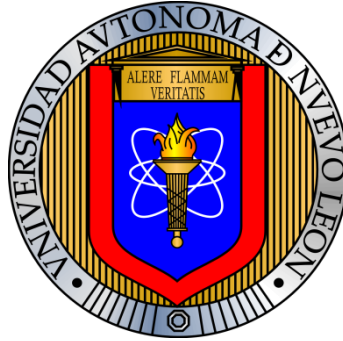


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO



**COSTRAS BIOLÓGICAS DEL SUELO EN ECOSISTEMAS
SEMIÁRIDOS: COMPOSICIÓN, RENDIMIENTO FISIOLÓGICO
Y EFECTO EN LA GERMINACIÓN DE PLANTAS**

TESIS

Como requisito parcial para obtener el grado de:

**DOCTOR EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES**

PRESENTA
M.C. DINORAH OFELIA MENDOZA AGUILAR

LINARES, NUEVO LEÓN. MÉXICO

OCTUBRE, 2014.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO



**COSTRAS BIOLÓGICAS DEL SUELO EN ECOSISTEMAS SEMIÁRIDOS:
COMPOSICIÓN, RENDIMIENTO FISIOLÓGICO Y EFECTO EN LA GERMINACIÓN
DE PLANTAS**

TESIS

Como requisito parcial para obtener el grado de

**DOCTOR EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES**

Presenta

M.C. DINORAH OFELIA MENDOZA AGUILAR

COMITÉ DE TESIS

Handwritten signature of Dra. Marisela Pando Moreno in black ink.

Dra. Marisela Pando Moreno
Directora

Handwritten signature of Dr. Enrique Jurado Ybarra in black ink.

Dr. Enrique Jurado Ybarra
Asesor

Handwritten signature of Dra. Laura Scott Morales in black ink.

Dra. Laura Scott Morales
Asesor

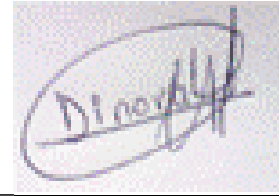
Handwritten signature of Dr. Eduardo Estrada Castellón in black ink.

Dr. Eduardo Estrada Castellón
Asesor

Handwritten signature of Dr. Jordi Cortina Segarra in black ink.

Dr. Jordi Cortina Segarra
Asesor Externo

Declaro que la presente investigación es original y se desarrolló para obtener el grado de Doctorado en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Naturales. Donde se utiliza información de otros autores, se otorgan los créditos correspondientes.

A handwritten signature in blue ink, enclosed in a hand-drawn oval. The signature appears to read "Dinorah Ofelia Mendoza Aguilar".

M.C. Dinorah Ofelia Mendoza Aguilar.

...

Porque esta es la hora,
y el mejor momento ...

Mario Benedetti

AGRADECIMIENTOS

Realizar la presente investigación no hubiera sido posible sin la valiosa colaboración de personas e instituciones, por ello les manifiesto mi profundo agradecimiento.

Dra. Marisela Pando Moreno, ha sido mi mentor desde que la conocí, no solo me ha brindado su experiencia, conocimiento y apoyo profesional en todo momento. Me ha dado, sin restricciones su amistad, valioso ingrediente que me ha motivado para llevar a término esta etapa y me reta a explorar nuevos caminos.

Dr. Enrique Jurado Ybarra, usted siempre animándome a dar más de mí, aprecio las sugerencias y la asesoría brindada al presente trabajo y durante toda la etapa del posgrado. Su amistad es invaluable para mí.

Al Dr. Jordi Cortina Segarra por aceptar asesorar este trabajo, por sus observaciones y por el apoyo incondicional que me brindó, por la paciencia que me tuvo durante las estancias, especialmente por su amistad.

Dr. Joel Rivas, sus palabras fueron especiales para mí en el momento que el experimento no dio resultados, de la misma forma el que me aceptara en una estancia en el IPICYT, SLP enriqueció mis conocimientos.

Por su valiosa guía y apoyo sin restricciones para identificar líquenes formadores de costras biológicas del suelo, al Dr. José Marmolejo Monsivais.

A la Dra. Laura Scott Morales y al Dr. Eduardo Estrada Castellón por aceptar formar parte de mi comité de tesis, por brindarme su apoyo en todo momento y su confianza al impulsar el término de este trabajo.

A la Facultad de Ciencias Forestales, a su personal directivo, administrativo y técnico. Institución de Excelencia que exige, pero también otorga profesionalismo y calidad. Especialmente a su Director Dr. Humberto González y al Subdirector de Posgrado Dr. Eduardo Treviño por el apoyo para la presentación de esta tesis.

A la Dra. Claudia González Salvatierra por su apoyo en los análisis de fluorescencia de las CBS, en especial por su amistad y recibirme en su casa con su esposo Beto en S.L.P.

A Maritza Gutiérrez Gutiérrez por compartir fotos de sus fotogénicas CBS, por su apoyo en la etapa final de la investigación, por la amistad que se ha ido forjando en esta etapa.

Por el apoyo logístico, técnico y por el buen ánimo y curiosidad demostrada a las costras biológicas del suelo a Joel Bravo, Alfredo Ortega, Jaresy Plata y Flor Andrés Camarillo. Integrantes del laboratorio de Zonas Áridas. Cada actividad y apoyo que me dieron es parte del término de este trabajo.

Con cariño a Rafael G. Moreno y su esposa Justi por acogerme con tanto cariño en su familia durante el Taller BIOCRUST 2013 en Madrid, por todos los regalos que me dieron, incluyendo los que causaron sobrepeso en la maleta, estuvieron deliciosos.

A Marlene Falcón Murga, Ángel Gavancho, Mary Falcón Murga y su esposo, por hacer que me sintiera como en casa durante mis estancias en Alicante, España. Por tan bonita amistad y deliciosa paella.

A Bea Amat por todo su apoyo y cariño que me brindó, así como por compartir sus conocimientos del programa R. Por su amistad.

Al profesor Antonio Carreón papá de mi amiga Margarita, por su apoyo para obtener el duplicado de mi certificado del CETMar en La Paz BCS.

A todos los compañeros y compañeras que he tenido la suerte de conocer. A mis amigas con quienes comparto el pintar al óleo, para mí, la amistad que poco a poco se fue forjando es invaluable. A mis amigas investigadoras compañeras de Doctorado y Maestría porque la diversidad de sus personalidades, puntos de vista y conocimientos han enriquecido mi ser. A las amigas que ahora se encuentran lejos, en la distancia pero no en el corazón, porque sus valientes actos me hacen reflexionar sobre la vida.

A CONACYT por el apoyo al otorgarme una beca para la realización del Doctorado y la aceptación en el programa de Beca Mixta para realizar estancia en el extranjero, dentro del programa de excelencia.

DEDICATORIA

Por su amor, a mi esposo Emiliano Ugalde Zaragoza, tu apoyo y comprensión son parte de este logro.

Ruby y Víctor, mis padres, sus enseñanzas y consejos siempre están vigentes, debo proponerme seguirlos más seguido. Ustedes son el regalo maravilloso que Dios me dio.

Con amor a mis hermanos Víctor Omar y Alex René, siempre están en mi corazón.

A Mis abuelitos, las semillas que nos dieron origen. Beatriz Paz Pacheco[†] y Arnulfo Aguilar Salazar[†] que nunca imaginaron que el camino que emprendieron solo con esperanzas como único equipaje, después del huracán Janeth en septiembre del '55 se convirtiera en inspiración para alcanzar este logro académico. A Victoria Martínez[†] y Saturnino Mendoza[†]. Se adelantaron estando yo lejos. Con cariño.

A las personas maravillosas que he conocido en diversos lugares e insospechados caminos, por su amistad.

ÍNDICE GENERAL

Resumen	1
Abstract	3
CAPÍTULO I. Introducción General.	5
Bibliografía	8
CAPÍTULO II. Costras biológicas del llano La Soledad en sur del Desierto Chihuahuense.	13
Resumen	13
Abstract	13
Introducción	14
Método	16
Área de estudio	18
Toma de muestras	19
Proceso de identificación	19
Resultados	22
Líquenes	
Familia Collemataceae	23
Familia: Parmeliaceae	27
Familia: Psoraceae	33
Familia: Teloschistaceae	44
Familia: Verrucariaceae	46
Cianobacterias	
Familia: Scytonemataceae	59
Familia: Nostocaceae	61
Hepáticas	
Familia: Oxymitraceae	63
Familia: Ricciaceae	64
Discusión	65
Bibliografía	68
CAPÍTULO III. Does increasing solar radiance affect photosynthetic efficiency of BSC lichens?	74
Abstract	74
Resumen	75
Introduction	76
Methods	79
Results	82
Discussion	86
Cited Literature	89

CAPÍTULO IV. Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a <i>Stipa tenacissima</i> steppe.	97
Abstract	98
Introduction	99
Material And Methods	100
Study Area	100
Experimental Approach	100
BSC and soil measurements	101
Seed Germination and Rooting	102
Statistical Analyses	103
Results	103
Soil surface cover and physical properties	103
Soil surface features, seed germination and rooting	104
Discussion	107
Acknowledgments	110
References	110
CAPÍTULO V. Discusión General	117
Bibliografía	121

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO II. Costras biológicas del llano La Soledad en sur del Desierto Chihuahuense.

- Figura 1. En el cuadro rojo se encuentra marcada la ubicación de la zona de colecta de las costras biológicas del suelo (a) y se presenta una vista general del pastizal halófilo (b). 20
- Figura 2. Vista en campo con el suelo y la costra biológica húmedos. El líquen negro es *Collema* sp. (flechas blancas) rodeado de algas que se hacen evidentes en color verde claro y un grupo de musgos (flecha negra). Escala 3 cm. 26
- Figura 3. Esporas hialinas de *C. coccophorum* (indicado con la flecha), dentro del asco propio de los hongos ascomycetes (a) y detalle de dos esporas de dos células cada una (b). Visto con el microscopio compuesto. Barra de escala 10 μ . 26
- Figura 4. Vista de *X. chlorochroa* sobre CBS constituida por líquenes escuamulosos y cianobacterias. Se puede ver el tamaño del líquen con el papel milimétrico. Foto de Marisela Pando. 29
- Figura 5. Talo de *X. chlorochroa* en seco (a) y húmedo (b) observar la complejidad y forma serpentina de los lóbulos. Detalle de las grietas que se observan en la superficie superior (c). Barra 5 mm en a y b y 1 mm en c. Imágenes tomadas en el microscopio estereoscópico. 29
- Figura 6. Rizinas simples en la superficie inferior del talo. Barra igual a 5 mm, observado en el microscopio estereoscópico. 30
- Figura 7. Color resultante de la prueba química en la médula de *X. chlorochroa* con el reactivo hidróxido de potasio al 10%. Barra de medida igual a 2 mm. Foto tomada con una cámara de 4X 31
- Figura 8. En pastizal de *Mulenbergia villiflora* se observa al líquen vago *X. norchlorochroa* (a, escala igual a 5 cm) y detalle de la superficie superior del talo seco (b). 31
- Figura 9. *X. norchlorochroa* en la que se alcanzan a ver las venas que dan apariencia reticulada a la superficie inferior del talo. Superficie inferior sin rizinas en talo en seco (a) e hidratado (b). Barra de medida igual a 5 mm, imagen tomada con una cámara con aumento de 4X. 32
- Figura 10. Prueba con KOH 10% en *X. norchlorochroa* resultando K+ amarillo en cortex y K- en médula. Barra = 5 mm, imagen tomada directamente con la cámara fotográfica de 4X de aumento. 33
- Figura 11. Talo de *P. cerebriformis* en campo. El líquen fue humedecido y se puede observar cómo sigue presentando color blanquecino (a) similar al color cuando se encuentra en estado seco (b). La barra corresponde a 1 y 2 cm. respectivamente. 35

Figura 12. Detalle de los apotecios situados en el margen de las escuámulas. Se pueden ver las grietas en la superficie de la escuámula y la forma cóncava con una depresión en el centro. Barra de 1 mm, visto en microscopio estereoscópico con 35X.	36
Figura 13. Escuámula a la que se le retiró la pruina y se expuso la médula (a), color amarillo inmediatamente después de aplicar KOH al 10% (b) y la tonalidad que adquirió pasado un tiempo (c).	37
Figura 14. Apotecio cortado a la mitad con KOH+ rojo visto en estereoscopio a 35X (a). Laminilla del corte longitudinal del apotecio sin KOH (b) y con KOH+ rojo (c). Imagen b y c a 45X.	37
Figura 15. Talo seco de <i>Psora crenata</i> en campo (a), la barra representa 1 cm. Color que toman las escuámulas después de añadirles agua (b). Fotos tomadas con una cámara sin aumento (a) y con 4X (b).	38
Figura 16. Detalle del apotecio marginal (a). Escuámula en la que se hizo un corte transversal para dejar expuesta la medula a la que se añadió una gota de reactivo K. Observe el cambio de color a rojo aun antes de absorber el reactivo. Barra representa 0.5 y 0.2 mm respectivamente. Observaciones hechas en el microscopio estereoscópico.	39
Figura 17. Vista de varios talos de <i>P. decipiens</i> en campo. Barra representa 2 cm.	40
Figura 18. Escuámulas de <i>P. decipiens</i> , se observa el borde blanco tanto por la ruina como por el borde que se voltea hacia arriba dejando ver la superficie inferior. Escuámulas sin pruina (a) y parcialmente con pruina laminal (b) sobre la escuámula. La barra de medida representa 2 mm en ambos casos. Observadas en microscopio estereoscópico.	40
Figura 19. Estructura reproductiva se ve como un punto rojizo (flecha). Las escuámulas se encuentran en estado hidratadas (a), también se observa el detalle de la capa del fotobionte (b). Barra de medida 1 mm, observaciones hechas con un microscopio estereoscópico.	41
Figura 20. Vista en campo de <i>P. tuckermanii</i> , el liquen se encuentra entre las dos plantas verdes (flecha). Barra igual a 4 cm.	42
Figura 21. Escuámulas de <i>P. tuckermanii</i> . Barra igual a 2 mm, observado en microscopio estereoscópico.	43
Figura 22. Detalle del apotecio color café rojizo oscuro y convexo. Barra equivale a 0.5 mm. Observado con aumento 35X del microscopio estereoscópico.	43
Figura 23. Talo costroso de <i>F. subbracteata</i> se puede observar los lóbulos marginales y lo blanco de la pruina. No presenta apotecios. Escala 1 mm.	45
Figura 24. Detalle del color rojo-púrpura que toma el talo al aplicar hidróxido de potasio al 10% (K+ rojo-púrpura). Barra de escala 2 mm.	46

Figura 25. <i>Clavascidium lacinulatum</i> en estado seco, se puede observar las escuámulas casi planas (a) y con los bordes con apariencia ondulada o rizada, algunas con aparente borde blanco (b). Vistas con el microscopio estereoscópico. Barra equivale a 2 mm.	48
Figura 26. Color del líquen inmediatamente después de humedecer (a), 15 minutos después de añadirles agua destilada (b), aspecto plano de las escuámulas que tenían los bordes levantados (c). Observados con 35X del microscopio estereoscópico.	49
Figura 27. Detalle de las rizinas de <i>C. lacinulatum</i> , en seco las rizinas son quebradizas (a) y en húmedo las rizinas son más laxas (b).	49
Figura 28. Vista en campo de costra biológica en condición seca constituida por los líquenes <i>Endocarpon pusillum</i> de escuámulas más chicas (casi en la parte central) y <i>Clavascidium lacinulatum</i> de escuámulas más grandes (parte inferior derecha). Observe que ambos líquenes se encuentran en montículos. Barra de escala = 1 cm.	51
Figura 29. Detalle de las escuámulas de <i>E. pusillum</i> en estado seco (a y b) y en húmedo (c). Observar los diferentes tonos de café y el peritecio señalado por una flecha. Barra de escala 1 mm. Foto b y c de Maritza Gutiérrez.	52
Figura 30. Escuámulas húmedas de <i>E. pusillum</i> (a). Detalle de las rizinas en húmedo (b) y seco (c), se puede observar el color negro de las rizinas característico de la especie y el grosor, la flecha indica una zona dónde se unen entre sí (detalle en flecha). Observaciones hechas en el estereoscopio.	52
Figura 31. Detalle del peritecio (a) con células del fotobionte en el himenio y el excípulo o pirenio color negro y las ascósporas con su estructura mural (b). Observación realizada en un microscopio compuesto.	54
Figura 32. Escuámulas de <i>Placidium squamulosum</i> con bordes lisos y con la orilla más oscura que la superficie, en seco (a) y húmedo (b). La flecha indica un peritecio o picnidio laminal. Barra igual a 2 mm, observados en el microscopio estereoscópico.	56
Figura 33. Células redondeadas del fotobionte, (a) la parte superior clara es el plecténquima que forma el cortex. (b) detalle del contacto físico de los simbiontes. Barra igual a 10 μm y 20 μm respectivamente, observado en el microscopio compuesto.	57
Figura 34. Partículas del suelo adheridas a las rizohifas, observadas en el microscopio compuesto.	57
Figura 35. Corte longitudinal de una escuámula de <i>P. squamulosum</i> en la cual se observa el picnidio (py), cortex superior (cs), capa de algas (al), médula (me), cortex inferior (ci) y el fieltro de rizohifas (ri) con y sin partículas de sustrato. Observado con el microscopio compuesto, barra igual a 200 μm .	58

Figura 36. Filamentos de Cianobacteria <i>Scytonema</i> sp. formando colonias aisladas de color café amarillento (a) hasta colonias densas que se ven ennegrecidas (b) en el suelo. Observadas en el microscopio estereoscópico a 140X, imagen de Maritza Gutiérrez (a) y escala 2 mm (b).	60
Figura 37. Filamentos simples de <i>Scytonema</i> sp., la flecha indica el lugar donde se separan las falsas ramas, puede observarse la vaina gelatinosa que envuelve el filamento así la parte terminal del filamento redondeada (Barreno y Pérez-Ortega 2003). Barra de medida 10 μ , observado en el microscopio compuesto.	60
Figura 38. Heterociste en un filamento de <i>Scytonema</i> sp. presenta forma de barril y tiene la pared de los extremos transversales encogidos. Color verde y amarillo-café	61
Figura 39. <i>Nostoc commune</i> sobre suelo es detenido por la vegetación después de ser arrastrado por el viento o el agua. La barra amarilla corresponde a 2.5 cm.	62
Figura 40. Células de <i>Nostoc commune</i> formando una cadena como collar de perlas. En estas imágenes no se observa algún heterociste. Escala 10 μ m	62
Figura 41. Colonia de la cianobacteria <i>N. commune</i> , talo en seco visto con el microscopio estereoscópico a 35X (a) e hidratado, escala 5 mm (b). Textura acartonada y color casi negro en seco y gelatinosa y casi transparente en húmedo.	63
Figura 42. Hepática <i>Oximitra</i> sp. (flechas blancas) en una comunidad de líquenes y musgos. Barra equivale a 2 cm.	64
Figura 43. Figura 43. <i>Riccia</i> sp. junto a musgo en estado húmedo (a) y seco (b). Escala 1 mm. Foto de Maritza Gutiérrez.	65

Capítulo III. Does increasing solar radiance affect photosynthetic efficiency of BSC lichens?

Fig. 1 Maximum quantum yield (F_v / F_m) in wet condition are observed in the graph, compared to photosynthetic photon flux density (PPFD, $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) of five lichen-forming CBS. Shows the mean and SE, $n = 3$.	83
Fig. 2 Electron transport rate in the photosynthetic apparatus (ETR) of five CBS-forming lichens in wet conditions. PPFD ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mean and SE, $n = 3$. ETR_{max} and PPFD_{sat} for each lichen species (b, <i>Endocarpon pusillum</i> ; c, <i>Psora decipiens</i> ; d, <i>Psora russellii</i> ; e, <i>Psora crenata</i> ; f, <i>Clavascidium lacinulatum</i>), R^2 = regression coefficient, $n = 27$.	85

CAPÍTULO IV. Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe.

- Fig. 1 Germination and rooting of two key species of *Stipa tenacissima* steppes of southeastern Spain seeded on soils from three microsites (OC, open areas with BSC; OU, open areas bare soil dominated; TC, crusted areas underneath *Stipa tenacissima* tussocks). Means (\pm SE) for $n=30$ and 20 experimental units for species and microsite, respectively. Results of a bivariate ANOVA are shown. Different letters correspond to significant differences by species (Tukey-HSD test, $p \leq 0.05$). 105
- Fig. 2 Plots describing soil surface features in the studied microsites according to the two main axes of a NMDS analysis. Pearson correlation coefficients relating NMDS axes and surface soil features of the 63 measured Petri dishes are shown along each axis (* $p \leq 0.01$, ** $p \leq 0.001$). 106

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO II. Costras biológicas del llano La Soledad en sur del Desierto Chihuahuense.

Tabla 1. Relación de las especies y géneros que se encontraron como parte de los constituyentes de la costra biológica del suelo en pastizal halófilo del sur del Desierto Chihuahuense.	23
--	----

CAPÍTULO III. Does increasing solar radiance affect photosynthetic efficiency of BSC lichens?

Table 1 Cardinal points: Maximum apparent electron transport rate, maximum and saturating photosynthetically active radiation ($ETR_{m\acute{a}x}$, $PPFD_{m\acute{a}x}$ y $PPFD_{sat}$) from the five BSC lichens.	84
--	----

CAPÍTULO IV. Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe.

Table 1 Cover and physical properties of the three microsites studied (OC, open areas with BSC; OU, open areas mainly bare soil dominated; TC, crusted areas underneath <i>Stipa tenacissima</i> tussocks). Means (\pm SE) of n=20 experimental units and results of a one-way ANOVA are shown. Different letters correspond to significant differences (Tukey-HSD test, $p \leq 0.05$).	104
--	-----

Table 2 Results of regression analyses describing germination, rooting and the proportion of germinated seeds that rooted as function of soil surface cover and physical properties. Numbers identifying independent variable correspond to 1: NMDS Axis 1, 2: NMDS axis 2, 3: hydrophobicity and 4: Roughness.	107
---	-----

ÍNDICE DE ANEXOS

CAPÍTULO IV. Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe.

Appendix I Representative examples of experimental units used in this study (8.4 cm diameter Petri dishes). Microsites are identified as OC (open areas with BSC), OU (open areas bare soil dominated), and TC (crusted areas underneath <i>Stipa tenacissima</i> tussocks). Images show the experimental units before seeding (A) and units at the end of the experiment (B), after turning Petri dishes upside down. We may note tortuosity of <i>Pistacia lentiscus</i> radicles.	115
Appendix II Correlation between NMDS axis with soil features.	116

CAPÍTULO V. Discusión General

Anexo III. Información de los registros de especies que coinciden con las identificadas en este estudio y resultan la ubicación más cercana en base a CNALH (2014).	125
---	-----

RESUMEN

Las costras biológicas del suelo (CBS) son constituyentes vegetales no vasculares establecidos en zonas sin o con escasa vegetación interactuando en la capa más superficial del suelo. Intervienen en procesos clave del funcionamiento de ecosistemas desde desiertos hiperáridos hasta áreas libres de hielo en la Antártida. Hongos liquenizados, briofitas que incluye musgos y hepáticas, algas y cianobacterias de vida libre en íntima relación con las partículas del suelo forman las CBS. Se partió de la identificación de los componentes de CBS de un pastizal halófito en el sur del Desierto Chihuahuense en México. La identificación se realizó con claves de los géneros y especies desarrolladas por varios autores y la comparación de características morfológicas, de estructuras reproductivas y pruebas químicas de los organismos. Se identificaron 11 especies de líquenes escumulosos pertenecientes a las familias Collemataceae, Parmeleaceae, Psoraceae, Thelochistaceae y Verrucariaceae. Del grupo de las briofitas se identificaron dos géneros de hepáticas, *Oximitra* sp. y *Riccia* sp. y dos cianobacterias, una a nivel género (*Scytonema* sp.) y otra a nivel especie (*Nostoc commune*). Diez especies de líquenes presentan de fotobionte alga verde y uno presenta una cianobacteria (*Collema coccophorum*). En esta investigación se buscó determinar, asimismo, si algunas de las especies de líquenes de las zonas semiáridas de México tienen una mejor adaptación para realizar la fotosíntesis al incrementarse la intensidad lumínica. La variación en la radiación solar es uno de los componentes que se considera alteran el equilibrio del sistema climático, su variación incluye tanto cambios en intensidad como en las longitudes de onda que forman el espectro electromagnético y podría tener un impacto importante en el cambio climático. Mediante la fluorescencia de la clorofila se evaluó la respuesta de cinco líquenes (*Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata*, *Clavascidium lacinulatum* y *Endocarpon pusillum*) todos ellos con fotobionte alga, a intensidades de luz desde casi oscuridad a intensidades de saturación. Los líquenes estudiados no registraron actividad del aparato fotosintético en estado seco coincidiendo con otros estudios. La función del fotosistema II fue recuperada por los cinco líquenes estudiados al estar húmedos. Los valores de actividad fotosintética se registraron entre 0.56 a 0.68 a un FFF de $0.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y declinaron conforme aumentó la intensidad lumínica. Para comparar los valores de transporte de electrones entre especies se determinaron los puntos cardinales de las curvas de respuesta de luz por especie y se realizó una regresión para el cálculo de ETR máximo (ETR_{max}) y flujo de fotones fotosintéticos saturados (FFF_{sat}). El FFF_{sat} para los líquenes de estudio estuvo comprendido entre $1699 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $2108 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El

punto de saturación para *Endocarpon pusillum* fue el más bajo a, seguido de *P. decipiens* y valores de FFF superiores a 2000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se tuvieron con *P. russellii*, *P. crenata* y *Clavascidium lacinulatum*. Los resultados obtenidos en esta investigación parecen mostrar que las especies *Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata* y *Clavascidium lacinulatum* tendrían mayores posibilidades de persistir que *E. pusillum* bajo altas intensidades de radiación solar en un escenario potencial de cambio climático. Otro aspecto en el cual se direccionó este estudio fue la relación entre la composición de las CBS y las condiciones superficiales del suelo (rugosidad superficial e hidrofobicidad) así como en la germinación de las semillas y el enraizamiento de las plántulas en un ecosistema de *S. tenacissima* en el sureste de España. Nosotros exploramos los factores causales de la germinación a dos escalas espaciales y se usaron los índices de SADIE para representar la heterogeneidad de la superficie. La complejidad de los procesos involucrados impide que se hagan generalizaciones sobre los resultados esperados a partir de las interacciones entre las costras biológicas del suelo y las plantas vasculares. Esta complejidad es debida, parcialmente, a la heterogeneidad en cobertura y composición de las costras. Al analizar la composición de las CBS en áreas abiertas o bajo *Stippa tenacissima* que presenta escasa cobertura de costras y la áreas abiertas con alta cobertura de costras encontramos que la cobertura de musgos fue relativamente alta en sitios abiertos, los líquenes fueron más abundantes en áreas abiertas con abundante costra que en las áreas bajo *Stippa*, lo cual difiere de observaciones previas de otros autores. Como resultado de las diferencias en las características de la superficie del suelo, los micrositios también difirieron en las características de hidrofobicidad y rugosidad, resultando menor y mayor respectivamente en los sitios abiertos con escasa cobertura de costras que en los otros dos micrositios. En la presente investigación, la germinación estuvo escasamente afectada por el micrositio, sin embargo, el micrositio sí tuvo un efecto en el enraizamiento de las plántulas.

ABSTRACT

The biological soil crusts (BSC) are nonvascular plants that interact in the topsoil and are usually found in areas with no or sparse vegetation. They act on key processes of ecosystem functioning from hyper-arid deserts to ice free areas in Antarctica and are formed of lichenized fungi, bryophytes including mosses and liverworts, algae and free-living cyanobacteria closely interacting with soil particles. This research started by identifying the components of the BSC of an halophytic grassland in the southern part of the Chihuahuan Desert in Mexico. Identification was supported on keys developed by several authors to identify genera and species which involve comparison of the morphological characteristics, reproductive structures and chemical tests of the organisms. In total, eleven species of scumulose lichens belonging to the Collemataceae, Parmeleaceae, Psoraceae, Thelochistaceae and Verrucariaceae families were identified, two genera of liverworts from the group of the bryophytes (*Oximitra* sp. and *Riccia* sp.) and two cyanobacteria (*Scytonema* sp. and *Nostoc commune*). Ten out of the eleven lichens have a green algae as photobiont and only one lichen has a cyanobacteria (*Collema coccophorum*). In this study we also evaluated whether some of the species of lichens of the area have higher photosynthetic capacity that could give them an advantage under a climate change scenario where light intensity would increase. Variations in solar radiation can alter climate, such variation includes changes in intensity and changes in the wave length that make the electromagnetic spectrum that could trigger climate changes. Photosynthetic capacity of the lichens was assessed through the chlorophyll fluorescence. Five lichens (*Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata*, *Clavascidium lacinulatum* and *Endocarpon pusillum*) all having green algae photobiont, were evaluated from dark to saturation light intensity. Under drought conditions, there was no photosynthetic activity in the studied lichens. Similar results have been reported from other studies. Upon hydration, the function of the photosystem II was reestablished. Values of photosynthetic activity were between 0.56 and 0.68 at $0.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD and declined as light intensity increased. ETR_{max} and PPFD_{sat} cardinal points were calculated by a regression using ETR and PPFD data and determining the coordinates of the inflexion points which are needed to adequately compare values of electron transport rate (ETR) between lichen species. PPFD_{sat} for the studied lichens was between $1699 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and $2108 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Saturation point for *Endocarpon pusillum* was the lowest at $1699.83 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, followed by *P. decipiens* with $1788.68 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and *P. russellii*, *P. crenata* and *Clavascidium lacinulatum* in values of $\text{PPFD} > 2000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Our results imply that *Psora decipiens*, *Psora*

russellii, *Psora crenata* and *Clavascidium lacinulatum* would have more chances of surviving than *E. pusillum* under high solar radiation in a climate change scenario. Other aspect addressed in this study was the relationship between BSC composition and soil surface conditions (surface roughness and hydrophobicity) as well seed germination and seedling rooting in a *S. tenacissima* steppe in southeastern Spain. We explored the causal factors of seed germination at two spatial scales and used SADIE index to represents the soil surface heterogeneity. The complexity of the processes involved prevents generalizations on the outcomes of the interactions between BSC and vascular plants. This complexity is partly the result of heterogeneity in BSC cover and composition. After analyzing the BSC composition in open areas or soil under *S. tenacissima* tussocks where BSC are scarce compared to open areas with high BSC cover, we found that mosses cover was higher in open areas and lichens were more abundant in open areas with high BSC cover than in soil under *S. tenacissima* tussocks, which is contradictory to reports from other authors. As a result of differences in surface features, microsites also differed in physical soil properties. Thus, hydrophobicity was lower and roughness higher in open areas with scarce BSC than in the other two microsites. In this investigation germination was weakly affected by microsite but this had a strong effect on seedling rooting.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las costras biológicas del suelo (CBS) cubren los espacios abiertos entre las plantas vasculares en las regiones áridas y semiáridas de todo el mundo; están integradas por asociaciones de cianobacterias, musgos, líquenes y algas verdes ampliamente distribuidos en la capa superficial del suelo (Belnap y Gillette 1998; Briggs y Morgan 2011). Estas asociaciones de organismos pueden ayudar a controlar la erosión del suelo (Belnap 2001; Zhang et al. 2010), aumentar la fertilidad del mismo mediante la fijación de nitrógeno y de carbono (Belnap 2002) y contribuir a preservar los nutrientes disponibles para las plantas (Belnap et al. 2004; Delgado-Baquerizo et al. 2013) en regiones donde el agua y los nutrientes suelen ser factores limitantes para el desarrollo de la vegetación.

Las CBS están constituidas por microorganismos que, por medio de polímeros secretados, dan estabilidad biológica a la superficie y capas sub-superficiales del suelo al formar una red de delgados filamentos que interactúan con las partículas del suelo (Belnap et al. 2001).

Debido a los efectos de la microfotografía y los flujos de agua y nutrientes, las CBS afectan la distribución de los recursos en el suelo, lo que contribuye a los patrones agrupados de vegetación (Deines et al. 2007) y, probablemente, a mejorar la infiltración y retención de agua en el suelo (Casenave y Valentin 1989; Montaña et al. 1995; Rosentreter y Belnap 2003; Chamizo et al. 2010). La abundancia y el tipo de CBS afectan de manera diferente la tasa de infiltración de agua y otras funciones del suelo, incluso a escalas espaciales pequeñas (Maestre et al. 2005).

Las CBS se clasifican en grupos de acuerdo a su composición florística primaria, los principales son cianobacterias, briofitas, y líquenes. En esta compleja asociación se encuentran microhongos y algas verdes que interactúan en los primeros centímetros de la superficie del suelo (Briggs y Morgan 2008; Liu et al. 2009). Debido a la gran dificultad para la identificación de las especies que conforman estas comunidades, la mayoría de las investigaciones sobre la CBS se han desarrollado a escala de comunidad y grupo morfológico (Concostrina-Zubiri et al. 2013). Los estudios a ese nivel han sido claves en la observación del potencial que tienen las

CBS al contribuir a la estructura y dinámica del ecosistema: su interacción con las capas superficiales del suelo y con otros organismos, sus aportaciones en la fijación de carbono y nitrógeno, así como en procesos hidrológicos y en el ciclo de nutrientes. Sin embargo, estudios recientes han mostrado que existen marcadas diferencias en los efectos que tienen en el ecosistema en función de la especie que predomina en la CBS. Es por ello que, en esta investigación, se partió de la identificación a nivel de especie de las cianobacterias y líquenes presentes en las CBS registradas y colectadas en el área de estudio.

Las costras biológicas del suelo son organismos fotosintetizadores que forman un microecosistema clave en los ecosistemas áridos y semiáridos. En los organismos que realizan fotosíntesis, el rendimiento fotosintético puede disminuir cuando son expuestos a alta intensidad lumínica debido a que no logran disipar el exceso de energía (Maxwell y Johnson 2000). La variación en la radiación solar es uno de los componentes que se considera alteran el equilibrio del sistema climático (IPCC 2007). Esta variación incluye tanto cambios en intensidad como en las longitudes de onda que forman el espectro electromagnético y podría tener un impacto importante en el cambio climático ya que la atmósfera, los océanos y la superficie terrestre responden de manera diferente a cada longitud de onda (Tsiropoula 2003). La luz es esencial en el proceso de fotosíntesis pero puede provocar fotodaño por lo que los organismos han desarrollado diversas respuestas de aclimatación a condiciones de mucha luz (Muramatsu y Hihara 2012). La eficiencia fotosintética de conversión de energía en el fotosistema II puede alterarse por daños provocados por exceso de luz (Bilger et al. 1995), estrés ambiental o algún daño al aparato fotosintético asociado a fotoprotección (Osmond et al. 1999). El análisis por medio de la fluorescencia de la clorofila proporciona información útil sobre el estado del fotosistema II para usar la energía absorbida por la clorofila (Wertin et al. 2012) y puede ser un indicador de la tolerancia de una especie a diferentes intensidades de luz. Este tema es tratado en la presente investigación y se analiza la respuesta fotosintética, ante diferentes intensidades de luz, de cinco líquenes constituyentes de costra biológica del suelo en el Desierto Chihuahuense.

La mayoría de las investigaciones sobre las características e impacto de las CBS en los suelos se han desarrollado en zonas áridas y semiáridas de Australia, España, Estados Unidos y China dirigidos fundamentalmente a estudiar su papel en los ciclos biogeoquímicos del agua, el carbono y el nitrógeno (Belnap et al. 2001; Pyke et al. 2002; Maestre y Cortina 2003; Belnap et

al. 2004; Cortina et al. 2006; Lange 1998, Chen et al. 2005; Zhang et al. 2010; Castillo et al. 2011), así como en las propiedades hidráulicas y la organización estructural que contribuyen en los procesos de infiltración y retención de agua dentro del suelo (Casenave y Valentin 1989; Zaady et al. 1997; Belnap et al. 2001; Zhao et al. 2009; Quiñones et al. 2009; Maestre et al. 2011). En México, son pocos los estudios que se han realizado sobre CBS; se reportan investigaciones en el valle de Tehuacán-Cuicatlán en los estados de Puebla y Oaxaca (Rivera-Aguilar et al. 2004; Rivera et al. 2009), en San Luis Potosí (Jiménez 2005; Huber-Sannwald et al. 2006; Jiménez-Aguilar et al. 2009); estudios sobre la distribución y actividad de costras de suelo hipolíticas, en la península de Baja California (Heckman et al. 2006) y de diversidad filogenética de especies de la cianobacteria *Microcoleus* también en Baja California (Maya y López 2002; López-Cortés et al. 2010) así como el efecto de la costra biológica sobre la infiltración de agua en un pastizal en el estado de Durango (Quiñones et al. 2009).

Otro aspecto relevante de las CBS y que se aborda en la presente investigación, es la influencia que éstas pueden tener en la germinación y enraizamiento de especies vegetales. El efecto de las CBS sobre la germinación de semillas puede ser positiva, negativa o neutra (Zaady et al. 1997; Boeken et al. 1998; Prasse y Bornkamm 2000; Rivera-Aguilar et al. 2005; Deines et al. 2007; Escudero et al. 2007; Godínez-Alvarez et al. 2012). Las CBS pueden afectar el desempeño de las semillas e influir en la dinámica de las plantas vasculares por obstaculizar el transporte de semillas y modificar el microambiente que rodea a la semilla. El tipo de costra, su rugosidad e hidrofobicidad son características que también influyen en la infiltración del agua, la escorrentía, y otras funciones de los ecosistemas que afectan al rendimiento de las semillas (Belnap 2001). Se ha encontrado que, por ejemplo, la hidrofobicidad asociada con algunos tipos de CBS afecta a la redistribución de agua y la infiltración de agua de lluvia (Maestre y Cortina 2002), y también puede afectar a la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Prasse y Bornkamm 2000).

Este estudio busca ampliar el conocimiento sobre la forma en que las CBS contribuyen en la función del ecosistema, para lo cual se plantean las siguientes hipótesis:

- Algunas de las especies de líquenes encontradas en el área de estudio tienen mayor eficiencia fotosintética, lo cual les daría ventaja bajo un escenario de cambio climático donde la intensidad lumínica se vea incrementada.

- Los componentes de las costras biológicas del suelo proveen un microambiente que facilita la germinación y la penetración de la raíz de semillas de plantas vasculares en ecosistemas semiáridos.
- La facilitación de las CBS para la germinación y enraizamiento difiere en función del microambiente donde la CBS se haya desarrollado (en áreas abiertas o bajo alguna especie vegetal).

Para poder dar respuesta a estas hipótesis, se parte de la identificación de los componentes de las CBS a nivel de morfotipo y, específicamente de líquenes y cianobacterias a nivel de género y especie, utilizando claves existentes y proporcionando nueva información que facilite la identificación de estos organismos. Los resultados de este estudio se presentan en el Capítulo II de esta tesis.

Se analiza también el grado de resiliencia o respuesta fisiológica de los líquenes formadores de CBS ante un posible escenario de incremento en la radiación solar (Capítulo III) y se evalúa si la composición y características de rugosidad e hidrofobicidad que las CBS le imprimen al suelo facilitan la germinación de semillas y el enraizamiento de plantas vasculares (Capítulo IV).

BIBLIOGRAFÍA

- Belnap J, Gillette DA (1998) Vulnerability of desert biological soil crusts to wind erosion: the influences of crust development, soil texture, and disturbance. *J Arid Environ* 39(2):133-142.
- Belnap J (2001) Comparative structure of physical and biological soil crust. In: Belnap J, Lange OL (eds) *Biological soil crusts: Structure, function, and management*. Springer-Verlag, Berlin, 177-191 pp.
- Belnap J (2002) Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biol. Fert. Soils* 35:128–135.
- Belnap J, Budel B, Lange OL (2001) Biological soil crusts: characteristics and distribution. En: Belnap J, Lange OL (eds) *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer-Verlag, Berlin, 3–30 pp.

- Belnap J, Philips SL, Miller ME (2004) Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* 141:306-316.
- Bilger W; Schreiber U, Bock M (1995) Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* 102:425-432.
- Boeken B, Lipchin C, Gutterman Y, Van Rooyen N (1998) Annual plant community responses to density of small-scale soil disturbances in the Negev desert of Israel. *Oecol.* 114:106-117.
- Briggs AL, Morgan JW (2008) Morphological diversity and abundance of biological soil crust differ in relation to landscape setting and vegetation type. *Australian Journal of Botany* 56:246-253.
- Briggs AL, Morgan JW (2011) Seed characteristics and soil surface patch type interact to affect germination of semi-arid woodland species. *Plant Ecol* 212:91-103.
- Casenave A, Valentin C (1989) Les États de Surface de la Zone Sahélienne. Influence sur l'infiltration. IRD, Paris, Francia. 229 pp.
- Castillo-Monroy AP, Maestre FT, Rey A, Soliveres S, García-Palacios P (2011) Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem. *Ecosystems* 14(5):835-847.
- Chamizo S, Stevens A, Cantón Y, Miralles I, Domingo F, Van Wesemael B (2012). Discriminating soil crust type, development stage and degree of disturbance in semiarid environments from their spectral characteristics. *European Journal of Soil Science* 63:42-53.
- Chen J, Ming YZ, Wang L, Shimazaki H, Tamura M (2005) A new index for mapping lichen-dominated biological soil crusts in desert areas. *Remote Sensing of Environment* 96(2):165-175.
- Concostrina-Zubiri L, Martínez L, Huber-Sannwald E, Escudero A (2013) Efectos y respuestas de la costra biológica del suelo en ecosistemas áridos: avances recientes a nivel de especie. *Ecosistemas* 2(3):95-100 doi: 10.7818/ECOS.2013.22-3.13
- Deines L, Rosentreter R; Eldridge DJ, Serpe MD (2007) Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant and Soil* 295:23–35.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Rodríguez JGP, Gallardo A (2013) Biological soil crusts promote N accumulation in response to dew events in dryland soils. *Soil Biol Biochem*

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

62:22-27.

- Escudero A, Martínez I, de la Cruz A, Otálora MG, Maestre FT (2007) Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *J Arid Environ* 70:18-28.
- Godínez-Alvarez H, Morín C, Rivera-Aguilar V (2012) Germination, survival and growth of three vascular plants on biological soil crusts from a Mexican tropical desert. *Plant Biology* 14(1):157-162.
- Heckman KA, Anderson WB, Wait DA (2006) Distribution and activity of hypolithic soil crusts in a hyperarid desert (Baja California, Mexico). *Biol Fertil Soils* 43:263-266.
- Huber-Sannwald E, Jimenez-Aguilar A, Gonzalez-Aviles B, Escobar A, Smart S, Belnap J, Arredondo T (2006). Associations between grass species and soil biological crust affect C and N dynamics in a degraded grassland ecosystem of Northern Mexico. En: *Ecología en una era de Globalización-Ecological Society of America*. Ecological Society of America. Memorias congreso, Merida, Yucatan, México.
- IPCC (2007) Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Core Writing Team. En: Pachauri RK, Reisinger A (eds.) IPCC: 104. Geneva, Switzerland.
- Jiménez AA (2005) Caracterización funcional de costras biológicas de suelo en un pastizal semiárido de San Luis Potosí. IPICYT Tesis de Maestría. San Luis Potosí, México. 60 pp.
- Jiménez-Aguilar A, Huber-Sannwald E, Belnap J, Smart DR Arredondo-Moreno JT (2009) Biological soil crust exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments* 73:1158-1169.
- Lange OL, Belnap J, Reichenberger H (1998) Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology* 12:195-202.
- Liu H, Xingguo H, Li L, Huang J, Liu H, Li X (2009) Grazing density effects on cover, species composition, and nitrogen fixation of biological soil crust in an Inner Mongolia Steppe. *Rangeland Ecology and Management* 62(4):321-327.
- López-Cortés A, Maya Y, García-Maldonado JQ (2010) Diversidad filogenética de especies de *Microcoleus* de costras biológicas de suelo de la península de Baja California, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 1-7.
- Maestre FT (2002) La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

- patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Tesis doctoral, Universidad de Alicante.
- Maestre FT, Bowker MA, Cantón Y, Castillo-Monroy AP, Cortina J, Escolar C, Escudero A, Lázaro R, Martínez I (2011) Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments* 75(12):1282-1291.
- Maestre FT, Cortina J (2002) Spatial patterns of surface soil properties and vegetation on Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241:279-291.
- Maestre FT, Cortina J (2003) Small-Scale spatial variation in soil CO₂ efflux in Mediterranean semiarid steppes. *Applied soil Ecology* 23: 199-209.
- Maestre FT, Escudero A, Martínez I, Guerrero C, Rubio A (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crust. *Functional Ecology* 19:566-573.
- Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J Exp Bot* 51:659-668 doi 10.1093/jexbot/51.345.659
- Maya Y, López CA (2002) Cyanobacterial microbiotic crust in eroded soils of tropical dry forest in the Baja California Peninsula, Mexico. *Geomicrobiology Journal* 19:505-518.
- Montaña C, Cavagnaro B, Briones O (1995) Soil water use by co-existing shrubs and grasses in the southern Chihuahua Desert, Mexico. *Journal of Arid Environments* 31:1-13.
- Muramatsu M, Hihara Y (2012) Acclimation to high-light conditions in cyanobacteria: from gene expression to physiological responses. *J Plant Res* 125:11-39 doi 10.1007/s10265-011-0454-6.
- Osmond CB, Anderson JM, Ball MC, Egerton JJG (1999) Compromising efficiency: the molecular ecology of light resource utilization in terrestrial plants. En: Press MC, Scholes JD, Barker MG (eds) *Advances in physiological plant ecology*. Blackwell Science, Oxford, 1–24 pp.
- Prasse R, Bornkamm R (2000) Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecol* 150:65-75.
- Pyke DA, Herrick JE, Shaver P, Pellant M (2002) Rangeland Health Attributes and Indicators for Qualitative Assessment. *Journal of Range Management* 55(6):584-597.
- Quiñones VJJ, Castellanos PE, Valencia CCM, Martínez RJJ, Sánchez OT, Montes GCA (2009) Efecto de la costra biológica sobre la infiltración de agua en un pastizal. *TERRA Latinoamericana* 27(4):287-293.
- Rivera AV, Cacheux IM, Godínez Álvarez H (2004) Las costras biológicas del suelo y las zonas áridas. *Revista Ciencias* 75:24-27.

- Rivera AV, Godínez AH, Manuel CI, Rodríguez ZS (2005) Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory. *Journal of Arid Environments* 63(1):344-352.
- Rivera AV, Godínez AH, Moreno TR, Rodríguez ZS (2009) Soil physico-chemical properties affecting the distribution of biological soil crusts along an environmental transect at Zapotitlan drylands, Mexico. *Journal of Arid Environments* 73(11):1023-1028.
- Rosentreter R, Belnap J (2003) Biological soil crusts of North America. En Belnap J, Lange OL (eds) *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 31-50 pp.
- Tsiropoula G (2003) Signatures of solar activity in meteorological parameters. *J Atmos Terr Phys* 65:469– 482 doi 10.1016/S1364-6826(02)00295-X
- Wertin TM, Phillips SL, Reed SC, Belnap J (2012) Elevated CO₂ did not mitigate the effect of a short-term drought on biological soil crusts. *Biol Ferti Soils* 48:797-805 doi 10.1007/s00374-012-0673-6
- Zaddy E, Gutterman Y, Boeken B (1997) The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata* and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crusts from the Negev Desert. *Plant and Soil* 190:247-252.
- Zhang YM, Wu N, Zhang BC, Zhang J (2010) Species composition, distribution patterns and ecological functions of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert. *J Arid Land* 2(3):180-189.
- Zhao J, Zheng Y, Zhang B, Chen Y, Zhang Y (2009) Progress in the study of algae and mosses in biological soil crusts. *Front Biol China* 4(2):143-150.

CAPÍTULO II

Costras biológicas del llano La Soledad en sur del Desierto Chihuahuense

Dinorah O. Mendoza-Aguilar¹, Marisela Pando-Moreno^{1*}, José G. Marmolejo Monsivaís¹, Maritza Gutiérrez Gutiérrez¹, A. Eduardo Estrada Castellón¹, Laura M. Scott Morales¹

¹Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Carr. Nac. Km. 145, Apartado Postal 41, C.P. 67700, Linares, Nuevo León, México

*Autor de correspondencia

RESUMEN

Las costras biológicas del suelo (CBS) son constituyentes vegetales no vasculares establecidos en zonas sin o con escasa vegetación interactuando en la capa más superficial del suelo. Intervienen en procesos clave del funcionamiento de ecosistemas desde desiertos hiperáridos hasta áreas libres de hielo en la Antártida. Hongos liquenizados (hongos y alga verde o cianobacteria en asociación mutualista), briofitas que incluye musgos y hepáticas, algas y cianobacterias de vida libre en íntima relación con las partículas del suelo forman las CBS. Se partió se la identificación de los componentes de CBS de un pastizal halófito en el sur del Desierto Chihuahuense en México hábitat del perrito llanero (*Cynomys mexicanus*), especie endémica en peligro de extinción. Apoyados con claves de los géneros y especies y la comparación con las características morfológicas, de estructuras reproductivas y pruebas químicas de los organismos se realizó la identificación. Se identificaron 11 especies de líquenes escumulosos pertenecientes a las familias Collemataceae, Parmeleaceae, Psoraceae, Thelochistaceae y Verrucariaceae. Del grupo de las briofitas, el cual comprende a la división de musgos y de hepáticas se identificaron dos géneros de hepáticas *Oximitra* sp. y *Riccia* sp. y a dos cianobacteria una a nivel género (*Scytonema* sp.) y otra a nivel especie (*Nostoc commune*). Diez de especies de líquenes presentan fotobionte alga verde y uno presenta una cianobacteria (*Collema coccophorum*).

Palabras clave: noreste de México, Desierto Chihuahuense, identificación en campo.

ABSTRACT

The biological soil crusts (BSC) are nonvascular plants that interact in the topsoil and are usually found in areas with no or sparse vegetation. They act on key processes of ecosystem functioning from hyper-arid deserts to ice free areas in Antarctica and are formed of lichenized fungi, bryophytes including mosses and liverworts, algae and free-living cyanobacteria closely interacting with soil particles. This research started by identifying the components of the BSC of an halophytic grassland in the southern part of the Chihuahuan Desert in Mexico, habitat of prairie dog (*Cynomys mexicanus*) endemic species in endangered status. Identification was supported on keys developed by several authors to identify genera and species which involve comparison of the morphological characteristics, reproductive structures and chemical tests of the organisms. In total, eleven species of scumulose lichens belonging to the Collemataceae, Parmeleaceae, Psoraceae, Thelochistaceae and Verrucariaceae families were identified. The group of bryophytes includes the division of mosses and liverworts, two kinds of liver *Oximitra* sp. and *Riccia* sp. were identified. Also, two cyanobacterial join, one genus level (*Scytonema* sp.) and other species level (*Nostoc commune*). Ten species of lichen with photobiont of green algae present and only one has a cyanobacteria (*Collema coccophorum*).

Keywords: *northeastern Mexico, Chihuahuan Desert, field identification.*

INTRODUCCIÓN

Procesos clave que intervienen en el funcionamiento del ecosistema están regidos por las costras biológicas del suelo (CBS) (Belnap y Lange 2003; Bowker et al. 2013; Mendoza-Aguilar et al. 2014) constituyentes vegetales no vasculares establecidos en zonas sin o con escasa vegetación interactuando en la capa más superficial del suelo (Belnap y Lange 2003).

Estos constituyentes criptobióticos se encuentran en regiones desde desiertos hiper-áridos como el desierto de Atacama en Chile donde predominan las costras constituidas por cianobacterias (smooth crust) (Belnap 2006; Palzelt et al. 2014) hasta las áreas libres de hielo en la Antártida donde están constituidas por líquenes, algas verdes y cianobacterias (Belnap y Lange 2003).

A la asociación mutualista de un micobionte y uno o dos fotobiontes se llama liquenización y permite a los dos biontes sobrevivir a condiciones climáticas adversas (Honegger 1998; Nash T 2008). Las briofitas incluyen a musgos y hepáticas y forman parte de los organismos que se encuentran en la superficie del suelo, inicialmente no fueron consideradas como una verdadera costra biológica del suelo (Richardson 1981) sin embargo, las briofitas junto con los microhongos, algas, cianobacterias, líquenes y su asociación e íntima relación con las partículas del suelo constituyen la costra biológica del suelo (Belnap et al. 2003).

El componente de las CBS que generalmente se establece primero en suelo poco estable o después de un disturbio son las cianobacterias y algas (Belnap y Lange 2003). Organismos unicelulares, las cianobacterias además de realizar fotosíntesis fijan nitrógeno atmosférico mediante una estructura llamada heterosisto (Kumaret al. 2009). Las cianobacterias de CBS más comunes encontradas en estudios del Desierto Chihuahuense son *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc commune*, *Oscillatoria* sp., *Schizothrix lamy* y *Scytonema hofmannii* (Belnap et al. 2003). La cantidad de Nitrógeno fijado por las cianobacterias en las CBS puede ser muy variable como se ha encontrado entre los géneros *Calothrix* y *Scytonema* los cuales fijan 0.45 y 0.08 mgN₂/mg de biomasa respectivamente pero en ese ecosistema del límite sur del Desierto Sonorense *Scytonema* es más abundante (Maya et al. 2002). Variaciones ecológicas como estas refuerzan la necesidad de conocer el papel específico de los componentes de las CBS en la función del ecosistema.

De CBS las especies de cianobacterias de zonas áridas y semiáridas reportadas para norte América representan el 50% de las reportadas de forma global (Evans y Johansen 1999; Belnap y Lange 2003), mientras que en México se han reportado siete especies en un ecosistema semiárido de montaña con sombra orográfica en el cual los géneros más comunes fueron *Scytonema*, *Microcoleus* y *Chroococcidiopsis* (Rivera-Aguilar et al. 2006).

Investigaciones que se han hecho basándose en grupos morfológicos o morfotipos son las que abordan el tema de sucesión en el establecimiento de CBS (Belnap y Eldridge 2003; Belnap y Lange 2003; Houseman et al. 2006) incluyendo temas de recuperación de CBS por actividades antropogénicas (Read et al. 2011). Estudios relacionados con el papel ecológico de las CBS a nivel espacial macro o medio en el ecosistema (ej. evaluar la captura de carbono o nitrógeno fijado) proporcionan la información basándose en el grupo morfológico más conspicuo como líquenes, cianobacterias o musgos (Houseman et al. 2006; Cortina et al. 2010). En algunos casos enlistan las especies que constituyen a los líquenes y musgos, quedando las cianobacterias englobadas a nivel de división o filo (Concostrina-Zubiri et al. 2013).

Ante la dificultad de identificar los componentes de las CBS los trabajos que incluyen investigaciones a nivel de especies se han basado en las especies más “carismáticas” o conspicuas. La tendencia de conocer el papel de cada uno de los componentes de la costra criptogámica a nivel de especie es cada vez mayor, por ejemplo al describir procesos a pequeña escala midiendo la tasa fotosintética del líquen *Endocarpon pusillum* (Ding 2013). La escala a la cual se quiera conocer la función de las CBS en el ecosistema define la necesidad de especificidad del conocimiento requerido.

Existen aún pocos trabajos en México sobre CBS y mayormente considerando los grupos morfológicos que los constituyen. El estado de Baja California presenta la mayor cantidad de investigaciones publicadas sobre diversos tópicos de CBS como los relacionados con la composición florística de la comunidad de algas y su relación con las propiedades del suelo (Fletcher 1998), la estructura de cianobacterias en suelos erosionados de una zona de transición climática identificando 6 especies y dos géneros de cianobacterias (Maya et al. 2002), identificación y aislamiento de algas verdes en el que identificaron varios nuevos taxones (Lewis y Flechtner 2002). Para el centro del país han identificado siete cianobacterias, 19 musgos y

ocho líquenes componentes de costra biológica mediante examen al microscopio, uso de claves especializadas y comparación con especímenes de herbario (Rivera-Aguilar et al. 2006).

En el norte de México, sin considerar al estado de Baja California los estudios realizados en diversos tópicos relacionados con CBS son escasos y se han realizado en el estado de San Luís Potosí, Coahuila, Durango y Nuevo León (Molina Guerra et al. 2013; Concostrina-Zubiri et al. 2013; Pando-Moreno et al. 2014) y en algunos de ellos solo se considera al suelo con costra biológica y sin CBS (Quiñones-Vera et al. 2009). El noreste de México es la menos representada respecto a los líquenes conocidos aun considerando todos los hábitos de vida de los líquenes (Herrera-Campos et al. 2014). Otros grupos como las hepáticas son aún menos estudiados. Regiones con suelos con altos contenidos de sulfato de calcio como lo es la zona de estudio son reconocidas por soportar alta diversidad y rareza en CBS (Belnap et al. 2001).

Los componentes formadores de CBS pueden llegar a ser indicadores de zonas pastoreadas, la estabilidad el suelo y la concentración de nutrientes (ver Concostrina-Zubiri et al.2013). Al conocer de forma más completa las especies que conforman las costras biológicas del suelo de un pastizal halófilo del sur del Desierto Chihuahuense, podrá entenderse mejor el funcionamiento de estos frágiles ecosistemas y así conservarlos. El desafío de las futuras investigaciones relacionadas con CBS es conocer a detalle sus componentes y así avanzar en el conocimiento de su compleja asociación (Concostrina-Zubiri et al. 2013). Por ello, en este capítulo, se parte de la identificación de los componentes de las CBS, específicamente de líquenes, cianobacterias y hepáticas a nivel de especie y género, utilizando claves existentes y proporcionando nueva información que facilite la identificación en campo de estos organismos.

MÉTODO

Área de estudio

Los especímenes se colectaron en zonas libres de vegetación de un pastizal halófilo del Área Natural Protegida Llano La Soledad en el Altiplano del noreste de México y es parte de la zona sur del Desierto Chihuahuense. Se ubica en las coordenadas UTM 328419E y 2748344N

(Figura 1) y abarca 7,607 ha (POE 2002). El clima es tipo seco, subtipo seco templado (BS0kx)', con lluvias escasas todo el año y extremoso. La precipitación media anual es 300 mm. Presenta suelo Xerosol Luvico y Xerosol Cálxico. Con contenido de calcio hasta 78% y con carbonato de calcio mayor a 28% (hasta los 30 cm de profundidad) con textura franco limosa fina con alto contenido de limo (Reyna 2007). Se encuentra a 1850 msnm. Pastoreo no intensivo es el manejo antropogénico que se presenta en esta zona (Estada-Castillón et al. 2010).

El ANP Llano La Soledad pertenece a la región fisiográfica del Altiplano Mexicano y forma parte de la Región Terrestre Prioritaria Tokio (RTP-80) (Arriaga et al. 2000), se encuentra en categoría de Zona Sujeta a Conservación Ecológica por parte del estado de Nuevo León, México (Secretaría General de Gobierno 2002). *Muhlenbergia Villiflora* con *Scleropogon brevifolius*, *Fankenia gypsophila* y *Dasyochloa pulchella* forman la asociación vegetal con mayor cobertura. Aves migratorias entre Canada-E.U. y México como el chorlo llanero (*Charadrius montanus*), el tecolote llanero (*Athene cunicularia*) y el zarapito pico largo (*Numenius americanus*) utilizan esta zona como sitios de descanso. Así mismo, es hábitat de mamíferos como la zorra del desierto (*Vulpes macrotis*), el tlalcoyote (*Taxidea taxus*) y el perrito llanero (*Cynomys mexicanus*), éste último especie endémica y considerada en peligro de extinción por la NOM-059-SEMARNAT-2001 (SEMARNAT 2010; CITES 2000).

Toma de muestras

Los sitios de colecta de costras biológicas fueron establecidos en el pastizal, en zonas libres de vegetación. En nueve parcelas establecidas en un gradiente de vegetación de un trabajo previo. Para realizar la colecta se humedeció el área de la muestra, la tapa de una caja Petri se introdujo en el sustrato con la costra biológica y con la ayuda de una espátula se retiró la muestra con parte del suelo. Se insertó la base de la caja Petri en la tapa con la muestra y se retiró de la orilla el suelo excedente. Las muestras se dejaron secar a temperatura y humedad ambiente y se conservaron en el laboratorio.

Proceso de identificación

La identificación se determinó a nivel de especie y en los organismos donde no fue posible quedó la determinación a nivel de género. Se realizó observación del talo y estructuras externas

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

en el microscopio estereoscópico, registrando medidas, color, forma, entre otros datos. Con un microscopio compuesto se observaron las estructuras más pequeñas dependiendo del organismo a identificar como las estructuras reproductivas, hetrocistos entre otros. Los cortes que se requirieron se realizaron a mano alzada (Leavitt et al. 2011).



Figura 1. En el cuadro rojo se encuentra marcada la ubicación de la zona de colecta de las costras biológicas del suelo (a) y se presenta una vista general del pastizal halófilo (b).

Líquenes:

El primer paso fue establecer la anatomía del talo vegetativo (homómero o heterómero) y su forma de crecimiento o hábito de vida, si era escuamuloso, crustáceo, foliáceo o gelatinoso. La identificación se realizó considerando la morfología y estructura del talo, características de las escuámulas, presencia y ubicación de estructuras reproductoras como ascomas y propágulos vegetativos. También se observó la presencia o no de estructuras de fijación como rizinas, cordones rizinales, entre otros.

Se realizaron pruebas microquímicas para detectar sustancias liquénicas de forma macroscópica mediante los colores adquiridos con el reactivo y se les llama prueba coloreada, las cuales tienen gran valor en la identificación (Barreno y Pérez-Ortega 2003). Las pruebas se hicieron en el cortex, la médula y estructuras reproductivas, la aplicación del reactivo se realizó poniendo una micro-gota directamente en la estructura y se observó en el microscopio estereoscópico o se aplicó en el corte de una sección del líquen, para ello se montó en una laminilla y se aplicó la gota del reactivo para que se deslizara bajo el portaobjetos, observando en el microscopio compuesto. Los reactivos utilizados se indican en cada caso y pueden ser: hidróxido de potasio al 10% (K), lejía comercial sin diluir (C), solución iodada de 0.5 a 1.5% de I en 10% de IK (Lugol), solución acuosa al 50% de ácido nítrico (N) (Barreno y Pérez-Ortega 2003; Rosentreter et al. 2007). No fue posible contar con la solución de cristales de parafenilendiamina disueltos en alcohol (PD). La notación del símbolo del reactivo seguido de un signo positivo y un color significa que la reacción se torna de ese color, por ejemplo decir “medula K+ rojo” significa que al poner una gota del reactivo K (hidróxido de potasio) la médula cambia a color rojo. En el caso de añadir dos reactivos el orden va de acuerdo a la notación, ejemplo KC, primero se pone el reactivo K seguido en el mismo lugar del reactivo C (Barreno y Pérez-Ortega 2003).

Para los líquenes los nombres científicos y la posición taxonómica de las especies fueron consultados en Index Fungorum (2014) y Species Fungorum (2014). La descripción de los géneros fue tomada de Nash y colaboradores (2001).

Cianobacterias:

Su identificación se realizó con el apoyo de claves e iconografías. Se considerando los reportes de especies que son componentes de CBS, su distribución y hábitat para confirmar la especie. Las estructuras en las que se basó la identificación se describen en la sección del taxon correspondiente. La identificación de las cianobacterias se realizó siguiendo claves específicas, para ello se consideraron las características morfológicas respecto a si forman colonias, son unicelulares o filamentosas, la presencia o no de estructuras especializadas como vesículas de gas, aquinetos, heterocistes y necridios, Si presentaron o no mucilago, la forma de la célula y el color (tonos de verde, amarillo, marrón) y el tamaño celular. Se tomaron fotografías de las estructuras de los géneros identificados.

Hepáticas:

En el caso de las hepáticas, los esquemas de clasificación se encuentran en cambio, desde la clasificación por similitud morfológica hasta estudios filogenéticos moleculares. Para conocer el estado actual en la clasificación de hepáticas ver Crandall-Stotler et al. (2009) que presentan las características más significativas e implicaciones filogenéticas a nivel de género. Las claves utilizadas para cada grupo morfológico en la identificación del género o la especie son proporcionadas en la sección de resultados.

RESULTADOS

Se identificaron 11 especies de líquenes escumulosos pertenecientes a las familias Collemataceae, Parmeleaceae, Psoraceae, Thelochistaceae y Verrucariaceae. Del grupo de las briofitas, el cual comprende a la división de musgos y hepáticas, se identificaron dos géneros de hepáticas *Oximitra* sp. y *Riccia* sp. y dos cianobacteria una a nivel género (*Scytonema* sp.) y otra a nivel especie (*Nostoc commune*). Diez especies de líquenes presentan fotobionte alga verde y uno presenta una cianobacteria (*Collema coccophorum*) (Tabla 1).

Los ejemplares fueron depositados en el Herbario Micológico de la Facultad de Ciencias Forestales (CFNL) de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México. A continuación se presenta cada una de las especies y géneros identificados empezando por los líquenes, siguen las cianobacterias y finalmente se describen las hepáticas. La descripción se ordena alfabéticamente por la familia y después por la especie. Se incluye descripción detallada del espécimen, fotografías que muestran cómo se observa el componente de la CBS en campo, cuando éste se encuentra seco, cómo cambia al humedecerse y de las estructuras y pruebas químicas que ayudan a identificarlos. Estas fotografías se realizaron con diferentes aumentos de la cámara fotográfica, en el microscopio estereoscópico y en el compuesto. En cada caso se indica la escala en la imagen. Las imágenes fueron tomadas por la autora, en las que difiere la autoría se especifica el nombre de la autora y se agradece por ésta contribución.

Tabla 1. Relación de las especies y géneros que se encontraron como parte de los constituyentes de la costra biológica del suelo en pastizal halófilo del sur del Desierto Chihuahuense.

Especie	Familia	Grupo morfológico	Género del Fotobionte
<i>Collema coccophorum</i>	Collemaataceae	Liquen	<i>Nostoc</i> sp. ^{1*}
<i>Xanthoparmelia chlorochroa</i>	Parmeleaceae	Liquen	<i>Trebouxia</i> ⁴
<i>Xanthoparmelia norchlorochroa</i>	Parmeleaceae	Liquen	<i>Trebouxia</i>
<i>Psora cerebriformis</i>	Psoraceae	Liquen	<i>Myrmecia</i> ¹
<i>Psora crenata</i>	Psoraceae	Liquen	<i>Myrmecia</i> ¹
<i>Psora decipiens</i>	Psoraceae	Liquen	<i>Myrmecia</i> ¹
<i>Psora tukermanii</i>	Psoraceae	Liquen	<i>Myrmecia</i> ¹
<i>Clavascidium lacinulatum</i>	Verrucariaceae	Liquen	<i>Pleurococcus</i> o <i>Myrmecia</i> ²
<i>Endocarpon pusillum</i>	Verrucariaceae	Liquen	<i>Stichococcus</i> ³
<i>Placidium squamulosum</i>	Verrucariaceae	Liquen	<i>Pleurococcus</i> o <i>Myrmecia</i> ²
<i>Gyalolechia subbracteata</i>	Telochistaceae	Liquen	<i>Nostoc</i> sp. ¹
<i>Scytonema</i> sp.	Scytonemataceae	Cianobacteria.	
<i>Nostoc commune</i>	Nostocaceae	Cianobacteria	
<i>Oxymitra</i> sp.	Oxymitracae	Hepática	
<i>Riccia</i> sp.	Ricciaceae	Hepática	

* Cianobacteria como fotobionte.

¹ (Rosentreter et al. 2007)

² (Chiquoine 2012)

³ (Nash et al. 2001)

⁴ (Leavitt et al. 2013)

Género: *Collema* Weber ex F. H. Wigg.

Posición en la clasificación:

Reino: Fungi

Division: Ascomycota

Clase: Lecanoromycetes

Subclase: Lecanoromycetidae

Orden: Peltigerales

Familia: Collemataceae

Habito de vida: Liquealizado. **Talo:** mayormente folioso, delgado y como membrana o grueso, rara vez crustáceo, subfriticuloso o umbilicado. **Lóbulos:** de redondeados y poco ramificados a alargados y profundamente dividido o indistinto; extremidad: hinchado y plegado o incluso delgado, gelatinoso cuando está húmedo. **Superficie Superior:** de olvido oscuro a negro, lóbulos a menudo con bordes longitudinales y/o pústulas, raramente estriado, suave o con pelos blancos, en ocasiones con presencia de pruina. **Isidios:** pueden estar presentes o ausentes, globoso, capitiforme, de cilíndrico a coraloide o parecido a una escama. **Superficie inferior:** color olivo, más o menos del mismo color o más clara que la superficie superior, liso, estriado, pustulado, con surcos, a veces acanalado, a menudo con mechones de rizohifas blancas. **Fotobiontes:** una cianobacteria filamentosa como una cadena de cuentas y heterocistos intercalados (Nostoc). **Asco:** ausente o presente, apotecial, laminal o marginal, orbicular, inmerso, sésil o estipitado. **Margen:** que se distingue, persistente, suave, crenulado, noduloso, isidiado o lobulado, borde taloidal concoloro. **Discos:** rojo oscuro, café amarillento o negro. **Ontogenia:** hemiangiocárpica, ascogonio individual (con tricóginos) que surge de una hifa de talo común debajo de la superficie del talo. **Verdadero excípulo:** cupular, lateralmente delgado o grueso, a menudo más grueso basal y apicalmente; células: finas, alargadas (euthiplektenquimatoso), generalmente elipsoidales o subglobosas (subparaplectenquimatoso) o anguladas e isodiamétricas (euparaplectenquimatoso), I-. **Himenio:** hialino, I+ constantemente azul; epitecio: amarillento o rojizo-café, K-; paráfisis: recta, simples o con el ápice ramificado, septos se distinguen o indistintos; células apicales: normalmente engrosadas, claviformes a globosas, de 4-7 μm de ancho; subhimenio: hialino o de color amarillo pálido, I-. **Ascós:** claviformes a globoso, tipo Lecanora, talo IKI+ azul con una proyección descendente y capa apical, 4-8 (-16) esporas. **Ascósporas:** hialinas, a veces en espiral, fusiformes desde estrechas hasta anchas, en forma de aguja, elipsoidal, de amplio elipsoide a globosa, baciliformes o cúbicas, rara vez flagelado, recta o sinuosa, algunas veces claviformes, desde uno hasta múltiples septos solo transversales, o muriformes con 1-3 septos longitudinales, 10 - 200 x 2 - 22 μm ; pared: delgada. **Conidioma:** picnidios, laminales o marginales, inmersos o

semi-inmersos; ostiolo: por lo general claro; conidióforos: ramificados, unicelular corto. **Conidios:** baciliformes, ausentes o \pm hinchados en ambos extremos, (3 -) 4 - 6 (- 8) x 1 - 1.5 (- 1.8) μm , pleurogénico. **Metabolismo Secundario:** sin detectar. **Geografía:** en todo el mundo. **Sustrato:** corteza, madera, rocas, suelos, musgos y restos vegetales. **Notas:** *Collema* se distingue de *Leptogium* por la ausencia de un verdadero cortex. Sin embargo, el cortex puede estar poco desarrollado en ciertas especies de *Leptogium* (por ejemplo *L. biatorinum*) y un pseudocortex puede estar presente en algunas especies de *Collema* (por ejemplo *C. nigrescens*) en el lado inferior de los apotecios. El talo en la mayoría de las especies de *Leptogium* es rojo-café profundo o azulado o glauco y con frecuencia \pm brillante o muy arrugado. El género *Collema* suele ser negro con un tinte olivo, sin arrugas y rara vez brillante. *Lempholemma* tiene fotobiontes *Nostoc* y anatomía similar al talo de *Collema* pero carece de ascósporas septadas y puntas de los ascos amiloideos. En condición estéril, *Lempholemma* se puede distinguir de *Collema* por el tipo de picnidio y conidióforo. Algunas especies de *Collema* que se encuentran en rocas son a menudo confundidas con los ejemplares foliosos-fruticosos de Lichinaceae, por ejemplo, *Lichinella*, *Digitothyrea* y *Thyrea*. Este último género, difieren en la presencia de fotobiontes cocoides, ascósporas simples, el tipos de ascos y picnidios. Algunas especies comunes de *Collema* muestran considerable variación en la morfología y son difíciles de identificar (por ejemplo, *C. coccophorum* y *C. tenax*). Especies que se distinguen únicamente en base a los septos de la espora y no son identificables en estado estéril. *Collema confertum* Hepp ex. Arnold es probablemente una especie de *Lempholemma*.

Taxon: *Collema coccophorum* Tuck.

Hongo liquenizado de talo homómero, no estratificado, folioso-crustáceo, de forma redondeado y esparcido. Color negro, en húmedo con tonos verde oliva, sin pruina y de aspecto gelatinoso cuando se encuentra húmedo y su forma se ve como roseta (Figura 2).

Su fotobionte es *Nostoc*, una cianobacteria, por lo que es un liquen fijador de nitrógeno atmosférico. Presenta numerosos isidios de forma globosa y color negro. Apotecios cuando presentes son sésiles, aplanados y de color oscuro-rojizo. Esporas hialinas, fusiformes a elipsoides, de dos células (Figura 3) lo cual lo distingue de *Collema tenax*, este último con esporas de 4 células (Rosentreter et al. 2007).



Figura 2. Vista en campo con el suelo y la costra biológica húmedos. El liquen negro es *Collema* sp. (flechas blancas) rodeado de algas que se hacen evidentes en color verde claro y un grupo de musgos (flecha negra). Escala 3 cm.

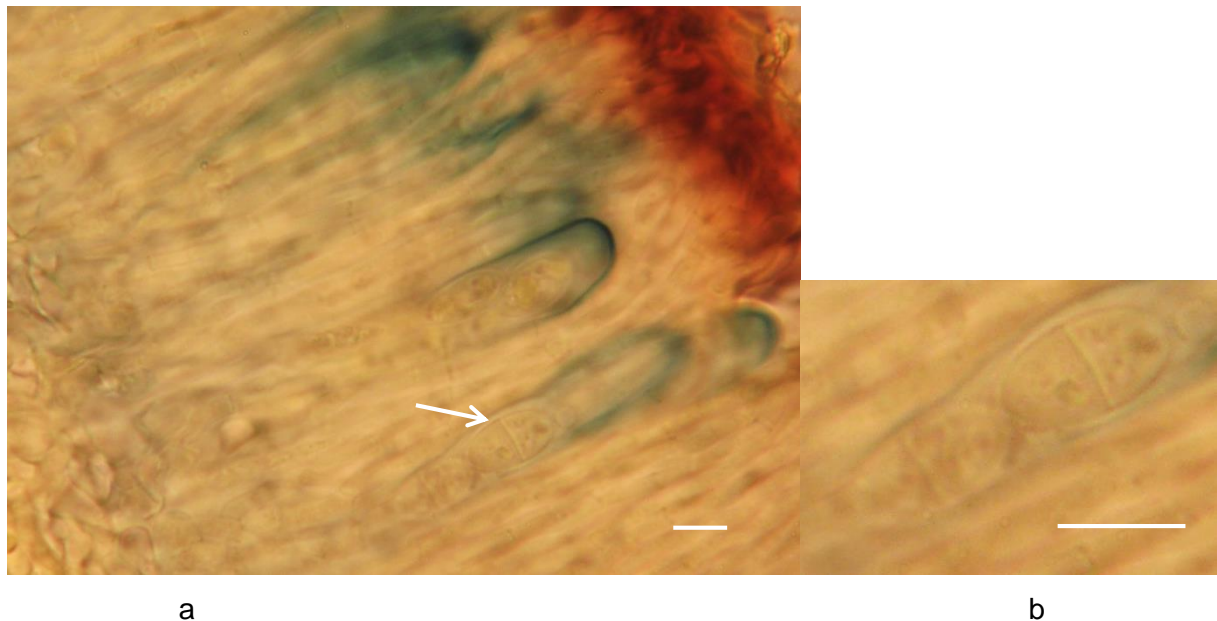


Figura 3. Esporas hialinas de *C. coccophorum* (indicado con la flecha), dentro del asco propio de los hongos ascomycetes (a) y detalle de dos esporas de dos células cada una (b). Visto con el microscopio compuesto. Barra de escala 10 μ .

C. coccophorum presenta morfología variable con lóbulos cortos, desde irregularmente ramificados a forma puntiaguda. Es una especie que se encuentra en suelos calcáreos y limosos, se encuentra en comunidades con *Psora decipiens*, *Placidium* sp. y *Clavascidium* sp. (Nash et al. 2001; Rosentreter et al. 2007).

Otálora y colaboradores (2014) han realizado una revisión de los límites genéricos en la familia Collemataceae en base a estudios filogenéticos que incluyeron datos moleculares y morfológicos, concluyendo respecto al grupo *Collema-Tenax* que vuelve a quedar circunscripto en *Enchylium*, por lo que es posible que en futuras publicaciones se encuentre como *Enchylium coccophorum* (Tuck.) Otálora, P. M. Jørg. & Wedin.

Género: *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale.

Reino: Fungi

División: Ascomycota

Clase: Lecanoromycetes

Subclase: Lecanoromycetidae

Orden: Lecanorales

Familia: Parmeliaceae

Hábito de Vida: liquenizado. **Talo:** Folioso a subcrustáceo, lobulado, adherido al sustrato de forma hermética, apenas adherido o algunas veces totalmente libre o vagabundo. **Lóbulos:** estrechos y lineales, desde amplios hasta redondeados, sin cilios, con o sin isidios (isidios pustulados pueden ser frecuentes); soralio: desconocido, sin una verdadera pseudocifela. **Superficie Superior:** De plano a rugosa, de opaco a brillante, sin o ligeramente con pruina. Color con matiz café y menos frecuente negro verdoso, carente atranorina, reacción HNO_3+ azul-verde o poco frecuente HNO_3+ violeta y de vez en cuando HNO_3- . **Cortex superior:** con poros en el epicortex, paraplectenquimático. **Médula:** blanca o raramente pigmentada, pared celular tipo *Xanthoparmelia*. **Superficie inferior:** beige, café oscuro o negro, por lo general moderadamente rizado, pero las rizinas se encuentran escasas o ausentes en algunas especies, rizinas generalmente del mismo color (concoloras) con la superficie inferior, no ramificadas o muy poco. **Ascoma:** apotecio laminal, con excípulo talino. **Asco:** engrosado de un extremo (claviforme) con 8- esporas. **Ascósporas:** simples y hialinas, desde elipsoidales a

casi globosas, de 7-12.5 x 3.5 hasta 6.5 μm . **Conidioma:** picnidio, laminal, ennegrecido e inmerso. Conidia: bifusiforme a acerosa, 4 -7.5 (-9) x aproximadamente 1 μm . **Metabolitos secundarios:** el cortex superior con pigmentos café no identificados, medula con varios dépsidos de orcinol o depsidonas, derivados de β -orcinol, ácidos alifáticos, o derivados del éster escabrosina. **Geografía:** regiones templadas de ambos hemisferios norte y sur, con centros de diversidad en el sur, especialmente en África del Sur. **Sustrato:** Rocas (generalmente las más ácidas) o en suelo, muy rara vez en la madera o corteza.

Taxon: *Xanthoparmelia chlorochroa* (Tuck.) Hale.

El hongo liquenizado *Xanthoparmelia chlorochroa* es errante o vagabundo (Figura 4), son líquenes desplazados por el viento porque no se fijan al suelo (Herrera-Campos et al. 2014). De talo folioso (Rosentreter et al. 2007), lobulado, sin cilios, el talo tiene textura como de cuero y se encuentra en campo fragmentado o quebrado en secciones pero de lóbulos intactos (lóbulos separados) (Hale 1990). La superficie superior (expuesta) del talo es color gris-verde opaco, claro, con tonos amarillos en seco y grietas, en húmedo se torna ligeramente verde y no es maculado (Figura 5 a y b). En estado seco se enrollan de forma longitudinal exponiendo la superficie superior del talo formando casi un tubo interior, presenta apariencia serpentina (Thomsom 1993), la humedad pueden obtenerla del rocío (Büdel y Sheidegger 2008). La superficie inferior es de color café oscuro rojizo de apariencia arrugada en seco. El talo seco (enrollado) en las partes más anchas mide hasta 5 mm.

No se observaron estructuras reproductivas como apotecios (reproducción sexual) o isidios (reproducción asexual). Rizinas presentes, simples son características de *X. chlorochroa*, las rizinas van de moderadas a densas (Figura 6).



Figura 4. Vista de *X. chlorochroa* sobre CBS constituida por líquenes escumulosos y cianobacterias. Se puede ver el tamaño del liquen con el papel milimétrico. Foto de Marisela Pando.

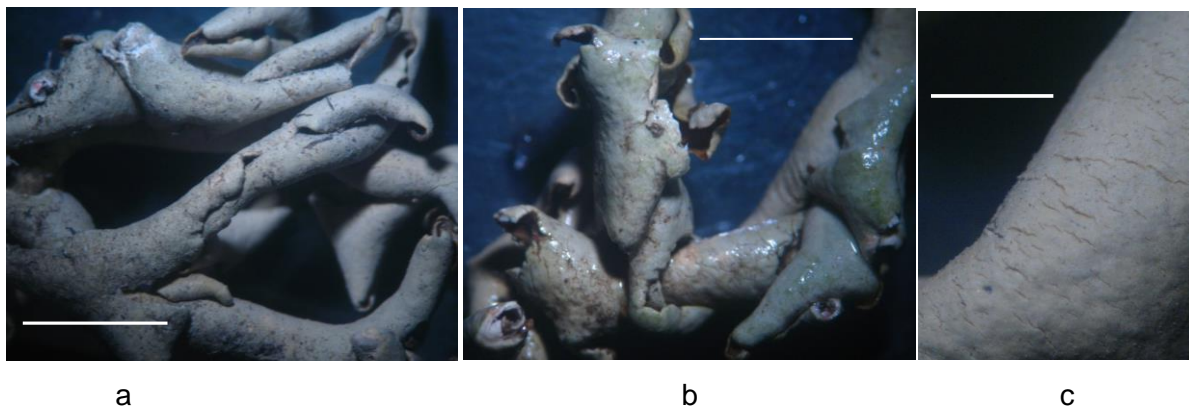


Figura 5. Talo de *X. chlorochroa* en seco (a) y húmedo (b) observar la complejidad y forma serpentina de los lóbulos. Detalle de las grietas que se observan en la superficie superior (c). Barra 5 mm en a y b y 1 mm en c. Imágenes tomadas en el microscopio estereoscópico.

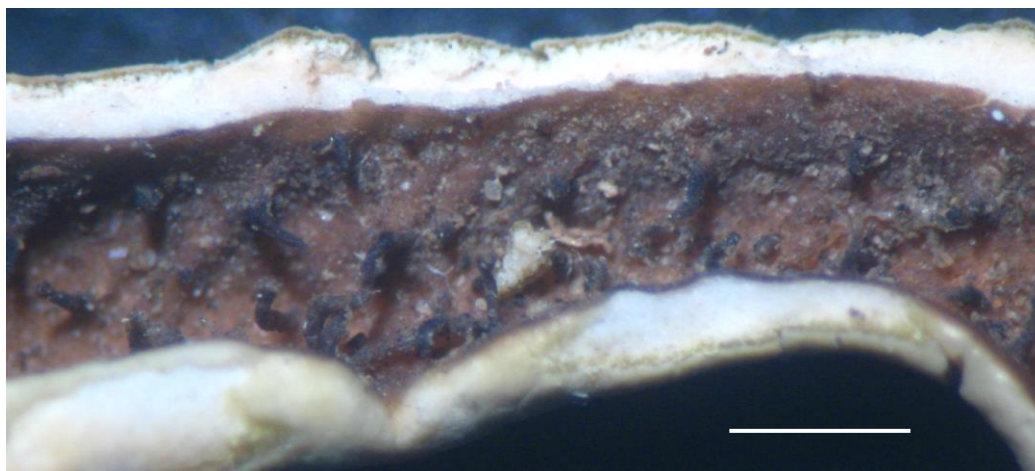


Figura 6. Rizinas simples en la superficie inferior del talo. Barra igual a 5 mm, observado en el microscopio estereoscópico.

X. chlorochroa en la médula la reacción química con KOH al 10% resulta en K+ rojo (Figura 7). Esta especie es muy parecida a otros líquenes que no se encuentran fijos en el sustrato (vagos) como *X. camtschadalis* con el que se distingue porque este último presenta la superficie superior maculada las cuales son descritas como blanca-maculada (white-maculate) característica visible a simple vista o con una lupa (Hale 1990), las pruebas químicas son KC+ amarillo en cortex y K+ amarillo en la médula. *X. neochlorochroa* también es K+ rojo en la médula, pero presenta lóbulos anchos y abiertos y la superficie inferior del talo negra. *X. norchlorochroa* no tiene rizinas, con médula K+ rojo y *X. wyomingica* tiene lóbulos cortos, más reducidos, con cortex KC+ amarillo y médula K+ amarillo cambiando a rojo, es parcialmente adherido al sustrato y parcialmente libre (Rosentreter et al. 2007; Hale 1990).

Para poblaciones de *X. chlorochroa* (Leavitt et al. 2011) sugieren un replanteamiento de los conceptos de la taxonomía actual por abarcar múltiples linajes independientes y que es posible que el número de especies vagas o libres se encuentre sub-estimado. Esta especie de líquen vagante es fuente importante de tinte natural azul (litmus) en la industria textil, de bebidas y como indicador de pH (Brodo et al. 2001; Müller 2001) y es alimento de ungulados (Rosentreter et al. 2007).



Figura 7. Color resultante de la prueba química en la médula de *X. chlorochroa* con el reactivo hidróxido de potasio al 10%. Barra de medida igual a 2 mm. Foto tomada con una cámara de 4X.

Taxon: *Xanthoparmelia norchlorochroa* Hale.

Liquen no fijo en el suelo por lo cual es vago, se encuentra disperso en campo (Figura 8a) de talo folioso-lobulado. En seco, la superficie expuesta (superior) es de color crema y presenta pequeñas grietas como arrugas (Figura 8b). Al humedecerse adquiere tonos beige y amarillos (Figura 9b).



Figura 8. En pastizal de *Mulenbergia villiflora* se observa al liquen vago *X. norchlorochroa* (a, escala igual a 5 cm) y detalle de la superficie superior del talo seco (b).

La superficie inferior es café oscuro a café medio, opaco en seco. La especie no tiene rizinas y presenta crestas y venas con apariencia reticulada (Figura 9a). Las anteriores características son las principales diferencias obvias de la morfología externa para la identificación de la especie (Rosentreter et al. 2007). Han sido descritas siete especies que no presentan rizinas (Hale 1990) de las cuales solo *X. norchlorochroa* es reportada para Norteamérica, específicamente en los E.U., no para México hasta Hale (1990).

El cortex superior resultó K+ amarillo y la médula K- como se observa en la Figura 10. (Rosentreter et al. 2007) mencionan que *X. norchlorochroa* resulta K+ rojo en la médula y no mencionan reacción de color en el cortex, como resultó en los ejemplares estudiados. El reporte más cercano de la especie a la zona de estudio es en el estado de Colorado, E.U. (CNALH 2014) (Anexo III).

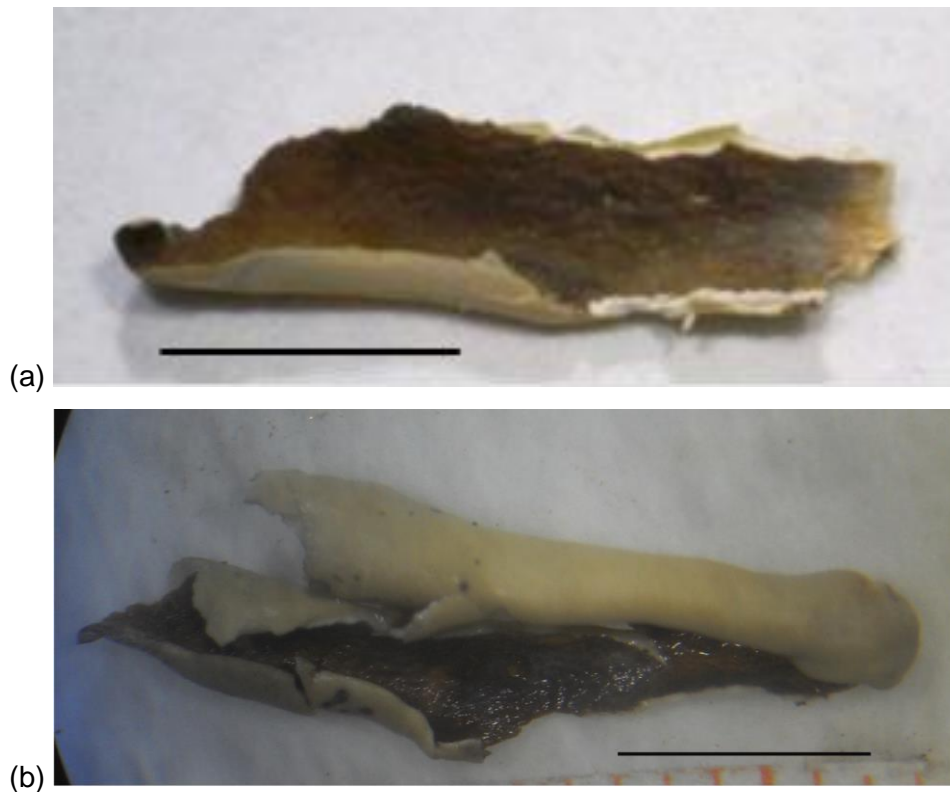


Figura 9. *X. norchlorochroa* en la que se alcanzan a ver las venas que dan apariencia reticulada a la superficie inferior del talo. Superficie inferior sin rizinas en talo en seco (a) e hidratado (b). Barra de medida igual a 5 mm, imagen tomada con una cámara con aumento de 4X.



Figura 10. Prueba con KOH 10% en *X. norchlorochroa* resultando K+ amarillo en cortex y K- en médula. Barra = 5 mm, imagen tomada directamente con la cámara fotográfica de 4X de aumento.

Género: *Psora* spp. Hoffm.

Posición en la clasificación:

Reino: Fungi

Division: Ascomycota

Subdivision: Pezizomycotina

Clase: Lecanoromycetes

Subclase: Lecanoromycetidae

Orden: Lecanorales

Familia: Psoraceae

Habito de vida: liquenizado, no liquenícola. **Talo:** escuamuloso, unido al sustrato por toda la superficie inferior o el extremo basal de la escuámula. **Escuámula:** dispersas, adyacentes, imbricadas, o ascendentes, de 2 a 10 mm de ancho, desde redondeadas hasta alargadas con todo el margen crenulado o lobulado, sin unidades vegetativas dispersas. **Superficie superior:** de grisáceo o verdoso al café oscuro, a veces rojo o amarillo, opaco o brillante, sin pruina a blanco densamente pruinoso, desde liso a profundamente agrietado. **Cortex Superior:** variando desde 35 a 200 μm de grueso. Contiene remanentes de algas y consiste de una capa epinecral superior y una inferior que se entinta, compuesta por hifas de mayor espesor, orientadas de forma anticlinal. A menudo contiene sustancias liquénicas con o sin oxalato de calcio. **Medula:** blanca de hifas intrincadamente entretrejidas, I-, a menudo contiene sustancias liquénicas con o sin oxalato de calcio. **Capa de Algas:** horizontalmente continua de 40-80 μm de ancho.

Fotobionte: alga chlorococcoide (primario) de 10-15 μm de diámetro. **Cortex Inferior:** desde pobremente desarrollado hasta bien desarrollado, compuesto por hifas con orientación periclinal o anticlinal, en algunas ocasiones contiene oxalato de calcio o antraquinona. **Superficie Inferior:** blanca a Café. **Ascoma:** apotecial, laminal o marginal, sésil con una base estrechada, simple o raramente conglomerado, usualmente convexo e inmarginal pero a menudo plano aunque cuando son jóvenes es indistintamente marginado. De tamaño hasta 2 mm de diámetro, color café a negro, de opaco a brillante, sin pruina o con pruina amarilla o blanca. Excípulo: anular, continuo con el cortex superior, incoloro a café pálido, compuesto de una pared gruesa de hifas radiantes fuertemente aglomeradas. Hipotecio: de incoloro a café pálido, compuesto por un complejo de hifas intrincadas con densa presencia de cristales de oxalato de calcio y en ocasiones sustancias líquénicas, I-. Epitecio: café por la pared celular que contiene pigmentos café y cristales anaranjados de antraquinonas (principalmente parietina que se observan a la luz polarizada), reacción K+ rojo. Himenio: de 60-100 μm de alto, hialino, I+ azul. Paráfisis: recta, escasamente ramificada y anastomosada, fuertemente conglomerado, engrosado en el ápice. **Asco:** claviforme con pared bien desarrollada, tholus amiloide con un profundo tubo amiloide y que carecen de cámara ocular (tipo porpidia) conteniendo 8 esporas. **Ascósporas:** sin color, simples, elipsoidales, lisas, sin halo. **Conidioma:** tipo picnidio, laminal, inmerso, con ostiolo incoloro o marrón pálido, con conidióforos cortos moderadamente ramificados. **Conidio:** baciliforme de crecimiento apical (acrógeno). **Metabolitos Secundarios:** antraquinona, dépsido, depsidona, ácidos alifáticos, ácido pulvínico, triterpenoides y ácidos úsnicos. **Geografía:** regiones Árticas a subtropicales del mundo con mayor diversidad en zonas áridas. **Sustrato:** suelo y rocas generalmente con contenido de calcio. **Notas:** la circunscripción del género se basa principalmente en las características de talo escuamuloso, presencia de antraquinonas en el epitecio, oxalato de calcio en el hipotecio, asco tipo porpidia, picnidio laminal inmerso y conidio basiliforme de crecimiento apical (Timdal 1984). La superficie del cortex color café y la presencia de oxalato de calcio en la médula dificulta observar el color de las reacciones con las sustancias líquénicas por lo que para algunas especies se requiere analizar por TLC. *P. globifera*, *P. himalayana*, *P. luridella*, *P. pseudorussellii* y *P. tuckermanii* son color café que carecen de metabolitos secundarios y algunos especímenes son difíciles de identificar.

Taxon: *Psora cerebriformis* W.A. Weber.

De talo escuamuloso con escuámulas adyacentes en pequeños montículos que dan la impresión en conjunto de observar un cerebro. Las escuámulas miden hasta 7.5 mm pero en Nash et al. (2001) mencionan que hasta 8 mm de tamaño. Tienen forma redondeada cuando pequeñas y se elongan un poco las más grandes, llegando a ser cóncavas con depresión en el centro, Rosentreter et al. (2007) menciona que las escuámulas son muy convexas. La superficie superior es café claro amarilloso y opaco, densamente pruinosa cubriendo completamente la superficie de la escuámula hasta la orilla, lo que a simple vista da un color blanquecino a grisáceo al talo, además se encuentra fuertemente agrietada. Los bordes de las escuámulas se encuentran planas o ligeramente hacia abajo. El color blanco a blanco grisáceo se observa en condición seca y al humedecerse permanece casi en el mismo color blanquecino sin tomar tonos rojizos (Figura 11 a y b respectivamente). El margen de la escuámula puede ser ligeramente crenulado (con ondas redondeadas separadas por hendiduras).

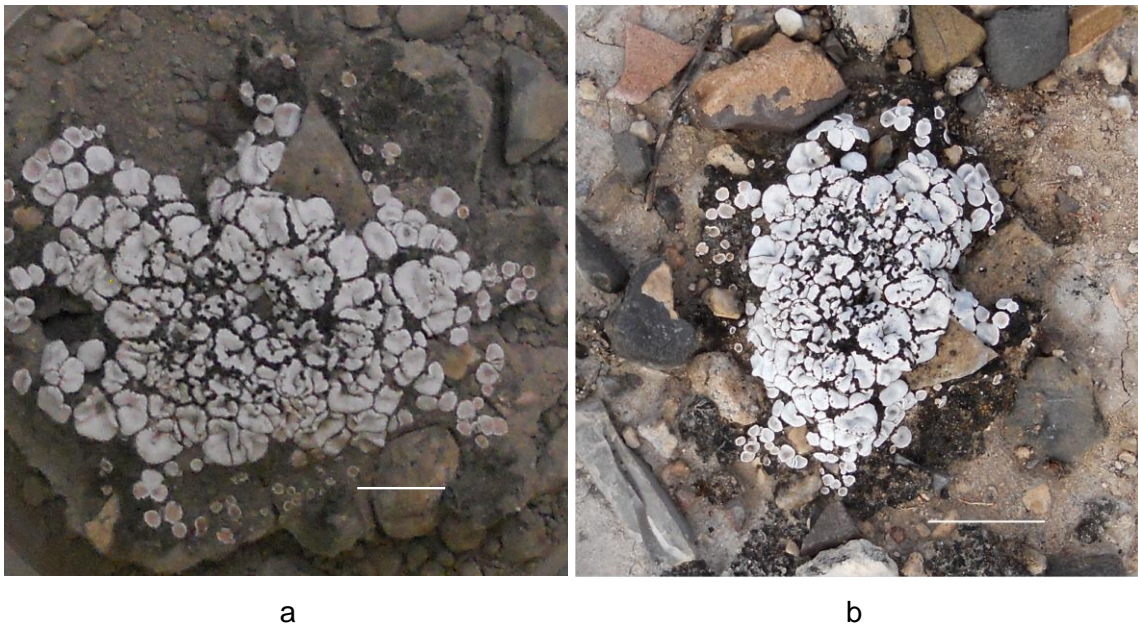


Figura 11. Talo de *P. cerebriformis* en campo. El lique fue humedecido y se puede observar cómo sigue presentando color blanquecino (a) similar al color cuando se encuentra en estado seco (b). La barra corresponde a 1 y 2 cm. respectivamente.

La superficie inferior es color clara y de ella salen cordones rizinales color blanquecino de aproximadamente 8 mm de largo que unen a las escuámulas. Los apotecios son la estructura

de reproducción sexual que presentan, se encuentran ubicados en el margen de la escuámula, son convexos, color negro sin pruina y con tonos violeta hacia la base de tamaño hasta 1.5 mm de diámetro (Figura 12) (Nash et al. 2001 menciona que pueden llegar a 2 mm).

Para *P. cerebriformis* en la reacción que se reporta con hidróxido de potasio (KOH al 10%) debe tornarse K+ amarillo a amarillo claro en el cortex superior (Nash et al. 2001) por la presencia de atranorina (Timdal 1986; Barreno y Pérez-Ortega 2003) o K+ amarillo a rojo (Rosentreter et al. 2007). Al realizar la prueba química con el reactivo K en el cortex superior solo se oscureció y cambió a ligeramente café. La prueba en la médula resultó K+ amarillo de forma inmediata y después de un momento se tornó rojo anaranjado (Figura 13). La prueba química es valiosa para determinar especies pero pueden presentarse especímenes que pueden tener trazas de sustancias líquénicas adicionales o carecer de las normalmente presentes en la especie (Timdal 1986). La superficie del apotecio fue K+ rojo observado al microscopio en un corte longitudinal (Figura 14) (Rosentreter et al. 2007).

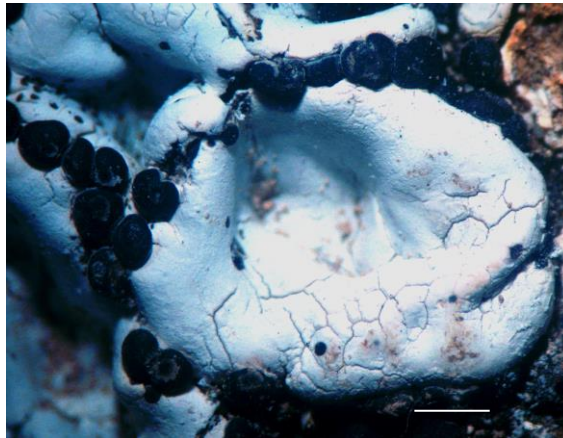


Figura 12. Detalle de los apotecios situados en el margen de las escuámulas. Se pueden ver las grietas en la superficie de la escuámula y la forma cóncava con una depresión en el centro. Barra de 1 mm, visto en microscopio estereoscópico con 35X.

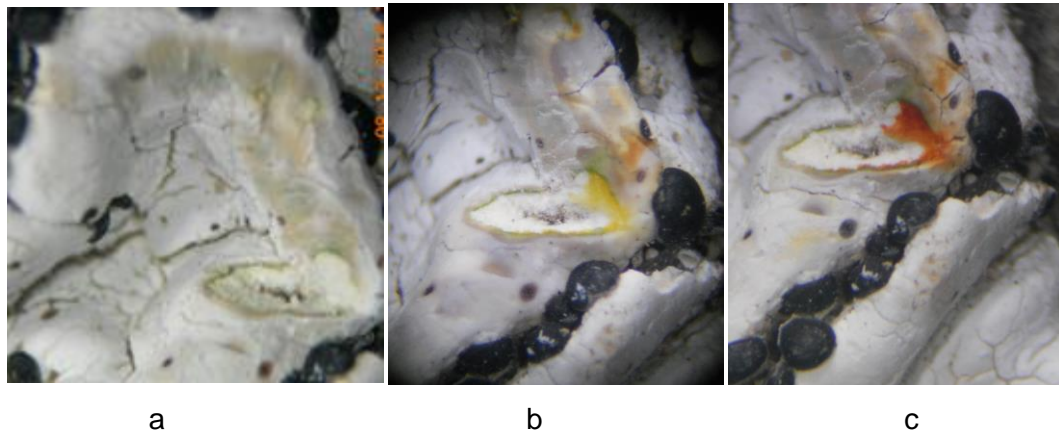


Figura 13. Escuámula a la que se le retiró la pruina y se expuso la médula (a), color amarillo inmediatamente después de aplicar KOH al 10% (b) y la tonalidad que adquirió pasado un tiempo (c).

P. cerebriformis es considerada en el grupo de las especies del género *Psora* ampliamente distribuida en el Oeste de Norte América (Timdal 1986). La ubicación más al sur es reportada por el herbario T. L. Esslinger Herbarium en Brewster, Texas (CNALH 2014) (Anexo III).

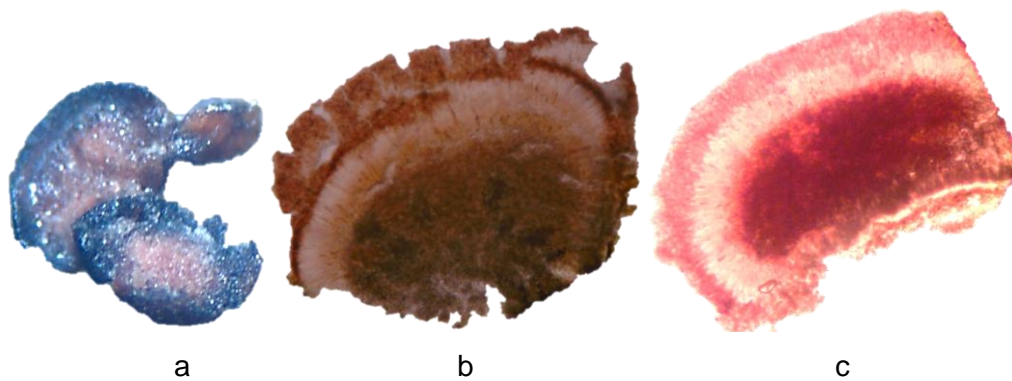


Figura14. Apotecio cortado a la mitad con KOH+ rojo visto en estereoscopio a 35X (a). Laminilla del corte longitudinal del apotecio sin KOH (b) y con KOH+ rojo (c). Imagen b y c a 45X.

Taxon: *Psora crenata* (Taylor) Reinke.

Sus escuámulas son redondeadas y las más grandes irregularmente ovaladas, miden hasta 9.5 x 7.5 mm y se encuentran ligeramente dispersas, no se observaron ejemplares imbricados (Figura 15a). De poco a muy cóncavas observándose una depresión en el centro (Rosentreter et al. 2007). Las escuámulas presenta grietas y tienen pruina de forma parcial o completa lo que les da color blanquecino a simple vista, en el centro generalmente tiene tonos rosa y los márgenes son más pruinosos. EL color se la superficie es rosa con tonos de naranja, color que se hace obvio al humedecerse llegando a ser color salmón (Figura 15b). El margen de las escuámulas se voltea hacia abajo y son ligeramente crenulados.

Los apotecios se encuentran en gran número marginalmente en la escuámula y pueden presentarse algunos laminalmente. Miden hasta 1.5 mm (Figura 16a). pero como en el caso de *P. cerebriformis* se reporta hasta 2mm de diámetro (Nash et al. 2001), son color negro sin pruina. El cortex es K-, C- y KC-, mientras que la médula reaccionó K+ rojo inmediatamente al colocar la gota (Figura 16b).

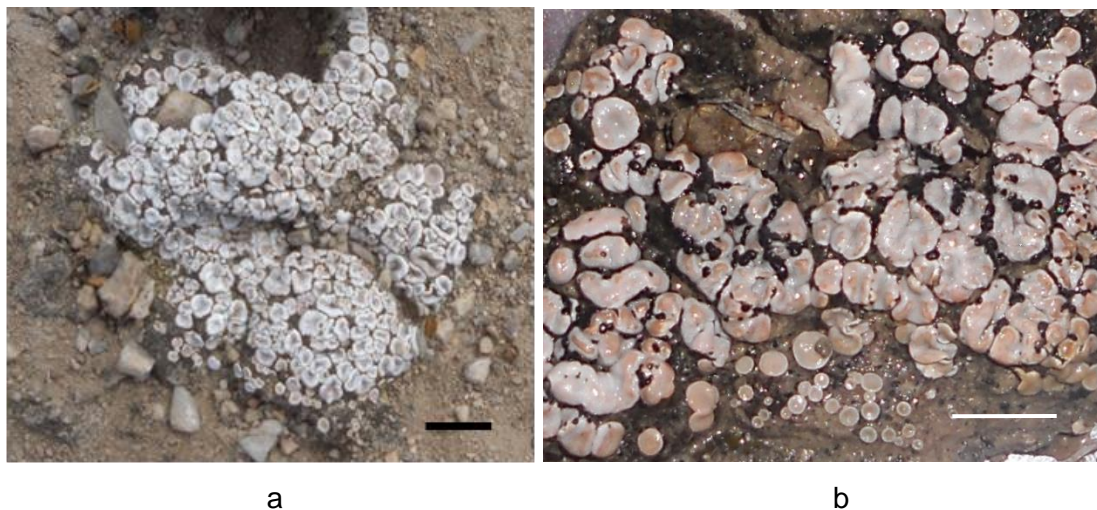


Figura 15. Talo seco de *Psora crenata* en campo (a), la barra representa 1 cm. Color que toman las escuámulas después de añadirles agua (b). Fotos tomadas con una cámara sin aumento (a) y con 4X (b).

El reporte más cercano de ubicación de la especie es cerca de Concepción el Oro, Zacatecas por el herbario de la Universidad Estatal de Arizona (CNALH 2014).

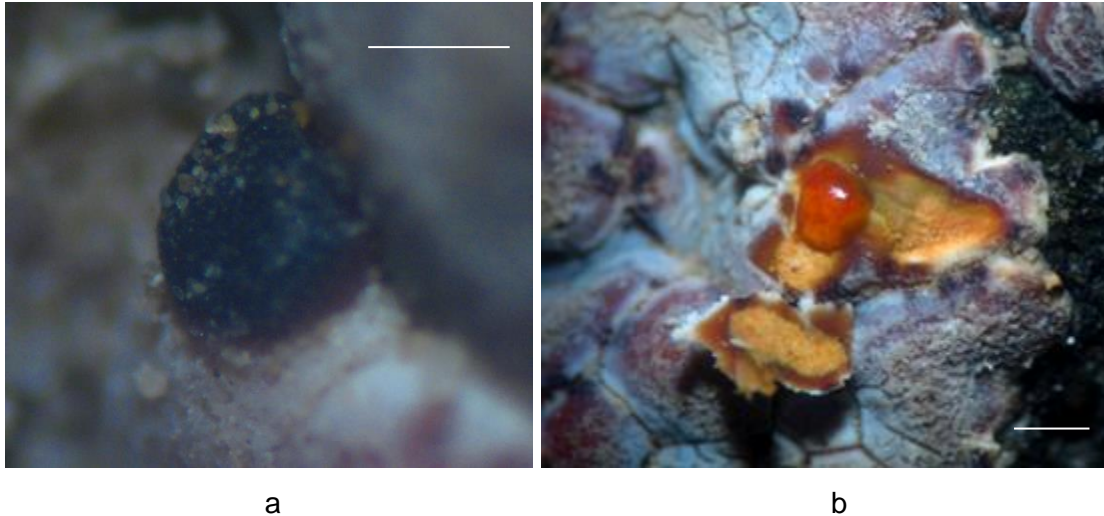


Figura 16. Detalle del apotecio marginal (a). Escuámula en la que se hizo un corte transversal para dejar expuesta la medula a la que se añadió una gota de reactivo K. Observe el cambio de color a rojo aun antes de absorber el reactivo. Barra representa 0.5 y 0.2 mm respectivamente. Observaciones hechas en el microscopio estereoscópico.

Taxon: *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm.

Talo escuamuloso que mide hasta 3 cm de ancho (Figura 17), sin embargo, para el oeste de Estados Unidos lo reportan hasta 2 cm (Rosentreter et al. 2007) con escuámulas más bien planas, superficie superior color rosa con tonos anaranjados a rojo claro con tonos café recordando el color salmón, intenso, sin pruina laminal la escuámula (Figura 18a) o a veces con un poco de pruina sobre la escuámula sin cubrirla por completo, no presenta fisuras en la superficie (figura 18b) y con pruina densa localizada en el borde haciendo éste evidente (Rosentreter et al. 2007). El borde de las escuámulas también pueden verse color claro por estar volteados hacia arriba dejando ver la superficie inferior, especialmente en las escuámulas más grandes las cuales tienden a ser más elongadas y ligeramente sub-lobuladas. Las escuámulas más pequeñas pueden ser planas, son más redondas y su borde es liso a crenulado. Las escuámulas miden hasta 5 mm de ancho, tamaño reportado por Rosentreter y colaboradores (2007) para especímenes del oeste de E.U., mientras que otros autores reportan

hasta 6 mm (Timdal 1986; Nash et al. 2001). Las escuámulas se encuentran de continuas a ligeramente esparcidas.



Figura 17. Vista de varios talos de *P. decipiens* en campo. Barra representa 2 cm.

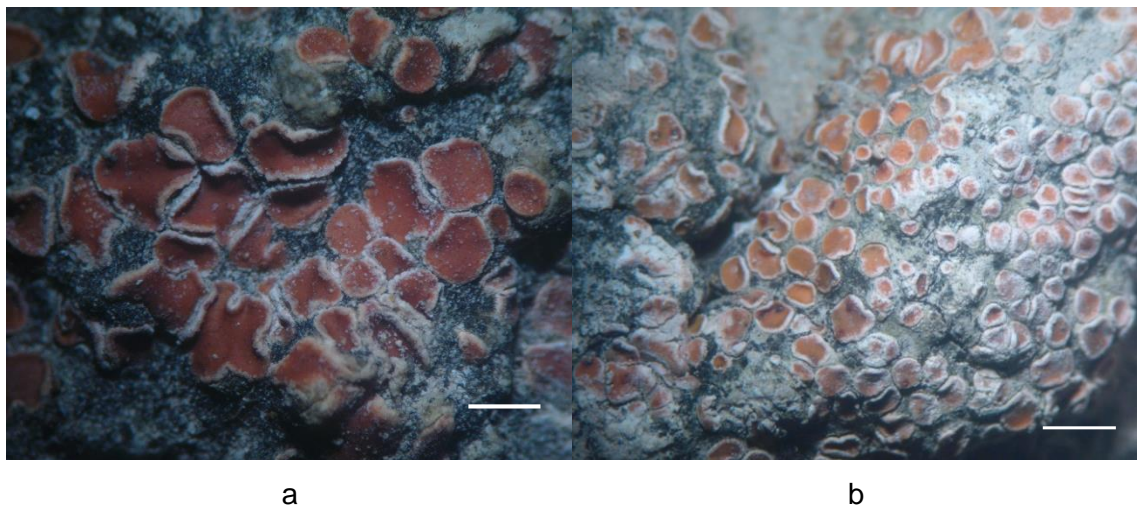


Figura 18. Escuámulas de *P. decipiens*, se observa el borde blanco tanto por la pruina como por el borde que se voltea hacia arriba dejando ver la superficie inferior. Escuámulas sin pruina (a) y parcialmente con pruina laminal (b) sobre la escuámula. La barra de medida representa 2 mm en ambos casos. Observadas en microscopio estereoscópico.

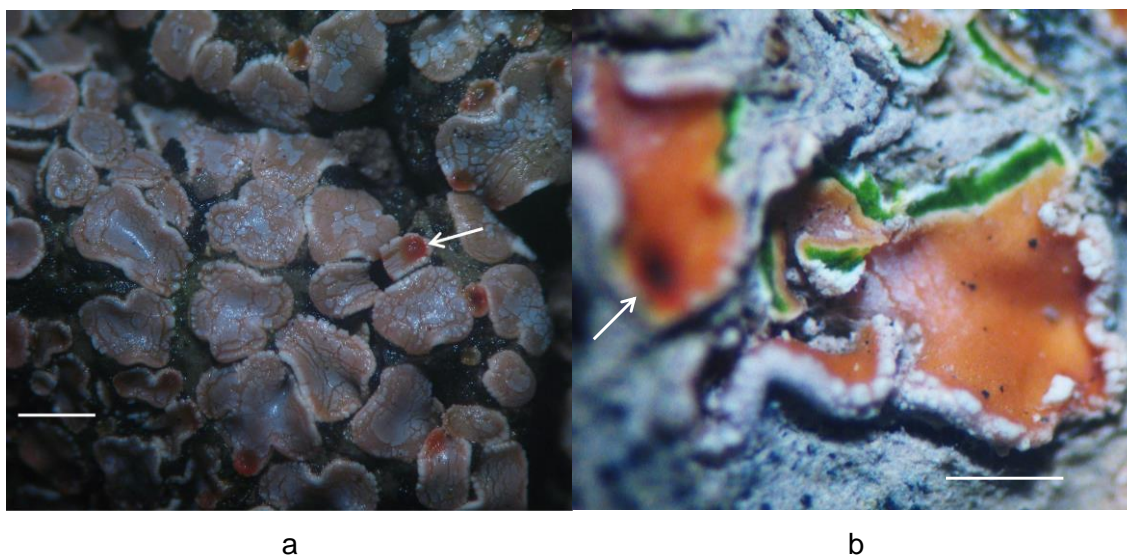


Figura 19. Estructura reproductiva se ve como un punto rojizo (flecha). Las escuámulas se encuentran en estado hidratadas (a), también se observa el detalle de la capa del fotobionte (b). Barra de medida 1 mm, observaciones hechas con un microscopio estereoscópico.

La estructura sexual reproductiva es de tipo apotecio, pero no se encontraban desarrollados en los ejemplares estudiados. Los apotecios se observaron inmersos en el talo cerca del margen como puntos de color rojo-café más oscuros que la superficie de la escuámula, los cuales midieron aproximadamente 1 mm (Figura 19). Ya es este grado de desarrollo es posible observarlos con una lupa de campo. Las pruebas químicas con los reactivos en el cortex y la medula fueron K-, C- y KC- (Timdal 1984) (Anexo III).

Taxon: *Psora tuckermanii* R. Anderson ex Timdal.

P. tuckermanii en campo se observa color gris-lila (Figura 20) de pequeñas escuámulas de tamaño hasta 4 mm en los ejemplares de este trabajo y reportado un tamaño de hasta 6 mm (Timdal 1986).



Figura 20. Vista en campo de *P. tuckermanii*, el liquen se encuentra entre las dos plantas verdes (flecha). Barra igual a 4 cm.

El color de la superficie superior de las escuámulas es café claro con tonos salmón, presenta parcialmente pruina que se encuentra fisurada, llega hasta el borde y le da a la superficie una apariencia escarchada. La pruina no es blanca y da al talo un color lila claro cuando se encuentra seco.

Las escuámulas se encuentran adheridas al suelo y presentan el margen libre, se encuentran imbricadas, desde apenas sobrepuestas a muy sobrepuestas dándoles una apariencia amontonada. El margen de las escuámulas es de liso (escuámulas pequeñas) a sub-lobulado y se voltea hacia abajo (Figura 21) (Timdal 1986; Rosentreter et al. 2007).

Los apotecios son la estructura de reproducción sexual (Figura 22, son de color café- rojizo, convexos, sin pruina y miden hasta 1.5 mm (Timdal 1986.) Hay reportes para esta especie de hasta 2.5 mm (Rosentreter et al. 2007). Se encuentran ubicados sub-laminal y marginal en la escuámula (Timdal 1986).

Las pruebas en el cortex y la médula fueron K-, C- y KC- lo que indica que no tienen sustancias líquénicas. Puede confundirse con *P. pseudorussellii*, pero esta última tiene escuámulas más pequeñas, color más café y con el margen distintivamente blanco, sus apotecios jóvenes son menos convexos y distintivamente marginados. También se parece a *P. russellii* y la diferencia

principal es que sus escuámulas son más isodiamétricas y generalmente con una depresión central, su apotecio es distintivamente marginal y el talo contiene ácido norístico. *P. tuckermanii* al igual que *P. pseudorussellii* no tienen escuámulas con depresión central y estas son más elongadas (Timdal 1986). La ubicación más cercana al ANP Llano La Soledad es en E.U. en el Parque Nacional Big Bend por el herbario de líquenes de la Universidad de Minnesota (CNALH 2014).

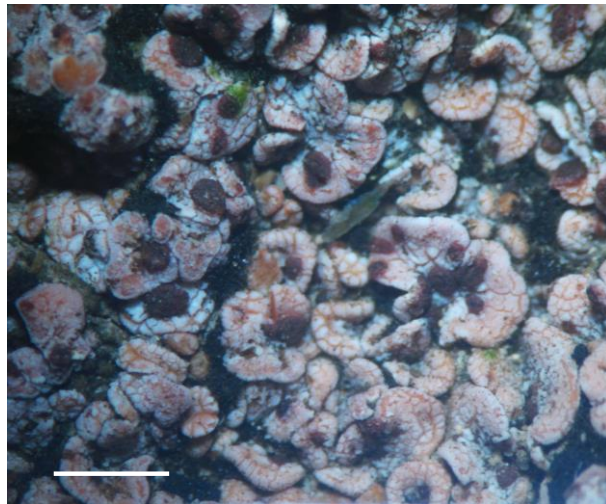


Figura 21. Escuámulas de *P. tuckermanii*. Barra igual a 2 mm, observado en microscopio estereoscópico.

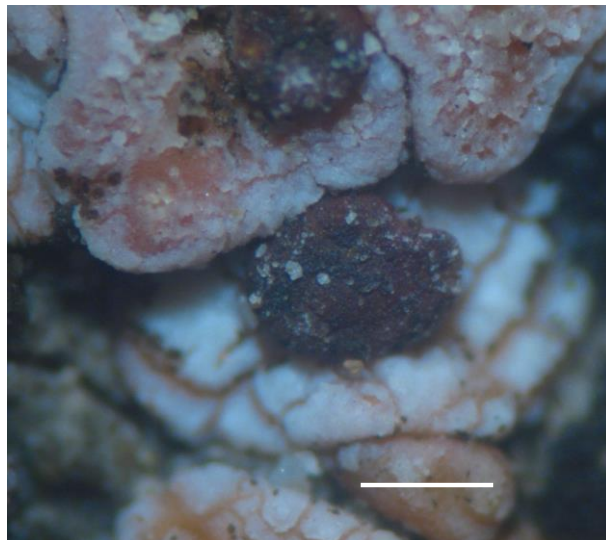


Figura 22. Detalle del apotecio color café rojizo oscuro y convexo. Barra equivale a 0.5 mm. Observado con aumento 35X del microscopio estereoscópico.

Género: *Gyalolechia* A. Massal.

Posición en la clasificación:

Reino: Fungi

Division: Ascomycota

Clase: Lecanoromycetes

Subclase: Lecanoromycetidae

Orden: Teloschistales

Familia: Teloschistaceae

Habito de vida: liquenizado. **Talo:** crustáceo o placoideo, algunas veces disperso en elementos monófilos (cómo una lámina más o menos extendida sobre el sustrato). **Superficie Superior:** amarilla o naranja, pruinoso con o sin esquizidios. **Esquizidios:** escamoso o abultados. **Cortex superior:** paraplectenquimático, cubierto por una gruesa capa epinecral de cristales y células de algas muertas. **Medula:** blanca, compuesta por hifas laxas. **Fotobionte:** primario un alga verde clorococoides. **Cortex Inferior:** ausente. **Superficie Inferior:** gelatinizada, hifas densas adhieren el liquen directamente al sustrato. **Ascoma:** tipo apotecio, lecanorino, sésil. **Disco:** a veces convexo, ocasionalmente cóncavo y plano cuando son maduros. **Epihimenio:** amarillo, naranja a pálido. **Himenio:** hialino; paráfisis: simple a ligeramente ramificada en las puntas, muy rara vez anastomosada, ápices claviforme; hipotecios: sin color. **Asco:** claviforme, con una capa amiloide bien desarrollada, de tipo Teloschistes, 8- esporas. **Ascósporas:** hialinas, simple o con 1 septo, elipsoidal, con gotitas de aceite. **Conidioma:** picnidio, unilocular o plurilocular; conidióforos ramificados o con arreglo pseudoparenquimatoso; células conidiógenas: dispuestos de forma terminal o intercalada, de crecimiento apical o lateral (acrógeno o pleurógeno). **Conidios:** hialinas, simple a oblongo. **Metabolitos secundarios:** antraquinona. **Geografía:** en todo el mundo con mayor diversidad en el hemisferio norte, principalmente en zonas templadas. **Sustrato:** suelos calcáreos, en ocasiones creciendo sobre musgos y otros líquenes. **Nota:** presenta esporas simples o con un septo, difiere del *Caloplaca* por sus esporas polariloculares.

Taxon: *Gyalolechia subbracteata* (Nyl.) Sørchting, Frödén & Arup (sinonimia: *Fulgensia subbracteata* (Nyl.) Poelt).

Hongo liquenizado de talo placodioide con margen distintivo, la característica placodioide es que en el centro es escuamuloso o crustáceo y el margen es lobulado sin órganos apendiculares de sujeción (Barreno y Pérez-Ortega 2003). Los lóbulos son indistintos, aplanados y cortos. El talo mide hasta 2 cm pero es reportado hasta 2.5 cm (Nash et al. 2001). El color de la superficie superior es amarillo cubierto con pruina blanquecina y principalmente en el centro con esquizidios elongados, son propágulos originados por la separación de zonas superficiales del talo (Barreno y Pérez-Ortega 2003) (Figura 23).

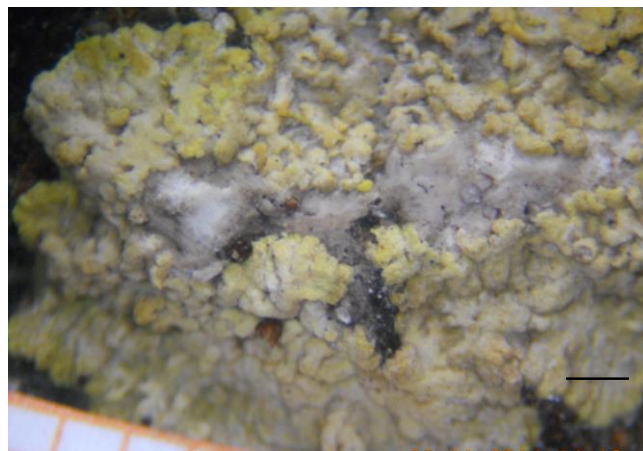


Figura 23. Talo costroso de *F. subbracteata* se puede observar los lóbulos marginales y lo blanco de la pruina. No presenta apotecios. Escala 1 mm.

No presenta cortex inferior y sin apotecios en los todos ejemplares analizados, la principal característica mencionada como distintiva de la especie es que es estéril, no presenta apotecios. La ausencia de apotecios es la característica que la distingue de *G. bracteata* además esta última no presenta lóbulos (Xahidin et al. 2009; Nash et al. 2001). Llega a ser descrita con presencia de apotecios en raras ocasiones y si están presentes son muy pequeños (Poelt 1965). La química del tallo es K+ rojo-púrpura (Figura 24).



Figura 24. Detalle del color rojo-púrpura que toma el talo al aplicar hidróxido de potasio al 10% (K+ rojo-púrpura). Barra de escala 2 mm.

Nueva taxonomía para la familia Theloschistaceae fue propuesta, en la cual *Fulgensia subbracteata* es sinonimia de *Gyalolechia subbracteata* por lo que para esta especie el nombre fue actualizado siguiendo a Arup y colaboradores (2013).

Género: *Clavascidium* Breuss.

Posición en la clasificación:

Reino: Fungi

División: Ascomycota

Subdivisión: Pezizomycotina

Clase: Eurotiomycetes

Subclase: *Incertae sedis* (ver incierto)

Orden: Verrucariales

Familia: Verrucariaceae

Hábito de vida: liquenizado. **Talo:** escuamuloso, sujetado al sustrato por una red de rizohifas, en parte con rizinas adicionales de hifas dispuestas longitudinalmente. **Escuámulas:** dispersas o ligeramente agregadas, escasamente sobrepuestas, adherido de forma estrecha con el suelo

o con márgenes ascendentes. Los márgenes pueden ser más o menos ondulados, redondeados o lobulados. **Superficie superior:** crema o café claro a café oscuro, sin brillo, sin pruina, lisa, rugosa o fisurada (en una especie). **Cortex superior:** paraplectenquimático, de 20-50 µm de espesor, compuesta de células angulares de 6 a 15 µm de diámetros, con o sin una capa epinecral amorfa derivado de células corticales muertas y colapsadas. **Médula:** hifas intrincadamente entretejidas con una cantidad variable de células globosas (de 6 a 13 micras de diámetro). **Fotobionte:** uno primario de alga clorococoides y sin fotobionte secundario. Capa de algas: 50 a 100 micras de altura, continua horizontalmente, claramente delimitada desde el cortex superior, paraplectenquimado, células de las algas de 5 a 12 micras de diámetro. **Cortex Inferior:** débilmente diferenciada o inexistente, si se presenta está compuesta de células redondas-angulares similares a las células de la médula. Rizohifas: hialina o café. **Superficie Inferior:** clara a enegrecida. **Ascoma:** peritecial, inmerso laminalmente en el talo, de periforme a subgloboso. Excípulo: incoloro a café amarillento o negro, 20-35 µm de espesor sin involucrelo. Perífisis: presente, filamentos interascales ausentes; gel himenial I+ rojizo (KI+ azul). **Asco:** claviforme, no amiloide, de paredes delgadas, 8 esporas, **Ascósporas:** biseriadas, simple, elipsoide, hialina, lisas, sin halo. **Conidioma:** picnidio laminal de tipo Dermatocarpon. **Conidio:** oblongo-elipsoidal a subcilíndrico, subfusiforme o baciliforme. **Metabolitos secundarios:** Aun sin detectar. **Geografía:** Europa, Japón, Norteamérica y Centroamérica. **Sustrato:** en suelo y detritus. **Notas:** en anatomía, el género es similar a *Placidium*, difiere por ascos claviformes con un arreglo de ascósporas biseriadas y células de algas más pequeñas.

Taxon: *Clavascidium lacinulatum* (Ach.) M. Prieto.

Hongo liquenizado de talo escuamuloso que se encuentra en pequeños montículos dando la apariencia de almohadillas en el suelo. El color de la superficie superior es café medio con tono amarillento a café oscuro con tonos rojizos (Figura 25), opaco y sin pruina. Escuámulas hasta 6 mm de ancho, siendo reportado hasta 8 mm de ancho (Nash et al. 2001). La forma de las escuámulas es redondeada cuando son pequeñas y lobuladas cuando son más grandes adquiriendo forma irregular, pueden encontrarse completamente adheridas al sustrato con los bordes ligeramente levantados (Figura 25a) o dar la apariencia que las escuámulas se están desprendiendo del suelo debido al aspecto rizado u ondulado que dan los bordes levantados (Figura 25b). En este último caso, al observar con lupa en campo puede parecer que sus bordes son blancos debido a que se observa la superficie inferior con partículas del suelo, esto

se corrobora al observar a mayor aumento. El color café de las escuámulas se oscurece cerca del borde.

Al humedecer el líquen el color de la escuámula se torna café claro y lentamente va cambiando a verde seco con tonos amarillos (Figura 26a y 26b). Los bordes de las escuámulas que se encontraban levantados se ponen planos (Figura 26c).

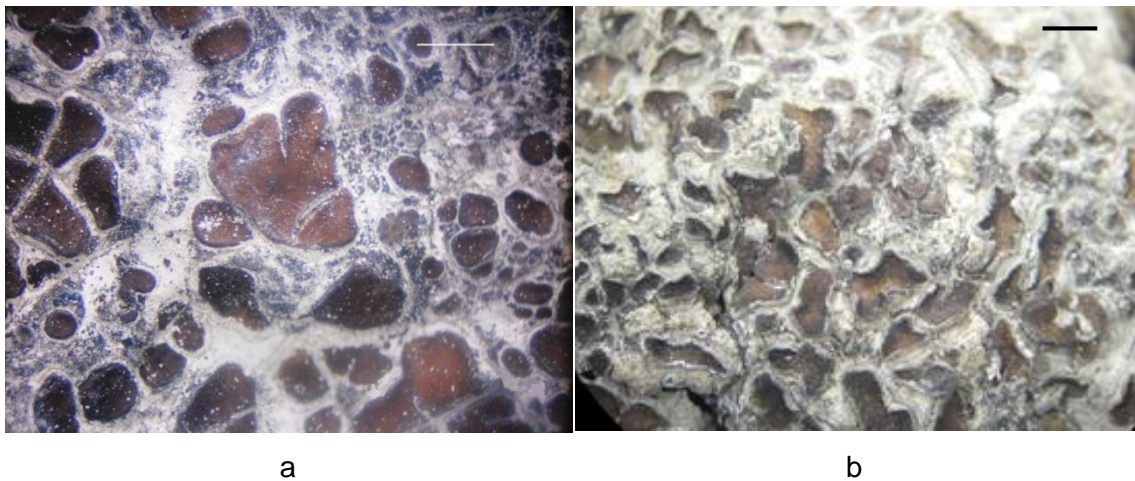


Figura 25. *Clavascidium lacinulatum* en estado seco, se puede observar las escuámulas casi planas (a) y con los bordes con apariencia ondulada o rizada, algunas con aparente borde blanco (b). Vistas con el microscopio estereoscópico. Barra equivale a 2 mm.

La superficie inferior es clara y la escuámula se fija al sustrato con rizinas de color claro, para la especie tanto la superficie inferior como las rizinas son descritas que pueden presentarse oscurecidas (Nash et al., 2001). Por escuámula presenta de pocas a muchas rizinas que salen principalmente de la parte central, acompañadas de un fieltro de hifas simples con aspecto enredado. Las rizinas son blanquecinas, anastomosadas en algunas secciones y de largo hasta 6 mm y no unen a las escuámulas (Figura 27), han sido descritas hasta 15 mm de largo (Nash et al. 2001).

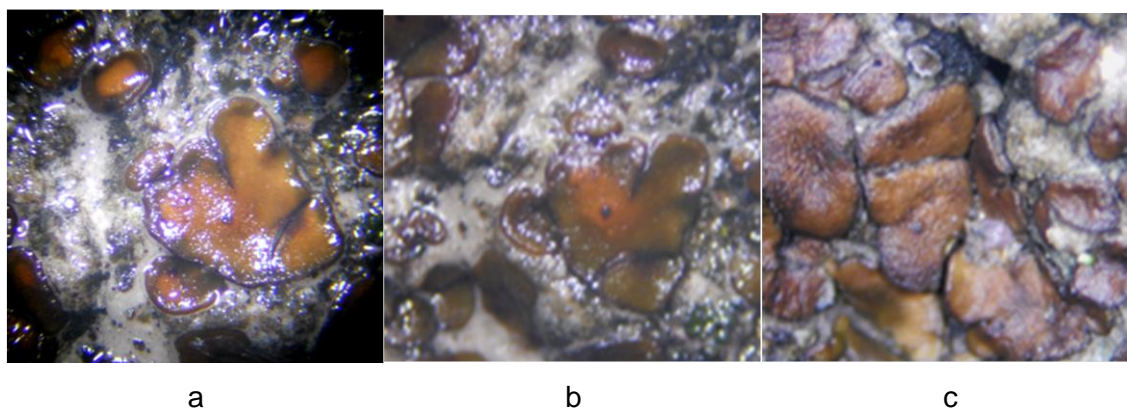


Figura 26. Color del liquen inmediatamente después de humedecer (a), 15 minutos después de añadirles agua destilada (b), aspecto plano de las escuámulas que tenían los bordes levantados (c). Observados con 35X del microscopio estereoscópico.



Figura 27. Detalle de las rizinas de *C. lacinulatum*, en seco las rizinas son quebradizas (a) y en húmedo las rizinas son más laxas (b).

La especie *Clavascidium lacinulatum* (Ach.) M. Prieto (Prieto et al. 2012) es presentada en Index Fungorum (2014) y Species Fungorum (2014) como nombre para el cual no hay opinión taxonómica disponible aun y el nombre es considerado sinonimia (Gueidan et al. 2009) de *Placidium lacinulatum* (Ach.) Breuss (Breuss 1996; Breuss 2000). *Placidium lacinulatum* (Ach.) Breuss es aceptado como nombre actual de la especie. Las rizinas en *Clavascidium* constituyen una sinapomorfía del clado, característica que lo separa del género *Placidium* (Prieto et al. 2012). En este documento se consideró adoptar el nombre de la especie *C. lacinulatum* debido a que los registros más cercanos a la zona de estudio del herbario de Arizona State University

Lichen Collection (GBIF 2014) direcciona a la información de *Clavascidium lacinulatum* (Ach) M. Prieto (CNALH 2014) y ubican a la especie cerca de San Roberto en el camino a Linares, N.L.

Género: *Endocarpon* Hedw.

Hábito de vida: liquenizado. **Talo:** de escuamuloso a subfolioso, fruticoso en una especie. **Escuámulas:** dispersas a continuas o imbricadas de 0.5 - 10 mm de ancho (rara vez mayor), forma planas a cóncava o convexa, redondeadas o diversamente lobuladas, estrechamente adheridas al sustrato o ascendentes (casi erecto). Unido al sustrato por pliegues desde la parte inferior, desde los extremos basales de las escuámulas con rizinas o con cordones rizinales. **Superficie superior:** varios tonos de café, opaco, liso o rugoso o con fisuras irregulares superficiales poco profundas, carente isidios y soledios. **Cortex superior:** paraplectenquimático, de 10 a 100 μm de espesor, compuesto de células redondas-angulares, con o sin capa epinecral. **Médula:** blanca y en una especie color amarillo, hifas intrincadamente entretejidas, filamentoso a sub-paraplectenquimático. **Fotobionte:** primario un alga verde (*Stichococcus*) y secundario ausente; células del alga de 5 a 14 μm de diámetro. Capa de algas: irregularmente distribuidas o en columnas verticales, formando una capa continua o discontinua. **Cortex Inferior:** (sub) paraplectenquimático o ausente; rizohifa sin color o café. **Superficie Inferior:** color pálido a carbonoso, desnudo o con fieltro de rizohifas o con rizinas. **Ascoma:** peritecial, laminal, inmerso en el talo, en general piriforme a subgloboso, sin involucrelo. Excípulo: hialino, marrón o marrón-negro carbonoso. Filamentos interascales: evanescentes. Gel himenial: amiloide (I+ rojizo o azul, KI+ azul). Alga himenial: presente, globosa a cúbica o alargadas. Filamentos ostiolares (perífisis): presente, simple a moderadamente ramificado, sus paredes se vuelven gelatinosas en condición húmeda. **Asco:** bitunicado, de pared delgada, clavado o cilindro-clavado, generalmente biesporado (raramente mono- o tetraesporado), pared no amiloide. **Ascósporas:** sin color o pálidas a café oscuro, en general elipsoide a elongado-elipsoide hasta sub-cilíndrico. Parte distal más corta y amplia que la proximal, de pared delgada, lisa y sin halo. **Conidioma:** picnidio de tipo *Staurothele*, inmerso de forma laminal. Capa conidiógena: simple a convoluto. **Conidio:** baciliforme. **Metabolitos secundarios:** no detectados. **Geografía:** cosmopolita, principalmente en zonas templadas. **Sustrato:** suelo, detritus, musgos, piedras, rara vez en corteza.

Taxon: *Endocarpon pusillum* Hedw.

Presenta talo escuamuloso y por lo general se le encuentra en pequeños montículos. Las escuámulas se encuentran continuas a poco dispersas con tamaño hasta 4 mm de ancho y han sido reportadas hasta 3 mm (Nash et al. 2001) y hasta 4 mm (McCarthy 2001), color café claro a pardo oscuro con tonos amarillos, oliváceos hasta rojizos, el color se va oscureciendo hacia las orillas de la escuámula (Figura 28). Las escuámulas presentan forma redondeada cuando son pequeñas y las más desarrolladas presentan forma diversamente lobulada y van desde planas a cóncavas, forma que adoptan al presentar el margen de la escuámula ascendente pero en las escuámulas menos desarrolladas puede no estar ascendente el margen. El borde ascendente llega a verse blanco por las partículas de suelo que se encuentran adheridas a la superficie inferior del talo (Figura 29). En condición húmeda las escuámulas adquieren color verde con tonos café (Figura 30a). Adyacentes a las escuámulas antes descritas, pueden encontrarse otras escuámulas pequeñas de color blanquecino con el borde verdoso a café verdoso que pertenecen al mismo talo ya que se encuentran unidas por medio de las rizinas.



Figura 28. Vista en campo de costra biológica en condición seca constituida por los líquenes *Endocarpon pusillum* de escuámulas más chicas (casi en la parte central) y *Clavascidium*

lacunculatum de escuámulas más grandes (parte inferior derecha). Observe que ambos líquenes se encuentran en montículos. Barra de escala = 1 cm.

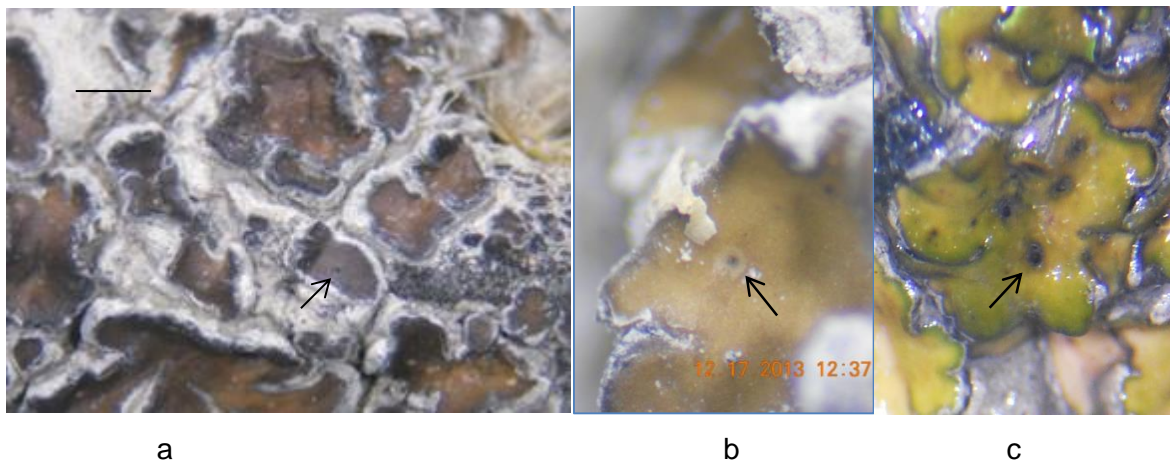


Figura 29. Detalle de las escuámulas de *E. pusillum* en estado seco (a y b) y en húmedo (c). Observar los diferentes tonos de café y el peritecio señalado por una flecha. Barra de escala 1 mm. Foto b y c de Maritza Gutiérrez.

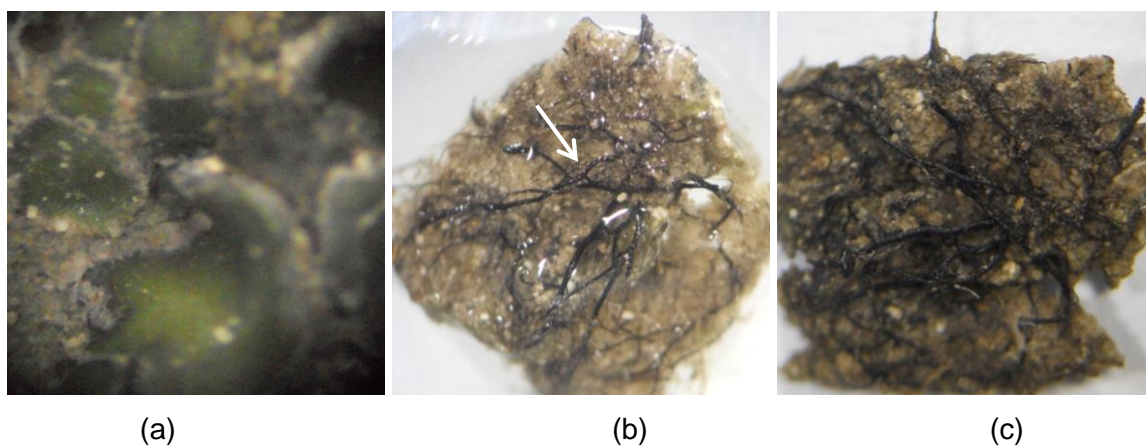


Figura 30. Escuámulas húmedas de *E. pusillum* (a). Detalle de las rizinas en húmedo (b) y seco (c), se puede observar el color negro de las rizinas característico de la especie y el grosor, la flecha indica una zona dónde se unen entre sí (detalle en flecha). Observaciones hechas en el estereoscopio.

El cortex inferior es café oscuro con rizohifas entrelazadas y en contacto con las partículas del suelo. La superficie inferior es negra y presenta rizinas de hasta de 10 mm de largo color negro, ramificadas y parcialmente anastomosadas que unen a las escuámulas parecido a estolones (Figura 30b en húmedo y 30c en seco).

La estructura de reproducción sexual son ascomas de tipo peritecio inmerso en el talo y en la parte superficial de la escuámula se observan como puntos negros de aproximadamente 0.2 mm de ancho. El peritecio es globoso con excípulo café muy oscuro y presenta células del fotobionte en el himenio (Barreno y Pérez-Ortega 2003; Rosentreter et al. 2007) (Figura 31). Tiene asco claviforme con dos ascósporas (esporas) murales de color café medio a castaño (Rosentreter et al. 2007), elipsoidales a fusiformes de 45 - 50 x 15 - 20 μm de tamaño (Nash et al. 2001) menciona tamaño de las esporas de 35-53 (-60) x 16-26/40-65 x 13-18 μm distal/proximal). No se observaron picnidios ni reacciones coloreadas por presencia de sustancias liquénicas en las escuámulas.

Endocarpon pusillum es anatómicamente similar a *E. loscosii* y *E. pseudosubnitescens*, difiriendo con el primero en que presenta un asco más pequeño (75-95 x 20-28 μm), con la superficie inferior y rizinas claras, aun cuando las rizinas lleguen a ser oscuras no alcanzan el color negro (Nash et al. 2001). El segundo difiere al no presentar rizinas, ni rizohifas y el órgano apendicular con el que se adhiere al sustrato está formado por pliegues que salen de la superficie inferior lo que hace que sea fácil de separar del sustrato, además el conidio de *E. pseudosubnitescens* es mayor y las esporas son claras (Nash et al. 2001). En campo también es similar a *Clavascidium lacinulatum* y *P. squamulosum*, las características que podrían distinguir al primero son sus escuámulas más grandes y poco lobuladas lo que las hace ver más redondas y al retirar cuidadosamente el suelo de la superficie inferior de la escuámula se ven sus rizinas color blanquecinas. La característica más obvia para diferenciarlo de *P. squamulosum* es que este último solo tiene fieltro de hifas como sujeción al suelo.

En el área de estudio se encontró asociado a *Clavascidium lacinulatum*, *P. squamulosum*, *Collema* sp. y cianobacterias. *E. pusillum* es reportada como especie cosmopolita, en Norteamérica el sitio más cercano a la zona de estudio dónde se encuentra reportado es a aproximadamente 40 km al noroeste, en el estado de Coahuila.

La combinación de características como la presencia de rizinas y la capa basal de color negro y dos esporas en el asco son indicativos de la especie *E. pusillum*. Ayudados de una lupa de 5 a 10X en campo, se observan los peritecios como puntos negros en la escuámula y al separar algunas escuámulas del talo se verán las rizinas negras.

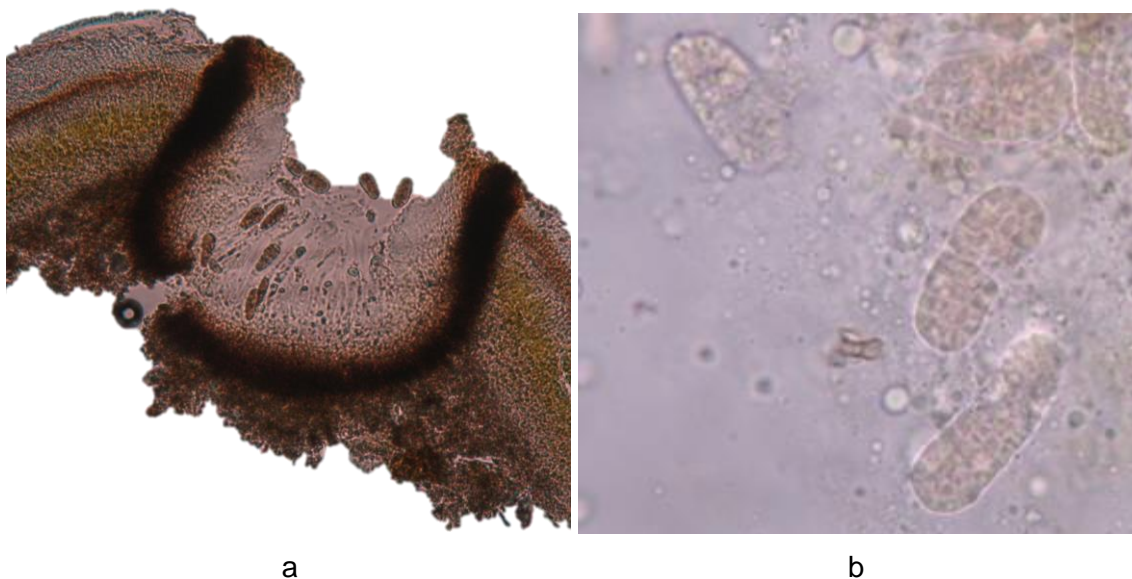


Figura 31. Detalle del peritecio (a) con células del fotobionte en el himenio y el excípulo o pirenio color negro y las ascósporas con su estructura mural (b). Observación realizada en un microscopio compuesto.

Género: *Placidium* (Ach.) Breuss.

Habito de vida: liquenizado. **Talo:** escuamuloso. **Escuámulas:** casi frondosos, adheridos al sustrato o con márgenes libres. **Superficie superior:** varía en tonos de café, liso, opaco a brillante. **Córtex superior:** parenquimatoso de 30 a 130 μm de espesor, compuesto de células largas (6-20 μm), angulares y fuertemente conglutinado con las hifas que separan las paredes \pm engrosadas arriba, con frecuencia cubiertas por una capa epinecral. Medula: blanca, compuesta por hifas filamentosas que se entrelazan irregularmente (prosoplectenquimatoso) o con \pm numerosos células globulares. **Fotobionte:** *Myrmecia* como fotobionte primario y secundario ausente. **capa de algas:** horizontalmente continua, marcadamente delimitada desde el cortex superior, células de las algas de 7-18 μm in diámetro. **Cortex Inferior:** paraplectenquimatoso o

compuesto de células globulares más densamente agregadas o carente de cortex inferior. **Superficie Inferior:** de pálido a negro, generalmente unido al sustrato por una trama de rizohifas hialinas o con tonalidad café y algunas especies también tienen rizinas verdadera. **Ascoma:** peritecial, laminal, inmerso en el talo, piriforme o subgloboso, sin involucrelo. Excípulo: hialino, amarillento o café. Filamento Interascal: ausente. Gel himenial: amiloide, I+ rojizo o azul, siempre azul después de un tratamiento previo con K. Filamento ostiolar: presente. **Ascosporas:** más o menos cilíndricas, de pared delgada (I-), sin un tholu, con 8 esporas. **Ascósporas:** uniseriadas al menos cuando son jóvenes, elipsoidales a subglobosas, obtuso en los polos, sin septos. Pared: hialina, lisa, sin engrosamiento, sin halo. **Conidioma:** picnidio tipo *Dermatocarpon*, multilocular. **Conidio:** oblongo-elipsoide o baciliforme. **Metabolitos secundarios:** ninguno detectado. **Geografía:** en todo el mundo, principalmente en las regiones templadas. **Sustrato:** suelo, musgo, detritus, roca o corteza.

Taxon: *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss.

Es de talo escuamuloso con escuámulas hasta 4 mm de ancho, ha sido reportado de 2 a 7 mm de ancho (Nash et al.2001). El color de la superficie superior es café claro con tono amarillo y opaco (Figura 32). Las escuámulas se encuentran adyacentes a ligeramente separadas y adheridas al sustrato por toda la superficie inferior aun cuando el ejemplar tenga varios meses seco. El margen es liso y puede presentarse ligeramente levantado del sustrato sin dar la apariencia de ondularse, es más oscuro que la superficie de la escuámula en una banda angosta. Las escuámulas tienen forma ovoide a ligeramente lobulada lo que las hace ver como si las hubiesen estirado en algunos lugares, generalmente planas.

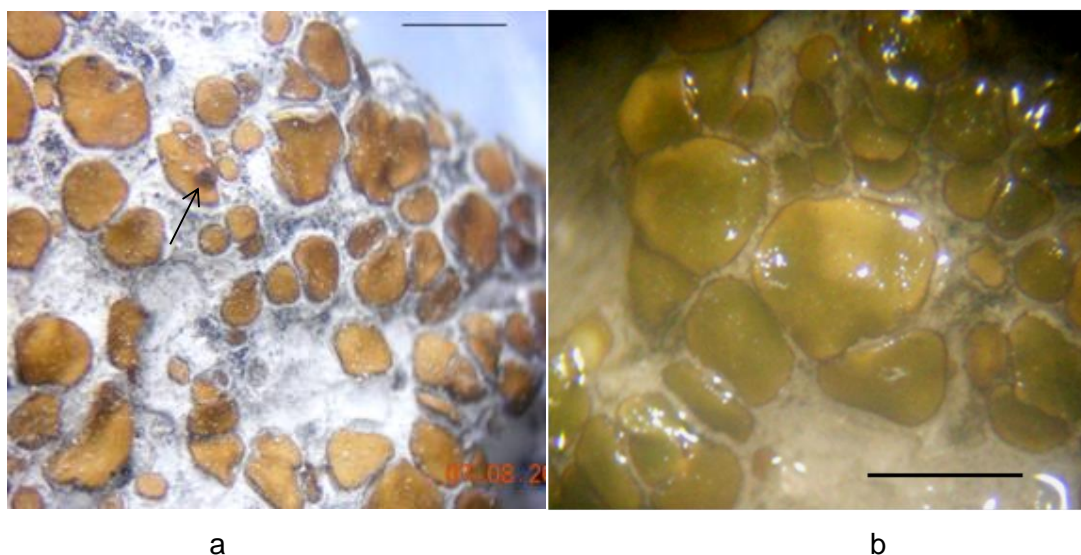


Figura 32. Escuámulas de *Placidium squamulosum* con bordes lisos y con la orilla más oscura que la superficie, en seco (a) y húmedo (b). La flecha indica un peritecio o picnidio laminal. Barra igual a 2 mm, observados en el microscopio estereoscópico.

El fotobionte de *P. squamulosum* es un alga verde que puede ser *Pleurococcus* o *Myrmecia* (Rosentreter et al. 2007). Son células esféricas y color verde-amarillo, forman una capa de algas horizontal que se distingue de forma clara desde el cortex (Figura 33).

La estructura de reproducción sexual es tipo peritecio y la asexual es de tipo picnidio (Figura 34), estos se encuentran en la superficie de las escuámulas (Prieto et al. 2012) más grandes como un punto oscuro de color café-rojizo de tamaño hasta 0.3 mm los cuales no son fáciles de distinguir a simple vista. La superficie inferior es clara y presenta un denso fieltro de hifas hialinas que lo mantiene unido a las partículas del suelo (Figura 35).

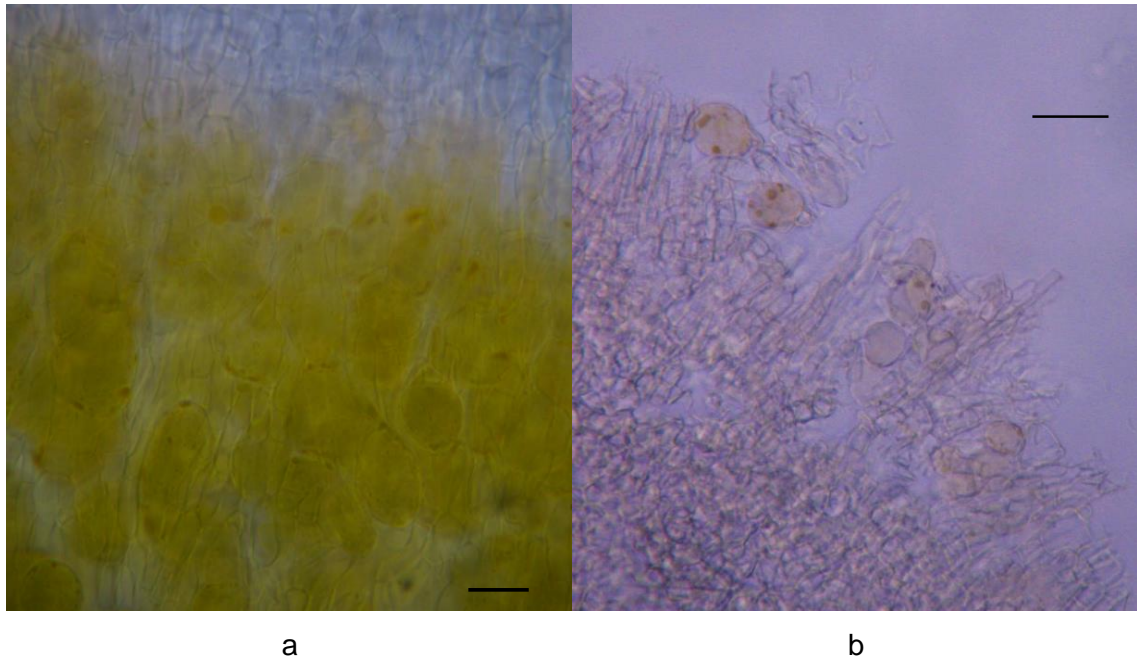


Figura 33. Células redondeadas del fotobionte, (a) la parte superior clara es el plecténquima que forma el cortex. (b) detalle del contacto físico de los simbiosntes. Barra igual a 10 μm y 20 μm respectivamente, observado en el microscopio compuesto.

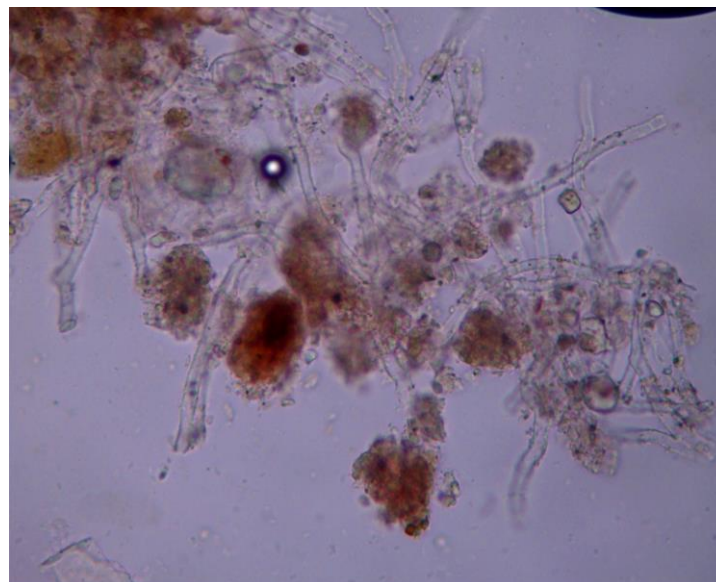


Figura 34. Partículas del suelo adheridas a las rizohifas, observadas en el microscopio compuesto.

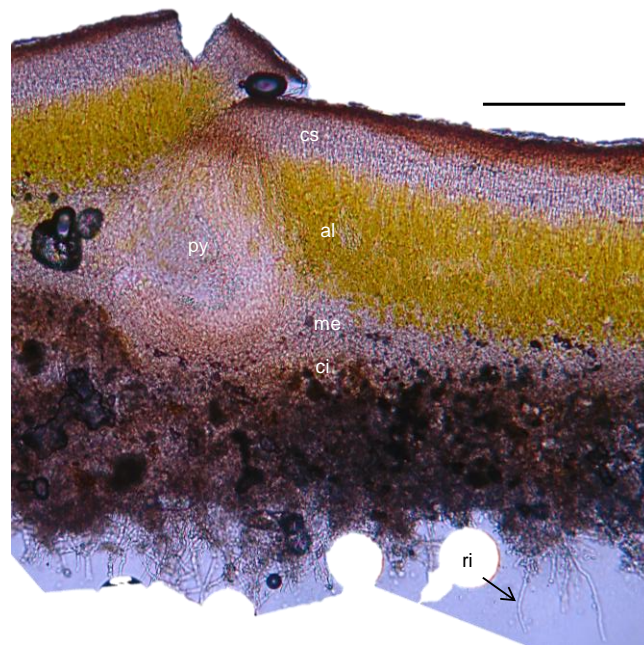


Figura 35. Corte longitudinal de una escuámula de *P. squamulosum* en la cual se observa el picnidio (py), cortex superior (cs), capa de algas (al), médula (me), cortex inferior (ci) y el fieltro de rizohifas (ri) con y sin partículas de sustrato. Observado con el microscopio compuesto, barra igual a 200 μ m.

P. squamulosum es parecido a los líquenes de color café como son *Clavascidium lacinulatum* y *Endocarpon pusillum* tres de las especies dominantes en el sur del Desierto Chihuahuense (Molina Guerra et al. 2013). Las características para distinguirlo de las especies anteriores es la carencia de rizinas y solo presenta una maraña (fieltro) de hifas. *C. lacinulatum* tiene rizinas color claras y *E. pusillum* presenta rizinas color negro (Breuss 1996; Nash et al. 2001; Rosentreter et al. 2007; Prieto et al. 2012).

En Index Fungorum (2014) y Species Fungorum (2014) el nombre de *Placidium squamulosum* aún es considerado sinonimia de *Catapyrenium squamulosum*, pero el nombre de *P. squamulosum* ha sido restituido por Breuss (1996) (Breuss O. , Placidium, 2001). Los registros de *P. squamulosum* más cercanos a la zona de estudio se encuentran al oeste de Cuatro Ciénegas, Coahuila y en León Guzmán, Durango. Los ejemplares se encuentran en el herbario Arizona State University Lichen Collection (GBIF 2014).

Cianobacterias

Son bacterias fotosintéticas (Stanier 1977, Whitton 2011) que presentan además de la clorofila a, pigmentos fotosintéticos como xantofilas y carotenos y ficobilina (hirschberg y Chamovitz 2004). Presentan color verde-azul, olivo, café o casi negro.

Reino: Eubacteria

Division: Cyanobacteria

Clase: Cyanophyceae

Subclase: Nostocophycideae

Orden: Nostocales

Familia: Scytonemataceae

Género: *Scytonema* sp. C. Agardh ex Bornet and Flahault

Se encuentran formando colonias filamentosas como pequeños mechones en el sustrato, a veces de forma densa (Figura 36a y 36b respectivamente). La primera característica observada fue que las células se encuentran en fila formando filamentos simples con pseudo-ramificaciones o falsas ramificaciones (Barreno y Pérez-Ortega 2003), no se separan por división celular, es porque en un tricoma, en una sección entre dos heterocistes una célula se necrosa y a partir de ahí las dos ramas crecen de forma adyacentes y se mantiene juntos por la vaina extracelular (Baker et al 2012). Puede tener una (Figura 37) o dos ramificaciones laterales.

Las células dentro de las vainas de los tricomas son cilíndricas y en algunas secciones del filamento se encuentra un heterociste (Figura 38). El heterociste es una célula especializada para la fijación de Nitrógeno, se ve como una célula mayor con pared más gruesa y en ambas paredes transversales (las que continúan el filamento) se encuentran encogidos (Komárek y Hauer 2013) (flecha en Figura 38). Las cianobacterias con heterocistes pueden reducir el nitrógeno elemental a amoníaco, a partir del que se derivan los aminoácidos y proteínas (Gula 2005; Kumar et al. 2009). La descripción de la especie actualmente aceptada es Agardh ex Bornet and Flahault 1886 (Guiry and Guiry 2014).

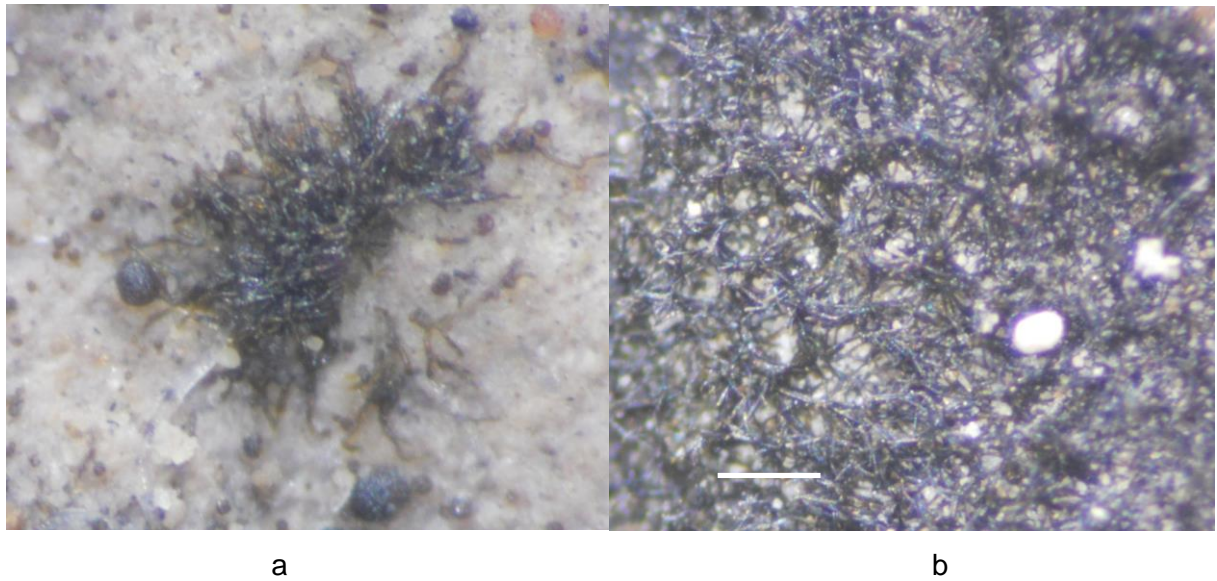


Figura 36. Filamentos de Cianobacteria *Scytonema* sp. formando colonias aisladas de color café amarillento (a) hasta colonias densas que se ven ennegrecidas (b) en el suelo. Observadas en el microscopio estereoscópico a 140X, imagen de Maritza Gutiérrez (a) y escala 2 mm (b).

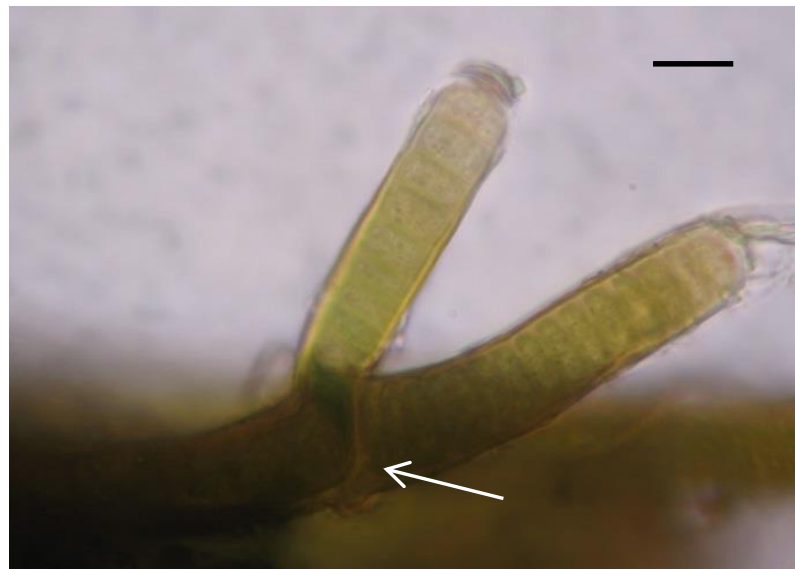


Figura 37. Filamentos simples de *Scytonema* sp., la flecha indica el lugar donde se separan las falsas ramas, puede observarse la vaina gelatinosa que envuelve el filamento así la parte terminal del filamento redondeada (Barreno y Pérez-Ortega 2003). Barra de medida 10 μ , observado en el microscopio compuesto.



Figura 38. Heterociste en un filamento de *Scytonema* sp. presenta forma de barril y tiene la pared de los extremos transversales encogidos. Color verde y amarillo-café

Familia: Nostocaceae

Género: *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet and Flahault

Especies de *Nostoc* son comunes entre los primeros centímetros del suelo y sobre este, sobre el suelo se encuentra como láminas filamentosas que pueden ser arrastradas por el agua y el viento (Rosentreter et al. 2007) (Figura 39).

Dentro de una matriz gelatinosa se encuentran las células formando filamentos de una en una célula con forma redonda adquiriendo el conjunto aspecto de collar de perlas (Figura 40) (Rosentreter et al. 2007; Guiry y Guiry 2014). El color en seco es verde muy oscuro a café oscuro casi negro y la textura es como una hoja de papel arrugada (Figura 41a). En húmedo cambia a color verde brillante, la colonia húmeda presenta aspecto gelatinoso y aumenta su tamaño, el talo que forma la colonia es lobulado en el margen y la superficie es lisa (Figura 41b) (Komárek 2013).



Figura 39. *Nostoc commune* sobre suelo es detenido por la vegetación después de ser arrastrado por el viento o el agua. La barra amarilla corresponde a 2.5 cm.

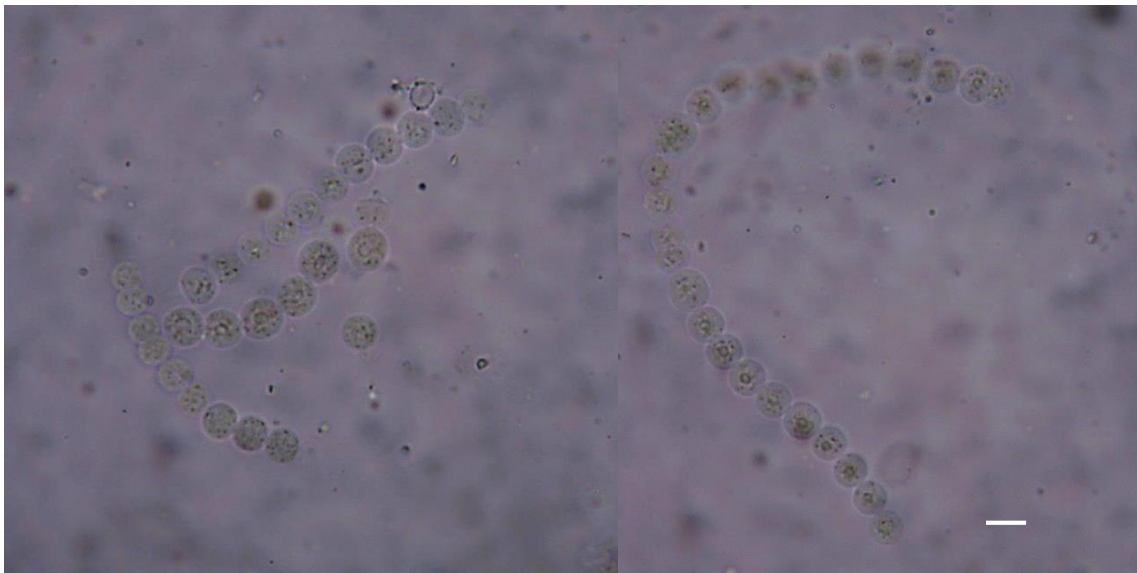


Figura 40. Células de *Nostoc commune* formando una cadena como collar de perlas. En estas imágenes no se observa algún heterociste. Escala 10 μm

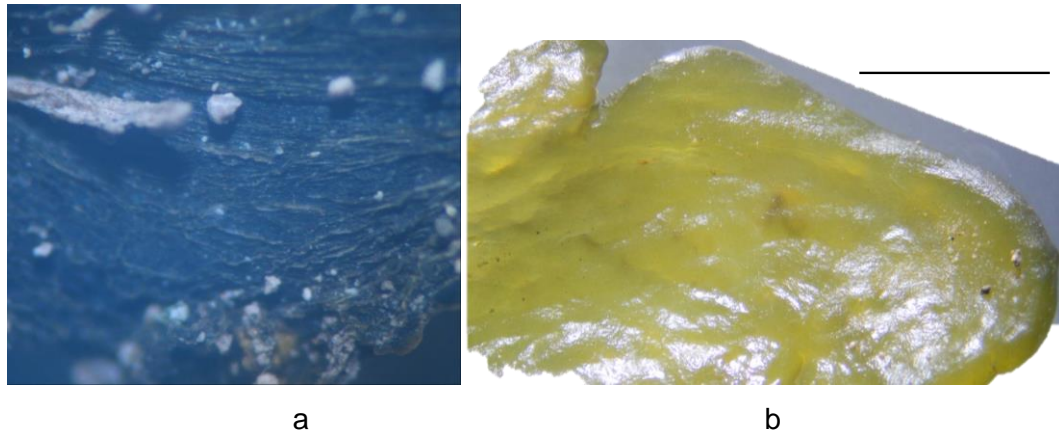


Figura 41. Colonia de la cianobacteria *N. commune*, talo en seco visto con el microscopio estereoscópico a 35X (a) e hidratado, escala 5 mm (b). Textura acartonada y color casi negro en seco y gelatinosa y casi transparente en húmedo.

Anabaena sp. puede ser confundida con *Nostoc* sp. pero el primero se diferencia en tener los tricomas dentro de una vaina, además de forma acinetos (células resistentes a condiciones extremas producidas por algunas cianobacterias) junto a los heterocistes y *Nostoc* a la mitad entre estos (Guiry y Guiry 2014).

Hepáticas

Plantas no vasculares y junto con los musgos y antocerotas conforman los briofitos. En las hepáticas la estructura de anclaje son filamentos llamados rizoides. Los órganos equivalentes a tallos y hojas de plantas vasculares se llaman caulidios (ejes) y filidios (estructura laminar fotosintética) respectivamente y están diferenciados. El gametofito de las briofitas se origina a partir del protonema y no hay equivalente en las plantas vasculares. Las hepáticas presentan esporofitos efímeros y de estructura simple y los gametofitos dorsiventrales generalmente (Estébanez et al. 2011).

Reino: Plantae

División: Briophyta sensu lato (en su sentido más amplio)

Clase: Marchantiopsida

Subclase: Marcantiidae

Orden: Marchantiales

Familia: Oxymitraceae

Género: *Oxymitra* Bisch. Ex Lindenb.

Hepática de talo diferenciado o complejo (Estébanez et al. 2011) (Figura 42), presenta poros de aire simple, escamas ventrales en dos filas con un apéndice, no presenta células de aceite y con cámaras perigonales incrustadas en la ranura dorsal del talo, los esporofitos se encuentran en una depresión dorsal del talo, el involucro es piriforme y a veces fusionado hasta formar una cresta (Crandall et al. 2009). Se caracteriza por que la formación de la cámara de aire se lleva a cabo por la sucesión de divisiones de células ezquizogénicas. El desarrollo de la cámara de aire precede al desarrollo del poro (Wittlake 1953). No presenta pseudoperianto, eláteres y cápsulas cleistocárpica y estructuras sexuales especializadas (Crandall et al. 2009).

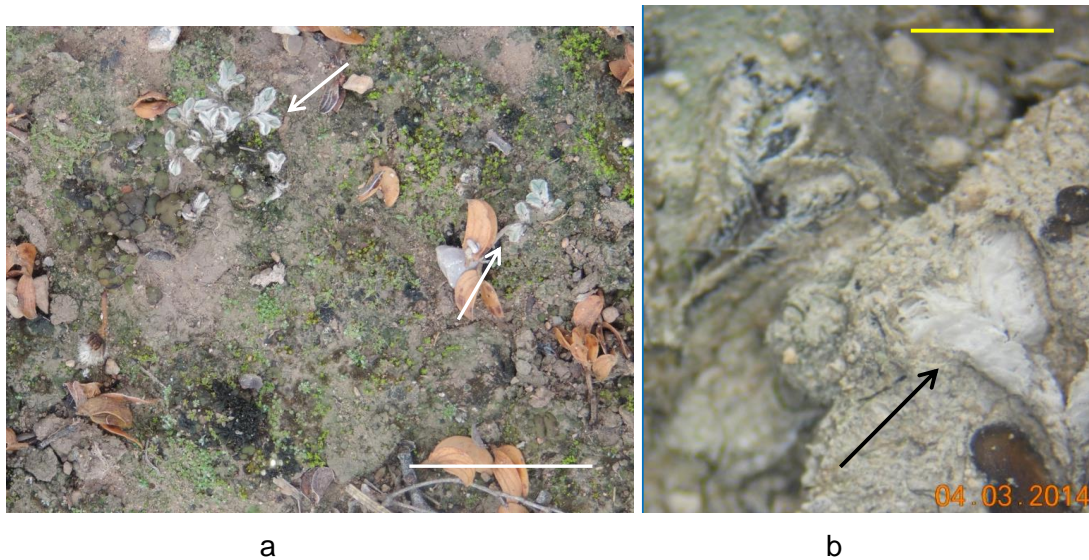


Figura 42. Hepática *Oxymitra* sp. (flechas blancas) en una comunidad de líquenes y musgos, en estado húmedo (a) y seco (b). Barra equivale a 2 cm y 1 mm respectivamente.

Familia: Ricciaceae

Taxon: *Riccia* L.

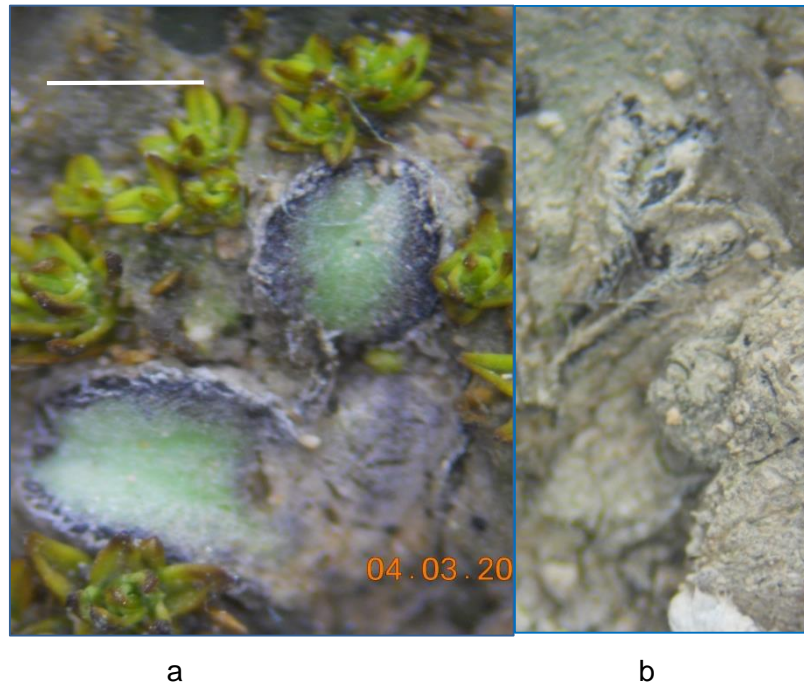


Figura 43. *Riccia* sp. junto a musgo en estado húmedo (a) y seco (b). Escala 1 mm. Foto de Maritza Gutiérrez.

La familia Ricciaceae presenta talo diferenciado, las escamas o filidios ventrales se encuentran en dos o más hileras (Figura 43), con poros de aire simple o ausentes, sin apéndices, si están presentes son pequeños, cámaras perigonales dispersas, embebidos dorsalmente en el talo y los esporofitos también inmersos en el talo (Crandall et al. 2009), no presenta poro epidérmico (Wittlake 1953). En el género *Riccia* el esporofito se encuentra englobado en el gametofito materno (Estébanez et al. 2011) y no presenta células de aceite, ni estructuras sexuales especializadas, involucro, eláteres, setas, pseudoperianto y cápsulas cleistocárpicas (Crandall et al. 2009). *Riccia* sp. presenta gran capacidad para reactivarse después de estar en estado de desecación (Estébanez et al. 2011).

DISCUSIÓN

La identificación de componentes de las costras biológicas del suelo (CBS) promoverá a los estudios a pequeña escala de su función en el ecosistema, los organismos que constituyen las CBS representan gran fuente de diversidad en los ecosistemas de zonas áridas y semiáridas.

Esta comunidad puede estar formada por más especies que la propia comunidad de plantas vasculares en las que se encuentran (Rosentreter 1986).

Se identificaron 12 especies y 3 géneros de organismos componentes de las CBS lo cual es un avance significativo, 11 de ellas fueron líquenes, mientras que en una zona declarada por International Union for the Conservation of Nature (IUCN) como centro global de endemismos en el estado de Puebla identificaron ocho líquenes (Rivera-Aguilar et al. 2006). En esa región, la diversidad de especies de musgos (19) y cianobacterias (34) identificadas fue mayor que las identificadas en este estudio (2 briofitas y 2 cianobacterias).

En México familia Verrucariaceae a la que pertenecen los géneros *Clavascidium*, *Endocarpon* y *Placidium* es una de las que presenta mayor riqueza (96 especies) con 6 endemismos, mientras que *Xanthoparmelia* cuenta con 86 especies reportadas. La familia Collemataceae es la más rica de los cianolíquenes aunque su presencia es mayor en zonas con vegetación de bosque templado, respecto a la familia Psoraceae presenta un endemismo en México (Herrera-Campos et al. 2014). El ANP Llano La Soledad presenta endemismos en mamíferos, aves y plantas vasculares (Scott-Morales et al. 2004) lo que da un indicio que falta mucho por conocer de los organismos que forman la CBS de ese ecosistema.

Distinguir entre las especies que integran la CBS puede complicarse debido a la variabilidad presente en las diferentes estructuras como son tonos de color, rangos en el tamaño, además en el caso de los líquenes la ubicación y presencia de sustancias liquénicas puede variar en una especie de acuerdo a la región de origen de la cepa (Timdal 1986; Breuss 1996). La descripción local de las especies componentes de CBS puede llegar a facilitar el trabajo de campo. Como ejemplo de este caso son los géneros *Clavascidium*, *Endocarpon* y *Placidium* pertenecientes a la familia Verrucariaceae, la dificultad de distinguir las especies puede hacer necesario realizar observación de sus estructuras en el microscopio compuesto, en estos géneros hasta ahora no se reportan reacciones químicas coloreadas (Breuss 1996; Nash et al. 2001).

Respecto al grupo morfológico de cianobacterias se identificó a *Nostoc commune* y *Scytonema* sp., dos de los organismos más habituales de las CBS en el norte del desierto Chihuahuense y a nivel global (Belnap y Lange 2003). Especies del género *Scytonema* son representativas de

CBS del noroeste y centro de México (Maya et al. 2002; Rivera-Aguila et al. 2006). La riqueza específica de cianobacterias del ecosistema de pastizal halófilo aquí estudiado puede llegar a ser mayor, en esta ocasión las cianobacterias identificadas fueron las más conspicuas debido a que forman colonias. Para identificar otras especies menos abundantes en el llano La Soledad, puede requerirse realizar cultivos y así aislar las cepas de cianobacterias como lo han realizado en otros estudios (Maya et al. 2002; Belnap y Lange 2003).

Tanto *N. commune* y *Scytonema* sp. forman parte de las CBS clasificadas como oscuras o “dark” y son considerados parte de la composición de especies presente en los estados más tardíos de sucesión en el establecimiento de las CBS (Belnap y Lange 2003). *Nostoc* y *Scytonema* se establecen bajo condiciones extremas de temperatura, desecación e intensidad de luz solar, esto último debido a que presentan mayor cantidad de pigmentos fotosintéticos que otras especies como *Microcoleus* (Péli et al. 2011). Las cianobacterias identificadas presentan heterocistos lo cual las hace capaz de fijar nitrógeno atmosférico en el suelo dejándolo disponible para las plantas vasculares (Kumar et al. 2009; Maya et al. 2002).

Las hepáticas que forman parte de las briofitas es el grupo de organismos formadores de CBS que presentó menor cantidad de información disponible para su identificación y la función que realizan en el ecosistema como formadoras de CBS queda marginado a que son parte de las briofitas (Belnap 2006; Belnap y Lange 2003).

Al conocer que especies se encuentran formando la CBS de una zona se puede llegar a inferir si ha estado libre de disturbio o tener un indicio del tiempo que ha pasado después de un disturbio. Lo anterior en base a estudios que sugieren un orden de sucesión en las CBS (Belnap y Lang 2003). Mayor cobertura de cianobacterias respecto a briofitas o líquenes se ha interpretado como un estado sucesional temprano (Belnap y Lang 2003). *Psora decipiens* y *Placidium squamulosum* aun estado sucesional inicial y *Fulgensia subbracteata* es considerada en un medio (Martínez et al. 2006).

Conocer la especie dominante de las CBS de una región puede hacerlas susceptibles a participar en programas de servicios ambientales. La cobertura de las CBS en las zonas libres de vegetación vascular puede llegar a 66% en algunas zonas semiáridas (precipitación promedio 315 mm) (Maestre et al. 2005).

Identificar los organismos formadores de CBS se verá favorecido con la contribución de disciplinas como la taxonomía molecular al subsanar discrepancias en la observación de características morfológicas.

BIBLIOGRAFIA

- Arriaga L, Espinoza J, Aguilar C, Martínez E, Gómez L, Loa E (2000) Regiones terrestres prioritarias de México. Escala 1:1000000: 609. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México DF.
- Arup U, Søchting U, Frödén P (2013) A new taxonomy of the family Teloschistaceae. *Nordic Journal of Botany* 31:16–83.
- Baker AL, et al. (2012) Phycokey -- an image based key to Algae (PS Protista), Cyanobacteria, and other aquatic objects. University of New Hampshire Center for Freshwater Biology. <http://cfb.unh.edu/phycokey/phycokey.htm> 9 Sep 2014
- Barreno E Pérez-Ortega S (2003) Líquenes de la reserva natural integral de Muniellos, Asturias.
- Belnap J (2006) The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrologic Process* 20:3159-3178.
- Belnap J, Büdel B, Lange O (2001) Biological soil crust: characteristics and distribution. En: Belnap J, Lange O (eds.) *Biological soil crust: structure, function and management*. Ecological Studies 150:3-30. Germany, Springer-Verlag.
- Belnap J, Eldridge D (2003) Disturbance and recovery of biological soil crusts. En: Belnap J, Lange O (eds) *Biological Soil Crusts: structure, function, and management*: 363-383. New York. Springer Verlag.
- Belnap J, Kaltenecker J, Rosentreter R, Williams J, Leonard S, Eldridge D (2001) *Biological soil crusts: ecology and management*. US Department of the Interior, Bureau of Land Management, and National Science and Technology Center. Denver, CO.
- Belnap J, Lange O (2003) *Biological soil crust: structure, function and Management*. Berlin, Germany, Springer-Verlag.
- Bowker, M., Maestre, F., & Mau, R. (2013). Diversity and patch-size distributions of biological soil crust regulate dryland ecosystem multifunctionality. *Ecosystems* 16, 923-933.
- Breuss O (1996) *Clavascidium* Breuss. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* (Suppl.) 41.

- Breuss O (2000). New Taxa of Pyrenocarpous Lichens from the Sonoran Region. *The Bryologist* 103(4):705-709.
- Chiquoine L (2012) "Restoration of Biological Soil Crust on Disturbed Gypsiferous Soils in Lake Mead National Recreation Area, Eastern Mojave Desert. Tesis. Las Vegas, EU. University of Nevada.
- CITES CS (2000) Listado vigente de las especies incluidas en los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre: 684. Ginebra, Suiza.
- CNALH (2014) Consortium of North American Lichen Herbaria. de <http://lichenportal.org/portal/index.php> (consulta hasta el 13 agosto 2014)
- Concostrina-Zubiri L, Huber-Sannwald E, Martínez I, Flores Flores J, Escudero A (2013) Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 64:28-36.
- Concostrina-Zubiri L, Martínez I, Huber-Sannwald E, Escudero A (2013) Efectos y respuestas de la Costra Biológica del Suelo en ecosistemas áridos: avances recientes a nivel de especie. *Ecosistemas* 22(3):95-100.
- Cortina J, Martín N, Maestre FT, Bautista S (2010) Disturbance of the biological soil crusts and performance of *Stipa tenacissima* in a semi-arid Mediterranean steppe. *Plant and Soil* 334:311-322.
- Crandall-Stotler B, Stotler R, Long D (2009) Phylogeny and classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh Journal of Botany* 66(1):155-198.
- Ding LP, Zhou QM, Wei JC (2013) Estimation of Endocarpon pusillum Hedwig carbon budget in the Tengger Desert based on its photosynthetic rate. *Sci China Life Sci*:848-855 doi: 10.1007/s11427-013-4526-9.
- Estada-Castillón E, Scott-Morales I, Villarreal-Quintanilla JA, Jurado-Ybarra E, Cotera-Correa M, Cantú-Ayala C, García-Pérez J (2010) Clasificación de los pastizales halófilos del noreste de México asociados con perrito de las praderas (*Cynomys mexicanus*): diversidad y endemismo de especies. *Revista mexicana de Biodiversidad* 81:401-416.
- Estébanez B, Draper I, Medina R (2011) Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. *Memorias R Soc Esp Hist Nat* 2ª ép:9.
- Evans R, Johansen J (1999) Microbiotic crusts and ecosystems processes. *Critical Reviews in Plant*:183-225.

- Fletcher V, Johansen J, Clark W (1998) Algal composition of microbiotic crusts from the central desert of Baja California, Mexico. *The Great Basin Naturalist*: 295-311.
- GBIF (5 de junio de 2014) Arizona State University Lichen Collection. Arizona State University, Global Institute for Sustainability. <http://www.gbif.org/occurrence/226074713> (consulta hasta el 19 agosto 2014).
- Gruhl JW (2005) Evolution of photosynthesis and biospheric oxygenation contingent upon nitrogen fixation? *Internat. J. of Astrobiology* 4:251-257.
- Gueidan C, SÁVÍČ H, Roux C, Keller L, Tibell L, Prieto M et al.. (2009). Generic classification of the Verrucariaceae (Ascomycota) based on molecular and morphological evidence: Recent progress and remaining challenges. *Taxon* 58:184-208.
- Guiry MD and Guiry GM (2014) *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 7 september 2014.
- Herrera-Campos MD, Lücking R, Pérez-Pérez RE, Miranda-González R, Sánchez N, Barcenás-Peña A, Carrizosa A; Zambrano AR, Bruce D; Nash III, Thomas H (2014) Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad (supl)* 85:S82-S99.
- Honegger R (1998) The lichen symbiosis: What is so spectacular about it? *Lichenologist* 30:193-212.
- Houseman D, Powers H, Collins A, & Belnap J (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.
- Index Fungorum (2014) www.indexfungorum.org (consulta hasta 19 agosto 2014).
- Komárek J & Hauer T (2013): *CyanoDB.cz* - On-line database of cyanobacterial genera. - World-wide electronic publication, Univ. of South Bohemia & Inst. of Botany AS CR, <http://www.cyanodb.cz>
- Komárek J (2013) *Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota: 3rd part: heterocystous genera*. Vol. 19. Heidelberg: Springer Spektrum 1130 pp.
- Kumar K, Mella-Herrera R, & Golden J (2009) Cyanobacterial Heterocysts. *Cold Spring Harbor Perspect Biol*:2:a000315 doi: 10.1101/cshperspect.a000315.
- Leavitt S, Johnson LA, Goward T, St. Clair LL (2011) Species delimitation in taxonomically difficult lichen-forming fungi: an example from morphologically and chemically diverse *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae) in North America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: 317-332.

- Leavitt S, Nelsen M, Lumbsch H, Johnson L, St Clair L (2013) Symbiont flexibility in subalpine rock shield lichen communities in the Southwestern USA. *The Bryologist*:149-161.
- Lewis L, Flechtner VR (2002) Green algae (Chlorophyta) of desert microbiotic crust:diversity of North America taxa. *Taxon* 51:443-451.
- Maestre FT, Escudero A, Martínez I, Guerrero C, Rubio A (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology* 19:566-573.
- Martínez I, Escudero A, Maestre F, de la Cruz A, Guerrero C, Rubio A (2006) Small-scale patterns of abundance of mosses and lichens forming biological soil crusts in two semi-arid gypsum environments. *Australian Journal of Botany* 54:339-348.
- Maya Y, López-Cortés A, Soeldner A (2002) Cyanobacterial Microbiotic crust in eroded soils of a tropical dry forest in the Baja California Peninsula, Mexico. *Geomicrobiology Journal* 19:505-518.
- Mendoza-Aguilar D, Cortina J, Pando-Moreno M (2014) Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe. *Plant and Soil* 375:267-274.
- Molina Guerra VM, Pando-Moreno M, Cantú Silva I, Alanís Rodríguez E (2013) Costras biológicas del suelo en pastizales gipsófilos del Noreste de México. *Ciencia UANL*.
- Nash T (2008) *Lichen biology*. New York. Cambridge University Press.
- Nash TH, Ryan BD, Gries C, Bugartz F (2001) *Lichen flora of the Greater Sonora Desert Region* vol. 1. Tempe, AZ. ASU Lichen Herbarium.
- NCBI (2014) National Center for Biotechnology Information. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/> (consulta hasta agosto 2014).
- Otálora M, Jørgensen P, Wedin M (2014) A revised generic classification of the jelly lichens, Collemataceae. *Fungal diversity* 64:275-293. doi 10.1007/s13225-013-0266-1.
- Palzelt J, Hodac L, Friedl T (2014) Biodiversity of soil cyanobacteria in the hyper-arid Atacama Desert. *Journal of Phycology* 50(4):698-710.
- Pando-Moreno M, Molina V, Jurado E, Flores J (2014) Effect of biological soil crusts on the seed germination of three plant species under laboratory conditions. *Botanical Sciences* 92(2):273-279.
- Péli E, Lei T, Laufer Z, Porembski S, Tuba Z (2011) Ecophysiological responses of desiccation-tolerant cryptobiotic crusts. *Cent Eur J Biol* 6:838-849 doi:10.2478/s11535-011-0075-z.

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

- Poelt J (1965) Über Einige Artengruppen der Flechtengattungen *Caloplaca* und *Fulgensia*. Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München 5:571-607.
- Prieto M, Martínez I, Aragón G, Gueidan C, Lutzoni F (2012) Molecular phylogeny of *Heteroplacidium*, *Placidium*, and related *Catapyrenioid* genera (verrucariaceae, lichen-forming ascomycota). American Journal of Botany 99(1):23-35.
- Quiñones-Vera J, Castellanos-Pérez E, Valencia-Castro C, Martínez Ríos J, Sanchez-Olvera T, Montes-González C (2009) Efecto de la costra biológica sobre la infiltración de agua en un pastizal. Terra Latinoamericana: 287-293.
- Read C, Duncan D, Vesk P, Elith J (2011) Surprisingly fast recovery of biological soil crusts following livestock removal in Southern Australia. Journal of Vegetation Science: 1-12.
- Reyna G (2007) Caracterización de suelos de colonias del perrito llanero (*Cynomys mexicanus* Merriam) en Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí. Linares, Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Richardson D (1981) The biology of mosses. New York. John Wiley.
- Rivera-Aguilar V, Montejano G, Rodríguez-Zaragoza S, Durán-Díaz A (2006) Distribution and composition of cyanobacteria, mosses and lichens of the biological soil crusts of the Tehuacán Valley, Puebla, México. Journal of Arid Environment: 208-225.
- Rosentreter R (1986) Compositional patterns within a rabbitbrush. Proceedings–Symposium on the biology of Artemisia and Chrysothamnus. USDA. Intermountain Research Station, Ogden, UT: Technical Report INT-200.
- Rosentreter R, Bowker M, Belnap J (2007) A field guide to biological soil crust of Western US drylands. Denver, Colorado. Government Printing Office.
- Scott-Morales L, Estrada E, Chávez-Ramírez F, Cotera M (2004) Continued decline in geographic distribution of the mexican prairie dog (*Cynomys Mexicanus*). Journal of Mammalogy 85(6):1095-1101.
- Secretaría General de Gobierno (14 de Enero de 2002) Periódico Oficial del Gobierno Constitucional del Estado de Nuevo León. Tomo CXXXIX Núm. 7:4-9
- SEMARNAT (30 de Diciembre de 2010) NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. DF, México.
- Species Fungorum (2014) <http://www.speciesfungorum.org> (consulta hasta 19 agosto 2014).

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

- Thomsom JW (1993) A key to Xanthoparmelia in North America, extracted from the world keys of Hale. *The Bryologist* 96(3):342-344.
- Timdal E (1986) A Revision of *Psora* (Lecideaceae) in North America. *The Bryologist* 89(4):253-275.
- Wittlake EB (1953) the epidermal pore of *Oxymitra paleacea* Bischoff . *Arkansas Academy of Science*: 11-14.
- Xahidin H, Bathi P, Tursun T, Mamut R, Abbas A (2009) The lichen genus *Fulgensia* in Xinjiang, China. *Mycosystema* 28(1). 106-11.

Capítulo III

Does increasing solar radiance affect photosynthetic efficiency of BSC lichens?

DINORAH O. MENDOZA-AGUILAR¹, MARISELA PANDO-MORENO^{1*}, JOEL FLORES², JORDI CORTINA³, ENRIQUE JURADO¹

¹ School of Forestry Sciences, Universidad Autonoma de Nuevo Leon, Carr. Nac. Km. 145, Apartado Postal 41, C.P. 67700, Linares, Nuevo León, México

² Institute for Scientific and Technological Research of San Luis Potosí, Camino a la Presa San José 2055 Col. Lomas 4 sección, C.P. 78216, San Luis Potosí S.L.P.

³ Department of Ecology, University of Alicante, Spain, Campus de Sant Vincent del Raspeig, Apartado Postal 99 E-03080, Alicante, España.

*Corresponding author: marisela.pandomr@uanl.edu.mx

Sent to: **Journal of Plant Research**

October 30, 2014

ABSTRACT

Solar radiation variation includes changes in the intensity and wavelength that make the electromagnetic spectrum. Performance of photosynthetic organisms may decline when exposed to high light intensity. On the soil surface of arid and semiarid environments inhabit biological crusts (BSC) that sometimes go unnoticed although they greatly contribute to ecosystem function. The BSC are made of algae, cyanobacteria, fungi, mosses and lichens. Lichens are formed by fungus on symbiotic association with algae, cyanobacteria or both. The aim of this study was to evaluate light effect on photosynthetic efficiency on BSC lichens collected in the protected area "La Soledad" in the northern Mexican Plateau. We exposed BSC to dry and wet conditions to measure the photosynthetic activity response to light, determined by means of the maximum quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}), the electron transport rate (ETR in $E\ m^{-2}\ s^{-1}$) by the use of light curves. ETR_{max} and $PPFD_{sat}$ cardinal points were also calculated by a regression using ETR and PPFD data and determining the coordinates of the inflexion point. Our hypothesis was that some lichens species found in our area have higher photosynthetic capacity, which would give them an advantage under a climate change scenario where light intensity would increase. Under drought conditions, activity of photosystem II ceased in the studied lichens and the photosynthetic apparatus was not activated. Upon hydration, values of Φ_{PSII} and ETR increased. This suggests that for these BSC, photosynthetic activity ceases under drought stress and is recovered when moisture is restored. In wet conditions, *Endocarpon pusillum* showed less efficiency to capture photosynthetic active energy than the other evaluated lichens. Results seem to indicate that lichens *Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata* and *Clavascidium lacunculatum* would be more likely to persist than *E. pusillum* in a potential scenario of increased solar radiation intensity.

Key words: *chlorophyll fluorescence, cardinal points, light curve, gypsophilous grassland.*

RESUMEN

Los suelos de las zonas áridas suelen estar expuestos a alta intensidad lumínica dada la escasa cobertura vegetal que las caracteriza. En el suelo de estos ambientes se encuentran las costras biológicas (CBS), organismos que contribuyen ampliamente en la función del ecosistema y están constituidas por algas, cianobacterias, hongos, briofitas y líquenes. Estos últimos formados por la asociación simbiótica de un hongo con un organismo fotobionte, ya sea alga, cianobacteria o ambas. En los organismos que realizan fotosíntesis el rendimiento fotosintético puede disminuir cuando son expuestos a alta intensidad lumínica. La intensidad lumínica podría ser afectada por el cambio climático en un escenario que presupone cambios no solo en las temperaturas del planeta sino en la intensidad de la radiación solar y en la aportación de las longitudes de onda que forman el espectro electromagnético. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto lumínico en la eficiencia fotosintética de líquenes de CBS colectados en el Área Natural Protegida: La Soledad en la porción sur del desierto Chihuahuense. La respuesta de la eficiencia fotosintética a la luz se evaluó a través del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (Φ_{PSII}), la tasa de transporte de electrones (ETR en $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) realizando curvas de luz y se calcularon los puntos cardinales ETR_{max} y PPFD_{sat} . La hipótesis es que algunas de las especies de líquenes encontradas en el área de estudio tienen mayor eficiencia fotosintética, lo cual les daría ventaja bajo un escenario de cambio climático donde la intensidad lumínica se vea incrementada. Se observó que en los líquenes estudiados, bajo condiciones de sequía, cesa la actividad del fotosistema II. Tras la hidratación, en todos los líquenes los valores de Φ_{PSII} (entre 0.56 y 0.68) y ETR aumentaron, por lo que no parece existir daño en el aparato fotosintético con la sequía. En condiciones de humedad *Endocarpon pusillum* mostró menor eficiencia para captar energía fotosintéticamente activa que el resto de los líquenes evaluados. Los resultados obtenidos en esta investigación sugieren que las especies *Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata* y *Clavascidium lacinulatum* tendrían mayores posibilidades de persistir que *E. pusillum* bajo altas intensidades de radiación solar en un escenario potencial de cambio climático.

Palabras clave: fluorescencia de la clorofila, puntos cardinales, curva de luz, pastizal gipsófilo.

INTRODUCTION

Variations in solar radiation can alter climate (IPCC 2007). Such variation includes changes in intensity and changes in the wave length that make the electromagnetic spectrum that could trigger climate changes due to effects in the atmosphere, ocean and soil surface (Tsiropoula 2003). High light intensity can inhibit photosynthetic yield in organisms that cannot dissipate the excess of energy (Maxwell and Johnson 2000). Light, while essential to photosynthesis can also cause damage to living structures and species have developed diverse responses to abundant light (Muramatsu and Hihara 2012).

Biological soil crusts (BSC) are photosynthetic organisms that form a micro-ecosystem that is key in arid and semiarid lands. These crusts are made of lichens, mosses, cyanobacteria, algae and fungi integrated to soil particles (Belnap and Lange, 2003; Allen, 2005). BSC influence soil movement, nutrient cycles, rainfall infiltration, evapotranspiration and probably seed germination and local diversity (Reddy and Garcia-Pichel, 2006). Lichens are a symbiotic association of a fungus with photosynthetic algae, cyanobacteria or both, that can establish on bare soil surfaces facilitating plant establishment (Belnap 2006). The lichens associated with cyanobacteria can fix atmospheric nitrogen in the soil (Belnap 2003). Stress induced by environmental conditions limit the efficiency of photosynthetic organisms to use absorbed light, causing and overstimulation of the photosystems, even at relatively low light levels (Takahashi and Murata, 2008). Lichens have developed mechanisms that protect the photosynthetic apparatus of the associated alga or cyanobacterium from excessive light (Komura et al. 2008). Such mechanisms differ in wet and dry conditions, in such a way that during dry conditions the talus can change its shape (umbrella effect) or change the distribution of algae (Veerman et al. 2007). BSC are actively doing photosynthesis when they are moist, when an excessive light intensity can trigger non-

photochemical quenching (NPQ) and through changes at the cellular level, dissipate excessive light in the form of heat (Maxwell and Johnson 2000; González et al. 2008) involving reactions with carotenoids that prevent photo-inhibition (Demmig-Adams and Adams 1992).

Such stress conditions can originate photo protection or photo inhibition. Photo protection occurs when photosynthesis is recovered few minutes after reduction in light intensity, causing the disconnection of the antenna of photosystem II (Maxwell and Johnson 2000, Manrique 2003). Low moisture can affect the recovery capacity (Belnap et al. 1993). Photo inhibition occurs when damage to the photosynthesis apparatus is only reversible in the long run or when the reaction centers of photosystem II have been damaged (Maxwell and Johnson 2000) with inactivation of the electron transport system (ETR) between photo systems I and II (Manrique 2003).

Fluorescence analysis thorough chlorophyll provides information on the state of Photo system II to use the energy absorbed by chlorophyll (Wertin et al. 2012). Photosynthesis efficiency of energy conversion in PSII can be altered by damaged caused by excessive light (Bilger et al. 1995), environmental stress or damage to the photosynthesis apparatus associated with photo protection (Osmond et al. 1999).

Increasing the photosynthetic photons flux (PPFD in $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), maximum photosynthesis efficiency is reduced, which indicates that all centers of reaction of the photosynthesis apparatus are open (Maxwell and Johnson, 2000). In samples adapted to darkness, the maximum quantum yield or maximum quantum efficiency (F_v/F_m) of photosystem II can obtained. Values for F_v/F_m range from 0.80 and 0.83 if environmental stress is minimum in plants, but these values decrease with stress increase (Maxwell and Johnson 2000; Aragón-Gastélum et al. 2014). F_v/F_m reflects the potential value when all the reaction centers of the photosynthesis apparatus are

open and quinones acceptor (Q_A) oxidized to the maximum (Solarte et al. 2010). When later illuminated, the reaction centers of PSII are reduced resulting in a fluorescence increment (González et al. 2008). Effective photosynthesis of the PSII or effective quantum yield (Φ_{PSII}) is evaluated in light conditions that approximately represent the photosynthesis capacity of the organism (Maxwell and Johnson 2000; Wertin et al. 2012).

The evaluation of fluorescence in chlorophyll of vascular plants has been broadly used to know the metabolic processes and stress tolerance of the photosynthesis apparatus (Krause and Winter 1996; Sánchez-Díaz et al. 2007; Cortina et al. 2010; Aragón-Gastélum et al. 2014). The effects of some factors that interfere in photosynthesis efficiency have been evaluated with chlorophyll fluorescence measurements in cyanobacteria, lichens that grow on tree trunks (Manrique et al. 1993; Manrique 2003; Komura et al. 2008) and in soil crusts (Belnap et al. 2004, Lan et al. 2012, Péli et al. 2011, Escolar et al. 2012). More photosynthesis efficiency has been found for some BSC (e.g. musses with respect to algae) (Lan et al. 2012).

Moisture activates BSC metabolism (Lange et al. 1998), the frequency and intensity of the dehydration and hydration cycles affect the capacity to restart metabolic activity and the response capacity to light, temperature or damage stress (Belnap et al. 2004).

In arid and semiarid zones without grazing BSC are mainly found away from vegetation (Maestre et al. 2006) where light intensity and low moisture are higher than under plant shade (Flores and Jurado 2003; Maestre and Quero 2008). BSC are organisms that live in extreme drought and high solar radiation (Büdel 2001).

Few studies document the photosynthesis activity of lichens that form BSC. A better understanding of soil lichen metabolism would help gain knowledge on the ecological implications of their presence in arid zones. Although all lichen species are adapted to their environment, climate and solar radiation may vary (Stocker et al. 2013) and BSC that make better use of high light intensity in arid zones would have better chances to remain in a potential climate change scenario with increasing solar radiation. We hypothesize that some lichen species in our study site could benefit with a climate change scenario with increased solar radiation.

METHODS

Lichens from BSC were collected in the Protected Natural Area (PNA) Llano La Soledad, in the Southern part of the Chihuahuan Desert (24° 49' N and 100° 41' W with 1900 m in elevation) in gypsum grassland; an underrepresented vegetation type in Mexican protected areas with endemic species of plants and animals (CONAFOR, 2002). Lichens from BSC were collected in open areas between plants. BSC were collected with about 10 mm of soil following Péli et al. (2011) and were kept dry for a month at room temperature before the experiments. Collected lichens included: *Endocarpon pusillum* (Hedwig), *Psora decipiens* (Hedwig) Hoffm., *Psora russellii* (Tuck.) A. Schneid., *Psora crenata* (Taylor) Reinke and *Clavascidium lacinulatum* (Ach.) M. Prieto. *E. pusillum* and *C. lacinulatum* have the highest importance values (42% and 26%) and *Psora* has the largest number of species in the region (Molina et al. 2013).

Half of the samples were kept dry and the other half moist by aspersion with distilled water 24 h before the onset of the experiment following Ding et al. (2013), excess water was removed. Samples were kept inside Petri dishes. Thirty minutes prior to analysis lichens were covered with

black cloth to keep them in darkness (Jensen, 2002). Fluorescence of chlorophyll was determined using saturating pulse method to find: i) maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m) that is equivalent to the energy that can be used by photosynthesis, ii) Effective quantum efficiency (Φ_{PSII}) that indicates the photo chemical efficiency of PSII under light, iii) the electron transport rate (ETR) that indicates if the photosynthesis apparatus is damaged. From the light response curves the Cardinal points of maximum ETR were calculated (ETR_{max}) as well as the associated saturated photosynthetic photon flux ($PPFD_{sat}$) which is reached at 0.9 ETR_{max} (Rascher et al. 2000).

Chlorophyll fluorescence emission data were collected with a miniaturized pulse amplitude modulated photosynthesis yield analyzer Mini-PAM H. Walz (Effertlich, Germany). Maximum quantum efficiency of photosystem II was determined by $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, where F_v = variable fluorescence in darkness, F_m = maximum fluorescence in the dark, and F_0 = minimum fluorescence in the dark (Maxwell and Johnson 2000; Aragón-Gastélum et al. 2014). Effective photosynthesis efficiency of PSII or the effective quantum yield was determined using $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_t)/F'_m$, where F_t is the chlorophyll fluorescence emitted by plants under stable state illumination (i.e., field light conditions) and F'_m is the maximum fluorescence emitted by chlorophyll when a saturation pulse of actinic light is overlapped on the environmental light levels (Genty et al., 1989; Aragón-Gastélum et al. 2014). Maximum quantum efficiency of PSII and Φ_{PSII} are expressed without units, as they are the result from two variables with the same units.

ETR is calculated by $ETR = \Phi_{PSII} \times PPFD \times 0.84 \times 0.5$ (Genty et al. 1989) where 0.5 is considered the equal distribution of absorbed photons in the two photo systems (Veste et al. 2001); PPFD is the photosynthetic photon flux registered by the sensor in the leaf clip and 0.84 is the estimated mean proportion of the incident light absorbed by the photo systems

(Ehleringer, 1981). The value used for plants (0.84) has been used for lichens as it is hard to determine the proportion of light absorbed by the photobiotic organism (Lan et al. 2012; Rascher et al. 2000). The active photosynthesis radiation that reaches the photobiotic organism may vary (Veste et al. 2001) by factors such as the density of the lichen cortex (Green et al. 2008).

For each lichen species three fast light response curves were made in different individuals, with three replicates per species. A light beam was placed in a thallus lobule assisted by the distance clip that provides a position at a 60° angle relative to the sample at a 5 mm distance. PPFD in the pulses was increased from 0.33 to 2,677.33 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. PPFD values between 1658 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 2108 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ are the light intensity found at noon in arid and semiarid zones (Raggio et al. 2014; Castellanos et al. 2006).

A repeated mean ANOVA was used to determine differences in Φ_{PSII} values between lichen species, with PPFD as the factor. BSC moisture was not used as a factor due to very low and zero values registered in dry lichens. Because the sphericity of the variance-covariance matrix was not met (Mauchly test, $P < 0.05$) the *Epsilon* correction index of Greenhouse-Geisser was used. Main effects were compared to contrast different lichen species. The factor levels and the confidence intervals were adjusted through the Bonferroni correction. Comparisons of ETR values between species was carried out determining the cardinal points of the light response curves per species. For this a regression with ETR ($n = 27$) and PPFD ($n = 9$) data was made to find the model. With the curve equation the coordinates of the inflexion point were determined (Granville, 1995) with coordinate X being the maximum PPFD ($\text{PPFD}_{\text{máx}}$), which was obtained with the derivation of the first equation for each species. X value was substituted in the equation to obtain Y which is ETR_{max} . PPFD_{sat} was calculated as $0.9 \cdot \text{ETR}_{\text{max}}$ (Rascher et al. 2000). The statistical analysis was carried out using SPSS 18.0 (SPSS, Chicago, Illinois, USA).

RESULTS

The highest value for photo chemical efficiency of the photosystem II (Φ_{PSII}) in the dry condition was <0.04 . This means similar low photosynthesis across species (d.f. = 32, $F = 2.157$, $P = 0.069$).

After hydration, photosystem II (PSII) was recovered; the activation was inferred by the increase in Φ_{PSII} values. Φ_{PSII} values differed between species (d.f. = 32, $F = 3.23$, $P = 0.027$) (Fig 1). *Psora crenata* and *P. decipiens* had the lowest Φ_{PSII} values after a time in the dark and the lowest PPFD (ca. 0.70). These values imply photosynthesis.

Endocarpon pusillum had Φ_{PSII} values of 0.56 and was similar to *P. russellii* ($P = 0.85$) and *Clavascidium lacinulatum*. ($P = 0.94$) but different from *P. crenata* ($P = 0.013$) and *P. decipiens* ($P = 0.03$).

After the second light intensity (PPFD = $131.7 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) Φ_{PSII} values for *Psora decipiens*, *P. russellii*, *P. crenata* and *Clavascidium lacinulatum* were similar. Photosynthesis efficiency (Φ_{PSII}) of *E. pusillum* was lower than for the rest of the lichens ($P = 0.034$) from PPFD of $268 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to the maximum light intensity tested ($2,677.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

For the dry condition all values of ETR were very low (0-7.88), implying no photosynthesis activity. No statistical comparisons were made. When lichens were rehydrated, ETR values differed between species (d.f. = 32, $F = 3.297$, $P = 0.049$) and were higher at higher PPFD. For the five lichen species, electron transport continued from PSII even at photosynthesis energy of $2,677 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2a). In the lowest PPFD ($0.3 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) after a dark period, no ETR values

were recorded, implying closure of the reaction centers. In general in hydrated lichens when PPFD values were higher, Φ_{PSII} values were lower and ETR higher.

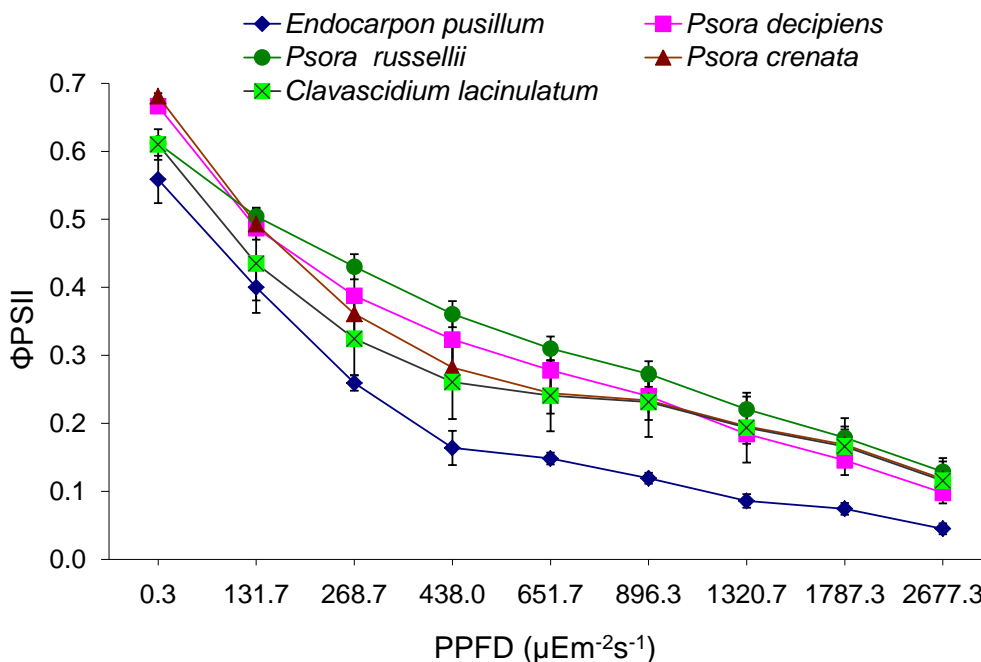


Fig. 1 Maximum quantum yield (F_v / F_m) in wet condition are observed in the graph, compared to photosynthetic photon flux density (PPFD, $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) of five lichen-forming CBS. Shows the mean and SE, $n = 3$.

Results of the regression analysis where ETR_{max} and PPFD_{sat} were calculated are shown in Table 1. The best model resulted from a quadratic function of $Y = ax^2 + bX + c$ for all lichens (Fig. 2b – f): *E. pusillum* ($r^2 = 0.78$), *P. decipiens* ($r^2 = 0.90$), *P. russellii* ($r^2 = 0.92$), *P. crenata* ($r^2 = 0.88$) and *C. lacinulatum* ($r^2 = 0.68$).

Lichen	ETR _{max}	PPFD _{max}	PPFD _{sat}
<i>E. pusillum</i>	57.20	1889	1699.83
<i>P. decipiens</i>	119.07	1987	1788.68
<i>P. russellii</i>	147.69	2196	1976.20
<i>P. crenata</i>	134.78	2343	2108.71
<i>Clavascidium lacinulatum</i>	132.43	2316	2084.85

Table 1 Cardinal points: Maximum apparent electron transport rate, maximum and saturating photosynthetically active radiation (ETR_{máx}, PPFD_{máx} y PPFD_{sat}) from the five BSC lichens.

PPFD_{sat} for the studied lichens ranged from 1699 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to 2108 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, such intensities are found in nature between noon and 16 h in arid ecosystems (Raggio et al. 2014; Castellanos et al. 2006; Pimienta et al. 2004). The saturation point for *Endocarpon pusillum* was lower at 1699.83 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, followed by *P. decipiens* with 1788.68 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and *P. russellii*, *P. crenata* and *C. lacinulatum* in values of PPFD > 2000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Table 1).

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

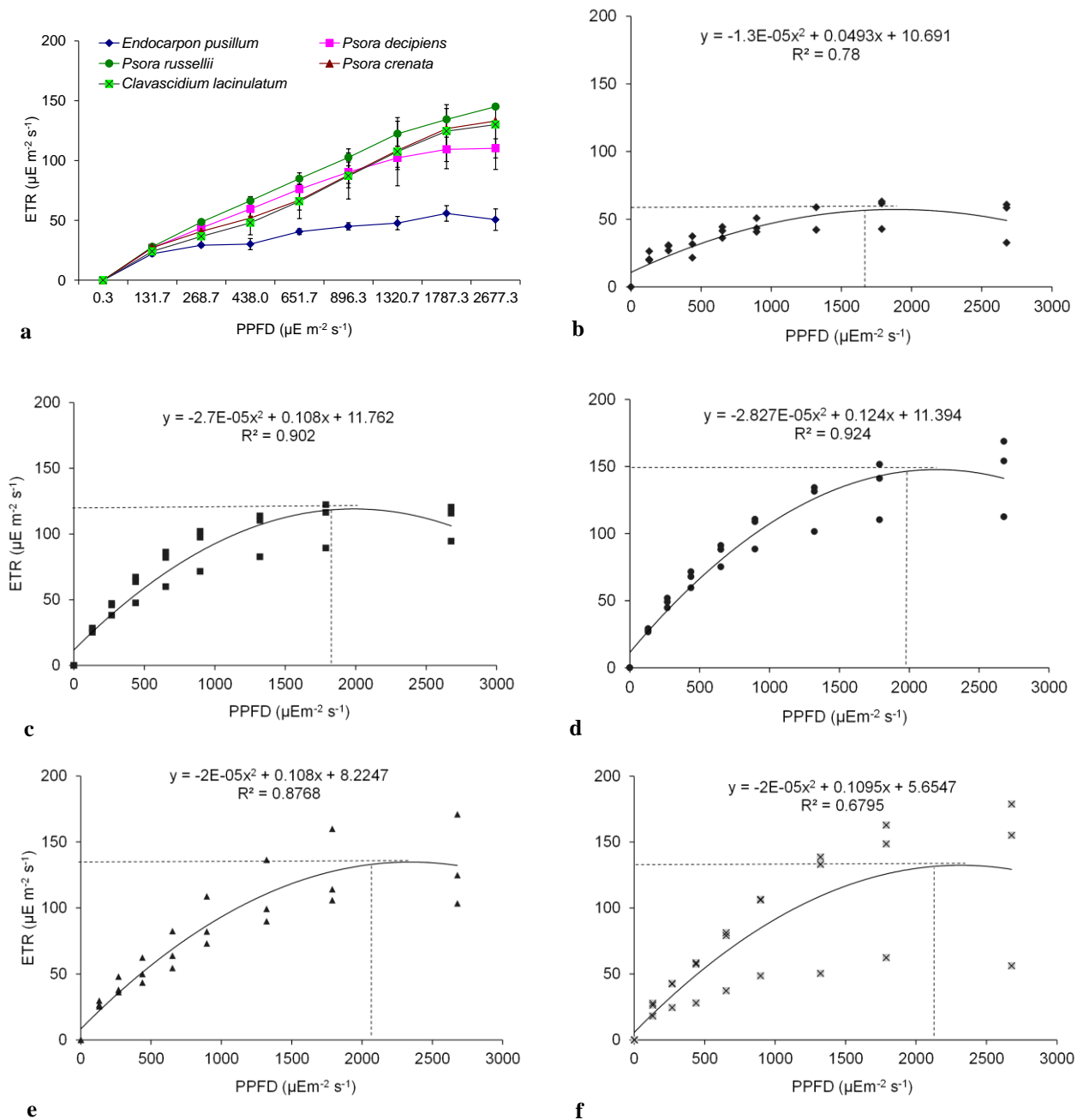


Fig. 2 Electron transport rate in the photosynthetic apparatus (ETR) of five CBS-forming lichens in wet conditions. PPFD ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mean and SE, $n = 3$. ETR_{max} and PPFD_{sat} for each lichen species (b, *Endocarpon pusillum*; c, *Psora decipiens*; d, *Psora russellii*; e, *Psora crenata*; f, *Clavascidium lacinulatum*), R^2 = regression coefficient, $n = 27$.

DISCUSSION

The aim of this research was to determine if some of the lichen species studied in the region are better suited to carry out photosynthesis with increased light intensity. To make a comparison between them, the cardinal points gained from the light response curves were calculated and the physiological plasticity of the organisms could be analyzed (Rascher et al. 2000). Making these light response curves under homogenous moisture and temperature it is possible to compare responses between species as was the case in our study.

The fluorescence values found for lichens in our study for dry lichens have been found elsewhere (Calatayud et al. 1997; Veerman et al. 2007). In BSC made up of moss or algae no fluorescence was found in dry conditions (Komura et al. 2008; Lan et al. 2012) and the photosynthesis apparatus is considered to be dormant (Lange et al. 1998). In our study, for dry lichens no photosynthesis was detected with variations in illumination, which is in agreement with findings for *Microcoleus* by Ohad et al. (2010), and is the result of lack of connection of the light harvesting complexes of PSII (Veerman 2007; Lan et al. 2012). It has been suggested that desiccation of BSC could provide protection against other stress agents such as temperature (Lan 2014). However, in photosynthetic organisms that are intolerant to drought ETR has been shown to be reduced irreversibly after drying (Calatayud et al. 1997).

PSII function was recovered in the studied lichens after wetting. *P. crenata* and *P. decipiens* had Φ_{PSII} values in dark conditions that are similar to those found by Péli et al. (2011) for lichens with green algae. In higher plants the optimum Φ_{PSII} is around (Björkman y Demmig, 1987). For lichens the Φ_{PSII} values in darkness (equivalent to F_v/F_m) vary according to the photobiont, for those with algae, values range between 0.76 and 0.63 and for those with cyanobacteria between

0.61 and 0.41 (Demmig-Adams et al. 1990; Calatayud et al. 1997; Jensen, 2002; Péli et al. 2011). In our study photosynthesis activity for the five lichens (all with algae) in moist environments, ranged between 0.56 and 0.68 and an PPFD of $0.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ which is equivalent to dark conditions. This activity declined with higher PPFD values. In wet conditions ETR values continued when increasing PPFD, in agreement with findings for other lichen, green algae and cyanobacteria species: Activity for photo system II *Nostoc* (Cyanobacteria) was not completely inhibited even at $1,500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD (Harel et al. 2004). At optimum temperature conditions lichens were not photo inhibited at $2,000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Lange et al. 1998). In the field BSC lichen *Fulgensia fulgens*, had the highest ETR ($\approx 25 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) with an PPFD higher than $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Veste et al. 2001), these ETR values are lower than those registered for the species in our study ($30 - 36 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in a similar illumination.

In spite of an increase on PPFD no irreversible damage to the reaction centers was found, as this would have caused ETR values of 0 (Manrique et al. 1993, Manrique 2003) like the results found for reaction centers of the PSII that are completely closed (Lan et al. 2012). When the photosynthesis apparatus is irreversibly damaged, the energy transfer in the linear chane of electrone transport is interrupted because the oxidation of the primary quinone acceptor (Q_A) is stopped (González et al. 2008). In our study no permanent damage to the photosynthesis apparatus was found for lichens in wet conditions (Fig. 2a) even at PPFD of $2,677 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ because the electron transport change was not interrupted. Values at which the photosynthesis apparatus was saturated by energy (PPFD_{sat}), as found by the depression in photosynthesis depression, are similar to those found in studies for other BSC (Lan et al. 2012).

The reason for which *E. pusillum* in wet conditions had the lowest ETR_{max} values can be diverse. Some causes in the reduction of fluorescence yield include a reduced nitrogen assimilation

which affects the electron sink (Figueroa et al. 2003), production of photosynthetic pigments in response to radiation stress (Belnap et al. 2004; Komura et al. 2008), by the energy dissipation mechanism and non-photosynthetic photo-protectors related with PSII (Figueroa et al. 2003; Veerman et al. 2007; González et al. 2008) or a more efficient recombination of non-radiative charges in the reaction center of the PSII (Ohad et al. 2010). Without these strategies and some yet unknown tolerance to high light and drought conditions might not be possible for BSC lichens. Mechanisms of physiological protection are dependent on the species adapted to its environment to drought (Péli et al. 2011) as well as the evolutionary history of the protective mechanisms to high density photon flux as has been observed in Cyanobacteria (Muramatsu and Hihara 2012).

The study area is a valley, however, it is possible that *E. pusillum* has a strategy suited for a microsite in water run-on areas as has been the case for cyanobacteria *Gloeocapsa sanguinea* in Tropical French Guyana with the lowest Φ_{PSII} values in a high range of PPFD with respect to other communities (Rascher et al. 2003). It is also possible that *E. pusillum* may be compensating having lower ETR_{max} and $PPFD_{sat}$ values with the time it remains active. In a semiarid zone in Southern Spain, *P. decipiens* showed the highest net photosynthesis value (FN) at an PPFD value of $1658 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (that corresponds to noon) but had a lower FN value than lichens *Squamarina cartilaginea* and *Diplochistes dicapsis*, that reached the highest FN and PPFD values ($476 \mu E m^{-2} s^{-1}$ and $1164 \mu E m^{-2} s^{-1}$), *P. decipiens* had the longest photosynthesis activity time in that region (Raggio et al. 2014).

Another potential cause for the difference in photosynthesis efficiency of the studied lichens may be related to differences in their photobiont. All the lichen species in our study have green algae as photobiont; however, *E. pusillum* photobiont is an algae of the genus *Sticococcus* and *Psora*

species have algae of the genus *Myrmecia* which could have a different mechanism of physiological protection to high light intensities.

This research broadens our understanding of ecophysiology of BSC lichens in the Chihuahuan Desert. We found for lichens *Endocarpon pusillum*, *Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata* and *Clavascidium lacinulatum* photosynthesis activity to stop under drought without damage to the photosynthesis apparatus and in spite of the increase in PPFD no irreversible photoinhibition was present. Our hypothesis was confirmed when observing that *E. pusillum* is less efficient to capture photosynthetically active energy in wet conditions than the other four species studied. Our results imply that *Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata* and *Clavascidium lacinulatum* would have more chances of surviving than *E. pusillum* under high solar radiation in a climate change scenario.

Aknowledgements: C. González Salvatierra provided support for lab analyses. Funding was provided by PAICYT- UANL (CT306-10). The author acknowledge CONACYT the grant for her PhD thesis.

CITED LITERATURE

- Allen CD (2005) Micrometeorology of a Smooth and Rugose Biological Soil Crust Near Coon Bluff, Arizona. *J Ariz-Nev Acad Sci* 38:21-28. doi 10.2181/1533-6085(2005)038[0021:MOASAR]2.0.CO;2.
- Aragón-Gastélum JL, Flores J, Yáñez-Espinosa L, Badano E, Ramírez-Tobías HM, Rodas-Ortiz JP, González-Salvatierra C. (2014). Induced climate change impairs photosynthetic

- performance in *Echinocactus platyacanthus*, an especially protected Mexican cactus species. *Flora*, In press. doi: 10.1016/j.flora.2014.06.002
- Belnap J (2006) The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes* 20:3159-3178. doi 10.1002/hyp.6325.
- Belnap J (2003) Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts. In: Belnap J, Lange OL (eds) *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*: 241-261. Springer-Verlag, Berlin.
- Belnap J, Harper K, Warren S (1993) Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. *Arid Land Res Manage* 8:1-8. doi 10.1080/15324989309381373.
- Belnap J, Phillips SJ, Miller Me (2004) Response of desert biological soil crust to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* 141:306-316. doi 10.1007/s00442-003-1438-6.
- Belnap J, Lange OL (eds) (2003) *Biological soil crusts: Structure, function, and management*. Springer-Verlag, Berlin.
- Bilger W, Schreiber U, Bock M (1995) Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* 102:425-432. doi 10.1007/BF00341354.
- Büdel B (2001) Synopsis: Comparative biogeography of soil-crust biota. In: Belnap J, Lange OL (eds) *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*: 141-152. Springer-Verlag, Berlin.
- Björkman O, Demmig B (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170:489-504. doi 10.1007/BF00402983.
- Calatayud A, Deltoro V, Barreno E, Valle-Tascon S (1997) Changes in vivo chlorophyll fluorescence quenching in thalli as a function of water content and suggestion of

- zeaxanthin-associated photoprotection. *Physiol Plant* 101:93-102. doi 10.1111/j.1399-3054.1997.tb01824.x.
- Castellanos G, Castellanos E, Blando JL (2006) Determinación de la productividad del matorral micrófilo en Pasaje, municipio de Cuencame, Durango. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 5:35-40.
- CONAFOR (2002) Localización de terrenos forestales y preferentemente forestales: Datos originales de uso de suelo serie III utilizados para el año 2002. http://148.223.105.188:2222/gif/snif_portal/index.php?option=com_content&task=view&id=11&Itemid=6 (accedido marzo 12, 2010).
- Cortina J, Martín N, Maestre FT, Bautista B (2010) Disturbance of the biological soil crusts and performance of *Stipa tenacissima* in a semi-arid Mediterranean steppe. *Plant Soil* 334:311-322. doi 10.1007/s11104-010-0384-4.
- Demmig-Adams B, Adams III WW (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43:599-626. doi 10.1146/annurev.pp.43.060192.003123.
- Demmig-Adams B, Maguas C, Adams WW, Meyer A, Kilian E, Lange OL (1990) Effect of high light on the efficiency of photochemical energy conversion in a variety of lichen species with green and blue-green phycobionts. *Planta* 180:400-409. doi 10.1007/BF00198792.
- Ding LP, Zhou QM, Wei JC (2013) Estimation of *Endocarpon pusillum* Hedwig carbon budget in the Tengger Desert based on its photosynthetic rate. *Sci China Life Sci* 56:848-855. doi 10.1007/s11427-013-4526-9.
- Escolar C, Martínez I, Bowker MA, Maestre FT (2012) Warming reduce the growth and diversity of biological soil crust in a semi-arid environment: implications for ecosystem structure and functioning. *Philos Trans R Soc Lnd A* 367:3087-3099. doi 10.1098/rstb.2011.0344.
- Figueroa FI, Conde-Álvarez R, Gómez I (2003) Relations between electron transport rates

- determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence and oxygen evolution in macroalgae under different light conditions. *Photosynth Res* 75:259-275. doi 10.1023/A:1023936313544.
- Flores J, Jurado E (2003) Are nurse-protect interactions more common among plants from arid environments? *J Veg Sci* 14:911-916. doi 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02225.x.
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta* 990:87–92. doi 10.1016/S0304-4165(89)80016-9.
- Granville WA (1995) *Cálculo diferencial e integral*. Ed. Limusa. México, DF.
- Green TGA, Nash III TH, Lange OL (2008) *Physiological ecology of carbon dioxide exchange*. In: Nash III TH (ed.) *Lichen biology*: 152-181, Cambridge University Press, New York.
- González MS, Perales VH, Salcedo AM (2008) La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *REB* 27:119-129.
- Harel Y, Ohad I, Kaplan A (2004) Activation of Photosynthesis and Resistance to Photoinhibition in Cyanobacteria within Biological Desert Crust. *Plant Physiol* 136:3070-3079. doi 10.1104/pp.104.047712.
- IPCC (2007) *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Core Writing Team*. In: Pachauri RK, Reisinger A (eds.) *IPCC*: 104. Geneva, Switzerland.
- Jensen M (2002) *Measurement of Chlorophyll Fluorescence in Lichens*. In: Kranner I, Beckett R, Varma A (eds) *Protocols in lichenology: culturing, biochemistry, ecophysiology and use in biomonitoring*: 145-151. Oxford University Press, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Komura M, Iwasaki I, Itoh S (2008) Drought-induced ultra-fast fluorescence quenching in photosystem II in lichens revealed by picosecond time-resolved fluorescence

- spectrophotometry. In: Allen JF, Gantt E, Golbeck JH, Osmond B (eds) Photosynthesis, energy from the Sun: 14th International Congress on Photosynthesis: 1023-1026. Springer.
- Krause GH, Winter K (1996) Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps: a chlorophyll fluorescence study. *Bot Acta* 109:456-462. doi 10.1111/j.1438-8677.1996.tb00598.x
- Lan SB, WU L, Zhang D, HU C, LIU Y (2010) Effects of drought and salt stresses on man-made cyanobacterial crusts. *Eur J Soil Biol* 46:381-386. doi 10.1016/j.ejsobi.2010.08.002.
- Lan S, Wu L, Zhang D, Hu C (2012) Composition of photosynthetic organisms and diurnal changes of photosynthetic efficiency in algae and moss crusts. *Plant Soil* 351:325-336. doi 10.1007/s11104-011-0966-9.
- Lan S, Wu L, Zhang D, Hu C. (2014). Desiccation provides photosynthetic protection for crust cyanobacteria *Microcoleus vaginatus* from high temperature. *Physiol Plantarum*. In press. doi: 10.1111/ppl.12176
- Lange OL, Belnap J, Reichenberger H (1998) Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utha, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Funct Ecol* 12:195-202. doi 10.1046/j.1365-2435.1998.00192.x.
- Maestre FT, Martín N, Díez B, López-Poma R, Santos F, Luque I, Cortina J (2006) Watering frequency, fertilization, and slurry-inoculation promote recovery of biological soil crust function in degraded soils. *Microb Ecol* 52:365-377. doi 10.1007/s00248-006-9017-0.
- Maestre FT, Quero JL (2008) Análisis espacial mediante índices de distancia (SADIE). In: Maestre FT, Escudero A, Bonet A (eds) Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones: 129-182. Universidad Rey Juan Carlos, Madrid, España.

- Manrique RE, Balaguer L, Barnes J, Davison AW (1993) Photoinhibition Studies in Lichens Using Chlorophyll Fluorescence Analysis. *Bryologist* 96:443-449. doi 10.2307/3243876.
- Manrique RE (2003) Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas* 7:1-7.
- Muramatsu M, Hihara Y (2012) Acclimation to high-light conditions in cyanobacteria: from gene expression to physiological responses. *J Plant Res* 125:11-39. doi 10.1007/s10265-011-0454-6.
- Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J Exp Bot* 51:659-668. doi 10.1093/jexbot/51.345.659.
- Molina GVM, Pando-Moreno M, Jurado E, Cantu SI, Alanís RE (2013) Costras biológicas del suelo en pastizales gipsófilos del noreste de México. *Cienc UANL* 16(63):89-97.
- Ohad I, Raanan H, Keren N, Tchernov D, Kaplan A (2010) Light-induced changes within photosystem II protects *Microcoleus* sp. in biological desert sand crusts against excess light. *PLoS One* 5(6):e11000. doi 10.1371/journal.pone.0011000.
- Osmond CB, Anderson JM, Ball MC, Egerton JJG (1999) Compromising efficiency: the molecular ecology of light resource utilization in terrestrial plants. In: Press MC, Scholes JD, Barker MG (eds) *Advances in physiological plant ecology*: 1-24. Blackwell Science, Oxford.
- Péli ER, Lei N, Pócs T, Laufer Z, Porembski S, Tuba Z (2011) Ecophysiological responses of desiccation tolerant cryptobiotic crusts. *Cent Eur J Biol* 6:838-849. doi 10.2478/s11535-011-0049-1.
- Pimienta E, Mena S, Robles C, Pimienta E (2004) Relaciones entre carbohidratos de reserva, azúcares reductores, crecimiento y fenología del pitayo de Querétaro [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum]. *Rev. Fitotec. Mex.* 27:101-106.
- Raggio J, Pintado A, Vivas M, Sancho LG, Büdel B, Colesie C, Weber B, Schroeter B, Lázaro R,

- Green TGA (2014) Continuous chlorophyll fluorescence, gas exchange and microclimate monitoring in a natural soil crust habitat in Tabernas badlands, Almería, Spain: progressing towards a model to understand productivity. *Biodivers Conserv* 23:1809-1826. doi 10.1007/s10531-014-0692-8.
- Rascher U, Liebig M, Lüttge U (2000) Evaluation of instant light- response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in field. *Plant, Cell Environ* 23:1397-1405. doi 10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x.
- Rascher U, Lakatos MM, Büdel B, Lüttge U (2003) Photosynthetic field capacity of cyanobacteria of a tropical inselberg of Guiana Highlands. *European J Physiol* 38:247-256. doi 10.1080/0967026031000121679.
- Reddy GSR, Garcia-Pichel F (2006) The community and phylogenetic diversity of biological soil crusts in the Colorado Plateau studied by molecular fingerprinting and intensive cultivation. *Microb Ecol* 52:345-357. doi 10.1007/s00248-006-9011-6.
- Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Alexander LV, Allen SK, Bindoff NL, Bréon FM, Church JA, Cubasch U, Emori S, Forster P, Friedlingstein P, Gillett N, Gregory JM, Hartmann DL, Jansen E, Kirtman B, Knutti R, Krishna Kumar K, Lemke P, Marotzke J, Masson-Delmotte V, Meehl GA, Mokhov II, Piao S, Ramaswamy V, Randall D, Rhein M, Rojas M, Sabine C, Shindell D, Talley LD, Vaughan DG, Xie SP (2013) Technical Summary. In: Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds.) *Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change: 33-115*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Sánchez-Díaz M, Tapia C, Antolín MC (2007) Drought induced oxidative stress in Canarian laurel forest tree species growing under controlled conditions. *Tree Physiol* 27:1415-

1422. doi 10.1093/treephys/27.10.1415.

Solarte ME, Moreno L, Melgarejo MI (2010) Fotosíntesis y pigmentos vegetales. In: Melgarejo ML (ed.) Experimentos en fisiología vegetal: 107-122. Universidad Nacional de Colombia.

Takahashi S, Murata N (2008) How do environmental stresses accelerate photoinhibition? Trends Plant Sci 13:178-182. doi 10.1016/j.tplants.2008.01.005.

Tsiropoula G (2003) Signatures of solar activity in meteorological parameters. J Atmos Terr Phys 65:469– 482. doi 10.1016/S1364-6826(02)00295-X

Veerman J, Vasil'ev S, Paton GD, Ramanauskas J, Bruce D (2007) Photoprotection in the Lichen *Parmelia sulcata*: The origins of desiccation induced fluorescence quenching. Plant Physiol 145:997-1005. doi 10.1104/pp.107.106872.

Veste M, Littmann T, Friedrich H, Beckle SW (2001) Microclimatic boundary conditions for activity of soil lichen crust in sand dunes of the north-western Negev desert, Israel. Flora 196:465-474.

Wertin TM, Phillips SL, Reed SC, Belnap J (2012) Elevated CO₂ did not mitigate the effect of a short-term drought on biological soil crusts. Biol Ferti Soils 48:797-805. doi 10.1007/s00374-012-0673-6.

CAPÍTULO IV

Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe

Dinorah O. Mendoza-Aguilar¹ Jordi Cortina² Marisela Pando-Moreno^{1*}

¹School of Forestry Sciences, Universidad Autonoma de Nuevo Leon, México

²Department of Ecology, University of Alicante, Spain

*Corresponding author:

mpando55@hotmail.com

Telephone: +52 821 212 4895 ext. 125

Fax: +52 821 212 4895 ext.251

Plant and Soil (2014) 375:267–274

DOI 10.1007/s11104-013-1958-8

Accepted: 21 October 2013 /Published online: 10 November 2013

ISSN: 0032-079X (Print) 1573-5036 (Online)

ABSTRACT

Background and aims

In Mediterranean steppes, *Stipa tenacissima* tussocks facilitate the establishment of vascular plants. We hypothesized that this effect may partially reflect the indirect interaction between *Stipa tenacissima*, biological soil crusts (BSC), and seeds.

Methods

We explored the relationship between BSC composition and soil surface conditions (surface roughness and hydrophobicity by using the water drop penetration time test), and seed germination and seedling rooting in a *S. tenacissima* steppe in southeastern Spain. We explored the causal factors of seed germination at two spatial scales and used SADIE index to represent the soil surface heterogeneity.

Results

Microsites strongly differed in BSC composition and soil surface conditions. Germination of two key species, *Pistacia lentiscus* and *Brachypodium retusum*, was not affected by BSC type. In contrast, rooting was lower on soil from open areas covered by BSC than on soil from open areas dominated by bare soil and soil collected under the tussocks. The effect was similar in both species. Lichens were probably responsible for the decrease in rooting.

Conclusions

Our results suggest that lichen cover and the cover of bare soil and mosses may hamper and facilitate rooting, respectively. By affecting seedling rooting, BSC may contribute to the facilitative effect of *Stipa tenacissima*.

Keywords: *Biocrust; spatial scale; soil roughness; soil hydrophobicity; facilitation.*

INTRODUCTION

Biological soil crusts (BSC) cover open spaces between vascular plants in arid and semiarid regions throughout the world. BSC are integrated by associations of cyanobacteria, mosses, lichens and green algae widely distributed in the surface soil layer (Belnap and Gillette 1998; Briggs and Morgan 2011). BSC may control soil erosion (Belnap 2001; Zhang et al. 2010), increase soil fertility through nitrogen and carbon fixation (Belnap 1994; Belnap 2002), and help retaining plant available nutrients (Kimball and Belnap 2001; Belnap et al. 2004; Delgado-Baquerizo et al. 2013). Likewise, abundance and type of BSC affect water infiltration rate and other soil functions, even at small spatial scales (Maestre et al. 2005).

The effect of BSC upon seed germination can be positive, negative or neutral (Zaady et al. 1997; Boeken et al. 1998; Prasse and Bornkamm 2000; Rivera-Aguilar et al. 2005; Deines et al. 2007; Escudero et al. 2007; Godínez-Alvarez et al. 2011). BSC may affect seed performance and influence the dynamics of vascular plants by hampering seed transport and modifying seed microenvironment. BSC tortuosity or roughness may also influence water infiltration, runoff, and other ecosystem functions affecting seed performance (Belnap 2001). In addition, hydrophobicity associated with some BSC types affects water redistribution and rainwater infiltration (Maestre and Cortina 2002), and may also affect seed germination and seedling establishment (Prasse and Bornkamm 2000). BSC effects on the early stages of plant life cycle may also be related to plant morpho-functional traits (Prasse and Bornkamm 2000; Quintana-Ascencio and Menges 2000; Su et al. 2009), and seed morphology (Briggs and Morgan 2011). However, to our knowledge, studies assessing the interactive effects of BSC traits and seed morphology on seed germination and seedling establishment are lacking.

In semiarid steppes of southeastern Spain, vascular plant germination and establishment on open spaces may be lower than in the vicinity of the dominant *Stipa tenacissima* L. tussocks (Maestre et al. 2001, Barberá et al. 2006). We think that coupled with *S. tenacissima* facilitation, the microenvironment created by biological crusts under *S. tenacissima* tussocks promotes germination and root penetration, whereas open areas dominated by bare soil may have the opposite effect. Likewise, BSC hydrophobicity and soil surface roughness may hamper and promote seed germination, respectively, by affecting moisture availability. We investigated the effects of different biological and physical crusts on seed germination and early rooting of two

key vascular plant species of *S. tenacissima* steppes in southeastern Spain. We explored the causal factors at two spatial scales. At a larger scale, we tested the hypothesis that composition and cover of BSC in different locations within *S. tenacissima* steppes influence germination rate and root penetration. At a lower scale, our hypothesis is that physical properties as hydrophobicity and soil surface roughness associated to particular BSC morphotypes influence germination and early rooting.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The study was performed in a *S. tenacissima* steppe in Aigües (Alicante, southeastern Spain; 460 m asl; 38°31' N, 0°21' W). The climate is semiarid, with 388 mm mean annual rainfall and mean temperature of 16°C (Maestre and Cortina 2002). The soil is alkaline Lithic calciorthid and the soil texture is silty-clay (Maestre and Cortina 2002). The soil surface, when exposed, is highly prone to form structural crusts that can scarcely retain seeds, sediments, water or litter (See Belnap 2001). Vegetation cover is dominated by the perennial grass *S. tenacissima* and *Rosmarinus officinalis* L., with patches of *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. and other, mostly nanophanerophyte species.

Experimental approach

Biological crusts under vascular plants and in open spaces differ in their composition (Maestre and Cortina 2002; Maestre et al. 2007). Based on this, we performed a stratified sampling at the first level of heterogeneity. We sampled three microenvironments: areas underneath *S. tenacissima* tussocks (TC), and open areas where BSC or bare soil dominated (OC and OU, respectively). Samples were collected within a 50 m x 50 m experimental plot.

We collected twenty samples per microenvironment in late October 2007. Before sampling, we sprayed the soil surface with distilled water to avoid crust breaking, and a sample of the topsoil layer (8.4 cm diameter, 1 cm depth) was collected with a Petri dish so that the soil surface remained almost unaltered (Appendix I). Samples were divided into two groups of ten Petri

dishes, and each group was then sown with either *B. retusum* or *P. lentiscus* seeds. However, to characterize BSC microsites in the Petri dishes, 63 samples were employed.

BSC and soil measurements

Soil surface in the Petri dishes was characterized according to their components of BSC (lichens, mosses and cyanobacteria) and bare soil, at the same points where surface roughness was measured (see below).

The lichen community was dominated by *Psora crenata* in OC and OU microenvironments (15% and 1% surface cover, respectively), and *Squamarina* sp. in TC microenvironments (7% surface cover). *Psora crenata* forms small squamules that may be disperse to imbricate. *Squamarina* sp. forms a squamulose to sub-folious thallus. *Fulgensia* sp. covered 6% of the area in OC microenvironments, and less than 2% of the area in OU and TC microenvironments. Their thallus is squamulose.

Mosses and cyanobacteria were not determined in this study. Most abundant mosses in *S. tenacissima* steppes in southeastern Spain are small and sparse. They include *Dydimodon acutus* and *Weissia* sp. Other less abundant mosses are *Gymnostomum lusieri*, *Aloina rigida* and *Crossidium* sp. (Vicent Calatayud, Fundación CEAM, pers. comm.). Cyanobacteria in these steppes develop into thin films covering the soil surface. Species common in the cyanobacteria community include *Microcoleus steentrupii*, *Leptolyngbya boryanum*, *L. foveolarum*, *Oscillatoria* sp., *Phormidium* sp., and *Chroococciopsis* sp. (Maestre et al. 2006).

Soil surface roughness was estimated by measuring relative soil surface height with a pin profilometer at 45 points distributed evenly in a 1 x 1 cm grid throughout the Petri dishes. We considered depth heterogeneity as a measure of topsoil roughness and it was represented by using spatial aggregation index. The aggregation index I_a , measures the relative distances to regularity, where I_a quantifies the general spatial pattern of the analyzed variable indicating whether the sample is randomly distributed (I_a close to unity), aggregated ($I_a > 1$) or regularly distributed ($I_a < 1$) (Perry 1998). We used the Spatial Analysis by Distance Indices (SADIE) methodology to calculate I_a index with the software described by Perry et al. (1999). Hence, I_a

represents the soil surface heterogeneity for each experimental unit (each microenvironment and Petri dish).

The water drop penetration time test (WDPTT) was used to assess water repellency or hydrophobicity. WDPTT allows making categories as hydrophilic or wettable soil (Letey et al. 2000; Jaramillo-Jaramillo 2006; Bachmann et al. 2007). The test consists of applying a distilled water drop on the soil surface and recording the time (in seconds) required for water to infiltrate. The test was carried out on 24 regularly distributed points over the soil surface in each Petri dish, and the 24 measurements were later averaged. The breakthrough time of water drop was reported into two groups: from the immediate penetration of the water drop to 20 seconds, the soil was considered wettable; above 20 seconds, the soil was considered hydrophobic (King 1981; Doerr et al. 2000). Despite its limitations, including the use of distilled water and flat surfaces, the WDPT test has been widely used to evaluate soil hydrophobicity (Jaramillo-Jaramillo 2006, Bachmann et al. 2007).

Seed germination and rooting

We seeded *Brachypodium retusum* and *Pistacia lentiscus* on the Petri dishes. These species were selected since they are native key species, which have been considered for the restoration of arid areas in southeastern Spain (Vilagrosa et al. 2003; Cortina et al. 2004; De Baets et al. 2007). Seeds came from Intersemillas, Inc. and the Forest Seed Bank of the Regional Government of Valencia, respectively. Each experimental unit was randomly placed on trays in a growth chamber and was replicated ten times: 3 microsites, 2 seeded species, 10 replicates (60 Petri dishes in total). We sowed 45 seeds per experimental unit on each point of the grid where roughness was measured. The dishes were placed in a germination chamber with 12 hours of photosynthetic active radiation of $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and temperature of 20°C . Every other day, we watered the trays to keep gravimetric moisture content between 10% and 30%. Biological crusts may function at very low soil moisture availability (Delgado-Baquerizo et al. 2013). Seeds were considered as germinated once radicle elongation was detected. For rooting evaluation, we let the samples dry for a week and recorded the number of seedlings whose roots penetrated the soil surface and did not fall on the floor after turning the Petri dish upside down (Appendix I).

Statistical analyses

Data were analyzed at two spatial scales. At the larger scale, we conducted univariate ANOVA to evaluate the effect of microsite (fixed factor with three levels: TC, OC and OU) on BSC cover, hydrophobicity and soil surface roughness. We used bivariate ANOVA and Tukey-HSD post-hoc tests to determine the effect of species and microsite (fixed factors with 2 and 3 levels, respectively) on germination, rooting and the ratio rooting:germination. Percentage germination was transformed to $\arcsin(\text{germination}/100)^{0.5}$ to comply with assumptions of normality and homoscedasticity.

At a medium scale, we used nonmetric multidimensional scaling analysis (NMDS) to ordinate Petri dishes in terms of their soil surface cover. This method is well suited to non-normal data, arbitrary, discontinuous or questionable scales (McCune and Grace 2002). The NMDS analyses were performed with R version 2.13.0 (<http://www.r-project.org>) using isoMDS MASS package (Oksanen et al. 2011), and Bray-Curtis similarity index as distance measure (`set.seed(0)`). Then, we used Pearson correlation analyses to examine the relationship between NMDS axes 1 and 2 with soil properties (hydrophobicity, roughness and BSC). Seed germination, rooting and the ratio rooting:germination were analyzed separately for each species (*B. retusum* and *P. lentiscus*), using stepwise linear regression analyses to identify which components of the BSC, represented by NMDS axes and soil surface features, explained the larger amount of variability of the response variables. All statistical analyses but NMDS and I_a were performed using software SPSS 18.0 for Windows (SPSS Inc. Chicago, IL, USA).

RESULTS

Soil surface cover and physical properties

BSC cover was highly dependent on microsite (Table 1). Open areas with BSC (OC microsites) had higher cyanobacteria and lichen cover, and lower moss cover than OU and TC microsites. Bare soil was higher in OU microsites and lower in OC microsites. Cyanobacteria and lichen cover in TC and OU microsites were not significantly different. Gravel cover was low and similar in all microsites. OU microsites showed lower hydrophobicity and higher I_a index (i.e., relative

height of the soil surface showed an aggregated pattern rather than a random or regular distribution). OC and TC areas did not differ in roughness or hydrophobicity.

Table 1 Cover and physical properties of the three microsites studied (OC, open areas with BSC; OU, open areas mainly bare soil dominated; TC, crusted areas underneath *Stipa tenacissima* tussocks). Means (\pm SE) of $n=20$ experimental units and results of a one-way ANOVA are shown. Different letters correspond to significant differences (Tukey-HSD test, $p \leq 0.05$).

Soil surface features	Microsites			$F_{2,60}$	P
	OC	OU	TC		
Cyanobacteria	32.8 \pm 3.1 ^a	10.2 \pm 2.1 ^b	11.0 \pm 2.0 ^b	26.9	<0.001
Mosses	11.4 \pm 2.3 ^a	24.9 \pm 3.0 ^b	35.4 \pm 3.7 ^c	15.0	<0.001
Lichens	25.0 \pm 4.2 ^a	1.1 \pm 0.6 ^b	8.5 \pm 2.9 ^b	16.1	<0.001
Bare soil	28.1 \pm 2.8 ^a	62.4 \pm 3.3 ^b	43.9 \pm 3.6 ^c	25.5	<0.001
Gravels	2.2 \pm 0.7 ^a	1.4 \pm 0.7 ^a	1.0 \pm 0.6 ^a	1.0	0.382
Hydrophobicity	30.9 \pm 5.0 ^a	13.6 \pm 3.7 ^b	33.8 \pm 5.7 ^a	4.8	0.012
Roughness	1.4 \pm 0.06 ^a	1.7 \pm 0.1 ^b	1.2 \pm 0.06 ^a	11.3	<0.001

Lichen cover was positively correlated with hydrophobicity ($r=0.413$, $n=60$, $p=0.001$) and negatively correlated with bare soil cover ($r=0.608$, $n=63$, $p=0.001$). Bare soil cover was negatively correlated with hydrophobicity ($r=0.449$, $n=60$, $p<0.001$) and positively correlated with surface roughness (I_a ; $r=0.311$, $n=63$, $p=0.013$).

Soil surface features, seed germination and rooting

The two species differed in the amount of germination and rooting. Thus, post hoc tests were performed separately for each species. Seed germination was higher in *B. retusum* than in *P. lentiscus* (Fig. 1). Microsite had only a marginal effect on seed germination. In contrast, microsites and species had a significant effect on rooting. In *B. retusum* rooting was higher than in *P. lentiscus*, and lower in OC than in OU and TC microsites. The proportion of germinated seeds that rooted was also affected by species and microsite. Rooting efficiency was higher in

B. retusum than in *P. lentiscus*, and was lower in OC microsites than in TC microsites. Species by microsites interactions were not significant for any variable measured.

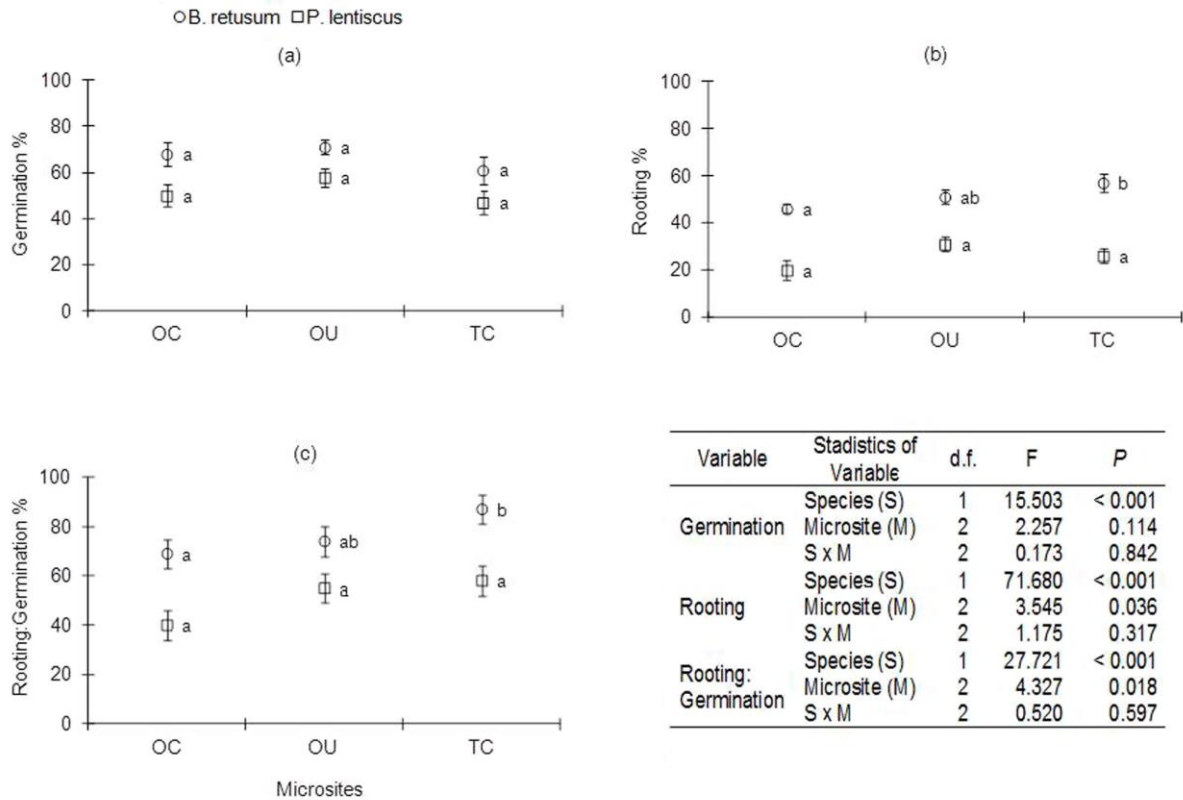


Fig. 1 Germination and rooting of two key species of *Stipa tenacissima* steppes of southeastern Spain seeded on soils from three microsites (OC, open areas with BSC; OU, open areas bare soil dominated; TC, crusted areas underneath *Stipa tenacissima* tussocks). Means (\pm SE) for $n=30$ and 20 experimental units for species and microsite, respectively. Results of a bivariate ANOVA are shown. Different letters correspond to significant differences by species (Tukey-HSD test, $p \leq 0.05$).

NMDS analysis clearly separated the three types of BSC (Fig. 2; stress=16.15). Axis 1 was negatively correlated with cyanobacteria and lichen cover, and positively correlated with the cover of mosses and bare soil. Axis 2 was negatively correlated with lichen cover and hydrophobicity, and positively correlated with gravel cover. In addition, hydrophobicity and soil

surface roughness were marginally correlated with Axis 1 ($r=-0.249$, $n=60$, $p=0.055$ and $r=0.245$, $n=60$, $p=0.053$; Appendix II).

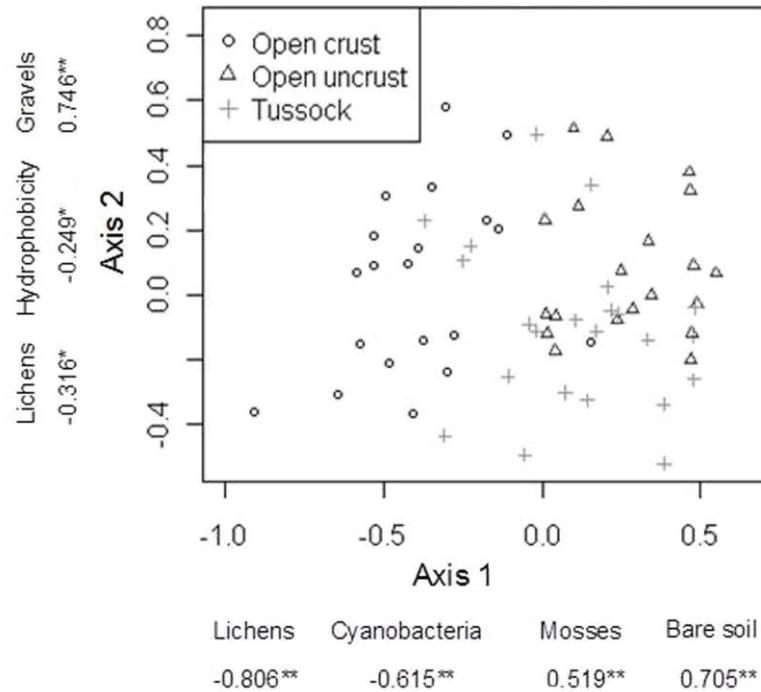


Fig. 2 Plots describing soil surface features in the studied microsites according to the two main axes of a NMDS analysis. Pearson correlation coefficients relating NMDS axes and surface soil features of the 63 measured Petri dishes are shown along each axis (* $p \leq 0.01$, ** $p \leq 0.001$).

Germination was not related to soil surface features in *B. retusum* (Table 2). In contrast, germination of *P. lentiscus* seeds was significantly related to NMDS Axis 2. Rooting was dependent on soil surface features, which explained one fourth of the observed variability of the dependent variable in both species. We could not fit a regression model to relate rooting efficiency for any of the two species tested.

Table 2 Results of regression analyses describing germination, rooting and the proportion of germinated seeds that rooted as function of soil surface cover and physical properties. Numbers identifying independent variable correspond to 1: NMDS Axis 1, 2: NMDS axis 2, 3: hydrophobicity and 4: Roughness.

Plant species	Variable		d.f. (regression; residual)	Corrected R ²	F	P
	Dependent	Independent				
<i>B. retusum</i>	Germination (G)	3	1;25	-0.03	0.25	0.621
	Rooting (R)	1, 4	2;27	0.26	5.96	0.007
	R:G	4	1;28	0.05	2.60	0.118
<i>P. lentiscus</i>	Germination (G)	2	1;28	0.16	6.43	0.017
	Rooting (R)	1, 2	2;27	0.26	6.02	0.007
	R:G	1, 3, 4	3;26	0.05	2.07	0.128

DISCUSSION

BSC are key components of dryland ecosystems, as they affect ecosystem processes and community composition. By modifying soil surface properties, BSC may affect seed germination and seedling establishment. However, the complexity of the processes involved prevents generalizations on the outcomes of the interactions between BSC and vascular plants. This complexity is partly the result of heterogeneity in BSC cover and composition.

We have found that soil in open areas covered by BSC (and thus, relatively stable) differ in composition from soil in open areas and soil under *S. tenacissima* tussocks, where BSC are not dominant. Differences in the relative abundance of mosses under the tussocks compared to open areas had been previously described (Maestre et al. 2001; 2002). In this respect, as moss cover was relatively high in exposed OU microsites, factors other than shade may affect the abundance of mosses. Their presence in OU microsites, and the relatively high cover of bare soil under the tussocks (close to 50%), suggest that mosses may be early colonizers in these soils, and lichens are unable to establish in such disturbed microsites. Moss dominance under *S. tenacissima* tussocks could be promoted by the disturbance created by anecic earthworms,

whose activity is higher in these microsites (Maestre and Cortina 2002). The successional role of mosses in drylands is controversial (Esposito et al. 1999, Martínez et al. 2006), and probably depends on the intensity and type of disturbance. On the other hand, OC microsites were dominated by cyanobacteria, as described elsewhere (Maestre and Cortina 2002). Lichens were more abundant in OC than in TC microsites, which is in disagreement with previous observations (Maestre and Cortina 2002). Temporal changes in earthworm activity under the tussocks may explain these differences, but information on BSC colonization dynamics in *S. tenacissima* steppes is lacking. NMDS analysis emphasized the contrast between the three types of microsites and the importance of lichen cover in determining these differences.

As a result of differences in surface features, microsites also differed in physical soil properties. Thus, hydrophobicity was lower and roughness higher in OU than in OC and TC microsites. OC and TC areas did not differ in roughness or hydrophobicity, suggesting that these differences were associated with bare soil cover rather than BSC cover. Low hydrophobicity was probably the result of low cover of lichens and high cover of mosses and bare soil, as suggested by the significant relationships found between hydrophobicity and NMDS Axes. The spatial pattern showed by soil surface roughness may reflect the relatively recent disturbance caused by earthworms in this microsite. It is worth noting the strong tendency of exposed silty soils, as those common in the area, to form smooth structural crusts (Valentin and Bresson 1992, Cortina et al. 2010).

Germination was weakly affected by microsite. This was probably due to the relative high water content of the soil surface in the experimental units, which probably buffered the effect of soil cover on seed performance. Despite that wet conditions in the soil surface may occasionally occur (De Luís et al. 2001), in our experiment, which prioritized seed germination, soil surface was probably too wet, compared to what is common in the field. However, it is important to note that recruitment of *P. lentiscus* concentrates in these rare events when soil moisture is high during a prolonged period of time (García-Fayos and Verdú 1998), and thus, the effect of BSC on germination of this species would be reduced under field conditions as well. Studies on the effect of BSC on germination of vascular plants show contrasting results (Zaady et al. 1997, Prasse and Bornkamm 2000; Rivera-Aguilar et al. 2005; Deines et al. 2007, Godínez-Alvarez et al. 2011) which may reflect differences in BSC composition and morphology, soil properties and the ecological strategy of colonizing plants (Belnap et al. 2001).

Microsite had a strong effect on seedling rooting. OC microsites decreased rooting in both species, compared to OU and TC microsites. Similar results were obtained by Deines et al. (2007). The decrease in rooting was related to the cover of the surface soil as shown by regression models (NMDS Axes 1 and 2). Direct observations suggest that lichens represent a physical barrier for rooting, and thus, they may hamper establishment. Following our observations, both lichen cover and spatial distribution (e.g., distance to discontinuities between adjacent lichens) may be relevant for rooting. Similarly, lichen disturbance may facilitate rooting. Rooting efficiency, that is the ratio between rooting and germination, was also sensitive to microsite. In this case, OC and TC microsites differed significantly, whereas OC and OU showed no statistical differences. Soil surface composition in TC microsites suggests that mosses and bare soil may have facilitated seedling rooting, although we could not fit any simple model to these data.

The effect of microsite on seed germination and seedling rooting was similar in both species. Indeed species x microsite interactions were not statistically significant for any of the three response variables studied, suggesting that the effect of microsite was strong enough to override differences in seed morphology under the experimental conditions of our study.

Finally, comparisons between *B. retusum* and *P. lentiscus* may be confounded by uncontrolled differences in seed quality and storage conditions. However, it is worth noting that in both germination and rooting, *B. retusum* performed better than *P. lentiscus*. Differences in germination and rooting may be related to differences in seed morphology. *Brachypodium retusum* seeds are long and narrow, compared to bean-shaped *P. lentiscus* seeds, and may favor contact with the underlying soil (Briggs and Morgan 2011). On the other hand, *P. lentiscus* recruitment is promoted by facilitative interactions with other vascular plants, including *S. tenacissima* (Maestre et al. 2001). The main driver of this interaction is concentrated seed dispersion and shade (Verdú and García-Fayos 1996; Maestre et al. 2003). Our results suggest that soil surface features may further hamper establishment by creating a physical filter to seedling rooting, and conversely, soil surface under *S. tenacissima* tussocks may facilitate *P. lentiscus* recruitment.

In conclusion, the soil surface in a *S. tenacissima* steppe showed sharp contrasts in composition and function between different microsites. These differences had a weak effect on the germination of two key species, but a large effect on seedling rooting. Open crusted areas, particularly where lichens dominate, represent a barrier for rooting. Recruitment may be promoted by the tussocks. This mechanism may contribute to the facilitative effect of *S. tenacissima* on the establishment of key vascular plants.

Acknowledgments

This research was funded by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT, European Union DGXII (Support Action PRACTICE), and the Spanish Ministries of Science and Innovation (Project GRACCIE-CSD2007-00067, CONSOLIDER-INGENIO 2010 Program), and Economy and Competitiveness (Project UNCROACH-CGL2011-30581-C02-01). We thank the Banc de Llavors Forestals de la Comunitat Valenciana for providing *P. lentiscus* seeds. Useful suggestions from Dr. Humberto González helped to improve the manuscript.

REFERENCES

- Bachmann J, Deurer M, Arye G (2007) Modeling water movement in heterogeneous water-repellent soil: 1. Development of a contact angle-dependent water-retention model. *Vadose Zone J* 6:36-445
- Barberá GG, Navarro-Cano JA, Castillo VM (2006) Seedling recruitment in a semi-arid steppe: The role of microsite and post-dispersal seed predation. *J Arid Environ* 67:701-714
- Belnap J (1994) Potential of cryptobiotic soil crust in semiarid rangeland. In: Monsen SB, Ketchum SG (eds) *Proceedings-Ecology and management of annual rangelands*. US Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report INT-GTR-313. Ogden, Utah, pp 179-185
- Belnap J (2002) Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biol Fertil Soils* 35:128-135
- Belnap J (2001) Comparative structure of physical and biological soil crust. In: Belnap J, Lange OL (eds) *Biological soil crusts: Structure, function, and management*. Springer-Verlag, Berlin, pp 177-191
- Belnap J, Gillette DA (1998) Vulnerability of desert biological soil crusts to wind erosion: the

- influences of crust development, soil texture, and disturbance. *J Arid Environ* 39(2):133-142
- Belnap J, Phipps SL, Miller ME (2004) Response of desert biological soil crust to alteration in precipitation frequency. *Oecol* 141:306-316
- Boeken B, Lipchin C, Gutterman Y, Van Rooyen N (1998) Annual plant community responses to density of small-scale soil disturbances in the Negev desert of Israel. *Oecol* 114:106-117
- Briggs AL, Morgan JW (2011) Seed characteristics and soil surface patch type interact to affect germination of semi-arid woodland species. *Plant Ecol* 212:91-103
- Cortina J, Bellot J, Vilagrosa A, Caturla RN, Maestre FT, Rubio E, Ortíz De Urbina JM, Bonet A (2004) Restauración en semiárido. In: Vallejo VR, Alloza JA (eds) *Avances en el estudio de la gestión del monte Mediterráneo*. Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo-CEAM, Spain, pp 345-406
- Cortina J, Martín N, Maestre FT, Bautista S (2010) Disturbance of the biological soil crusts and performance of *Stipa tenacissima* in a semi-arid Mediterranean steppe. *Plant Soil* 334:311-322
- De Baets S, Poesen J, Knapen A, Barberá GG, Navarro JA (2007) Root characteristics of representative Mediterranean plant species and their erosion-reducing potential during concentrated runoff. *Plant Soil* 294:169-183
- De Luís M, García-Cano MF, Cortina J, Raventós J, González-Hidalgo JC, Sánchez JR (2001) Climatic trends, disturbances and short-term vegetation dynamics in a Mediterranean shrubland. *For Ecol Manage* 147:25-37
- Deines L, Rosentreter R, Eldridge DJ, Serpe MD (2007) Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant Soil* 295:23-35
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Rodríguez JGP, Gallardo A (2013) Biological soil crusts promote N accumulation in response to dew events in dryland soils. *Soil Biol Biochem* 62:22-27
- Doerr SH, Shakesby RA, Walsh RPD (2000) Soil water repellency: Its causes, characteristics and hydro-geomorphological significance. *Earth-Sci Rev* 51:33-65
- Eldridge DJ, Zaady E, Shachak M (2000) Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel. *Catena* 40:323-336
- Escudero A, Martínez I, de la Cruz A, Otálora MG, Maestre FT (2007) Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *J Arid*

Environ 70:18-28

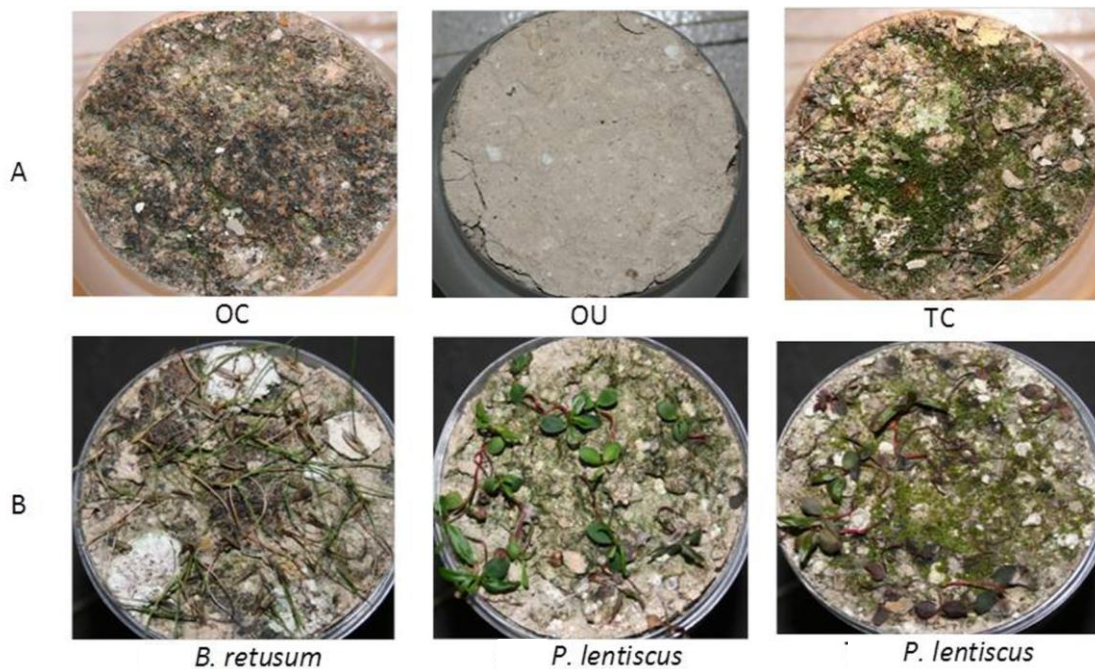
- Esposito A, Mazzoleni S, Strumia S (1999) post-fire bryophyte dynamics in Mediterranean vegetation. *J Veg Sci* 10:261-268
- García-Fayos P, Verdú M (1998) Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecol* 19:357-366
- Godínez-Alvarez H, Morín C, Rivera-Aguilar V (2011) Germination, survival and growth of three vascular plants on biological soil crust from a Mexican tropical desert. *Plant Biology* 14:157-162
- Jaramillo-Jaramillo DF (2006) Repelencia al agua en suelos: Una síntesis. *Rev Acad Colomb Cienc* 30(115):215-232
- Kimball T, Belnap J (2001) The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. *J Arid Environ* 47:347-357
- King PM (1981) Comparison of methods for measuring severity of water repellence of sandy soils and assessment of some factors that affect its measurement. *Aust J Soil Res* 19:275-285
- Letey J, Carrillo MLK, Pang XP (2000) Approaches to characterize the degree of water repellency. *J Hydrol* 231-232:61-65
- Maestre FT, Bautista S, Cortina J, Bellot J (2001) Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecol Appl* 11(6):1641-1655
- Maestre FT, Cortina J (2002) Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant Soil* 241:279-291
- Maestre FT, Escudero A, Martínez I, Guerrero C, Rubio A (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Funct Ecol* 19:566-573
- Maestre FT, Huesca MT, Zaady E, Bautista S, Cortina J (2002) Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biol Biochem* 34:895-898
- Maestre FT, Ramírez DA, Cortina J (2007) Ecología del esparto (*Stipa tenacissima* L) y los espartales de la Península Ibérica. *Ecosistemas* 16:111-130. URL <http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/458>
- Maestre FT, Bautista S, Cortina J (2003) Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84(12):3186-3197
- Maestre FT, Martín N, Díez B, López-Poma R, Santos F, Luque I, Cortina J (2006) Watering, fertilization, and slurry inoculation promote recovery of biological crust function in

- degraded soils. *Microb Ecol* 52:365-377
- Martínez I, Escudero A, Maestre FT, De la Cruz A, Guerrero C, Rubio A (2006) Small-scale of abundance of moss and lichens forming biological soil crust in two semi-arid gypsum environments. *Aust J Bot* 54:339-348
- McCune B, Grace JB (2002) Analysis of ecological communities. MjM Software Design. Glenden Beach, Or, USA
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2011) VEGAN: Community ecology package. R package version 1.17-10. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Perry JN (1998) Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79:1008-1017
- Perry JN, Winder L, Holland JM, Alston RD (1999) Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecol Lett* 2:106-113
- Prasse R, Bornkamm R (2000) Effect of microbotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecol* 150:65-75
- Quintana-Ascencio PF, Menges ES (2000) Competitive abilities of three narrowly endemic plant species in experimental neighborhoods along a fire gradient. *Am J Bot* 87:690-699
- Rivera-Aguilar V, Godínez-Alvarez H, Manuell-Cacheux I, Rodríguez-Zaragoza S (2005) Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *J Arid Environ* 63:344-352
- Su YG, Li XR, Zheng JG, Huang G (2009) The effect of biological soil crusts of different successional stages and conditions on the germination of seeds of three desert plants. *J Arid Environ* 73:931-936
- Valentin C, Bresson LM (1992) Morphology, genesis and classification of surface crusts in loamy and sandy soils. *Geoderma* 55:225-245
- Verdú M, García-Fayos P (1996) Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Func Ecol* 10:275-280
- Vilagrosa A, Bellot J, Vallejo VR, Gil-Pelegrin E (2003) Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *J Exp Bot* 54:2015-2024
- Zaady E, Gutterman Y, Boeken B (1997) The germination effects of cyanobacterial soil crust on mucilaginous seeds of three desert plants: *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata* and *Carrichtera annua*. *Plant Soil* 190:247-252
- Zhang YM, Wu N, Zhang BC, Zhang J (2010) Species composition, distribution patterns and

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

ecological functions of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert. *J Arid Land* 2(3):180-189

Appendix I Representative examples of experimental units used in this study (8.4 cm diameter Petri dishes). Microsites are identified as OC (open areas with BSC), OU (open areas bare soil dominated), and TC (crusted areas underneath *Stipa tenacissima* tussocks). Images show the experimental units before seeding (A) and units at the end of the experiment (B), after turning Petri dishes upside down. We may note tortuosity of *Pistacia lentiscus* radicles.



APPENDIX II Correlation between NMDS axis with soil features.

NMDS Axis	Soil surface features							
	Hydrophobicity	Roughness	Cyanobacteria	Moss	Lichen	Bare soil	Gravels	
Axis 1	r	-0.249	0.245	-0.615	0.519	-0.806	0.705	-0.172
	P	0.055	0.053	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.179
	N	63	63	63	63	63	63	63
Axis 2	r	-0.283	-0.093	0.189	-0.239	-0.316	0.214	0.746
	P	0.028	0.467	0.139	0.059	0.012	0.091	<0.001
	N	63	63	63	63	63	63	63

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

Las costras biológicas del suelo son elementos clave en los ecosistemas áridos y semiáridos (Belnap 2001; Bowker et al. 2013). En los últimos años se ha reconocido la importancia ecológica de éstas y se ha desarrollado un buen número de estudios a nivel de morfotipo (Belnap 2006; Serpe et al. 2008; Belnap y Eldridge 2003; Houseman et al. 2006; Read et al. 2011). Sin embargo, los resultados no han sido lo concluyentes que se esperaba debido, parcialmente, a las generalizaciones por morfotipo ya que cada especie parece influir de manera diferente en las condiciones del suelo y de las plantas vasculares asociadas. Los trabajos realizados a nivel de especie son pocos (Ding 2013) y la mayoría de éstos se han concentrado en unas pocas especies que han despertado mayor interés como es el caso de *Diploschistes diacapsis* (Pintado et al. 2005) y *D. muscorum* (Serpe et al. 2013).

La identificación de los componentes de las costras biológicas del suelo es un proceso complicado debido al tamaño de los organismos que las conforman, los cuales representan una fuente de gran diversidad en los ecosistemas áridos y semiáridos. Las comunidades de costras biológicas del suelo pueden estar formadas por más especies que la propia comunidad de plantas vasculares en las que se encuentran (Rosentreter 1986).

Además de las dificultades debidas al pequeño tamaño de los organismos y su gran diversidad, se presentan dificultades como variaciones muy ligeras en los tonos de color o en el rango del tamaño de sus estructuras. En el caso de los líquenes, las especies pueden diferir en función de la presencia/ausencia y ubicación de sustancias líquénicas en el talo e incluso se han encontrado diferencias en las cepas de una misma especie en diferentes regiones (Timdal 1986; Breuss 1996). Esta situación hace necesaria la descripción de las características locales de las especies para facilitar el trabajo de campo.

Tras un arduo trabajo de laboratorio, en este estudio se identificaron 12 especies y 3 géneros de organismos componentes de las CBS. Si consideramos que en una zona declarada por International Union for the Conservation of Nature (IUCN) como centro global de endemismos

en el estado de Puebla identificaron ocho líquenes (Rivera-Aguilar et al. 2006) y aquí se identificaron 11 especies de líquenes, esto representa un avance significativo. En esa región, la diversidad de especies de musgos (19) y cianobacterias (34) identificadas fue mayor que las identificadas en este estudio (2 briofitas y 2 cianobacterias).

En esta investigación se buscó determinar, asimismo, si algunas de las especies de líquenes de las zonas semiáridas de México tienen una mejor adaptación para realizar la fotosíntesis al incrementarse la intensidad lumínica. Esta característica pudiera ser altamente relevante debido a que la variación en la radiación solar es uno de los componentes que se considera alteran el equilibrio del sistema climático (IPCC 2007). Esta variación incluye tanto cambios en intensidad como en las longitudes de onda que forman el espectro electromagnético y podría tener un impacto importante en el cambio climático (Tsiropoula 2003).

Valores semejantes de fluorescencia a los registrados en este estudio para líquenes secos (< 0.05) han sido reportados para otros líquenes bajo condiciones similares (Calatayud et al. 1997; Veerman et al. 2007). En CBS constituidas por musgos y algas no se registró señal de fluorescencia cuando se encontraron secas (Komura et al. 2008; Lan et al. 2012) por lo que se considera que el aparato fotosintético se encuentra en un estado de dormancia (Lange et al. 1998). De manera semejante, en los líquenes en estado seco aquí estudiados tampoco se registró actividad fotosintética independientemente del aumento de la intensidad lumínica, coincidente con lo reportado para *Microcoleus* de CBS por Ohad et al. (2010), lo que indica la falta de conexión de los complejos captadores de luz del PSII (Veerman et al. 2007; Lan et al. 2012).

La función del fotosistema II fue recuperada por los líquenes estudiados al estar húmedos. En este estudio los valores de actividad fotosintética en estado húmedo en los cinco líquenes, todos ellos con fotobionte alga, se registraron entre 0.56 a 0.68 a un FFF de $0.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ equivalentes a oscuridad y declinaron conforme aumentó la intensidad lumínica (FFF). A pesar del aumento en el FFF no se presentó daño irreversible en los centros de reacción ya que esto conduciría a valores de $\text{ETR} = 0$ (Manrique et al. 1993, Manrique 2003) y, en el presente estudio todas las especies tuvieron valores de ETR entre 30 y $36 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en una intensidad lumínica de alrededor de $2,000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Con el fin de poder comparar los valores de transporte de electrones entre especies se determinaron los puntos cardinales de las curvas de respuesta de luz por especie (Rascher et al. 2000) y se realizó una regresión con los datos de ETR y FFF con la que se calculó ETR máximo (ETR_{max}) y flujo de fotones fotosintéticos saturados (FFF_{sat}). El mejor modelo resultó en una función cuadrática de la forma $Y = ax^2 + bX + c$ para todos los líquenes. El FFF_{sat} para los líquenes de estudio estuvo comprendido entre $1699 \mu E m^{-2} s^{-1}$ y $2108 \mu E m^{-2} s^{-1}$, intensidades que están presentes en un día soleado entre el medio día y las 16 h en ecosistemas áridos (Raggio et al. 2014; Castellanos et al. 2006; Pimienta et al. 2004). El punto de saturación para *Endocarpon pusillum* fue el más bajo a $1699.83 \mu E m^{-2} s^{-1}$, seguido de *P. decipiens* con $1788.68 \mu E m^{-2} s^{-1}$ y *P. russellii*, *P. crenata* y *Placidium lacinulatum* en valores de FFF superiores a $2000 \mu E m^{-2} s^{-1}$.

La causa por la que *E. pusillum* en húmedo tuvo los valores más bajos de ETR_{max} , además de presentar estos valores a menor FFF_{sat} pueden ser diversas: menor asimilación de nitrógeno lo que incide en el sumidero de electrones (Figueroa et al. 2003), producción de pigmentos fotosintéticos que respondan al estrés por radiación (Belnap et al. 2004; Komura et al. 2008), mecanismo de disipación de energía y fotoprotectores no fotosintéticos relacionados con el PSII (Figueroa et al. 2003; Veerman et al. 2007; González et al. 2008) o por la recombinación más eficiente de cargas no radiativas en el centro de reacción del PSII (Ohad et al. 2010). Sin estas estrategias y otras aún desconocidas no sería posible la tolerancia a condiciones de alta luz y de sequía de líquenes de CBS. La zona de estudio es un valle, sin embargo es posible que *E. pusillum* presente una estrategia específica de ubicación en zonas receptoras de flujos de agua a nivel de microtopografía tal como ha sido reportado para una comunidad de cianobacterias dominada con *Gloeocapsa sanguinea* en una zona tropical de la Guyana Francesa que presentó los valores más bajos de Φ_{PSII} en un amplio rango de FFF respecto a otras comunidades (Rascher et al. 2003).

Los resultados obtenidos en esta investigación parecen mostrar que las especies *Psora decipiens*, *Psora russellii*, *Psora crenata* y *Placidium lacinulatum* tendrían mayores posibilidades de persistir que *E. pusillum* bajo altas intensidades de radiación solar en un escenario potencial de cambio climático.

Al modificar las propiedades de la superficie del suelo (Kimball and Belnap 2001; Belnap et al. 2004; Delgado-Baquerizo et al. 2013), las costras biológicas pueden afectar la germinación y el establecimiento de plántulas (Deines et al. 2007, Maestre et al. 2005, Godínez-Alvarez et al. 2011, Pando-Moreno et al. 2013). Sin embargo, la complejidad de los procesos involucrados impide que se hagan generalizaciones sobre los resultados esperados a partir de las interacciones entre las costras biológicas del suelo y las plantas vasculares. Esta complejidad es debida, parcialmente, a la heterogeneidad en cobertura y composición de las costras.

Se encontró en esta investigación que la composición de las costras biológicas del suelo difiere entre las áreas abiertas con alta cobertura de costras y las áreas abiertas o bajo *Stippa tenacissima* que tienen escasa cobertura de costras. Las diferencias en la abundancia relativa de musgos bajo plantas vasculares comparada con áreas abiertas han sido descritas previamente (Maestre et al. 2001; 2002). Dado que la cobertura de musgos fue relativamente alta en sitios abiertos, se presume que otros factores, además de la sombra, afectan la abundancia de musgos. El papel de los musgos en la sucesión es controversial (Esposito et al. 1999; Martínez et al. 2006) y seguramente depende de la intensidad y tipo de disturbio. Los líquenes fueron más abundantes en áreas abiertas con abundante costra que en las áreas bajo *Stippa*, lo cual difiere de observaciones previas de otros autores (Maestre and Cortina 2002).

Como resultado de las diferencias en las características de la superficie del suelo, los micrositios estudiados (sitio abierto con alta cobertura de costras, sitio abierto con escasa cobertura y sitio bajo *Stippa tenacissima*) también difirieron en las características evaluadas. Así, la hidrofobicidad fue menor y la rugosidad mayor en los sitios abiertos con escasa cobertura de costras que en los otros dos micrositios.

Los estudios sobre el efecto de las costras biológicas del suelo en la germinación de plantas vasculares muestran resultados contrastantes (Zaady et al. 1997; Prasse and Bornkamm 2000; Rivera-Aguilar et al. 2005; Deines et al. 2007; Godínez-Alvarez et al. 2011; Pando-Moreno et al. 2013), seguramente debido a las diferencias en composición y morfología, propiedades del suelo y estrategias ecológicas de las plantas vasculares (Belnap y Lange. 2003). En la presente investigación, la germinación estuvo escasamente afectada por el micrositio, probablemente debido a la humedad relativamente alta en la superficie del suelo de las unidades experimentales, lo cual pudo haber ocultado el efecto de la costra en la germinación. Sin

embargo, el micrositio sí tuvo un efecto notorio en el enraizamiento de las plántulas con un mayor enraizamiento en los sitios abiertos con escasa cobertura de costras y en las áreas bajo *Stipa* que en las áreas abiertas con alta cobertura de costras.

BIBLIOGRAFÍA

- Belnap J (2001) Comparative structure of physical and biological soil crust. In: Belnap J, Lange OL (eds) *Biological soil crusts: Structure, function, and management*. Springer-Verlag, Berlin, 177-191 pp.
- Belnap J (2006) The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydroogic Process* 20:3159-3178.
- Belnap J, Eldridge D (2003) Disturbance and recovery of biological soil crusts. En: Belnap J, Lange O (eds) *Biological Soil Crusts: structure, function, and management*: 363-383. New York. Springer Verlang.
- Belnap J, Lange OL (eds) (2003) *Biological soil crusts: Structure, function, and management*. Springer-Verlag, Berlin, 503 pp.
- Belnap J, Phillips SJ, Miller Me (2004) Response of desert biological soil crust to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* 141:306-316. doi 10.1007/s00442-003-1438-6
- Bowker, M., Maestre, F., & Mau, R. (2013). Diversity and patch-size distributions of biological soil crust regulate dryland ecosystem multifunctionality. *Ecosystems* 16, 923-933.
- Breuss O (1996) *Clavascidium* Breuss. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* (Suppl.) 41.
- Calatayud A, Deltoro V, Barreno E, Valle-Tascon S (1997) Changes in vivo chlorophyll fluorescence quenching in thalli as a function of water content and suggestion of zeaxanthin-associated photoprotection. *Physiol Plant* 101:93-102. doi 10.1111/j.1399-3054.1997.tb01824.x
- Castellanos G, Castellanos E, Blando JL (2006) Determinación de la productividad del matorral micrófilo en Pasaje, municipio de Cuencame, Durango. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 5:35-40.
- Deines L, Rosentreter R, Eldridge DJ, Serpe MD (2007) Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant Soil* 295:23-35.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Rodríguez JGP, Gallardo A (2013) Biological soil crusts

- promote N accumulation in response to dew events in dryland soils. *Soil Biol Biochem* 62:22-27.
- Ding LP, Zhou QM, Wei JC (2013) Estimation of Endocarpon pusillum Hedwig carbon budget in the Tengger Desert based on its photosynthetic rate. *Sci China Life Sci*:848-855 doi: 10.1007/s11427-013-4526-9.
- Esposito A, Mazzoleni S, Strumia S (1999) post-fire bryophyte dynamics in Mediterranean vegetation. *J Veg Sci* 10:261-268.
- Figuroa FI, Conde-Álvarez R, Gómez I (2003) Relations between electron transport rates determined by pulse amplitude modulated chlorophyll fluorescence and oxygen evolution in macroalgae under different light conditions. *Photosynth Res* 75:259-275. doi 10.1023/A:1023936313544
- Godínez-Alvarez H, Morín C, Rivera-Aguilar V (2011) Germination, survival and growth of three vascular plants on biological soil crust from a Mexican tropical desert. *Plant Biology* 14:157-162.
- González MS, Perales VH, Salcedo AM (2008) La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *REB* 27:119-129.
- Houseman D, Powers H, Collins A, & Belnap J (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.
- IPCC (2007) Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Core Writing Team. In: Pachauri RK, Reisinger A (eds.) IPCC: 104. Geneva, Switzerland.
- Kimball T, Belnap J (2001) The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. *J Arid Environ* 47:347-357.
- Komura M, Iwasaki I, Itoh S (2008) Drought-induced ultra-fast fluorescence quenching in photosystem II in lichens revealed by picosecond time-resolved fluorescence spectrophotometry. In: Allen JF, Gantt E, Golbeck JH, Osmond B (eds) *Photosynthesis, energy from the Sun: 14th International Congress on Photosynthesis*: 1023-1026. Springer.
- Lan S, Wu L, Zhang D, Hu C (2012) Composition of photosynthetic organisms and diurnal changes of photosynthetic efficiency in algae and moss crusts. *Plant Soil* 351:325-336. doi 10.1007/s11104-011-0966-9

- Lange OL, Belnap J, Reichenberger H (1998) Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utha, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Funct Ecol* 12:195-202. doi 10.1046/j.1365-2435.1998.00192.x
- Maestre FT, Bautista S, Cortina J, Bellot J (2001) Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *J Ecol Appl* 11(6):1641-1655.
- Maestre FT, Cortina J (2002) Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant Soil* 241:279-291.
- Maestre FT, Escudero A, Martinez I, Guerrero C, Rubio A (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Funct Ecol* 19:566-573.
- Maestre FT, Huesca MT, Zaady E, Bautista S, Cortina J (2002) Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biol Biochem* 34:895-898
- Manrique RE (2003) Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis. *Ecosistemas* 7:1-7.
- Martínez I, Escudero A, Maestre FT, De la Cruz A, Guerrero C, Rubio A (2006) Small-scale of abundance of moss and lichens forming biological soil crust in two semi-arid gypsum environments. *Aust J Bot* 54:339-348.
- Ohad I, Raanan H, Keren N, Tchernov D, Kaplan A (2010) Light-induced changes within photosystem II protects *Microcoleus* sp. in biological desert sand crusts against excess light. *PLoS One* 5(6):e11000. doi 10.1371/journal.pone.0011000
- Pando-Moreno M., Molina GV, Jurado E, Flores J. 2013. Effect of biological soil crusts on the germination of three plant species under laboratory conditions. *Botanical Sciences* 92(2):273-279.
- Pimienta E, Mena S, Robles C, Pimienta E (2004) Relaciones entre carbohidratos de reserva, azúcares reductores, crecimiento y fenología del pitayo de Querétaro [*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum]. *Rev. Fitotec. Mex.* 27:101-106.
- Pintado A, Sancho LG, Green TGA, Blanquer JM, Lázaro R (2005) Functional ecology of the biological soil crust in semiarid SE Spain: sun and shade populations of *Diploschistes diacapsis* (Ach.) Lumbsch. *The Lichenologist* 37(5):425-432.
- Prasse R, Bornkamm R (2000) Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecol* 150:65-75.
- Raggio J, Pintado A, Vivas M, Sancho LG, Büdel B, Colesie C, Weber B, Schroeter B, Lázaro R,

- Green TGA (2014) Continuous chlorophyll fluorescence, gas exchange and microclimate monitoring in a natural soil crust habitat in Tabernas badlands, Almería, Spain: progressing towards a model to understand productivity. *Biodivers Conserv* 23:1809-1826. doi 10.1007/s10531-014-0692-8
- Rascher U, Lakatos MM, Büdel B, Lüttge U (2003) Photosynthetic field capacity of cyanobacteria of a tropical inselberg of Guiana Highlands. *European J Phycol* 38:247-256. doi 10.1080/0967026031000121679
- Rascher U, Liebig M, Lüttge U (2000) Evaluation of instant light- response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in field. *Plant, Cell Environ* 23:1397-1405. doi 10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x
- Read C, Duncan D, Vesk P, Elith J (2011) Surprisingly fast recovery of biological soil crusts following livestock removal in Southern Australia. *Journal of Vegetation Science*: 1-12.
- Rivera-Aguilar V, Godínez-Alvarez H, Manuell-Cacheux I, Rodríguez-Zaragoza S (2005) Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *J Arid Environ* 63:344-352.
- Serpe MD, Roberts E, Eldridge DJ, Rosentreter R (2013) *Bromus tectorum* litter alters photosynthetic characteristics of biological soil crusts from a semiarid shrubland. *Soil Biology and Biochemistry* 60:220-230.
- Serpe MD, Zimmerman SJ, Deines L, Rosentreter R (2008) Seed water status and root tip characteristics of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant and soil* 303:191-205.
- Timdal E (1986) A Revision of *Psora* (Lecideaceae) in North America. *The Bryologist* 89(4):253-275.
- Tsiropoula G (2003) Signatures of solar activity in meteorological parameters. *J Atmos Terr Phys* 65:469– 482. doi 10.1016/S1364-6826(02)00295-X
- Veerman J, Vasil'ev S, Paton GD, Ramanauskas J, Bruce D (2007) Photoprotection in the Lichen *Parmelia sulcata*: The origins of desiccation induced fluorescence quenching. *Plant Physiol* 145:997-1005. doi 10.1104/pp.107.106872
- Zaady E, Gutterman Y, Boeken B (1997) The germination effects of cyanobacterial soil crust on mucilaginous seeds of three desert plants: *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata* and *Carrichtera annua*. *Plant Soil* 190:247-252.

Anexo III

Información de los registros de especies que coinciden con las identificadas en este estudio y resultan la ubicación más cercana en base a CNALH (2014).

Taxon: *Collema coccophorum* Tuck.

Family: Collemataceae

Determiner: T.H. Nash III

Collector: T.H. Nash III - 6757

Date: 20 March 1976

Locality: Mexico, Coahuila, 3 km W of the paved road at the Delores sign
26-101

Substrate: soil

Record Id: f25853ad-b85a-42f6-8dcf-affc3334dd8e

En: Arizona State University Lichen Herbarium

Taxon: *Xanthoparmelia chlorochroa* (Tuck.) Hale

Family: Parmeliaceae

ID Remarks: certain

Collector: Roger Rosentreter - 1021

Date: 08 March 1978

Verbatim Date: 08 Mar 1978

Locality: Mexico, Chihuahua, none, Copper Canyon, near Divisadero, Mexico.
26.43-99.4

Elevation: 2500 meters

Verbatim Elevation: 2500 m

Habitat: Ponderosa Pine, Douglas Fir, and Oak forest.

Substrate: rock

Notes: *Xanthoparmelia chlorochroa* (Tuck.) Hale group

Record Id: 7d4efaf0-15b0-4cae-bdbf-b6d5d442c93b

En: Boise State University Lichen Herbarium

Catalog #: 16313

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

Taxon: *Xanthoparmelia norchlorochroa* Hale

Family: Parmeliaceae

Collector: Freeman

Date: 17 September 2004

Verbatim Date: 9/17/2004

Locality: USA, Colorado, Grand, Kemp Breeze State Wildlife Area; Kremmling, ca. 10 miles E along US 40

40.064444 - 106.205833

Verbatim Coordinates: 40d 3m 52s N; 106d 12m 21s W

Elevation: 2285 meters (7495ft)

Substrate: soil

Notes: usnic, norstictic, 309-11

Record Id: afad96b2-5ad2-4ec6-9365-937461068a0d

En: University of Nebraska at Omaha Herbarium

Catalog #: 374284

Taxon: *Xanthoparmelia norchlorochroa* Hale

Family: Parmeliaceae

Determiner: Egan, Robert

Collector: Freeman, Craig s.n.

Date: 17 September 2004

Verbatim Date: 17 September 2004

Locality: United States, Colorado, Grand, Kremmling; ca 10 mi E along US 40

40.0644454956 - 106.2058334351

Verbatim Coordinates: T01N R79W SEC11 E2

Elevation: 152 meters

Verbatim Elevation: 7,500 ft

Habitat: Kemp Breeze State Wildlife Area. Sagebrush grassland on bench above the Colorado River. Sandy to gravelly soil along hiking trail between parking lot and the river.

Substrate: Locally abundant on loose soil among patches of vegetation. Thallus not attached to substrate.

Record Id: c8736d69-d349-4ef3-a0fb-a49eba558d9e

En: Ronald L. McGregor Herbarium at the University of Kansas

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

Catalog #: 0005806

Taxon: *Psora cerebriformis* W. A. Weber

Family: Psoraceae

Determiner: Theodore L. Esslinger (assumed to be collection date)

Collector: Theodore L. Esslinger - 14443

Date: 28 December 1995

Locality: United States, Texas, Brewster, Short distance north of Marathon

30.27 - 103.19333

Verbatim Coordinates: 30°16.2'N, 103°11.6'W

Elevation: 1372 meters

Verbatim Elevation: ca. 4500 ft.

Habitat: on a southeast facing hillside with scattered cacti and sotol

Substrate: on soil.

Record Id: 8cb07413-7557-4098-a772-14739c6c9292

En: T. L. Esslinger Herbarium

Taxon: *Psora crenata* (Taylor) Reinke

Family: Psoraceae

Determiner: T.H. Nash III

Collector: T.H. Nash III - 13981

Date: 17 June 1976

Locality: Mexico, Zacatecas, road above Concepcion del Oro

24.6333333 - 101.4166667

Elevation: 2590 meters (8495ft)

Habitat: cactus hillside

Substrate: soil

Record Id: 972939da-20bb-42ae-921e-3084c3151538

En: Arizona State University Lichen Herbarium

Catalog #: 568641

Taxon: *Psora decipiens* (Hedwig) Hoffman

Family: Psoraceae

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

Determiner: E. Timdal

Collector: T.H. Nash III - 14115

Date: 21 June 1976

Locality: Mexico, Nuevo León, near San Roberto, junction of road to Linares

24.6666667 - 100.3333333

Elevation: 1860 meters (6101ft)

Habitat: desert dominated by yucca

Substrate: soil

Record Id: 99cb90f8-8005-4ba3-a56d-c3b0535d4736

En: Arizona State University Lichen Herbarium

Catalog #: 741009

Taxon: *Psora tuckermanii* R. Anderson ex Timdal

Family: Psoraceae

Collector: WETMORE, C - 40684

Date: 13 April 1980

Locality: USA, TEXAS, BREWSTER, GRAPEVINE HILLS; BIG BEND NP

29.399444 - 103.2025°

Verbatim Coordinates: 29°23'58"N, 103°12'09"W

Record Id: df98856e-d6a9-43cf-8504-ca61fd2a6305

Universidad de Minesota lichen herbarium

Taxon: *Fulgensia subbracteata* (Nyl.) Poelt

Family: Teloschistaceae

Determiner: T. Kasalicky

Collector: T.H. Nash III 6705

Date: 19 March 1973

Locality: Mexico, Coahuila, S side of Cuatro Ciénegas basin, Chihuahuan desert

27.1833333 - 102.2666667

Elevation: 880 meters (2886ft)

Substrate: soil

Record Id: 9ced7f14-53fe-4e86-93d7-cf209a0c4ac4

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

Taxon: *Fulgensia subbracteata* (Nyl.) Poelt

Family: Teloschistaceae

Determiner: T. Kasalicky

Collector: T.H. Nash III - 13945

Date: 17 June 1976

Locality: Mexico, Durango, 32 km S of Leon Guzman plaza at Microndas Chocolate turnoff
25.3 - 103.6°

Elevation: 1400 meters (4592ft)

Habitat: Larrea-Ocotillo-cactus desert

Substrate: soil

Record Id: 62e93d2e-e05e-44d3-b9eb-d1dfb2b4be90

En: Arizona State University Lichen Herbarium

Catalog #: 551317

Taxon: *Placidium lacinulatum* (Ach.) Breuss

Family: Verrucariaceae

Determiner: O. Breuß, Naturhistorisches Museum Wien

Collector: T.H. Nash III 14118

Date: 21 June 1976

Locality: Mexico, Nuevo León, , near San Roberto, junction of road to Linares
24.6666667 - 100.3333333

Elevation: 1860 meters (6101ft)

Habitat: desert dominated by yucca

Substrate: soil

Record Id: 6eefbede-fd03-43b8-b8db-9f2909bbdc1d

En: Arizona State University Lichen Herbarium

Catalog #: 236410

Taxon: *Endocarpon pusillum* Hedw.

Family: Verrucariaceae

Determiner: O. Breuß

Collector: T.H. Nash III - 13965

Date: 17 June 1976

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

Locality: Mexico, Coahuila, 43 km W of Paila, along route 40

25.5666667 - 102.5833333

Elevation: 1200 meters (3936ft)

Habitat: cactus hillside

Substrate: soil

Record Id: 842bd856-9705-4433-96a9-e533be42b4e3

Usage Rights: CC BY-NC-SA (Attribution-NonCommercial-ShareAlike)

En: Arizona State University Lichen Herbarium

Catalog #: 550488

Taxon: *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss

Family: Verrucariaceae

Determiner: O. Breuß (1998)

Collector: T. H. Nash 13944

Date: 17 June 1976

Locality: Mexico, Durango, 20 miles (32 km) south of Leon Guzman plaza at Microndas Chocolate turnoff.

25.3 - 103.6

Elevation: 1400 meters

Verbatim Elevation: 4600 ft elevation

Habitat: Larrea-Ocotillo-cactus desert; on soil.

Record Id: e0b3eb57-aaae-455a-9b1f-033305643426

Catalog #: 550458

Taxon: *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss

Family: Verrucariaceae

Determiner: O. Breuß

Collector: T.H. Nash III 6724

Date: 19 March 1973

Locality: Mexico, Coahuila, W-side of Cuatro Cienegas Basin

26.85 - 102.0833333

Elevation: 750 meters (2460ft)

Habitat: stabilized sand dunes

Costras biológicas del suelo en ecosistemas semiáridos: composición, rendimiento fisiológico y efecto en la germinación de plantas. 2014.

Substrate: gypsum

Record Id: 125c7826-e046-4c55-bfbd-f52da183c702

En: Arizona State University Lichen Herbarium

Datos accesados hasta el 8 de septiembre del 2014.