica, la síntesis de proteínas y la activación de enzimas. Como consecuencia, los organismos pierden agua intracelular y se desecan (Delmail et al. 2013). Las macetas con cianolíquenes fueron las más perjudicadas por el agregado de solución salina, en coincidencia con estudios in situ que reportan que los

líquenes mostraron la mayor reducción en la fotosíntesis en respuesta al aumento de los niveles de salinidad (Doudle et al. 2011).

Tanto los musgos como los líquenes poseen mecanismos que les permiten sobrevivir en ambientes bajo ciertos niveles de salinidad (Flowers et al. 2010). Ciertos musgos sintetizan pigmentos para proteger sus fotosistemas (Zhang et al. 2019), y algunos líquenes son capaces de acumular cantidades pequeñas de iones de sodio (Kakeh et al. 2021). Por tal motivo, es importante ampliar los estudios que distingan cuáles son los géneros y las especies que toleran las mayores concentraciones de sal para poder aplicarlos en la restauración de tierras salinizadas por la agricultura.

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que las condiciones que más favorecen el crecimiento de las CBS son las que simulan las del ecosistema de origen, ya que en la reserva Ñacuñán, la alta cobertura de leñosas genera abundantes micrositios sombreados que reducen el porcentaje de áreas completamente expuestas a la radiación (Gómez et al. 2012). Además, el agregado de solución salina redujo el crecimiento de las biocostras, probablemente porque los organismos de Ñacuñán no han desarrollado estrategias para crecer y reproducirse en esas condiciones. Estos resultados sugieren, como otros, una adaptación muy específica de los organismos de las costras a las condiciones ambientales de sus ecosistemas de origen (Rastogi et al. 2014; Green and Proctor 2016). Por lo tanto, se destaca la importancia de realizar futuros ensayos con biocostras provenientes no solo de reservas naturales con baja intensidad de disturbios y alta cobertura vegetal, sino de otros sitios del desierto del Monte Central con condiciones ambientales más adversas. De esta forma, en el momento de pensar estrategias de restauración y conservación de ecosistemas, se tendría mayor conocimiento y se utilizarían especies de costras biológicas capaces de tolerar distintas condiciones extremas de radiación, temperatura, estrés hídrico o salinidad.

Conclusiones

Los resultados indican que luego de 24 meses de cultivo en invernadero, aumentó la cobertura de CBS y la diversidad de tipos funcionales presentes en las macetas. Las biocostras dominadas por cianobacterias y musgos se beneficiaron con baja radiación y alta frecuencia de riego. Las cianobacterias crecieron en todos los suelos, tanto aquellos en los que no se sembraron con CBS como en los sembrados con cianobacterias, cianolíquenes y musgos. La salinidad perjudicó el crecimiento de costras, que solo se desarrollaron en macetas sembradas con distintos organismos. Los cianolíquenes resultaron los más sensibles a la salinidad. Por tanto, estos resultados sugieren que generar micrositios sombreados —que, además, mantengan la humedad— podría aumentar el crecimiento de costras biológicas en estrategias de restauración de suelos degradados.

Agradecimientos. Los autores agradecen a Esteban Lanutti, Carolina Szymañski, Guadalupe Franco, Gualberto Zalazar, Hugo Debandi y Raúl García por ayudar en el acondicionamiento del invernadero. A Jemima Chamorro y Patricia Baldasini por el armado de macetas y riego de ensayo. Al laboratorio de Fitoquímica del IADIZA (Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas) y al INAHE (Instituto de Ambiente, Hábitat y Energía) por proveer agua destilada. A Carla Giordano y Lucía Biruk, de IADIZA, por proveer el sensor de radiación fotosintéticamente activa.

Referencias

Adessi, A., R. De Philippis, and F. Rossi. 2021. Drought-tolerant cyanobacteria and mosses as biotechnological tools to attain land degradation neutrality. Web Ecology 21:65-78. https://doi.org/10.5194/we-21-65-2021.

Antoninka, A., A. Faist, E. Rodríguez-Caballero, K. E. Young, V. B. Chaudhary, L. A. Condon, and D. A. Pyke. 2020a. Biological soil crusts in ecological restoration: emerging research and perspectives. Restoration Ecology 28:S3-S8. https://doi.org/10.1111/rec.13201.

Antoninka, A., M. A. Bowker, N. N. Barger, J. Belnap, A. Giraldo-Silva, S. C. Reed, F. Garcia-Pichel, and M. C. Duniway. 2020b. Addressing barriers to improve biocrust colonization and establishment in dryland restoration. Restoration Ecology 28:S150-S159. https://doi.org/10.1111/rec.13052.

Antoninka, A., M. A. Bowker, S. C. Reed, and K. Doherty. 2016. Production of greenhouse grown biocrust mosses and associated cyanobacteria to rehabilitate dryland soil function. Restoration Ecology 24:324-335. https://doi.org/10.1111/rec.12311.

Aranibar, J. N., M. J. Repetur, V. R. García, R. Elía Dazat, M. E. Corvalán Videla, and P. E. Villagra. 2022. Functional responses of biological soil crusts to simulated small precipitation pulses in the Monte desert, Argentina. Geoderma 410: 115660. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115660.

Barton, K. 2020. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. URL: CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

Belnap, J., and D. Eldridge. 2003. Disturbance and recovery of biological soil crusts. Pp. 363-383 *en* J. Belnap and O. L. Lange (eds.). Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Springer, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_27.

Belnap, J., B. Büdel, and O. L. Lange. 2001. Biological soil crusts: characteristics and distribution. Pp. 3-30 en J. Belnap and O. L. Lange (eds.). Biological soil crusts: structure, function, and management. Springer, Berlin, Heidelberg.

Belnap, J., S. L. Phillips, and M. E. Miller. 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. Oecologia 141:306-316. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1438-6.

Booth, D. T., S. E. Cox, and R. D. Berryman. 2006. Point sampling digital imagery with "Samplepoint". Environmental, Monitoring and Assessment 123:97-108. https://doi.org/10.1007/s10661-005-9164-7.

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., and A. J. Antoninka. 2016. Rapid ex situ culture of N-fixing soil lichens and biocrusts is enhanced by complementarity. Plant and Soil 408:415-428. https://doi.org/10.1007/s11104-016-2929-7.

Bowker, M. A., A. J. Antoninka, and P. F. Chuckran. 2020. Improving field success of biocrust rehabilitation materials: hardening the organisms or softening the environment? Restoration Ecology 28:S177-S186. https://doi.org/10.1111/rec.12965.

Bowker, M. A., A. J. Antoninka, and R. A. Durham. 2017. Applying community ecological theory to maximize productivity of cultivated biocrusts. Ecological Applications 27:1958-1969. https://doi.org/10.1002/eap.1582.

Bowker, M. A., J. Belnap, V. B. Chaudhary, and N. C. Johnson. 2008. Revisiting classic water erosion models in drylands: the strong impact of biological soil crusts. Soil Biology and Biochemistry 40:2309-2316. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.008.

Bu, C., R. Li, C. Wang, and M. A. Bowker. 2018. Successful field cultivation of moss biocrusts on disturbed soil surfaces in the short term. Plant and Soil 429:227-240. https://doi.org/10.1007/s11104-017-3453-0.

Canfora, L., E. Vendramin, L. Vittori Antisari, G. Lo Papa, C. Dazzi, A. Benedetti, P. Iavazzo, P. Adamo, A. D. Jungblut, and F. Pinzari. 2016. Compartmentalization of gypsum and halite associated with cyanobacteria in saline soil crusts. FEMS Microbiology Ecology 92(6):fiw080. https://doi.org/10.1093/femsec/fiw080.

Casas, C., M. Brugués, R. M. Cros, and C. Sérgio. 2006. Handbook of Mosses of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.

Castenholz, R. W., and F. García-Pichel. 2012. Cyanobacterial responses to UV radiation. Pp. 481-499 *en* B. Whitton (ed.). Ecology of Cyanobacteria II. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_19.

Chamizo, S., A. Adessi, G. Torzillo, and R. De Philippis. 2020. Exopolysaccharide features influence growth success in biocrust-forming cyanobacteria, moving from liquid culture to sand microcosms. Frontiers in Microbiology 11:1-16. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.568224.

Chandler, D. G., N. Day, M. D. Madsen, and J. Belnap. 2019. Amendments fail to hasten biocrust recovery or soil stability at a disturbed dryland sandy site. Restoration Ecology 27:289-297. https://doi.org/10.1111/rec.12870.

Chiquoine, L. P., S. R. Abella, and M. A. Bowker. 2016. Rapidly restoring biological soil crusts and ecosystem functions in a severely disturbed desert ecosystem. Ecological Applications 26:1260-1272. https://doi.org/10.1002/15-0973.

Coe, K. K., J. P. Sparks, and J. Belnap. 2014. Physiological ecology of dryland biocrust mosses. Pp. 291-308 *en* D. Hanson and S. Rice (eds.). Photosynthesis in bryophytes and early land plants. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6988-5_16.

Condon, L. A., and D. A. Pyke. 2016. Filling the interspace—restoring arid land mosses: source populations, organic matter, and overwintering govern success. Ecology and Evolution 6:7623-7632. https://doi.org/10.1002/ece3.2448.

Corvalán Videla, M. E., J. N. Aranibar, and S. Greco. 2021. Biological soil crusts from the Monte desert affect soil moisture and nutrients, and improve *Leptochloa crinita* grass development. Acta Oecologica 110:103712. https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103712.

Delignette-Muller, M. L., and C. Dutang. 2015. fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. Journal of Statistical Software 64:1-34. https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04.

Delmail, D., M. Grube, D. Parrot, J. Cook-Moreau, J. Boustie, P. Labrousse, and S. Tomasi. 2013. Halotolerance in lichens: symbiotic coalition against salt stress. Pp. 115-148 *en* P. Ahmad, M. Azooz and M. Prasad (eds.). Ecophysiology and responses of plants under salt stress. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4747-4_4.

Doherty, K. D., A. J. Antoninka, M. A. Bowker, S. V. Ayuso, and N. C Johnson. 2015. A novel approach to cultivate biocrusts for restoration and experimentation. Ecological Restoration 33:13-16. https://doi.org/10.3368/er.33.1.13.

Doherty, K. D., M. A. Bowker, A. J. Antoninka, N. C. Johnson, and T. E. Wood. 2018. Biocrust moss populations differ in growth rates, stress response, and microbial associates. Plant and Soil 429:187-198. https://doi.org/10.1007/s11104-017-3389-4.

Doudle, S., W. Williams, and V. Galea. 2011. Improving rehabilitation outcomes using biocrusts. Pp. 85-97 *en* Eight International Heavy Minerals Conference 2011, Perth, WA, Australia, 5-6 October 2011. Carlton South, VIC, Australia: Australasian Institute for Mining and Metallurgy (AusIMM).

Eldridge, D. J., and J. F. Leys. 2003. Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. Journal of Arid Environments 53:457-466. https://doi.org/10.1006/jare.2002.1068.

Fattahi, S. M., A. Soroush, and N. Huang. 2020. Wind erosion control using inoculation of aeolian sand with cyanobacteria. Land Degradation and Development 31:2104-2116. https://doi.org/10.1002/ldr.3590.

Flowers, T. J., H. K. Galal, and L. Bromham. 2010. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. Functional Plant Biology 37:604-612. https://doi.org/10.1071/FP09269.

Gao, L., M. A. Bowker, H. Sun, J. Zhao, and Y. Zhao. 2020. Linkages between biocrust development and water erosion and implications for erosion model implementation. Geoderma 357:113973. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.113973.

Garcia, V., J. 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.

Garcia, V., J. Aranibar, and P. E. Villagra. 2021. Propagación de distintos tipos funcionales de la costra biológica del suelo del desierto del Monte, Argentina. Ecología Austral 31:001-016. https://doi.org/10.25260/EA.21.31.1.0.1158.

Glaser, K., K. Baumann, P. Leinweber, T. Mikhailyuk, and U. Karsten. 2018. Algal richness in BSCs in forests under different management intensity with some implications for P cycling. Biogeosciences 15:4181-4192. https://doi.org/10.5194/bg-15-4181-2018.

Green, T. A., and M. C. Proctor. 2016. Physiology of photosynthetic organisms within biological soil crusts: their adaptation, flexibility, and plasticity. Pp. 347-381 *en* 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_18.

Greco, S. A., C. E. Sartor, and P. E. Villagra. 2013. Minimum water input event for seedling emergence of three native perennial grasses of the Central Monte desert (Argentina) influenced by the effect of shade and the season of the year. Rev Fac Cienc Agrar, Univ Nac Cuyo 45.

Gómez, D. A., J. N. Aranibar, S. Tabeni, P. E. Villagra, I. A. Garibotti, and A. Atencio. 2012. Biological soil crust recovery after long-term grazing exclusion in the Monte Desert (Argentina). Changes in coverage, spatial distribution, and soil nitrogen. Acta Oecologica 38:33-40. https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.09.001.

He, X., K. S. He, and J. Hyvönen. 2016. Will bryophytes survive in a warming world? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 19:49-60. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.02.005.

Honegger, R. 2012. 15 The symbiotic phenotype of lichen-forming ascomycetes and their endo-and epibionts. Pp. 287-339 *en* B. Hock (eds.). Fungal Associations. The Mycota, vol. 9. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30826-0_15.

Housman, D. C., H. H. Powers, A. D. Collins, and J. Belnap. 2006. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. Journal of Arid Environments 66:620-634. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.11.014.

Kakeh, J., M. Gorji, M. H. Mohammadi, H. Asadi, F. Khormali, M. Sohrabi, and D. J. Eldridge. 2021. Biocrust islands enhance infiltration, and reduce runoff and sediment yield on a heavily salinized dryland soil. Geoderma 404:115329. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115329.

Komárek, J., and J. R. Johansen. 2015. Filamentous cyanobacteria. Pp. 135-235 *en* J. D. Wehr, R. G. Sheath and J. P. Kociolek (eds.). Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification, Elsevier Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385876-4.00004-9.

Lan, S., L. Wu, D. Zhang, and C. Hu. 2012. Successional stages of biological soil crusts and their microstructure variability in Shapotou region (China). Environmental Earth Sciences 65:77-88. https://doi.org/10.1007/s12665-011-1066-0.

Liu, Y. R., M. Delgado-Baquerizo, P. Trivedi, J. Z. He., J. T. Wang, and B. K. Singh. 2017. Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change. Soil Biology and Biochemistry 107:208-217. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.12.003.

Maestre, F. T., M. A. Bowker, Y. Canton, A. P. Castillo-Monroy, J. Cortina, C. Escolar, A. Escudero, R. Lazaro, and I. Martínez. 2011. Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. Journal of Arid Environments 75:1282-1291. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.12.008.

Nash III, T. H., B. D. Ryan, P. Diederich, C. Gries, and F. Bungartz. 2002. Lichen Flora of the Greater Sonora Desert Region, vol 2. Lichen Unlimited, Tempe, Arizona, USA.

Rastogi, R. P., R. R. Sonani, and D. Madamwar. 2014. The high-energy radiation protectant extracellular sheath pigment scytonemin and its reduced counterpart in the cyanobacterium *Scytonema* sp. R77DM. Bioresource Technology 171: 396-400. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.08.106.

Reynolds, J. F., D. M. S. Smith, E. F. Lambin, B. L. Turner, M. Mortimore, S. P. Batterbury, T. E. Downing, H. Dowlatabadi, R. J. Fernández, J. E. Herrick, E. Huber-Sannwald, H. Jiang, R. Leemans, T. Lynam, F. T. Maestre, M. Ayarza, and B. Walker. 2007. Global desertification: building a science for dryland development. Science 316:847-851. https://doi.org/10.1126/science.1131634.

Rodríguez-Caballero, E., J. Belnap, B. Büdel, P. J. Crutzen, M. O. Andreae, U. Pöschl, and B. Weber. 2018. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. Nature Geoscience 11:185-189. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0072-1.

Roncero-Ramos, B., J. R. Román, C. Gómez-Serrano, Y. Cantón, and F. G. Acién. 2019. Production of a biocrust-cyanobacteria strain (*Nostoc commune*) for large-scale restoration of dryland soils. Journal of Applied Phycology 31: 2217-2230.

Rosentreter, R. 2020. Biocrust lichen and moss species most suitable for restoration projects. Restoration Ecology 28:

S67-S74. https://doi.org/10.1111/rec.13082.

Rossi, F., R. M. Potrafka, F. G. Pichel, and R. De Philippis. 2012. The role of the exopolysaccharides in enhancing hydraulic conductivity of biological soil crusts. Soil Biology and Biochemistry 46:33-40. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.10.016.

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: R-project.org.

Sand-Jensen, K., and T. S. Jespersen. 2012. Tolerance of the widespread cyanobacterium Nostoc commune to extreme temperature variations (-269 to 105 °C), pH and salt stress. Oecologia 169:331-339. https://doi.org/10.1007/s00442-011-2200-0.

Singh, H. 2018. Desiccation and radiation stress tolerance in cyanobacteria. Journal of Basic Microbiology 58:813-826. https://doi.org/10.1007/s00442-011-2200-0.

Singh, R. P., P. Yadav, R. Kujur, K. D. Pandey, and R. K. Gupta. 2022. Cyanobacteria and salinity stress tolerance. Pp. 253-280 *en* P. Singh, M. Fillat and A. Kumar (eds.). Cyanobacterial Lifestyle and Its Applications in Biotechnology. Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90634-0.00003-2.

Slate, M. L., R. A. Durham, and D. E. Pearson. 2020. Strategies for restoring the structure and function of lichen-moss biocrust communities. Restoration Ecology 28:S160-S167. https://doi.org/10.1111/rec.12996.

Steffen, W., K. Richardson, J. Rockström, S. E. Cornell, I. Fetzer, E. M. Bennett, R. Biggs, S. R. Carpenter, W. de Vries, C. A. de Wit, C. Folke, D. Gerten, J. Heinke, G. M. Mace, L. M. Persson, V. Ramanathan, B. Reyers, and S. Sörlin. 2015. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. Science 347(6223):1259855. https://doi.org/10.1126/science.1259855.

Tamaru, Y., Y. Takani, T. Yoshida, and T. Sakamoto. 2005. Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune*. Applied and Environmental Microbiology 71:7327-7333. https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.7327-7333.2005.

Velasco Ayuso, S., A. Giraldo Silva, C. Nelson, N. N. Barger, and F. García-Pichel. 2017. Microbial nursery production of high quality biological soil crust biomass for restoration of degraded dryland soils. Applied and Environmental Microbiology 83:e02179-16. https://doi.org/10.1128/AEM.02179-16.

Velasco Ayuso, S. V., A. Giraldo-Silva, N. N. Barger, and F. García-Pichel. 2020. Microbial inoculum production for biocrust restoration: testing the effects of a common substrate versus native soils on yield and community composition. Restoration Ecology 28:S194-S202. https://doi.org/10.1111/rec.13127.

Weber, B., B. Büdel, and J. Belnap. 2016. Biological soil crusts: an organizing principle in drylands. Springer, Berlin Heidelberg New York. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0.

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.

Xiao, B., Y. Zhao, Q. Wang, and C. Li. 2015. Development of artificial moss-dominated biological soil crusts and their effects on runoff and soil water content in a semi-arid environment. Journal of Arid Environments 117:75-83. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.02.017.

Zabala, C., J. Aranibar, and D. Rodríguez. 2023. Las comunidades criptógamas como potenciales indicadores de recuperación post-fuego en el pedemonte. Ecología Austral 33(1):108-123. https://doi.org/10.25260/EA.23.33.1.0.1820.

Zhang, W., S. Liu, C. Li, P. Zhang, and P. Zhang. 2019. Transcriptome sequencing of Antarctic moss under salt stress emphasizes the important roles of the ROS-scavenging system. Gene 696:122-134. https://doi.org/10.1016/j.gene.2019.02.037.

Zhao, Y., and M. Xu. 2013. Runoff and soil loss from revegetated grasslands in the hilly Loess Plateau region, China: influence of biocrust patches and plant canopies. Journal of Hydrologic Engineering 18:387-393. https://doi.org/10.1061/(ASCE)HE.1943-5584.0000633.

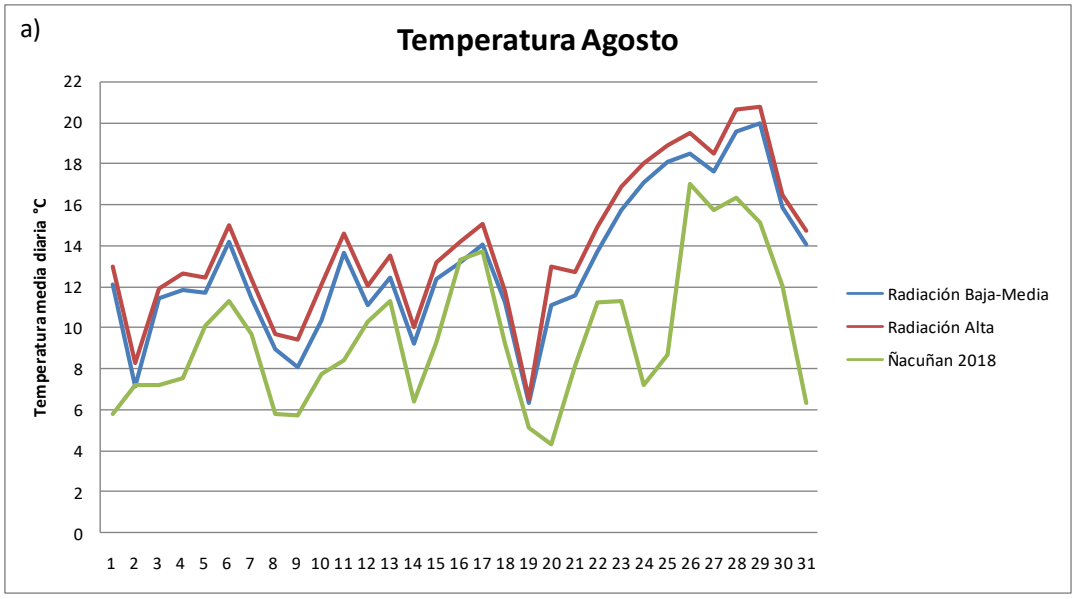
Zhou, X., Y. Zhao, J. Belnap, B. Zhang, C. Bu, and Y. Zhang. 2020. Practices of biological soil crust rehabilitation in China: experiences and challenges. Restoration Ecology 28:S45-S55. https://doi.org/10.1111/rec.13148.

Zhou, X., T. Ke, S. Li, S. Deng, X. An, X. Ma, R. De Philippis, and L. Chen. 2020. Induced biological soil crusts and soil properties varied between slope aspect, slope gradient and plant canopy in the Hobq desert of China. Catena 190:104559. https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104559.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Figura S1. Comparación de a) temperaturas medias diarias registradas en el mes de agosto para los niveles de radiación baja-media y alta en el año 2019, y las registradas en Ñacuñán en 2018; b) temperaturas medias diarias registradas en febrero para los niveles de radiación baja-media y alta en 2020, y en Ñacuñán en el 2019.

Figure S1. Comparison of a) average daily temperatures recorded in August for the low-medium and high radiation levels in 2019, and those recorded in Ñacuñán in 2018; b) average daily temperatures recorded in February for the levels of low-medium and high radiation levels in 2020, and those recorded in Ñacuñán in 2019.



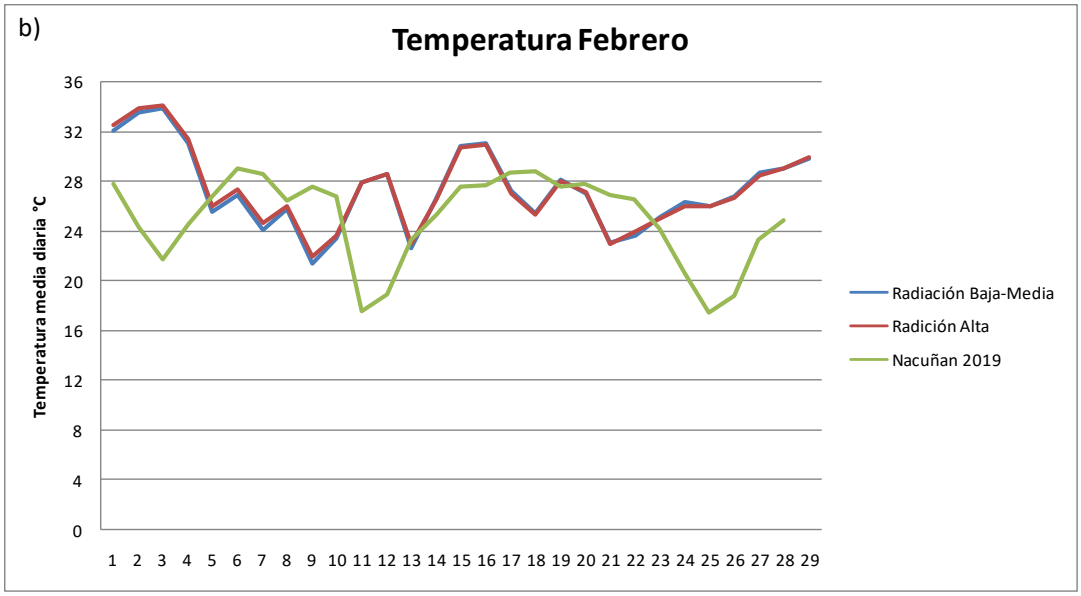
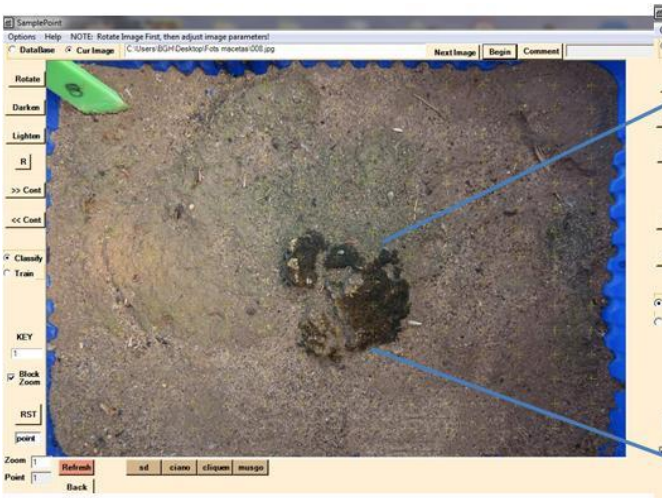


Figura S2. Fotografías de macetas analizadas con el software SamplePoint para calcular la cobertura de costras biológicas del suelo. A la izquierda (A.a y B.a) se muestra la fotografía de una maceta en su totalidad con la grilla de 225 puntos; a la derecha (A.b y B.b) se muestra la imagen aumentada, con una cruz roja indicando el punto próximo a analizar y cruces amarillas que hacen referencias a los puntos ya analizados o a analizar. A) En una maceta sembrada con cianolíquenes se observa el crecimiento de cianobacterias. B) Maceta sembrada con musgos.

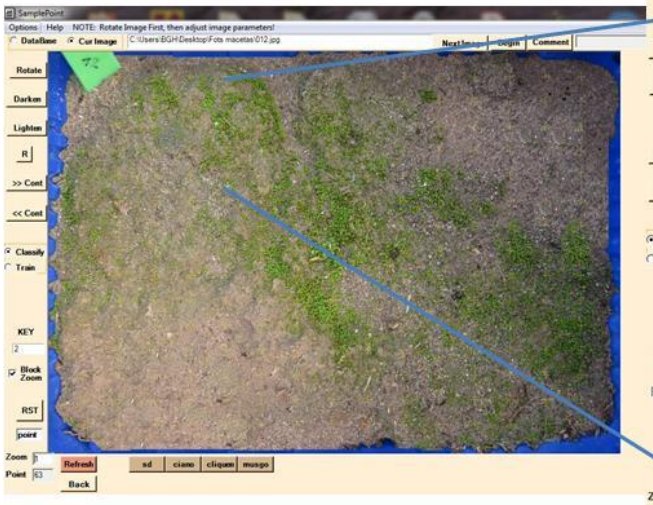
Figure S2. Photographs of pots analyzed with SamplePoint software to calculate biological soil crust cover. On the left (A.a y B.a), the photograph shows a pot with the 225-point grid, with the enlarged image on the right (A.b y B.b), with a red cross indicating the point to be analyzed and yellow crosses referring to the points already analyzed or to be analyzed. A) In a pot sown with cyanolichens, the growth of cyanobacteria is evident. B) Pot sown with mosses.

A. a.



A. b.

B. a.



B. b.