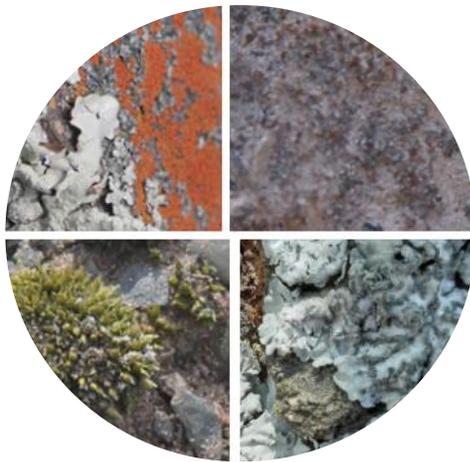




UNCUYO
UNIVERSIDAD
NACIONAL DE CUYO



FACULTAD DE
**CIENCIAS
AGRARIAS**



**LAS COMUNIDADES
CRIPTÓGAMAS COMO
POTENCIALES INDICADORAS DE
RECUPERACIÓN POST-FUEGO
EN EL PEDEMONTE MENDOCINO**

Zabala, Cecilia Soledad

Directora: Aranibar, Julieta

Codirectora: Rodriguez, Daniela

Tesis Presentada Para Optar Al Título De Ingeniería En Recursos Naturales
Renovables De La Universidad Nacional De Cuyo

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi mamá y a mi papá por todos los días que me alentaron a seguir, a mis hermanos (Celso, Pablo, Agustín) y a mis hermanos del corazón por su amor y su apoyo incondicional en todos estos años de estudio. Gracias porque en cada momento fueron siempre mi sostén y la inspiración de mi vida.

Gracias a mis directoras, Julieta Aranibar y Daniela Rodríguez porque con su predisposición, paciencia y apoyo me enseñaron que cuando se hace ciencia no se pueden exigir resultados rápidos, que todo es un proceso lento y que cuando se buscan respuestas se encuentran más preguntas, que la búsqueda es constante pero siempre siempre, siempre, extremadamente enriquecedora.

¡Gracias a todos los que fueron mis asistentes en los largos muestreos, gracias, Fabi, Irina (y Alejo), Camilo, Tincho, Nico y sobre todo a charli,(¡el sí que se las bancó todas!). ¡Sin el aporte de cada uno de ellos mi pequeña investigación no hubiera sido tan hermosa!

Gracias a la Facultad de Ciencias Agrarias, a todos sus docentes y no docentes por haberme brindado formación no solo en lo profesional sino también en lo humano.

Gracias Fundación Villavicencio (Reserva Natural Villavicencio) y Sebastián por la información brindada, la posibilidad de trabajar en su hermosa reserva y sobre todo por dejarme aportar con conocimientos al mejoramiento y mantenimiento de la conservación del pedemonte mendocino

RESUMEN

Entre los disturbios que afectan los ecosistemas del planeta, el fuego es uno de los más importantes en las zonas áridas y semiáridas, y el tercero más importante en la Ecorregión del Monte de Argentina. En particular, en la provincia de Mendoza el fuego afecta grandes extensiones con graves implicancias económicas, sociales y ecológicas. En la Reserva Privada de Villavicencio han ocurrido incendios a lo largo del tiempo que han generado cambios en la composición de la vegetación y la fisonomía del paisaje original. Sin embargo, los estudios sobre los efectos del fuego en las comunidades criptógamas y su rol en la dinámica de recuperación del ecosistema son escasos o nulos. Las comunidades criptógamas comprenden las costras biológicas del suelo (CBS), líquenes de las rocas, briófitas o musgos y líquenes cortícolas. Estas comunidades son cruciales en ecosistemas degradados y en particular en las zonas áridas, ya que tienen funciones claves como fijadoras de nitrógeno y estabilizadoras de suelo, promoviendo la rehabilitación de suelos erosionados y la colonización de terrenos desnudos, superficies de roca, depósitos volcánicos y áreas quemadas.

En este trabajo se evalúa la variación de cobertura y frecuencia de tipos funcionales de criptógamas, así como los factores ambientales que favorecen su desarrollo, en sitios con distinta historia de fuego. Esto permitirá identificar componentes de comunidades criptógamas potenciales de ser utilizados como indicadores de recuperación post-fuego.

Entre los principales resultados, la abundancia de los líquenes epífitos (sobre rocas y árboles), la cobertura de CBS y las CBS dominadas por cianobacterias variaron en función de la historia de recuperación post-fuego, aunque no presentaron una respuesta directa a este factor de disturbio. Su abundancia se encontró también afectada por la cobertura de plantas vasculares, mantillo, presencia de rocas y la presencia de montículos de tierra. Estas variaciones de abundancia encontradas pueden utilizarse como indicios de dos procesos distintos en estas áreas: degradación y restauración ecológica.

Los líquenes cortícolas y los que crecen sobre rocas son candidatos para ser utilizados como indicadores de recuperación post-fuego ya que están presentes solo en los sitios con más de 40 años de recuperación o en sitios sin incendios. Por otro lado, las CBS dominadas por cianobacterias podrían indicar disturbios recientes, siendo más abundantes en los sitios con incendios con menos tiempo de recuperación. La amplia distribución de CBS dominadas por musgos, y el desarrollo de cianobacterias en lugares recientemente disturbados, sumados a sus propiedades estabilizadoras y fertilizadoras de suelos, indican el potencial de estos dos organismos para restaurar ecosistemas degradados por incendios. Esta información puede servir de base para el uso de las costras biológicas como potenciales indicadores de recuperación de sistemas degradados por fuego.

ÍNDICE

RESUMEN.....	ii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
ÍNDICE DE TABLAS.....	iv
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. HIPÓTESIS.....	2
3. MARCO TEÓRICO.....	3
4. OBJETIVOS.....	6
Objetivo General	6
Objetivos Particulares	7
5. DESCRIPCION DEL ÁREA DE ESTUDIO	7
5.1. Área de estudio	7
5.2. Usos antrópicos	8
5.3. Geomorfología y Suelos	8
5.4. Clima	9
5.5. Comunidades vegetales	9
5.6. Fauna	10
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
6.1. Elección de sitios y diseño experimental.....	11
6.2. Estimadores	12
6.3. Análisis y procesamiento de datos	14
7. RESULTADOS.....	15
7.1. Cobertura de costra biológica de suelo y frecuencia de grupos funcionales	15
7.2. Líquenes cortícolas	17
7.3. Líquenes sobre roca	17
7.4. Musgo sobre mantillo.....	18
7.5. Factores determinantes de la distribución de comunidades criptógamas.....	18
8. DISCUSIÓN.....	22
8.1. Implicancias	25
9. CONCLUSIÓN	25
10. ANEXO	26
11. BIBLIOGRAFÍA.....	26

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Imágenes de Comunidades Criptógamas -----4
- Figura 2: Esquema de la estructura de una costra biológica de suelo (CBS)-----5
- Figura 3: Mapa de la Provincia de Mendoza, detalle de Reserva Natural Villavicencio -----7
- Figura 4: Zonificación de Riesgos de Incendios en la Reserva Natural Villavicencio -----8
- Figura 5: Mapa de Clasificación climática de Mendoza -----9
- Figura 6: Mapa de Provincias Fitogeográficas de Mendoza ----- 10
- Figura 7: Imagen satelital mostrando el área de muestreo y los sitios incendiados seleccionados. ----- 11
- Figura 8: Diseño de Muestreo de las variables Cobertura y Frecuencia para cada Sitio. ---- 12
- Figura 9: Esquema de toma de datos de las variables medidas a campo ----- 13
- Figura 10: Cobertura de Costra Biológica de Suelo según los años de restauración post-fuego. ----- 15
- Figura 11: Frecuencia de CBS dominadas por grupo funcional según los años de recuperación post-fuego ----- 16
- Figura 12: Frecuencia de Líquenes Cortícolas según los años de recuperación post-fuego. ----- 17
- Figura 13: Frecuencia de líquenes sobre rocas en función de los años de recuperación post-fuego ----- 18
- Figura 14: Frecuencia de Musgos sobre Mantillo en función de los años de recuperación post-fuego ----- 18

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1: Factores determinantes de la distribución de comunidades criptógamas para las variables respuesta ----- 20
- Tabla 2: Indicadores de ajuste del modelo con menor AICc según la variable respuesta analizada (VR) y la categoría de tiempo de recuperación post-fuego (TR) ----- 21
- Tabla 3: Modelos Considerados en la Inferencia Multimodelo según la variable Respuesta considerada. ----- 26

1. INTRODUCCIÓN

Entre los disturbios que afectan los ecosistemas del planeta se encuentran los incendios. Los mismos pueden ser parte de la dinámica natural del sistema, como en algunos pastizales y sabanas africanas, o pueden actuar como factor externo condicionando la dinámica, la estructura, el proceso de sucesión natural y los servicios ecosistémicos, como en zonas áridas, selvas tropicales o húmedas (Bond, 2001). En general, dependiendo de la gravedad del incendio, de las adaptaciones y las configuraciones espaciales de los individuos sobrevivientes, del suelo y los bancos de semillas, los incendios pueden conducir a una variedad de cambios en los ecosistemas (Pausas, 2018; McLauchlan, et al., 2020). En los ecosistemas adaptados al fuego, un incendio puede funcionar como factor clave para la renovación de la vegetación, la selección de especies dominantes y el mantenimiento de la diversidad, siempre y cuando las frecuencias sean bajas y con intensidades moderadas (Cesca, 2001). Por otro lado, en aquellos ecosistemas donde los incendios no son parte del ciclo natural, o en los que han sufrido cambios en los regímenes naturales de incendios (frecuencia, estacionalidad o gravedad) (McLauchlan, et al., 2020), su presencia puede alterar drásticamente las comunidades existentes, reducir la biodiversidad, crear condiciones para el reemplazo de especies nativas y alterar los patrones sucesionales o de recuperación (Jaksic & Fariña, 2015)

Los estudios de los efectos del fuego tradicionalmente se han centrado en la mortalidad y la regeneración de las plantas post-fuego (McLauchlan et al., 2020). Sin embargo, el fuego afecta una gama más amplia de procesos ecológicos y componentes de la biodiversidad, con consecuencias a diferentes escalas espaciales que van desde el establecimiento de plantas individuales hasta el clima global. En la vegetación, los efectos dependen de numerosos factores, incluidos el tamaño del incendio, las condiciones climáticas previas y posterior al incendio, la historia reciente del incendio y los rasgos de las plantas (tipo de dispersión, velocidad de crecimiento, ubicación de las yemas, tipo de corteza, etc.) (Johnstone et al., 2016 ; Davis, Higuera y Sala, 2018; McLauchlan, et al., 2020). Generalmente, luego de un incendio se produce un incremento relativo de la cobertura de pasto y una disminución o eliminación de especies arbustivas, simplificando la estructura y/o aumentando la superficie de espacios abiertos (Martínez Carretero, 1995). A su vez, puede afectar los suelos modificando la estabilidad de agregados, el reservorio de nutrientes, la porosidad, los procesos de remoción, transporte y sedimentación de partículas (Mataix-Solera & Cerdá, 2009), la germinación de semillas, los microorganismos y las comunidades criptógamas que lo habitan.

Las comunidades criptógamas comprenden las costras biológicas del suelo (CBS), líquenes de las rocas, briofitas o musgos y líquenes cortícolas, estos últimos distribuidos en superficies de plantas, incluidos tallos, ramas de árboles y arbustos (Elbert, et al., 2012). Estas comunidades han sido descritas prácticamente en todos los continentes y generalmente se encuentran en varios tipos de suelo, rocas y arbustos de casi todas las comunidades vegetales. Las criptógamas son especialmente importantes en ecosistemas degradados y en las zonas áridas (Belnap & Lange, 2003), ya que tienen funciones claves como fijadoras de nitrógeno y estabilizadoras de suelo. Además, promueven la rehabilitación de suelos erosionados y la colonización de terrenos desnudos, superficies de roca, depósitos volcánicos y áreas quemadas (Elbert et al., 2012). En varios estudios se muestra que los distintos componentes de las comunidades criptógamas (líquenes, cianobacterias y musgos) aparecen temprano en la sucesión primaria terrestre, así como también son potencialmente importantes luego de un disturbio, en la sucesión secundaria (Clements, 1916; Worley, 1973, Rayburn et al., 1982; Wynn-Williams, 1993; Kurina & Vitousek, 1999; Lukesova, 2001; Bowker, 2007). Aquí pueden tener efectos facilitadores hacia otros organismos, mejorando la probabilidad de colonización, facilitando la germinación de semillas, el establecimiento y la supervivencia de plántulas de organismos superiores (Chapin et al., 1994; Elmarsdottir et al., 2003; Hawkes, 2004; Bowker, 2007). Además, al estar compuestas por organismos sensibles a los disturbios (Johansen & Clair, 1986), y sufrir diferentes variaciones de

su abundancia y composición, es que pueden utilizarse como indicadores de degradación y/o recuperación de ecosistemas ante un disturbio (Rodríguez et al., 2009)

En Argentina, las zonas áridas y semiáridas son las regiones del país más afectadas por incendios (Martínez Carretero, 1995). Aquí es común que se produzcan quemas en grandes extensiones como resultado de procesos voluntarios (para combatir malezas y plagas, acelerar el rebrote de pasturas, y eliminar rastrojos y restos de desmonte) o naturales, favorecidos especialmente por las condiciones climáticas (González et al., 1999; Cesca, 2001) y la rápida propagación debida al combustible disponible (Martínez Carretero, 1995). En la provincia de Mendoza, la mayor parte de los incendios ocurren en el sur de la provincia, (San Rafael y General Alvear), mientras que al norte se producen mayoritariamente en zonas periurbanas, particularmente en la zona del pedemonte y de la Precordillera (Martínez Carretero, 1995). Las causas de los incendios suelen ser generalmente intencionales (por criadores de cabras) y/o accidentales (campamentos, fines de semana, asados etc.) afectando a ecosistemas que evolutivamente no están adaptados a dinámicas ecológicas de fuego. Desde el año 2003 hasta septiembre de 2018 se han registrado incendios en la zona del pedemonte del gran Mendoza, que afectaron alrededor de 20.800 hectáreas en el Cerro Arco y sus inmediaciones. El más reciente de estos, sufrido en septiembre de 2018, fue el tercer incendio de mayor magnitud en los últimos 17 años en las inmediaciones del área metropolitana, considerando las dimensiones y la superficie total afectada (De La Rosa, 2018). En el año 2019 se registraron además incendios en el asentamiento Piedras Blancas, en zonas aledañas al barrio Sol y Sierra, San Isidro (Las Heras) y Potrerillos (El Sol, 2019), marcando así la importancia de este disturbio en la dinámica ecológica y social del pedemonte mendocino.

En La Reserva Privada de Villavicencio han ocurrido diversos incendios a lo largo del tiempo que han generado cambios en la composición de la vegetación y la fisonomía del paisaje original, principalmente en el área que ocupa la Provincia Fitogeográfica del Monte (Dalmasso, et al., 1999). La gran frecuencia de fuegos antrópicos no intencionales en la región ha determinado la importancia de establecer sus efectos sobre los componentes del ecosistema y conocer la dinámica de recuperación post-fuego de este. Existen estudios de los efectos que estos incendios causaron en la fauna (Fernandez, et al, 2017) y en la vegetación de la reserva natural (Zivkovic, et al., 2013, Chiaradia, *en prep.*), pero se desconoce la forma en que el fuego afectó a las comunidades criptógamas presentes en el área.

Dada la dinámica de incendios de la Reserva Villavicencio y los atributos de las comunidades criptógamas con relación a los disturbios, se desprende la importancia de conocer la heterogeneidad, función, diversidad y distribución de grupos funcionales presentes en el área degradada por incendios. En este proyecto se evalúan los cambios en la abundancia de criptógamas en sitios con distinta historia de recuperación post-fuego en la región del Monte de la Reserva Natural Villavicencio para determinar si la cobertura y diversidad funcional varían con mayor tiempo de recuperación. Este proceso, sumado al análisis de los factores bióticos y abióticos que determinan su distribución, busca establecer la potencialidad de algunos tipos funcionales de ser utilizados como indicadores de recuperación post-fuego del ecosistema.

2. HIPÓTESIS

Debido a que el fuego destruye a los organismos de las comunidades criptógamas, y a que estos presentan distintas estrategias de colonización y desarrollo, la diversidad y composición de criptógamas variará según el tiempo de recuperación desde el último fuego. De esta hipótesis se desprenden las siguientes predicciones:

- a) la abundancia de criptógamas aumentará con mayor tiempo de recuperación post-fuego.
- b) Los distintos tipos de organismos criptógamos (líquenes cortícolas, líquenes de roca, musgos en mantillo y CBS) presentarán distintas abundancias en función del tiempo de

recuperación y distintas respuestas a factores microambientales (plantas vasculares, mantillo, granulometría, exposición, etc.).

3. MARCO TEÓRICO

Las zonas áridas cubren más del 41% de la superficie continental de la Tierra (Ezcurra, 2006; Godoy-Bürki, 2015) y contemplan todos los ambientes con escasez hídrica, eventos de precipitaciones estacionales, impredecibles y con regímenes extremos de temperaturas (Noy-Meir, 1973). En general, presentan gran heterogeneidad espacial causada principalmente por la amplia variación en estos patrones de temperatura y precipitación (Rivera Aguilar & Cacheux, 2004). Además, se caracterizan por tener una baja productividad con la existencia de una vegetación estructurada en parches formados por arbustos xerofíticos de follaje perenne y zonas con baja o nula cobertura vegetal (interparches). Los interparches generalmente están colonizados por organismos como musgos, cianobacterias, líquenes, conformadores de costras biológicas del suelo (CBS), que pueden alcanzar hasta un 70 % de la cobertura del suelo en algunos ecosistemas áridos (Elbert, et al., 2012).

Las características y los atributos de las zonas áridas pueden modificarse por diferentes fenómenos intrínsecos o extrínsecos al sistema. Cuando estos fenómenos actúan como eventos relativamente discretos en el tiempo y modifican la estructura de una población, comunidad o ecosistema y cambian los recursos, la disponibilidad de sustrato o el ambiente físico, se definen como disturbios (Pickett & White, 1985). No todos los ecosistemas responden de la misma manera ante un disturbio. Generalmente la respuesta del sistema depende de la variabilidad climática, de las características geomorfológicas, de la estabilidad frente a los cambios (resiliencia y resistencia) (Vega & Peters, 1994), la morfología, la fisiología, ecología de las especies presentes en el área y distancia de la fuente de colonizadores (González et al., 2014). Además, los disturbios pueden variar según la intensidad y recurrencia, condicionando de manera decisiva la dinámica, estructura, el proceso de sucesión natural y los servicios de los ecosistemas (Vega & Peters, 1994).

El fuego aparece como uno de los disturbios más comunes en la mayoría de los ecosistemas terrestres del planeta. La ocurrencia de incendios en los ecosistemas depende de factores climáticos (precipitación, humedad, temperatura, velocidad del viento) (Flannigan & Harrington, 1988), de factores endógenos propios del ecosistema tales como cantidad y combustibilidad del material, tipo de estructura y composición de la comunidad (White 1979, Perry 1994; González, et al., 2014) y por último, de la susceptibilidad natural o adaptación de la vegetación a la ignición especialmente durante las sequías (Cesca, 2001). Algunas características que modifican la presencia de fuego y que son fundamentales para determinar sus regímenes y efectos sobre los componentes bióticos están determinadas por la temporada de fuego, intensidad, frecuencia y extensión, gravedad (los impactos directos del fuego), tipo (suelo, superficie, corona, mixto) y modo de combustión (Whelan, 1995; McLauchlan, et al., 2020) entre otras. La temporada de incendios está principalmente determinada por el clima, pudiendo aparecer fuentes de combustión naturales, tales como rayos provenientes de tormentas. Además, algunos aspectos del clima como la fuerza y dirección del viento pueden afectar también la extensión del incendio, alterando los límites del fuego y generando muchas veces nuevos focos. Por último, la historia de incendios de un área, los cambios de usos de suelo, y el uso de fuegos por parte de pobladores para aumentar la receptividad ganadera, pueden generar cambios en los regímenes naturales de incendios, con consecuencias ecológicas como cambios en las trayectorias sucesionales (Villagra, et al., 2009).

Existen diversos estudios (Díaz-Delgado, 2003; Verzino, et al., 2005; Pérez-Cabello, Echeverría, de la Riva, & Ibarra, 2011) donde se evidencian los efectos del fuego sobre los diferentes componentes del ecosistema. Dependiendo del origen, la intensidad, extensión, velocidad del

fuego y de las condiciones previas, el fuego puede disminuir drásticamente la biomasa, con una rápida recuperación de los estratos herbáceos y una lenta recuperación de los estratos arbustivos (Verzino, et al., 2005; Passera, 2007; Pausas, 2018) o en algunos casos un incendio puede provocar la eliminación total de la vegetación, quedando grandes superficies con suelo desnudo (Martínez Carretero, 1995). A su vez, los cambios ocurridos en la vegetación están intrínsecamente relacionados a cambios en el suelo (Wardle, Jonsson, Mayor y Metcalfe, 2016; McLauchlan, et al., 2020). El fuego altera múltiples propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, como la textura, la agregación, el pH, el contenido de nutrientes, la estabilidad de agregados, el reservorio de nutrientes y la retención hídrica, entre otros (Mataix-Solera & Cerdá, 2009; McLauchlan, et al., 2020). Todos estos impactos afectan los procesos de remoción, transporte y sedimentación de partículas, aumentando las tasas de erosión. Adicionalmente el fuego también produce una elevada pérdida de materia orgánica, costras biológicas del suelo y otros organismos como líquenes de las rocas y líquenes cortícolas por combustión (Perazzo, 2018).

En las zonas áridas y semiáridas de la ecorregión del Monte de Argentina el fuego es generalmente un elemento exógeno, causante junto con el pastoreo y la tala, de degradación (Bisigato et al, 2009). En Mendoza, el fuego afecta cada año grandes extensiones, con notables implicancias económicas, sociales y ecológicas. Las causas de ocurrencia de eventos de fuego varían según las regiones, en la Precordillera pueden ser generados intencionalmente por los lugareños con el fin de obtener pasturas para su ganado (Martínez Carretero, 1995) o accidentales por mal uso de los visitantes o turistas. Además, en el sureste de la provincia de Mendoza, hay registros de incendios originados por tormentas eléctricas que se extendieron por más de 700.000 ha. En Villavicencio, particularmente, existe un registro de incendios con más de 50 años de antigüedad (Fundación Villavicencio, 2015) con informes de los efectos que estos generaron en la vegetación, fauna, acumulación de biomasa y paisaje (Dalmasso, 1999; Passera, 2007). Sin embargo, son escasos los estudios relacionados sobre los efectos del fuego en las comunidades criptógamas y su rol en la dinámica de recuperación del ecosistema.

Las comunidades criptógamas comprenden las costras biológicas del suelo (CBS), líquenes de las rocas (Figura 1-D), briofitas (Figura 1-A) y líquenes cortícolas (Figura 1-E), distribuidos en superficies de plantas, incluidos tallos, ramas y hojas de árboles y arbustos (Elbert et al., 2012). Los primeros estudios que describen características de las comunidades criptógamas son los de Fletcher & Martin, 1948 en zonas áridas de los Estados Unidos, posteriormente en los años 90 hubo un notable incremento del conocimiento sobre estos organismos, y se ampliaron las líneas de investigación hacia su ecofisiología, distribución, interacciones bióticas (Maestre et al., 2008), el efecto de los disturbios (García, Aranibar, & Pietrasiak, 2015) y su restauración o recuperación (Bowker, 2007).

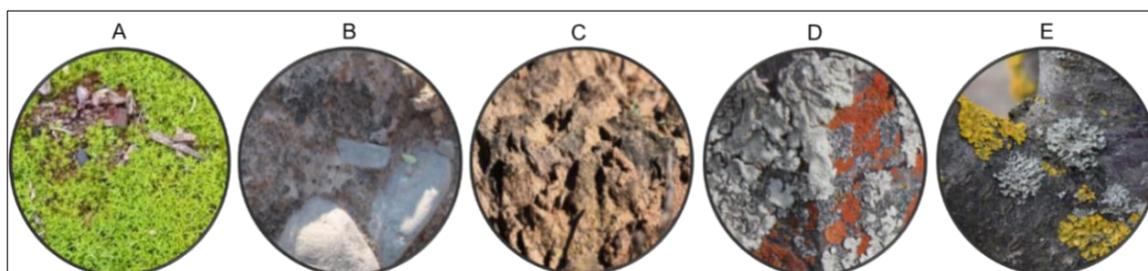


Figura 1: Imágenes de Comunidades Criptógamas, A) Costra Biológica dominada por Musgos o Briofitos, B) Costras Biológicas Dominadas por Líquenes, C) Costra Biológica Dominada por Cianobacterias, D) Líquenes sobre Rocas y E) Líquenes sobre Árboles o Arbustos. Fuente: Propia

Las costras biológicas del suelo se clasifican en general por la dominancia de un tipo funcional (Figura 2), como líquenes, musgos, cianobacterias, algas o hepáticas. Entre los principales

grupos funcionales están las cianobacterias. Las costras de cianobacterias suelen ser oscuras o negras y han sido muy estudiadas debido a su amplia distribución en zonas áridas y semiáridas de todo el planeta (se han descrito en desiertos cálidos de todos los continentes). Su amplia distribución se debe en parte a la dispersión de estos organismos y a su capacidad para soportar condiciones extremas de temperatura, humedad y radiación (Vitousek et al., 2002; Castillo-Monroy & Maestre, 2011).

La CBS dominada por algas tiene una gran importancia ecológica, ya que protege los suelos en zonas de dunas de la acción erosiva, contribuyendo a su fijación (Zhang et al., 2007). Este tipo de CBS es muy abundante en latitudes altas, en regiones desérticas frías donde los suelos se congelan y el potencial de evapotranspiración es muy bajo (Belnap 2006; Castillo-Monroy & Maestre, 2011). La CBS dominada por musgos (plantas fotosintéticas terrestres primitivas) está también ampliamente distribuida en zonas áridas y semiáridas de todo el planeta, siendo el contenido en arcilla y el pH dos importantes factores que determinan su distribución (Kleiner & Harper 1977; Anderson et al. 1982; Castillo-Monroy & Maestre, 2011). Suelen ser especialmente abundantes en los microambientes más húmedos de los ecosistemas áridos y semiáridos, como los que se encuentran debajo de la copa de plantas vasculares, como las macollas del género *Nasella* en el centro y SE de España (Castillo-Monroy & Maestre, 2011).

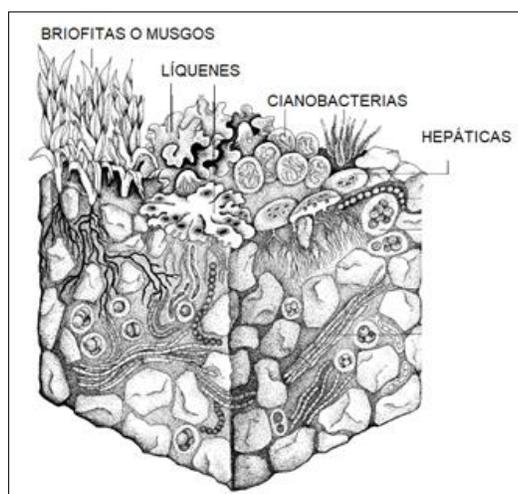


Figura 2: Esquema de la estructura de una costra biológica de suelo (CBS) (Belnap & Lange, 2003).

Las costras biológicas dominadas por líquenes son fácilmente identificables, presentando una amplia gama de formas y colores. La distribución de los líquenes está fuertemente influenciada por las condiciones climáticas y generalmente se desarrollan en áreas estables y suelos alcalinos con textura fina (Rogers & Lange 1972, Rogers 1977; Castillo-Monroy, 2011). Este tipo de CBS puede clasificarse según la forma de crecimiento de los líquenes dominantes, como crustosos, escamulosos, gelatinosos, foliosos y fruticolosos. Los líquenes crustosos se caracterizan generalmente por unirse al sustrato por medio de la médula o el hipotalo que generan estructuras de adherencia. Este grupo se caracteriza por desarrollarse en superficies como rocas de las cuales sacan provecho al hacer usos del flujo laminar de agua o condensación por diferencias de temperatura. Los líquenes escamulosos están conformados por escamas superpuestas, que se encuentran adheridas al sustrato por medio de rizoides. Por último, los líquenes foliosos se extienden en el sustrato en forma plana a modo de hoja, parcialmente adheridos al sustrato por medio de rizines.

Las comunidades criptógamas tienen roles significativos en las zonas áridas del centro-oeste de la Argentina (Navas Romero, 2019), debido a que son productoras primarias, fijadoras de nitrógeno, carbono y estabilizadoras de suelo por su interacción entre minerales y polímeros

orgánicos (Belnap & Lange, 2003). Además, en sistemas degradados algunos componentes de estas comunidades pueden considerarse colonizadores mientras que otros pueden ser indicadores de la salud del sistema que las sustenta (Belnap, 1993). Las costras biológicas modifican las condiciones edáficas, siendo capaces de producir cambios en los niveles de compactación, textura, y estabilidad (Belnap & Eldridge, 2001). Su crecimiento preferencial en suelos desnudos le confiere estabilidad al sistema, gracias a que sus componentes son capaces de retener y aumentar la cohesión entre partículas (Weber, et al., 2005; Navas Romero, 2019), controlando así los procesos erosivos (Castillo-Monroy et al., 2011). Con respecto a la dinámica hídrica pueden jugar un papel importante respondiendo rápidamente a cortos pulsos de precipitación, aumentando la disponibilidad de agua e incorporando nutrientes al sistema (Eldridge, 1993; Navas Romero, 2019), suministrando sitios favorables para la germinación de las semillas y la supervivencia de las plantas (Xiao & Hu, 2017).

En cuanto a los efectos del fuego, existen evidencias que la cobertura criptogámica en suelo de matorrales xerófilos es extremadamente vulnerable a disturbios como el fuego y el pisoteo (Hawkes & Flechtner, 2002). En general, cuando los incendios son de baja severidad pueden no eliminar toda la estructura, pudiendo permitir que la cobertura criptogámica se recupere sin pérdida significativa de suelo. Sin embargo, el fuego puede también tener un efecto dramático en la abundancia de criptógamas, generando una inmediata disminución post-fuego de la cobertura, biomasa, frecuencia, modificando la composición y diversidad funcional, y alterando las funciones ecosistémicas que desempeñan (Belnap & Eldridge, 2001).

Los distintos organismos de la CBS responden diferencialmente al fuego. Las algas verdes se recuperan entre los 2 y 5 años después del incendio, seguidas de las cianobacterias que necesitan más de 4 años. Los musgos pueden tomar más tiempo que las algas, pero pueden regresar con bastante rapidez en climas más húmedos y fríos, como se observó en el norte de la Gran Cuenca y la Cuenca de Columbia de América del Norte (Belnap & Lange, 2003). Los líquenes son el componente más lento para recuperarse, generalmente tardan décadas en desarrollar una cobertura significativa. Por otro lado, en los bosques tropicales de Australia y Zimbabue, donde la vegetación vascular es alta, este disturbio puede estimular el desarrollo de costras biológicas del suelo, posiblemente a través de la descarga de nutrientes que ocurre después del fuego, así como la mayor disponibilidad de luz en la superficie del suelo, al disminuir la cobertura de vasculares (Belnap et al., 2003).

En la Provincia de Córdoba, Argentina, los fuegos reducen la abundancia y presencia de criptógamas (Perazzo, 2018; Rodríguez et al., 2009). Sin embargo, cada ecosistema es único y cada disturbio puede generar diferentes efectos según el sistema natural donde se produzca, la escala y el tipo de incendio (Belnap, 2003). Las diferencias observadas entre las regiones y las respuestas de los organismos al fuego indican que aún no se dispone de una imagen clara de los efectos del fuego sobre estos organismos. Si bien el fuego no es un elemento común en el pedemonte, conocer su historia, sus efectos sobre distintos componentes del ecosistema y la dinámica de recuperación post-fuego ayudaría a diseñar y proponer herramientas de restauración para la recuperación de áreas degradadas por fuego.

4. OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar componentes de comunidades criptógamas potenciales de ser utilizados como indicadores de recuperación post-fuego mediante los cambios en la abundancia de distintos organismos y su relación con factores ambientales en sitios con distinta historia de fuego en la Reserva Natural Villavicencio.

Objetivos Particulares

1. Describir y comparar la cobertura y la frecuencia de tipos funcionales de criptógamas (líquenes cortícolas, líquenes en roca, líquenes y musgos en costras biológicas del suelo) en sitios con distinta historia de fuego.
2. Identificar los factores bióticos y/o abióticos que influyen en la distribución de comunidades criptógamas, en sitios con distinta historia de fuego.

5. DESCRIPCION DEL ÁREA DE ESTUDIO

5.1. Área de estudio

La Reserva Natural Villavicencio está ubicada en el departamento de Las Heras, al noroeste de la Provincia de Mendoza, entre los 32°43'37" de latitud Sur, 69°09'38" de longitud Oeste y los 32°25'12" Sur, 68°48'33" Oeste (Figura 3). A nivel provincial, es un área de conservación bajo protección privada gestionada por la Fundación Villavicencio, reconocida como parte de la Red de Áreas Naturales protegidas de la provincia de Mendoza, en el año 2000 bajo la Resolución N°1065/2000 de la Dirección de Recursos Naturales Renovables. En toda su extensión abarca 62.000 hectáreas y sus objetivos involucran proteger los ecosistemas naturales, especies de flora y fauna nativa; preservar de la contaminación antrópica los recursos hídricos y el conocimiento del patrimonio arqueológico e histórico de la región.

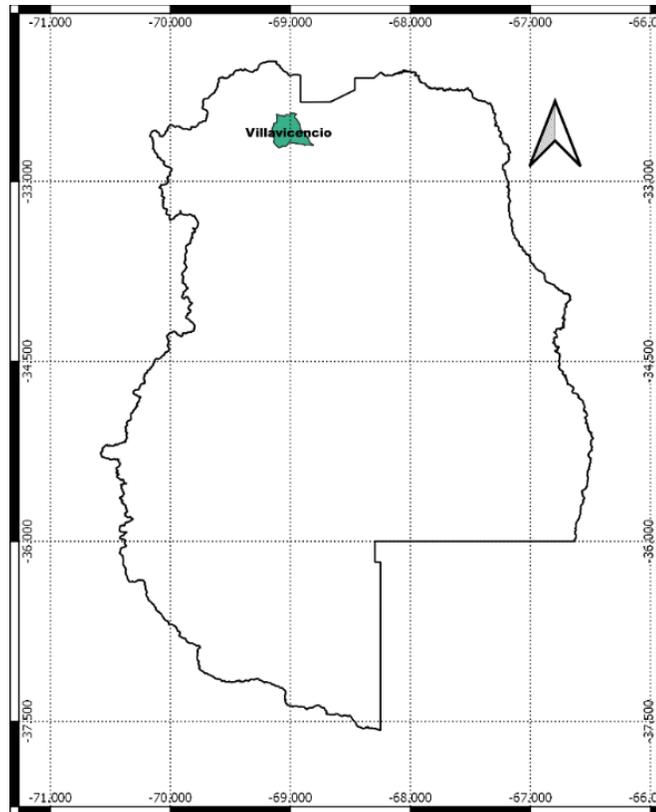


Figura 3: Mapa de la Provincia de Mendoza, detalle de Reserva Natural Villavicencio (Verde). Fuente SIAT, Mendoza

La reserva ocupa dos unidades morfoestructurales (Precordillera y Piedemonte) y tres provincias fitogeográficas (Monte, Cardonal y la Puna) (Roig & Martínez Carretero, 1998) que presentan ecosistemas frágiles y de lenta capacidad de recuperación, en particular la Puna, caracterizada por las bajas temperaturas, la alta radiación solar y evapotranspiración, la baja cobertura vegetal

y los suelos inmaduros con continuos procesos de crioturbación (Roig & Martínez Carretero, 1998; Dalmaso, et al., 1999).

5.2. Usos antrópicos

El área donde se ubica la reserva, antes de su creación, tenía cuatro tipos de usos: Ganadero, Minero, Social e Industrial (Dalmaso et al., 1999). El uso ganadero y el minero cesaron luego de la creación de esta, dejando consecuencias ambientales como la disminución del número de especies nativas y expansión de especies vegetales exóticas e invasoras y la remoción de suelos, depósitos de materiales y escombros, respectivamente. El uso industrial, principalmente la extracción de agua es la única actividad industrial actual y se restringe a la explotación del agua para ser comercializada. Por último, dado su valor arqueológico, histórico y recreativo el área es intensamente utilizada por los visitantes que desarrollan actividades como senderismo, cabalgatas, visitas guiadas, etc., potenciales de generar acumulación de residuos, deterioro de la calidad paisajística, perturbaciones de la flora, fauna e incendios (Dalmaso, et al., 1999).

Los incendios al ser una de las principales causantes de la pérdida de especies vegetales, pérdida de refugios, sitios de nidificación y recursos alimentarios de la reserva (Dalmaso, et al., 1999) fueron exhaustivamente estudiados y registrados, determinando las causas, las fechas y la ubicación de los mismos. Además, dada la importancia de este disturbio en la reserva, en la misma se cuenta con evaluaciones de la vegetación, las picadas y las islas de agua presentes en la misma que establecen una zonificación y jerarquización de riesgos de incendios de toda el área. Como se observa en la figura 4 los riesgos de niveles Muy Alto y Alto se corresponden con el desarrollo histórico de incendios (Fundación Villavencio, 2015) y están asociados a la región fitogeográfica del monte.

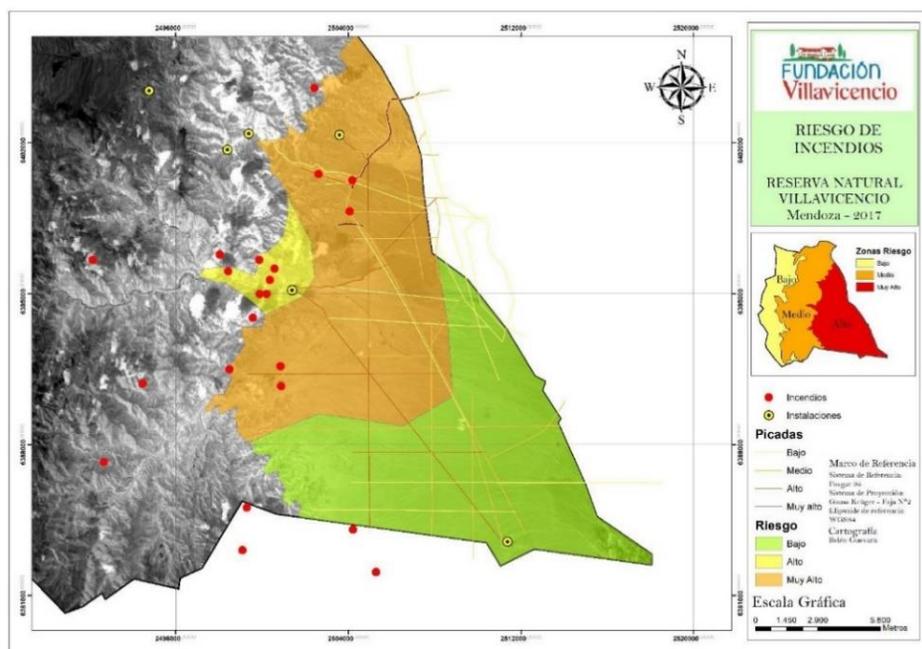


Figura 4: Mapa de Zonificación de Riesgos de Incendios en la Reserva Natural Villavencio. (Fundación Villavencio, 2015)

5.3. Geomorfología y Suelos

La reserva de Villavencio se observa asimétrica presentando una pendiente más abrupta hacia el Oeste con una altitud máxima de 4000 msnm, representada por el C^o Blanco. La Precordillera es la unidad mayoritariamente representada en la reserva, presenta formaciones geológicas del Cuaternario, Terciario intrusivo, Triásico, Pérmico volcánico y Villavencio (Dalmaso et al.,

1999). En este sector aparecen rocas ígneas afectadas por fallas, con calizas ordovícicas; afloramientos de rocas carbónicas a terciarias, alternando con estratos de conglomerados con sedimentos más finos. En el pedemonte existe una densa red de cañadones, con una composición granulométrica gruesa, de gran permeabilidad y resistente a la erosión. En toda el área dominan materiales cuaternarios, constituidos por gravas y cantos rodados en una matriz arenosa. Por lo general los suelos son Entisoles, Torrifluentes típicos, de baja conductividad eléctrica, ricos en potasio y pobres en materia orgánica (Roig y Martínez Carretero, 1998; Dalmasso et al., 1999).

5.4. Clima

Según la clasificación de Köppen, el clima de Villavicencio se localiza, como muestra en la figura 5, en la transición entre los climas de Tundra y Desértico. La Tundra se encuentra sobre los 3000 msnm, mientras que el resto del área posee un clima de tipo estepario, caracterizado por lluvias escasas y una elevada evapotranspiración.

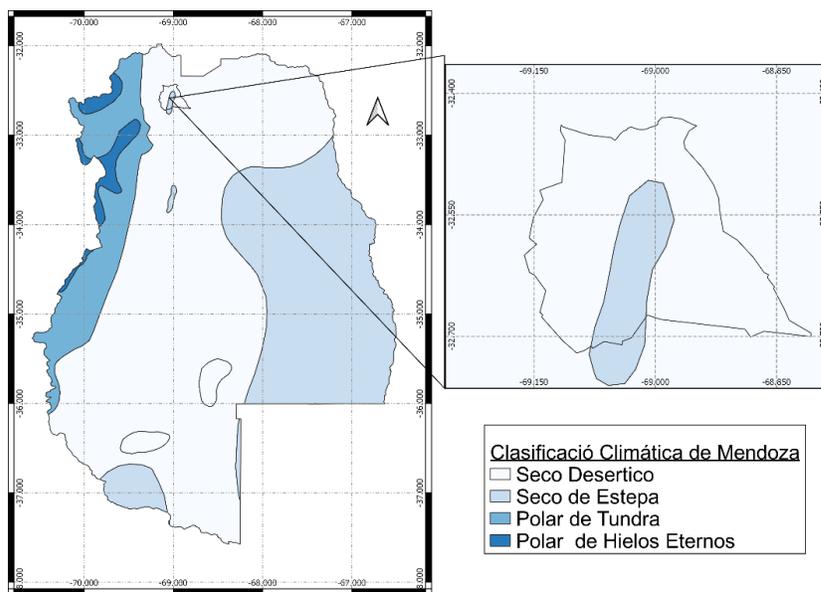


Figura 5: Mapa de Clasificación climática de Mendoza (Köppen), Climas Presentes en la Reserva Natural Privada Villavicencio. Fuente: elaboración propia con datos de SIAT, Mendoza.

La escasez de precipitaciones, los suelos superficiales, inmaduros y de alta infiltración y una elevada evapotranspiración, determinan un ambiente de desierto andino (Roig & Martínez Carretero, 1998). Las lluvias están concentradas en la época estival, son esporádicas, discontinuas y localizadas. El 72% del agua precipita de octubre a marzo y el 28% restante de abril a septiembre. La temperatura presenta una gran variabilidad debido a las grandes diferencias de altitud, a las distintas intensidades de radiación solar recibida en distintos puntos y a la baja humedad relativa. A 1780 msnm, la temperatura media del mes más cálido (enero) es de 17°C, y la del más frío (julio) 5°C, mientras que, en el pedemonte, a 1125 msnm, la temperatura media del mes de enero es de 21,3°C y la de julio 6,7°C (Dalmasso et al., 1999).

5.5. Comunidades vegetales

Desde el punto de vista fitogeográfico tres provincias se encuentran en la reserva (Figura 6): la Provincia Fitogeográfica del Monte entre los 1500 y 1600 msnm (Roig et al., 2009), la Provincia del Cardonal, actualmente llamada Prepuna, hasta aproximadamente los 2700 msnm (Dalmasso et al., 1999) y finalmente la Puna entre los 2700 y 3000 m que alcanza a esta latitud su límite más austral (Roig & Martínez Carretero, 1998).

En la figura 6 se muestran las provincias fitogeográficas y las comunidades vegetales presentes.

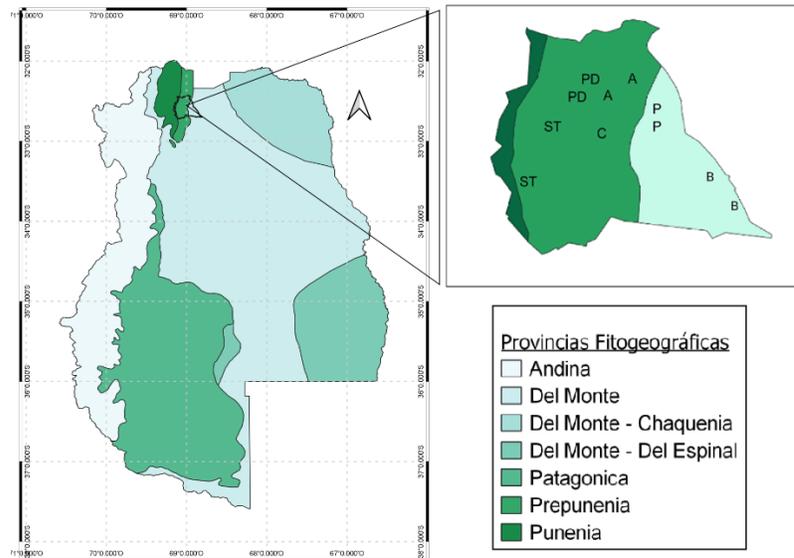


Figura 6: Mapa de Provincias Fitogeográficas de Mendoza detallando comunidades Vegetales presentes en la Reserva Natural Privada Villavicencio. B: *Bulnesia retama*, P: *Prosopis flexuosa*, A: *Artemisia echerarayil*, C: *Coliguajá integerrima*, St: *Stipa chysophila*, Pd: *Plazia daphnoides*. Fuente: elaboración propia con datos de SIAT, Mendoza.

Por debajo de los 1500 msnm, donde se desarrolló el presente trabajo, dominan elementos del Monte, representados por comunidades arbustivas formadas por *Larrea divaricata*, *Larrea cuneifolia*, *Lycium tenuispinosum*, *Senna aphylla*, *Condalia microphylla*, *Tricycla spinosa*, *Menodora decemfida*, *Acantholippia seriphoides*, *Junellia aspera*, etc. En el estrato herbáceo dominan gramíneas del género *Stipa*, y se presentan además especies de *Baccharis pingraea*, *Mutisia retrorsa*, *Parthenium hysterophorus*, entre otras. En este sector existen especies de cactáceas como *Opuntia sulphurea*, *Trichocereus candicans*, *Tephrocactus aoracanthus*, y arbustos como, *Bulnesia retama*, *Caercidium praecox subsp glaucum*, etc. Por último, en las riberas de ríos temporarios se ubican especies de *Eupatorium buniifolium*, *Diostea scoparia*, acompañadas por *Oxybaphus ovatus*, *Nassella sanluisensis*, etc., mientras que en áreas con presencia de aguas subsuperficiales asociadas a cauces de escurrimientos es posible encontrar agrupamientos de *Prosopis flexuosa* acompañado de escasos ejemplares de *Prosopis chilensis*. La reserva suele sufrir incendios que generan cambios en la estructura, riqueza específica y composición florística favoreciendo el reemplazo de matorrales arbustivos por pastizales y la expansión de especies exóticas como *Rosa canina*, *Spartium junceum* y *Rosa rubiginosa* (Dalmasso et al., 1999). Por otra parte, en las zonas aledañas al Hotel Villavicencio se evidencia una profunda modificación de la vegetación dominando aquí, elementos exóticos como: *Skruthantus rubra*, *Melilotus indicus*, *Trifolium repens*, *Anthyrrhinum majus*, *Verbascum thapsus*, etc. Adicionalmente hay evidencias de una presión antrópica por tala en ejemplares de *Prosopis flexuosa*, *Prosopis chilensis* y *Bulnesia retama* (Fundación Villavicencio, 2015).

5.6. Fauna

La Reserva Villavicencio presenta un marcado gradiente altitudinal que, por sus diferencias de clima, disponibilidad de alimento y refugios, genera dos ambientes para la fauna: el ambiente de Llanura (Monte) y los ambientes de Piedemonte-Precordillera. En las llanuras del este y elevaciones bajas-medias del Piedemonte y Precordillera se encuentra representado el dominio Zoogeográfico Central, mientras que el Dominio Andino aparece hacia el oeste de la reserva (Dalmasso et al., 1999). En total se distinguen cerca de 25 especies de mamíferos. La mayoría de los vertebrados presentes en el área son roedores. Dentro de este grupo se encuentran los cávidos como el cuis chico (*Microcavia australis*), y los múridos, el pericote común (*Graomys griseoflavus*), el ratón andino (*Akodon andinus*), tuco-tuco (*Ctenomys mendocinus*), el pericote panza gris (*Phyllotis darwini*), y el chichillón (*Lagidium viscacia*) (Dalmasso et al., 1999). Estos

organismos y los del dominio Andino, los guanacos (*Lama guanicoe*), son los principales transformadores del suelo ya sea por vivir en pequeñas cuevas o por el pisoteo al ramonear, respectivamente.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Elección de sitios y diseño experimental

Para este proyecto se consideraron, como se muestra en la figura 7, los incendios ocurridos en la porción de la reserva que ocupa la provincia fitogeográfica del Monte categorizada como área de riesgo de incendio muy alto (Fundación Villavicencio, 2015). La vegetación está formada por un matorral bajo y abierto formado por parches de *Larrea divaricata* o *L. cuneifolia* y *Prosopis flexuosa*. En las áreas con baja o nula cobertura vegetal (interparches), existen en el área, como en otras zonas áridas, comunidades criptógamas formadas por costras biológicas del suelo, líquenes de las rocas, briofitas y líquenes cortícolas, distribuidos en superficies de plantas, incluidos tallos, ramas y hojas de árboles y arbustos (Elbert et al., 2012).

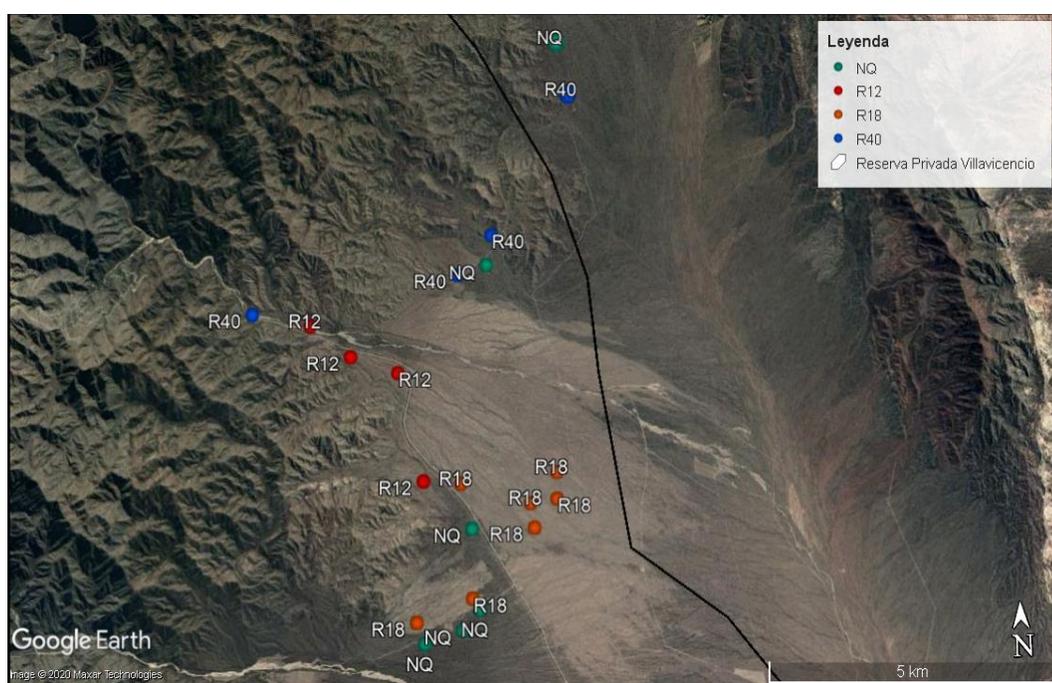


Figura 7: Imagen satelital mostrando el área de muestreo y los sitios incendiados seleccionados. Se muestran en verde los sitios no incendiados, azul los sitios con 40 años de recuperación, en naranja los sitios con 18 años de recuperación y en rojo los sitios los sitios con 12 años de recuperación.

Para poder registrar los cambios producidos a lo largo de los distintos periodos de recuperación post-fuego se identificaron sitios con incendios registrados en distintos años. Este proceso sumado a la información brindada por la Fundación Villavicencio, y por estudios anteriores, permitió seleccionar 21 sitios, distanciados como mínimo 500 metros uno de otro para asegurar independencia de datos, con la siguiente categorización de recuperación post-fuego (Figura 7):

- NQ: 6 (seis) sitios No Quemados,
- R40: 4 (cuatro) sitios con más de 40 años de recuperación post-fuego (Quemados entre los años 1955-1985),
- R18: 7 (siete) sitios con 18 años de recuperación post-fuego (Quemados entre los años 2000-2001) y

- R12: 4 (cuatro) sitios con 12 años de recuperación post-fuego (Quemados entre los años 2006-2007).

En cada sitio se procedió a seleccionar dos puntos centrales distanciados a 30 metros entre sí y se delimitó una transecta señalizada con una cinta métrica central (Figura 7). Esta transecta, colocada en dirección a la pendiente del terreno, sirvió como punto de referencia para el todo el muestreo.

Para el muestreo de comunidades criptógamas se utilizó el diseño propuesto por Pietrasiak et al. (2011) en el que se sistematizaron las distancias a lo largo de la transecta central (Figura 8). A ambos lados de la transecta se instalaron 10 bandas de 15 m cada una. La distancia de los muestreos varió entre las bandas, siendo de 1, 1,5, 2, 2,5 y 3 metros. De este modo tendremos 2 bandas dentro de la cual los muestreos se realizarán cada 1 m, dos bandas con muestreos cada 1,5 m y así sucesivamente hasta los 3 m.

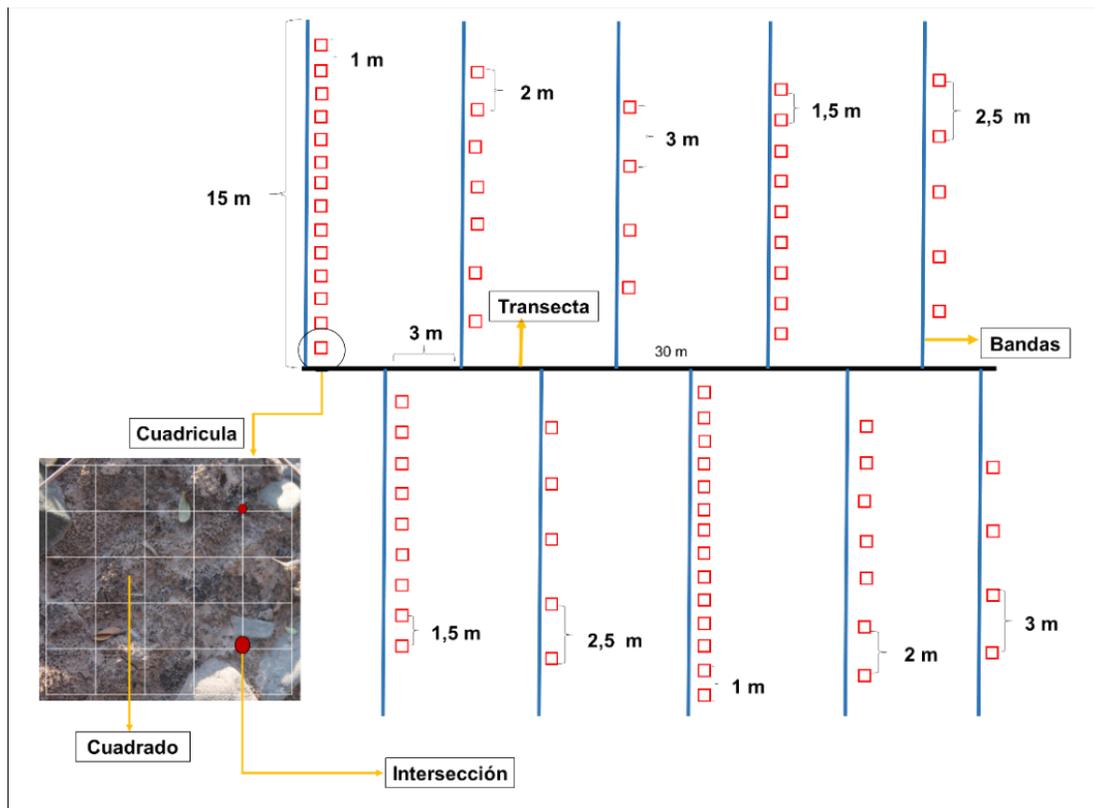


Figura 8: Diseño de Muestreo de las variables Cobertura y Frecuencia para cada Sitio.

En cada banda se utilizó una cuadrícula de 0,25 m² delimitada interiormente con cuadrados de 0,0025 m² (que contiene 36 intersecciones y 25 cuadrados). La cuadrícula fue colocada sistemáticamente a distintos intervalos de distancia a lo largo de las bandas para lograr 78 muestras por sitio de manera que este diseño semialeatorio, como se muestra en la figura 8, evitara que el muestreo coincida con los patrones de la vegetación vascular. Además, en cada cuadrícula se determinaron indicios de disturbios, asignándoles un valor 1 si estaban presentes y 0 si no se observaban, como el pisoteo de animales (exóticos y nativos), montículos de roedores y en los sitios incendiados la presencia de ramas o restos de plantas incendiadas (tocones).

6.2. Estimadores

En cada cuadrícula de 0,25 m² se usaron los siguientes estimadores para las siguientes variables:

- Cobertura de grupos biológicos: Número intersecciones de la cuadrícula (Figura 9) que están en contacto con costra biológica, vegetación (arbustos, gramíneas), suelo desnudo y mantillo. Esta variable puede tomar valores de 0 - 36 intersecciones.
- Frecuencia de grupos biológicos: número de cuadrados de la cuadrícula con presencia de las siguientes variables: líquenes sobre rocas, sobre árboles, sobre musgos, CBS dominadas por musgos, líquenes gelatinosos, líquenes escamulosos, hepáticas y cianobacterias. La variable frecuencia puede tomar valores de 0 -25 cuadrados.
- Presencia de disturbios: dentro de cada cuadrícula, se registró la presencia (valor 1) o ausencia (valor 0) de montículos y signos de disturbios (ramas y tocones quemados y bosta y huellas de animales).
- Cobertura de Rocas: Estimación visual de la cobertura de distintos tipos de rocas. Para esta estimación se clasificaron las rocas en función de su tamaño en las siguientes categorías:
 - Bloques: rocas mayores a 150 mm
 - Gravas: rocas entre 150 – 50 mm
 - Cantos Rodados: rocas entre 50 – 5 mm
 - Gránulos: Rocas menores a 5 mm

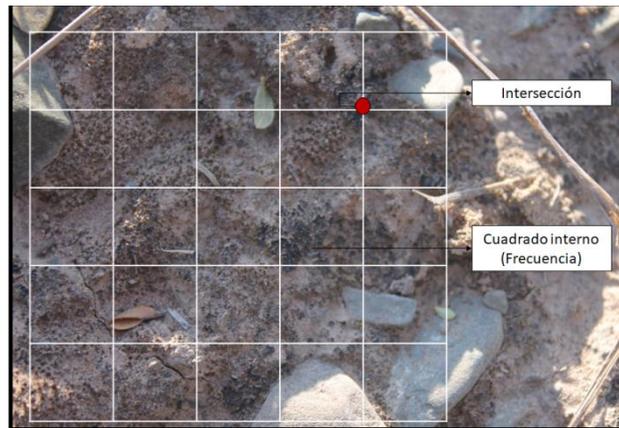


Figura 9: Esquema de toma de datos de las variables medidas a campo

Las variables medidas a campo con la metodología antes desarrollada incluyen variables bióticas (consideradas variable respuesta) y abióticas (variables independientes), detalladas a continuación:

VARIABLES RESPUESTA: ABUNDANCIA DE CRIPTÓGAMAS

- Cobertura de costra biológica de suelos.
- Frecuencia de musgos, líquenes gelatinosos, líquenes escamulosos, hepáticas y cianobacterias.
- Frecuencia de líquenes crustosos (desarrollados sobre rocas).
- Frecuencia de líquenes cortícolas (desarrollados sobre árboles y arbustos).
- Musgos sobre mantillo y hojarasca

VARIABLES EXPLICATORIAS O INDEPENDIENTES: FACTORES BIÓTICOS Y ABIÓTICOS

- Cobertura de plantas vasculares, mantillo y suelo desnudo.
- Pendiente y orientación de la cuadrícula.
- Cobertura de bloque, grava, cantos rodados y gránulos.
- Frecuencia de montículos de roedores.
- Frecuencia de pisoteo.
- Frecuencia de ramas quemadas.
- Frecuencia de tocones quemados.

6.3. ANÁLISIS Y PROCESAMIENTO DE DATOS

Las distintas variables determinadas a campo se analizaron estadísticamente, considerando variables independientes y de respuesta según la hipótesis a evaluar y los objetivos a cumplir. Para la determinación de la variación de la cobertura y la frecuencia de tipos funcionales de criptógamas con relación al tiempo de recuperación post-fuego se consideraron los datos de cada uno de los 21 sitios. Para facilitar su interpretación, este proceso de análisis estuvo organizado según los grupos funcionales y sus sustratos de la siguiente manera:

- Cobertura de CBS (CCBS) y Frecuencia de Grupos funcionales dominantes
- Frecuencia de Líquenes cortícolas (FLA)
- Frecuencia de Líquenes sobre rocas (FLR)
- Frecuencia de Musgos sobre Mantillo (FMM)

Mediante el análisis de la varianza no paramétrica (Kruskal & Wallis), se analizaron las variables frecuencia y cobertura de los distintos grupos funcionales a fin de identificar las diferencias dadas por el tiempo de recuperación post-fuego.

Para identificar los factores que influyen en la distribución de comunidades criptógamas (objetivo 2) se evaluaron, mediante Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLG), los efectos de las variables explicatorias en cada una de las variables respuesta que presentaron diferencias en función de la historia de incendios (primer análisis). Para cada categoría de recuperación post-fuego se analizaron los datos en tres etapas mediante los paquetes estadísticos `fitdistrplus` (Delignette-Muller & Dutang, 2015), `GLM` y `MuMIn` del entorno estadístico R (Barton, 2020; RStudioTeam, 2020):

- Etapa N°1: Prueba de distribución de cada variable. Para cada variable de respuesta se compararon distintas distribuciones y se seleccionó la que mejor se ajustaba en cada caso. Para las variables de cobertura, se compararon las distribuciones Normal, Log-normal, y Gamma. Para las frecuencias, se compararon Poisson y Binomial Negativa. Este análisis se realizó con el paquete `fitdistrplus`. Este paquete determina cual es la distribución de mejor ajuste según el Criterio de Información de Akaike para muestras pequeñas (AICc) (Wong & Li, 1998) de forma tal que aquella distribución con menor AICc es la que mejor se ajusta. El estimador AICc es el recomendado para muestras pequeñas, y converge con AIC al aumentar el número de muestras. Dado que el número de muestras disponibles varía según el tipo de organismo criptógamo considerado, se utilizó AICc en todos los casos.

- Etapa N°2: Una vez determinada la distribución de cada variable, se construyeron modelos con las variables explicativas que según el conocimiento ecológico podrían afectar a cada variable respuesta. El conjunto de modelos considerado para cada variable se muestra en el material complementario. Se utilizó inferencia multimodelo del paquete MuMIn en el entorno al programa estadístico R (Barton, 2020; RStudioTeam, 2020) para seleccionar los modelos de mejor ajuste. Los modelos con el menor AICc, y los que difirieron por 2 unidades del mejor modelo ($dAICc < 2$), siempre que se diferenciaron del modelo nulo (sin ninguna variable independiente) por más de 2 unidades, se consideraron modelos útiles para explicar las variables respuesta. Se consideró que los factores incluidos en dichos modelos tenían un efecto sobre cada variable respuesta. En todos los modelos seleccionados, se estimaron los parámetros, para conocer la magnitud y dirección (positiva o negativa) de cada variable independiente en cada variable respuesta.
- Etapa N°3. Para evaluar el poder explicativo de los modelos seleccionados con inferencia multimodelo ($dAICc < 2$), se estimaron los estadísticos R^2 , el peso de Akaike (w , por Akaike weight, que indica el peso relativo de un modelo sobre los otros), el $dAICc$ entre cada modelo y el nulo, y el número de modelos con $dAICc < 2$. (Burnham & Anderson, 2002).

7. RESULTADOS

7.1. Cobertura de costra biológica de suelo y frecuencia de grupos funcionales

La cobertura de costras biológicas del suelo resultó menor en sitios no quemados que en sitios con corto tiempo de recuperación post-fuego. En la figura 10 puede observarse una tendencia invertida entre ambas variables, mostrando que a medida que aumenta el tiempo de recuperación post-fuego, es menor la cobertura de costras biológicas del suelo ($H = 10,67$; $p = 0,01$). Todos los sitios quemados no mostraron diferencia significativa de cobertura de CBS entre ellos y fueron similares para todas las categorías de recuperación post-fuego.

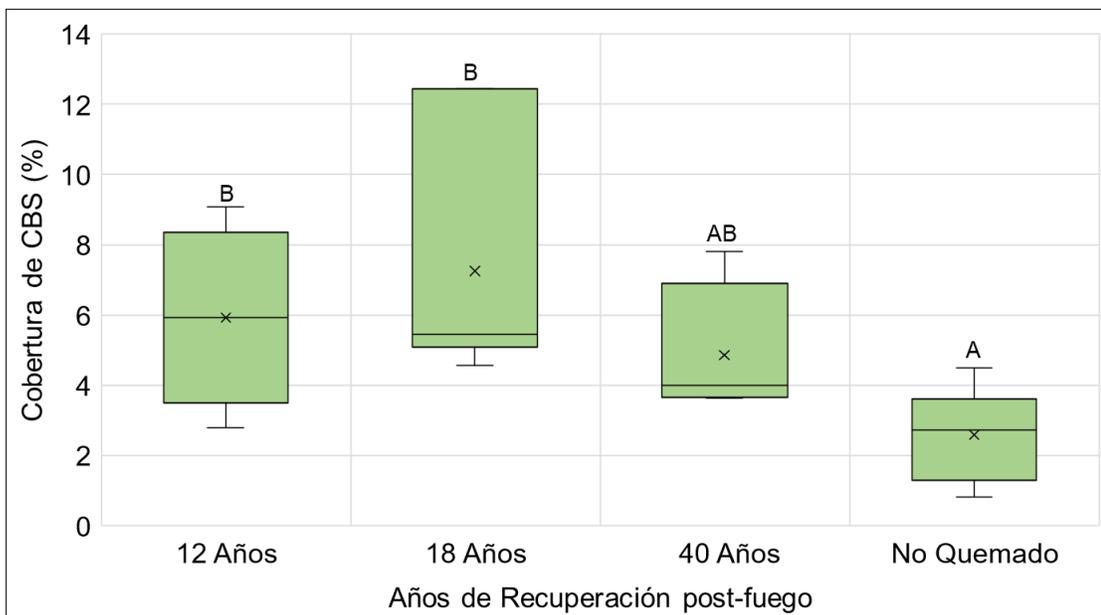


Figura 10: Cobertura de Costra Biológica de Suelo según los años de restauración post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un p-valor de 0,05. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas.

Cuando se analizan los distintos grupos funcionales que constituyen las CBS (líquenes escamulosos, gelatinosos, cianobacterias o musgos) se encontraron distintas respuestas al

tiempo de recuperación post-fuego por tipo funcional. Los líquenes escamulosos (Figura 11-A) no mostraron diferencias significativas entre las distintas categorías de recuperación post-fuego.

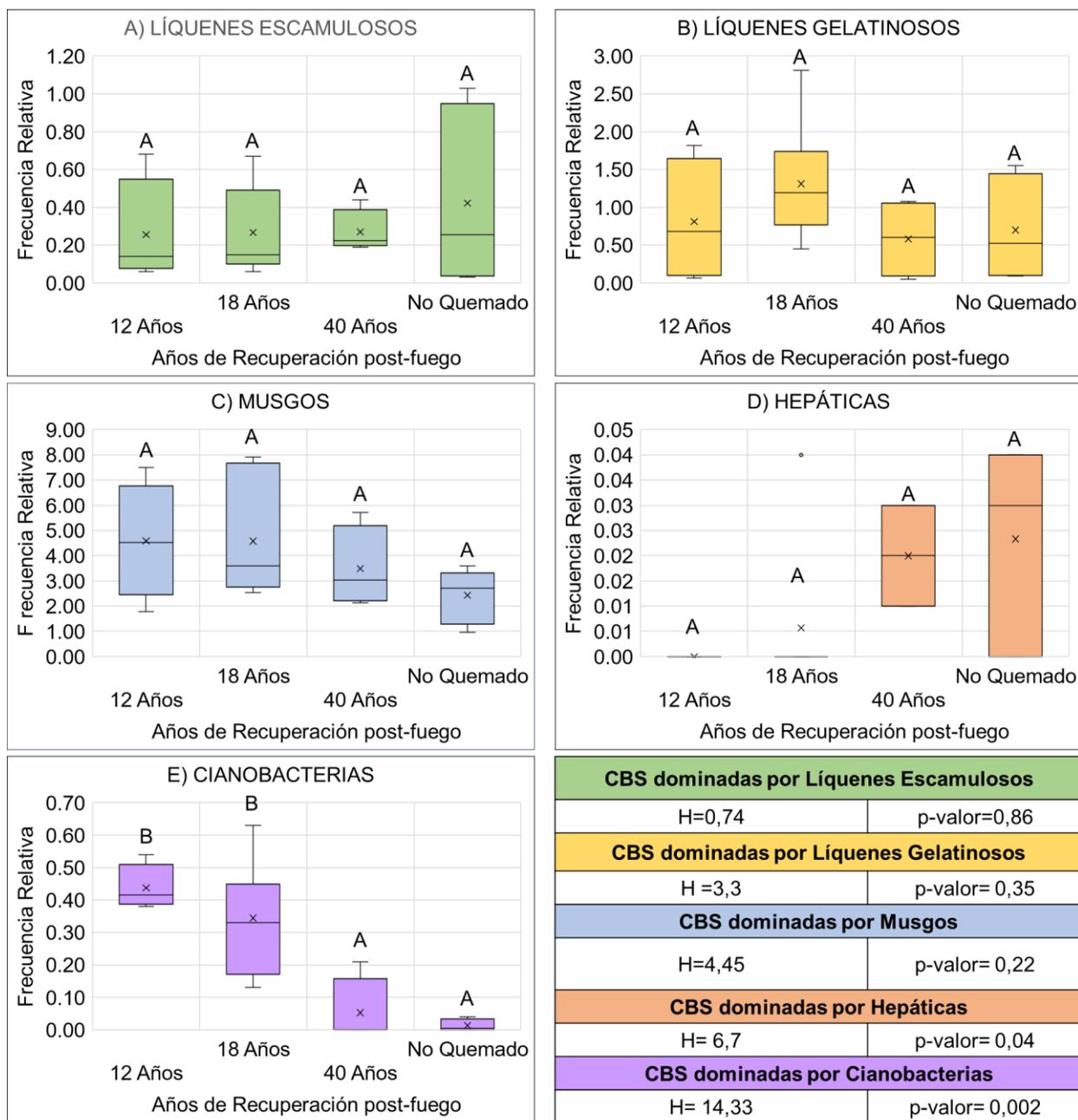


Figura 11: Frecuencia de CBS dominadas por Líquenes Escamulosos (A), Líquenes Gelatinosos (B), Musgos (C), Hepáticas (D), y Cianobacterias (E) según los años de recuperación post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un valor de $p=0,05$. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas entre categorías de recuperación post-fuego.

Las CBS dominadas por líquenes gelatinosos (Figura 11-B) tampoco mostraron diferencias significativas entre los sitios con distinto tiempo de recuperación post-fuego, pero los mayores valores se observaron en los sitios con 18 años de recuperación post-fuego. Las CBS dominadas por musgos (Figura 11-C) presentaron los mayores valores de frecuencias de todos los tipos de CBS. Sin embargo, tampoco mostraron diferencias significativas entre tratamientos.

Las costras biológicas dominadas por hepáticas (figura 11-D) fueron las de menor frecuencia en relación con otros grupos, manifestándose solo en sitios con más de 18 años de recuperación o no incendiados, y estando casi ausentes en los sitios con poco tiempo de recuperación. Aunque los mayores valores se observaron en sitios sin incendios, y el valor de ajuste es significativo ($p=0,04$), el análisis no arrojó diferencias significativas entre tratamientos. Las costras dominadas por cianobacterias (figura 11-E) fueron el único tipo de CBS que presentó diferencias significativas entre las categorías de tiempo de recuperación, con mayores frecuencias en las 2 categorías de incendios más recientes (18 años y 12 años de recuperación) que en las categorías de incendios más antiguos o sin incendios (40 años de recuperación o sitios no quemados).

7.2. Líquenes cortícolas

Los líquenes cortícolas presentaron significativamente mayores frecuencias en los sitios sin incendios, comparados con los sitios con 18 o menos años de recuperación (Figura 12). Los sitios estudiados de las tres categorías incendiados no presentaron diferencias significativas entre ellos ($H=3,771$ y $p= 0,287$). De los sitios quemados, los que tuvieron mayor frecuencia media de líquenes cortícolas fueron los quemados hace 40 años seguidos por los sitios con 12 años de recuperación.

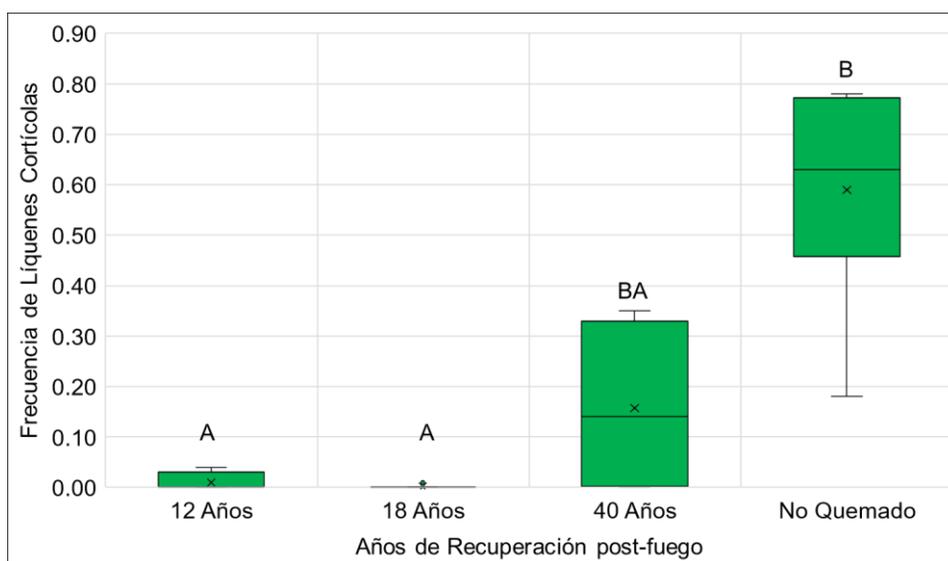


Figura 12: Frecuencia de Líquenes Cortícolas según los años de recuperación post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas de la caja), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un valor de $p=0,05$. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas.

7.3. Líquenes sobre roca

Los líquenes sobre roca aumentaron su frecuencia al aumentar el tiempo de recuperación desde el incendio, siendo significativamente mayor la frecuencia en los sitios No Quemados que en las dos categorías de fuegos más recientes ($H=15,02$ y $p= 0,001$). Los sitios con 12 años y 18 años desde el último incendio presentaron frecuencias significativamente menores que los sitios no quemados (Figura 13). Los sitios no quemados presentaron una mayor frecuencia de líquenes sobre rocas que los sitios quemados (Figura 13).

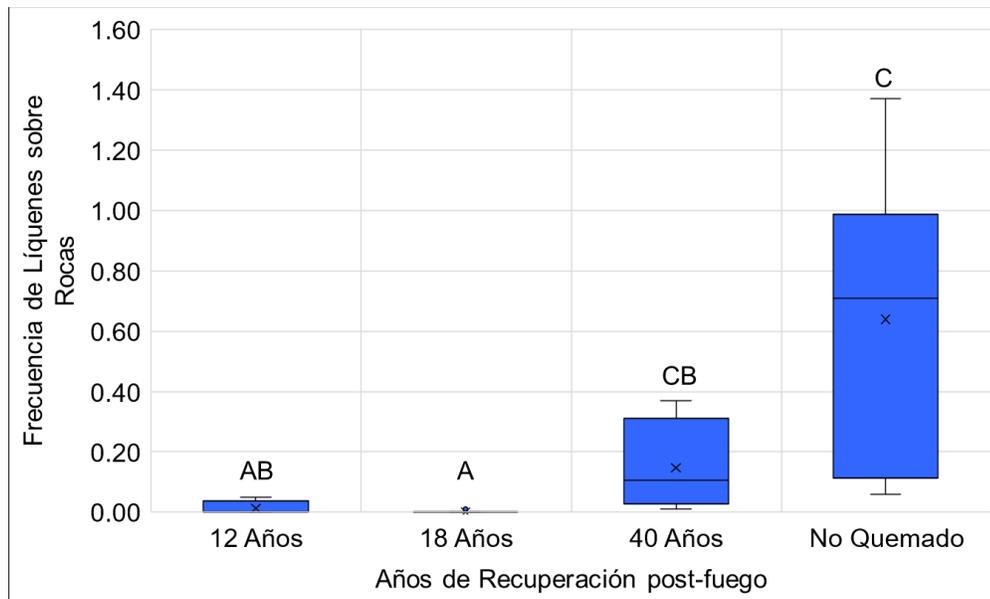


Figura 13: Frecuencia de líquenes sobre rocas en función de los años de recuperación post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas de la caja), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un valor de $p=0,05$. Las letras superiores diferentes indican diferencias significativas entre las categorías.

7.4. Musgo sobre mantillo

Para los musgos que utilizan el mantillo como sustrato se observó una diferencia significativamente menor en sitios con más de 18 años de recuperación post-fuego en comparación con las otras categorías de recuperación ($H=12,4$; $p= 0,0049$).

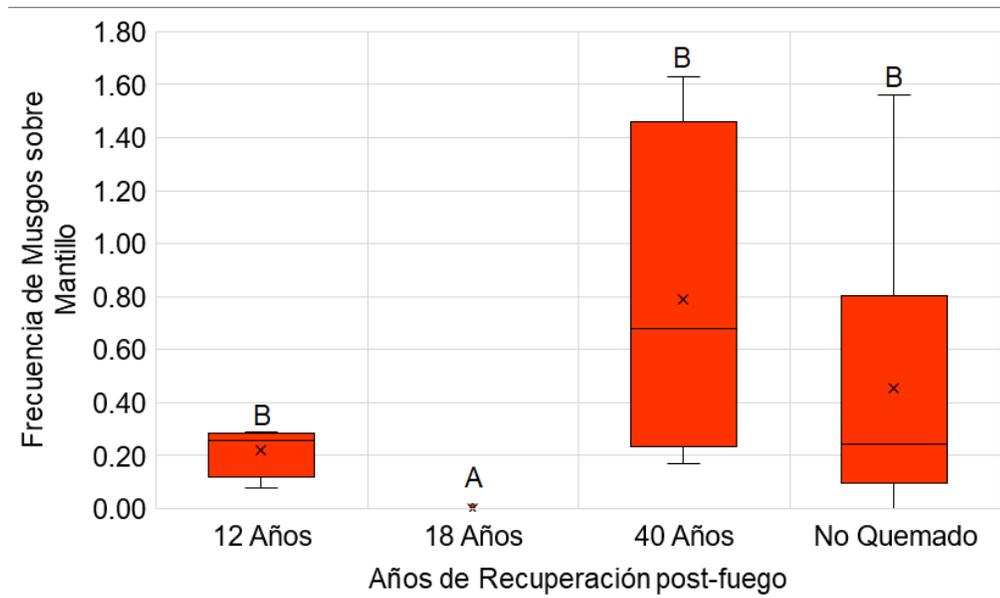


Figura 14: Frecuencia de Musgos sobre Mantillo (derecha) en función de los años de recuperación post-fuego. Se indican las medias (x), medianas (recta interior), 1º y 3º cuartiles (líneas externas), mínimos y máximos (bigotes) y las diferencias entre tratamiento para un p-valor de 0,05. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las categorías de tiempo recuperación.

7.5. Factores determinantes de la distribución de comunidades criptógamas

Las coberturas de CBS (%) siguieron una distribución Log-normal en todas las categorías de tiempo de recuperación post-fuego, siendo las variables que determinaron su cobertura diferente entre cada categoría de recuperación post-fuego. En general las variables relacionadas a la cobertura vegetal, así como los cantos rodados y los gránulos del suelo están negativamente relacionadas con la cobertura de CBS (Tabla 1). Por otro lado, los árboles no tienen ningún efecto sobre la cobertura de CBS, independientemente del tiempo de recuperación post-fuego. La pendiente y la orientación del terreno mostraron una relación positiva con la cobertura de CBS, de forma tal que aquellos sitios con mayor pendiente y orientación Sur-sureste presentaron mayor cobertura de CBS. Los montículos de tunduque favorecieron la cobertura de CBS sólo en aquellos sitios no quemados o con muchos años de recuperación post-fuego.

Todas las variables de frecuencias de los diferentes grupos funcionales (líquenes sobre rocas, sobre árboles y arbustos, CBS dominadas por cianobacterias y musgos sobre mantillo) siguieron una distribución Poisson. La frecuencia de líquenes sobre roca fue analizada en todos los sitios excepto en aquellos quemados más recientemente (R12) ya que no se registró un número de datos suficiente para realizar dichos análisis. En todos los sitios presentes, independientemente de si estaban quemados o no, las variables que determinaron su presencia fueron las mismas: la cobertura de arbustos y la presencia de rocas de mayor tamaño (bloques y gravas) y la presencia de rocas de menor tamaño (cantos rodados y gránulos) de forma negativa. La pendiente presentó un efecto variable según si el sitio estaba quemado (negativo) o no quemado (positivo) para la cobertura de CBS, líquenes sobre rocas, CBS dominadas por cianobacterias y musgos de mantillo (Tabla 1).

La frecuencia de líquenes cortícolas fue analizada solamente en los sitios no incendiados y con más de 40 años de recuperación debido a que las frecuencias resultaron casi nulas en los sitios con incendios más recientes. En ambas categorías la frecuencia estuvo afectada positivamente por la cobertura de arbustos, y negativamente por la cobertura de pastos.

En el caso de las CBS dominadas por cianobacterias, las variables que las afectaron fueron diferentes en sitios incendiados y no incendiados. En los sitios incendiados, la pendiente, la orientación, la cobertura de suelo desnudo y la presencia de cantos rodados y gránulos tuvieron un efecto positivo en su frecuencia, mientras que la cobertura de arbustos, pastos y mantillo las afectaron negativamente. En los sitios no incendiados, en cambio, la frecuencia de cianobacterias se vio positivamente afectada por la cobertura de arbustos y de grava, y negativamente afectada por la cobertura de gránulos y cantos rodados. La presencia de montículos de tunduques tuvo un efecto positivo tanto en los sitios no incendiados como en los sitios con 18 años de recuperación post-fuego (Tabla 1).

Finalmente, la frecuencia de musgos sobre mantillo fue analizada en los sitios No Quemados y en los sitios con 40 y 12 años de recuperación post-fuego, ya que las frecuencias relativamente bajas de los sitios con 18 años de recuperación impidieron el análisis. En los sitios analizados, la frecuencia de musgo sobre mantillo fue afectada generalmente de manera negativa por la frecuencia de rocas, la cobertura de arbustos, la pendiente y la presencia de montículos. Al mismo tiempo, la frecuencia de este grupo funcional fue afectada de manera positiva por la cobertura de árboles, pastos, de mantillo y la orientación del terreno (Tabla 1).

Tabla 1: Factores determinantes de la distribución de comunidades criptógamas para las variables respuesta Cobertura de CBS, Frecuencia de líquenes sobre rocas, sobre árboles y arbustos, CBS dominadas por cianobacterias y musgos de mantillo. Se incluyen los factores presentes en todos los modelos con $dAICc < 2$ para cada variable respuesta, siempre que tuvieran un $dAICc$ con el modelo nulo mayor a 2.

FACTORES FIJOS		VARIABLE RESPUESTA															
		Cobertura CBS (%)				Frecuencias de Líquenes					Frecuencias						
						Sobre Rocas			Sobre Árboles y Arbustos		CBS dominadas por Cianobacterias				Musgos sobre Mantillo		
Incendio	NQ	R40	R18	R12	NQ	R40	R18	NQ	R40	NQ	R40	R18	R12	NQ	R40	R12	
	Cobertura de Árbol					-	+		-	+					+	+	+
	Cobertura de Arbusto	-		-		+	+	+	+	+	+	-	-	-		-	-
	Cobertura de Pasto			-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+		
	Cobertura de Mantillo		-		-							-	-	-	+	+	+
	Suelo Desnudo												+	+			
	Pendiente	+		+	+	+	-	-						+	-	-	-
	Orientación (S-SE)	+	+		+	+							+	+	+	+	+
	Bloque					+	+	+			-	+	-	-	-	+	
	Grava					+	+	+			+	-	-	-	-		
	Cantos Rodados			-	-	-	-	-			-		+	+	+	-	-
	Gránulos		-	-	-	-	-	-			-		+		-		+
	Montículos	+	+								+		+	-	-	-	-

Cuando se analizaron los diferentes modelos y su potencial explicativo para cada grupo funcional en cada tiempo de recuperación post-fuego, se observó una gran variedad de modelos (Tabla 2). Para la cobertura de costra biológica del suelo (CCBS), se encontraron menos de 3 modelos con $dAICc < 2$ y un peso mayor al 20% en todos los sitios. El coeficiente R^2 es relativamente bajo (cercano al 20%) en todas las categorías y aumenta a medida que disminuye el tiempo de recuperación post-fuego.

Tabla 2: Indicadores de ajuste del modelo con menor $AICc$ arrojado por inferencia multimodelo para las variables respuesta según la variable respuesta (VR*1): Cobertura de Costra Biológica del suelo (CCBS), Frecuencia de Líquenes Sobre Rocas (FLR), Frecuencia de Líquenes sobre árboles y arbustos (FLA), Frecuencia de CBS dominadas por Cianobacterias (FCBSC), Frecuencia de Musgos sobre Mantillo (FMMO) y la categoría de tiempo de recuperación post-fuego (TR). Se muestran además para cada modelo el valor estimado de R^2 ajustado, el $dAICc$ entre el mejor modelo y el nulo, el peso de este y el número de modelos con $\Delta AICc < 2$.

VR*1	TR	MODELO*2	R^2	$dAICc$ (modelo Nulo)	PESO (w)	# de modelos con $dAICc$ < 2
CCBS	NQ	~Ar+P	0.12	15.58	0.35	2
	R40	~Ma+Mo+Or	0.20	16.62	0.33	2
	R18	~Ar+Gra+Pa+Cr	0.20	23.25	0.22	3
	R12	~Ma+Or+Pa+Cr	0.35	64.51	0.36	2
FLR	NQ	~A+B+Grv+Or+Pa	0.77	445.3	0.06	18
	R40	~B+Gra+Grv+Cr	0.65	148.1	0.04	20
	R18	Modelo nulo	0	0	0.08	7
FLA	NQ	~Ar	0.56	330.3	0.37	4
	R40	~Ar	0.41	53.8	0.35	4
FCBSC	NQ	~Cr	0.06	1.4	0.03	15
	R40	~Ar+Gra+Pa+Cr	0.45	11.1	0.04	8
	R18	~Ar+Gra+Mo+Or	0.18	46.4	0.04	10
	R12	~B+Grv+Pa	0.11	25	0.02	22
FMMO	NQ	~A+B+Gra+Mo+Or+Pa+ P	0.55	90.5	0.18	4
	R40	~B+Grv+Ma+Mo+Or+P	0.53	91.8	0.05	10
	R12	~Ar+Gra+Mo+Or+Cr+P	0.64	197.8	0.1	10

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

Para la frecuencia de líquenes sobre rocas (FLR) se encontraron una gran cantidad de modelos con $dAICc < 2$ con diferentes variables explicatorias en las categorías de sitios con 40 años de recuperación y sitios no incendiados. Los modelos con menor $AICc$ en ambas categorías tuvieron un ajuste (R^2) alto, pero con un peso menor al 6%. En los sitios con 18 años de recuperación post-fuego se encontraron 7 modelos con $dAICc$ menor a dos y el modelo con menor $AICc$ resultó ser el que no consideraba ninguna de las variables explicatorias analizadas como factor determinante de la frecuencia de líquenes sobre rocas.

El análisis de las frecuencias de líquenes sobre árboles (FLA) en ambas categorías arrojó 4 modelos con $dAICc < 2$ que consideran la cobertura de arbustos como factor determinante de la variación de la frecuencia de este grupo funcional. En todas las categorías los pesos de los modelos resultaron similares siendo el modelo de mayor peso el de los sitios sin fuego. Por último, el nivel de ajuste para ambos modelos fue mayor al 40%.

Para las costras biológicas dominadas por cianobacterias (FCBSC) en los sitios sin incendios no se encontró ningún modelo mejor que el modelo nulo. En los sitios con incendios con 18 o menos años de recuperación post-fuego, tanto el ajuste del modelo a los datos como los pesos de estos resultaron relativamente bajos, menor al 20% y al 4% respectivamente. En los sitios con más de 40 años de recuperación el peso del modelo con menor AICc fue similar a los de las demás categorías, sin embargo, la cantidad de modelos con dAICc menor a dos fue relativamente menor (8 modelos) mientras que el ajuste fue mayor.

Finalmente, la frecuencia de musgos sobre mantillo (FMM) presentó un R^2 ajustado mayor a 50% siendo los sitios sin incendios los que presentaron menor cantidad de modelos con $dAICc > 2$ y el modelo con mayor peso.

8. DISCUSIÓN

Las comunidades criptógamas tienen funciones claves para el mantenimiento ecosistémico, ya que son productoras primarias, fijadoras de nitrógeno y de carbono y también estabilizadoras de suelo, principalmente en las zonas áridas (Belnap et al., 2003; Weber et al., 2016). A su vez están compuestas por organismos sensibles a los disturbios, pudiendo sufrir cambios en la cobertura, composición y funcionamiento fisiológico de los organismos que las constituyen luego de un incendio (Belnap & Lange, 2003).

En base a la hipótesis planteada, en la Reserva Natural Villavicencio, la abundancia y frecuencia de criptógamas muestra diferentes respuestas al tiempo de recuperación post-fuego, por lo que nuestras predicciones se cumplen sólo en ciertos grupos funcionales. Por un lado, el fuego no generó ningún efecto significativo sobre las CBS dominadas por musgos, líquenes y hepáticas. Sin embargo, los líquenes que viven sobre rocas y árboles/arbustos (epífitos), y las CBS dominadas por cianobacterias respondieron significativamente al fuego como disturbio ambiental. En particular los líquenes epífitos fueron negativamente afectados por el fuego, demorando más de 40 años para recuperarse luego de un incendio; mientras que las CBS con cianobacterias fueron más abundantes en los sitios con fuegos recientes. Por lo tanto, estos grupos funcionales podrían ser utilizados como indicadores del estado de degradación y/o recuperación del sistema o de los estados sucesionales del ecosistema del pedemonte mendocino luego de un disturbio como el fuego.

Los cambios de abundancia en las comunidades de líquenes epífitos debido al fuego han sido registrados en una gran variedad de ecosistemas, como los bosques serranos del Norte de la Provincia de Córdoba, los bosques tropicales secos de Tailandia y los bosques del Distrito Federal de Brasil (Wolseley & Aguirre-Hudson, 1997; Mistry, 1998). En la Reserva Natural Villavicencio, este grupo funcional presentó mayor frecuencia en los sitios con más de 40 años de recuperación post-fuego o en sitios sin incendios y frecuencias casi nulas en los sitios con incendios recientes. Estos organismos, a pesar de ser capaces de invadir después de una perturbación (Johansen et al., 1984) son conocidos por ser sensibles a los disturbios y por ser el componente de las comunidades criptógamas más lento para recuperarse (Hawksworth et al., 2005). A su vez, necesitan condiciones de humedad e intensidad de luz y temperatura moderadas para su desarrollo (Rodríguez et al., 2009), las cuales no están presentes luego de un incendio en las regiones áridas del Monte (Kappen, 1973; Mistry, 1998; Navas Romero, 2019).

Por otro lado, el fuego puede generar efectos indirectos sobre estos organismos, en particular a través de la modificación del hábitat o microhábitat adecuado para su supervivencia. En el área de estudio, la mayor presencia de líquenes epífitos en los sitios no incendiados puede deberse a una mayor complejidad estructural de la vegetación, lo que habilita una mayor disponibilidad de hábitat para los líquenes (troncos, sombra, humedad), generando así una mayor abundancia y diversidad, o líquenes de mayores tamaños en sitios no incendiados (Mistry, 1998). Contrariamente, las bajas o nulas frecuencias de estos organismos en los sitios incendiados recientemente pueden resultar del daño que el fuego genera a las algas, así como también a las

alteraciones que el fuego genera sobre la cobertura vegetal o sobre las condiciones microambientales de los sitios. De esta manera, para que se establezcan los líquenes nuevamente deben recomenzar los procesos de sucesión de forma tal que primariamente se regeneren condiciones óptimas para su supervivencia (inclinación de troncos y la sombra de las copas) (Wolseley y Aguirre-Hudson, 1996; Mistry, 1998).

El tiempo transcurrido desde el último incendio también tiene efectos sobre la abundancia de las CBS y en particular de las CBS dominadas por cianobacterias. Ambos grupos aumentan su cobertura cuanto más reciente es el fuego, similar a lo encontrado en otros desiertos del mundo como Chihuahua (México), Mojave y Sonora (EE. UU.). En estos sistemas, y a pesar de que existen diferentes tiempos de recuperación para diferentes grupos funcionales de las costras biológicas, se evidenció una recuperación luego de pocos años del incendio tal como lo encontrado en el desierto de Utah (Estados Unidos) donde la recuperación completa de la biomasa fotosintética de las costras tomó de 6 a 8 años, y la recuperación de biocostras dominadas por las cianobacterias se observó después de 10 años trascurrido el disturbio (Johansen et al., 1998; Belnap et al., 2003).

La mayor abundancia de CBS dominadas por cianobacterias en sitios con incendios recientes puede deberse a las características de las cianobacterias, como resistencia a la desecación y condiciones extremas de temperatura, pH salinidad, e irradiación. Además, este grupo funcional de CBS es reconocido como pionero en la sucesión, siendo las primeras especies fotosintéticas que aparecen en suelos alterados (Booth 1941; Whitton y Potts 2000 Weber et al., 2016). En general, las cianobacterias filamentosas son las que primero actúan, reiniciando la sucesión de los ecosistemas degradados. Estos organismos se adhieren a las partículas de suelo por medio de secreciones de mucílago, formando agregados que estabilizan los suelos y que generan cambios microambientales que pueden dar paso a una sucesión de la comunidad criptógama y de plantas vasculares. Este proceso sucesional se ve continuado luego por las cianobacterias no filamentosas, las algas verdes y, por último, las briófitas y líquenes no crustosos, crustosos, fruticosos y foliosos, aunque claramente esto depende del tipo de clima y los suelos presentes en cada región (Belnap et al., 2003; Li et al., 2011; Dettweiler-Robinson et al., 2013).

El resto de los grupos funcionales analizados en este trabajo, no se vieron afectados significativamente por el tiempo de recuperación post-fuego en sí mismo. Esto podría deberse a diferentes factores. Por un lado, a que los plazos de recuperación en términos de escalas temporales analizados en este trabajo no permiten integrar adecuadamente algunos grupos funcionales. Estudios que integren sitios con incendios menores a 12 años serían deseables de integrar para analizar esta ventana temporal aquí no incluida. En otros casos, la falta de diferencias significativas entre tiempos de recuperación podría deberse a problemas de abundancias de los organismos que impiden un análisis estadístico riguroso (ej. hepáticas). Sin embargo, existe un tercer factor que podría explicar estos resultados, y está principalmente vinculado al efecto que tienen otros factores ambientales en la regulación de las comunidades de criptógamas, como por ejemplo la cobertura vegetal, de mantillo, la pendiente y la orientación del terreno y montículos de roedores. La evaluación de estas relaciones contribuye no solo a inferir los mecanismos mediante los cuales actúa el fuego (ej., indirectamente al afectar cobertura de vasculares o mantillo), sino también a diseñar estrategias de restauración que favorezcan el desarrollo de criptógamas integrándolas a las dinámicas y sinergias de varios factores ambientales. En general todos los componentes de las criptógamas evaluados presentaron mayor abundancia cuando ocupaban espacios con orientaciones de menor insolación (en el caso del hemisferio Sur, hacia el sur o hacia el sureste) y con pendientes medias, en coincidencia con lo observado en trabajos anteriores en las regiones desérticas de América del Norte (Rosentreter 1986; Kaltenecker et al. 1997; Belnap et al., 2003). La distribución hacia sitios de menor insolación podría explicarse por el daño de la radiación alta a estos organismos, debido a la radiación ultravioleta y la desecación del suelo (Weber et al., 2016).

Las costras biológicas de suelo específicamente fueron afectadas negativamente por las plantas vasculares, el mantillo y las rocas. Estos resultados probablemente se deban a que tales factores disminuyen la disponibilidad de suelo desnudo (sustrato de las CBS) y la radiación fotosintéticamente activa PAR (Photosynthetically Active Radiation) recibida (Bowker, 2010; Peterson 2013; Tabeni et al., 2014), ejerciendo una competencia por luz, espacio y nutrientes entre ambos grupos de organismos (criptógamas y plantas vasculares) (Belnap et al., 2003; Weber et al., 2016). Los pastos, en su caso, cuando están presentes, parecen generar patrones de distribución (repulsión) hacia las CBS debido a la competencia por los recursos o el espacio vital, como lo observado en la Reserva Provincial Telteca, Mendoza (Tabeni et al 2014).

Los líquenes cortícolas son beneficiados por la presencia de árboles y arbustos no solo porque se desarrollan sobre los mismos, como estrategia para suplir su demanda de radiación PAR, sino que también evitan el exceso de radiación UV y la sequedad (Barkman, 1958; James et al., 1977; Sipman y Harris, 1986; Mistry, 1998; Armstrong 2002; Perazzo, 2018). Al igual que los demás grupos de criptógamas, los líquenes cortícolas, a pesar de estar formados por organismos fotosintetizadores, y requerir radiación fotosintéticamente activa para sus procesos metabólicos, pueden dañarse cuando son expuestos a excesos de radiación, particularmente UV (Weber et al., 2016), y pueden secarse rápidamente, deteniendo la fotosíntesis y finalmente la respiración (Granados-Sánchez et al., 2003).

Por último, los líquenes que crecen sobre rocas fueron favorecidos por la presencia de rocas de mayor tamaño, como bloques y gravas, ya que estas brindan un sustrato estable. En cambio, las rocas de menor tamaño inhibieron el desarrollo de líquenes sobre rocas, probablemente por su escasa estabilidad y superficie (Rodríguez et al. 2017; Perazzo, 2018).

Las CBS dominadas por cianobacterias fueron favorecidas por la presencia de suelo desnudo en los sitios incendiados hace poco, probablemente debido a la disponibilidad de sustrato para estos organismos pioneros, que forman filamentos y adhieren los sedimentos, y se observan generalmente en ambientes físicamente inestables o espacios entre la vegetación (Belnap y Lange, 2003). En cambio, en los sitios no incendiados, las CBS son favorecidas por la presencia de montículos causados por animales excavadores, ya que la abundancia de mantillo, producido por las plantas vasculares, disminuye la disponibilidad de luz en la superficie del suelo (Weber et al., 2016). Los montículos exponen el suelo, ya que el mantillo se acumula en micrositios no elevados, y deja espacios disponibles para la colonización con cianobacterias (Zhang et al., 2016; Li et al. 2012; Weber et al., 2016).

Los factores que afectan la abundancia de musgos sobre mantillo, además de la orientación, son la cobertura de mantillo y plantas vasculares, la pendiente, las rocas y la presencia de montículos. Las plantas vasculares favorecen a estos musgos, al producir mantillo, que es el sustrato de estas criptógamas. Además, proporcionan sombra y amortiguan el estrés ambiental, generando distintos microhábitats para los musgos, que requieren humedad para su reproducción y desarrollo (De Paz, Gobbi, & Raffaele, 2013; Weber et al., 2016;). Finalmente, la pendiente del terreno y la presencia de montículos afectaron negativamente a los musgos, probablemente porque disminuyen la acumulación del sustrato de estos organismos (Brown, 1984; Gradstein, 1992; Weber, et al., 2016).

Los factores ambientales evaluados permiten postular estrategias para acelerar la recuperación post-fuego de los ecosistemas del pedemonte. Por ejemplo, para acelerar la colonización de cianobacterias y musgos en sitios recientemente incendiados, podría evaluarse la modificación de las pendientes, o la generación artificial de montículos, con microambientes de menor insolación, donde ambos grupos biológicos puedan desarrollarse. Si el objetivo es restaurar la diversidad de criptógamas en sitios degradados, podría agregarse mantillo en micrositios sombreados, troncos, y bloques de diferentes tamaños, para el desarrollo de musgos de mantillo, líquenes sobre rocas, y líquenes cortícolas, respectivamente.

8.1. Implicancias

Para que un organismo o sus poblaciones puedan ser utilizados como indicadores, deben responder a cambios ambientales, modificando su fisiología, abundancia, diversidad, u otra característica fácilmente determinable a campo (Kovacs, 1992; Mistry, 1998). Los resultados de este trabajo permitieron identificar varios tipos funcionales de criptógamas que están presentes en el pedemonte y que pueden ser utilizados como indicadores de cambios ambientales, en particular distintos momentos de recuperación post-fuego.

Los líquenes cortícolas y en rocas podrían ser utilizados para indicar recuperación post-fuego del ecosistema del pedemonte, ya que fueron abundantes en sitios no quemados o incendiados hace más de 40 años y estuvieron ausentes en sitios incendiados recientemente. En sitios de fuegos más recientes, además de la ausencia de líquenes cortícolas como bioindicador, podría también utilizarse la cobertura de CBS y de costras biológicas dominadas por cianobacterias, ya que se encontraron con mayor abundancia en estos sitios. Debido a que las CBS dominadas por cianobacterias son colonizadoras en el proceso de sucesión post-fuego, este grupo funcional no sólo podría utilizarse como indicador de disturbios recientes sino también en estrategias de restauración de un área degradada por fuego.

Cuando un sistema recibe un disturbio, generalmente son las cianobacterias las primeras especies fotosintéticas que aparecen en la sucesión (Weber et al., 2016). Debido a que las CBS dominadas por cianobacterias agregan partículas del suelo (Mazor et al. 1996) e incrementan la fertilidad del suelo mediante la fijación de N y C (Evans y Ehleringer 1993; Lange et al. 1994), su presencia puede favorecer la colonización secundaria de organismos como líquenes y musgos (Belnap y Eldridge 2003). Además, cuando las CBS colonizan el suelo, modifican numerosas propiedades como la porosidad, el contenido en materia orgánica y la microtopografía, aumentando la concentración de nutrientes disponibles para las plantas vasculares y en algunos casos facilitando su germinación (DeFalco et al., 2001; Boeken et al., 2004).

Teniendo en cuenta la naturaleza pionera de las CBS dominadas por cianobacterias y su mayor abundancia en sitios con incendios recientes, se podría utilizar este grupo funcional y las CBS dominadas por musgos (grupo más abundante en todos los sitios) para la rehabilitación de los suelos degradado por fuego. El análisis de las relaciones entre criptógamas y condiciones microambientales permite sugerir estrategias para acelerar el desarrollo de distintas criptógamas, como la generación de microambientes de menor insolación, y la disponibilidad de sustratos específicos a cada grupo. Estas estrategias sumadas a las funciones ecológicas de las CBS y a la producción primaria en regiones áridas y semiáridas podrían mejorar la recuperación funcional de ecosistemas degradados por fuego (Belnap 1993; Bowker et al. 2005; Bowker, 2007; Liu et al. 2013; Weber et al, 2016).

9. CONCLUSIÓN

En Villavicencio se encontraron todos los componentes que forman las comunidades criptógamas. Algunos grupos como los líquenes y musgos formadores de CBS fueron similarmente abundantes en todos los sitios, sin importar la historia de recuperación post-fuego, mientras que las CBS dominadas por cianobacterias y los líquenes que crecen sobre rocas y árboles o arbustos respondieron a los diferentes tiempos de recuperación. Estas variaciones de abundancia encontradas pueden utilizarse como indicadores de dos procesos distintos en el piedemonte mendocino: degradación y restauración ecológica.

Por un lado, los líquenes que crecen sobre árboles, arbustos y rocas son buenos candidatos para ser utilizados como indicadores de recuperación post-fuego ya que no solo poseen propiedades que los hacen organismos óptimos como indicadores (abundantes dentro de muchos ecosistemas y respuestas rápidas a cambio ambiental), sino que además están presentes solo en los sitios con más de 40 años de recuperación o en sitios sin incendios. Indagando las

características específicas que influyen en el crecimiento de los líquenes epífitos de Villavicencio y centrándose en los factores fisiológicos o adaptaciones morfológicas que los hacen sensibles a los cambios en su entorno debido al fuego, se podrían establecer relaciones entre la abundancia o presencia de líquenes y el estado de sucesión del sistema incendiado como una alternativa fácil, eficiente y económica para indicar recuperación (Mistry, 1998).

Por otro lado, las CBS dominadas por cianobacterias son el componente óptimo de las comunidades criptógamas para indicar disturbios recientes, siendo más abundantes en los sitios con incendios recientes. La amplia distribución de CBS dominadas por musgos, y el desarrollo de cianobacterias en lugares recientemente disturbados, sumados a sus propiedades estabilizadoras y fertilizadoras de suelos, indican el potencial de estos dos organismos para restaurar ecosistemas degradados por incendios. Los factores y variables microambientales que benefician o inhiben a los distintos organismos, como las plantas vasculares, mantillo y orientación del terreno, pueden utilizarse para diseñar estrategias de implantación de criptógamas para restaurar sitios incendiados recientemente.

10. ANEXO

Tabla 3: Modelos Considerados en la Inferencia Multimodelo según la variable Respuesta considerada.

Variable Respuesta	Modelo considerado Para Inferencia Multimodelo
Cobertura de Costras Biológicas del Suelo	Log(CBS + 1) ~ Arbusto + Pasto + Mantillo + SD + Orientación + Pendiente + Bloque + Grava + Cantos Rodados + Gránulos + Montículo
Frecuencia de Líquenes sobre Rocas	FLR ~ Bloque + Gránulo + Grava + Pebble + Arbusto + Árbol + Orientación + Pendiente + Pasto
Frecuencia de Líquenes sobre Árboles y Arbustos	FLA ~ Pasto + Arbusto + Árbol
Frecuencia de Costras Biológicas dominadas por Cianobacterias	FCBSC ~ Arbusto + Pasto + Mantillo + Pendiente + Orientación + Bloque + Grava + Pebble + Gránulo + Montículo
Frecuencia de Musgos sobre Mantillo	FMM ~ Mantillo + Montículo + Bloque + Gránulos + Grava + Pebble + Arbusto + Árbol + Pasto + Pendiente + Orientación

11. BIBLIOGRAFÍA

Aragón, G., García, A., & López, R. (2006). Aportación al conocimiento de los líquenes rupícolas que colonizan las pedrizas del Parque Nacional de Cabañeros. *Botanica Complutensis*, 53-59.

Barbosa; Weynants, M.; Morales, C., Barbosa, H., Espejel, I., Leon, A., Penalba, O. and Perez, A (2018). Vulnerabilidad de las tierras secas a la desertificación, degradación de las tierras e impactos económicos y sociales, *Publications Office of the European Union*, Luxembourg, ISBN 978-92-79-77700-4, doi:10.2760/239732, JRC110316.

Barton, K. (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference*. Obtenido de <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

- Belnap. (1993). Recovery rates of cryptobiotic crusts: inoculant use and assessment methods. *Gt. Basin Nat*, 89-95.
- Belnap, & Lange. (2003). En *Biological Soil Crust Structure and Function*.
- Belnap, J. & Eldridge, D. (2003). Disturbance and recovery of biological soil crusts. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 363-383). Springer Berlin Heidelberg.
- Bisigato, A., Villagra, P., Ares, O., & Rossi, B. (2009). Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments*, 182–191.
- Boeken, B., Ariza, C., Gutterman, Y. et al. Environmental factors affecting dispersal, germination and distribution of *Stipa capensis* in the Negev Desert, Israel. *Ecol Res* 19, 533–540 (2004). <https://doi.org/10.1111/j.1440-1703.2004.00666.x>
- Bond, W. (2001). Ecological effects of Fires. *Enciclopedia of Biodiversity*, 745.
- Bowker. (2007). Biological Soil Crust Rehabilitation in Theory and Practice: An Underexploited Opportunity. *Restoration Ecology*, 13–23.
- Bowker, M. (2010). Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *Journal of Ecology*, 551–560.
- Bowker, Maestre, & Escolar. (2010). Biological crusts as a model system for examining the biodiversity-ecosystem function relationship in soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 405-417.
- Burnham, K., & Anderson, D. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer.
- Cabrera, A. (1976). *Regiones Fitogeográficas Argentina* (Vol. II). Buenos Aires.
- Castillo-Monroy, A., & Maestre, F. L. (2011). La costra biológica del suelo: Avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Ecosystems*.
- Cesca, E. M. (2001). Influencia del Fuego en la Estructura y Dinámica de los Algarrobales del Sudeste de Mendoza. Córdoba, Argentina.
- Corvalán Videla, M. E., Taboada, M. d., & Aranibar, J. (2018). Diversidad de cianobacterias en costras biológicas de suelo de la ecorregión del Monte Central (Mendoza, Argentina). *Lilloa*, 30-46.
- Corvalán, M. E. (2020). Diversidad florística y funcional de las costras biológicas de suelo en el Desierto del Monte Central, y su efecto en la funcionalidad del ecosistema. Mendoza, Argentina.
- Dalmaso, Martínez Carretero, Videla, Puig, & Candia. (1999). Reserva Natural Villavicencio (Mendoza, Argentina). Plan de Manejo. *Multequina*, 11-50.
- De La Rosa, I. (24 de Septiembre de 2018). El incendio del cerro Arco fue uno de los mayores en casi 20 años en el Gran Mendoza. *Los Andes*.
- De Paz, M., Gobbi, M., & Raffaele, E. (2013). Mantillo de las especies leñosas de matorrales del NO de la Patagonia: abundancia, composición, estructura y heterogeneidad. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 525-541.
- Delignette-Muller, M. L., & Dutang, C. (2015). fitdistrplus: An R Package for Fitting. *Journal of Statistical Software*, 1-34.

- Dettweiler-Robinson, E., Bakker, J., & Grace, J. (2013). Controls of biological soil crust cover and composition shift with succession in sagebrush shrub-steppe. *Journal of Arid Environments*, 96-104.
- Díaz-Delgado, R. (2003). Efecto de la recurrencia de los incendios sobre la resiliencia post-incendio de las comunidades vegetales de Cataluña a partir de imágenes de satélite. *Efecto de la recurrencia de los incendios sobre la resiliencia post-incendio de las comunidades vegetales de Cataluña a partir de imágenes de satélite*.
- ebird.org*. (Julio de 2020). Obtenido de *ebird.org*:
<https://ebird.org/argentina/printableList?regionCode=L2763438&yr=all&m=>
- Elbert, W; Weber, B; Burrows, S; Steinkamp, J; Büdel, B. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 1-4.
- Eldridge, D. (1993). Cryptogam cover and soil surface condition: Effects on hydrology on a semiarid woodland soil. *Arid Soil Res. Rehabil*, 203–217.
- EISol. (21 de Julio de 2019). Grave incendio en Potrerillos: el fuego sigue sin control por el Zonda. *El Sol*.
- Evans, & Ehleringer. (1993). A Break in the Nitrogen Cycle in Aridlands? Evidence from $\delta^{15}N$ of Soils. *Oecologia*, 314-317.
- Fernandez, R., Rodriguez, M. D., Albanese, M. S., & Miranda, G. (2017). *El fuego como factor modelador de la estructura poblacional de Calomys musculinus en el Desierto del Monte, Mendoza, Argentina*. Las Grutas. Tesis de Grado. Ingeniería en Recursos Naturales Renovables. UNCUYO. Mendoza.
- Flannigan, M., & Harrington, J. (1988). A study of the relation of meteorological variables to monthly provincial area burned by wildfire in Canada (1953-80). *American Meteorological Society*, 441-452.
- Fletcher, & Martin. (1948). Some Effects of Algae and Molds in the Rain-Crust of Desert Soils. *Ecological Society of America*.
- Fundación Villavicencio. (2015). *Registros de incendios y detección de áreas quemadas en Reserva Natural Villavicencio*. Informe, Área Técnica.
- García, V., Aranibar, J. A., & Pietrasiak, N. (2015). Multiscale effects on biological soil crusts cover and spatial distribution in the Monte Desert. *Acta Oecologica*, 35-45.
- Giordani, P., Rizzi, G., Caselli, A., Modenesi, P., Malaspina, P., & Mariotti, M. (2016). Fire affects the functional diversity of epilithic lichen communities. *Fungal Ecology*, 49-55.
- Godoy-Bürki, A. (2015). "Diversidad de plantas vasculares en zonas áridas del Noroeste de Argentina (NOA): Patrones de Distribución, Prioridades de Conservación y Cambio climático". *Tesis*. La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- González, M.; Amoroso, M.; Lara, A.; Veblen, T.; Donoso, C.; Kitzberger, T.; Mundo, I.; Holz, A.; Casteller, A.; Paritsis, J.; et al. (2014). *Ecología de disturbios y su influencia en los ecosistemas forestales templados de Chile y Argentina*. En *Ecología Forestal: Bases para el Manejo Sustentable de los Bosques Nativos*. 411-502
- Hawkes, C., & Flechtner, V. (2002). Biological soil crusts in a xeric Florida shrubland: composition, abundance, and spatial heterogeneity of crusts with different disturbance histories. *Microbial Ecology*, 1-12.

- Hawksworth, D., Iturriaga, T., & Crespo. (2005). Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales en los trópicos. *Iberoam Micol*, 71-82.
- Jaksic, F., & Fariña, J. (2015). Incendios, sucesión y restauración ecológica en contexto. *Anales Instituto Patagonia*, 23-34.
- Jiménez Aguilar, A. (2005). Caracterización funcional de costras biológicas de suelo en un pastizal semiárido de San Luis Potosí. *Posgrado En Ciencias Aplicadas*. San Luis, Potosí.
- Johansen, J. (2001). Impacts of Fire on Biological Soil Crusts. In B. Jayne, & L. L. Otto, *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management* (pp. 385-397). USA: Springer.
- Johansen, J., & Clair, L. (1986). Cryptogamic soil crusts: recovery from grazing near Camp Floyd State Park, Utah, USA. *Great Basin Naturalist*, 632-640.
- Lencinas, Martínez-Pastur, Solan, Gallo, & Cellini. (2008). Forest management with variable retention impact over bryophyte communities of *Nothofagus pumilio* understory. *Forstarchiv*, 77-82.
- Li, X. R. (2012). Carbon fixation by biological soil crusts following revegetation of sand dunes in arid desert regions of China: a four-year field study. *Catena*, 97, 119-126.
- Lijteroff, R., Lima, L., & Prieri, B. (2009). Lichens as bioindicators of air pollution in San Luis, Argentina. *Revista internacional de contaminación ambiental*, 111-120.
- Lijteroff, R., Lima, L., & Prieri, B. (2009). Uso de líquenes como bioindicadores de contaminación atmosférica en la ciudad de San Luis, Argentina. *Rev. Int. Contam. Ambient*, 111-120.
- Maestre, F., & Cortina, J. (2002). Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil*, 279–29.
- Maestre, F., Escolar, C., Martínez, I., & Escudero, A. (2008). Are soil lichen communities structured by biotic interactions? A null model analysis. *Journal of Vegetation Science*(19), 261-266.
- Martínez Carretero, E. (1995). Los Incendios Forestales En La Argentina. *Multequina*, 105-114.
- Mataix-Solera, J., & Cerdá, A. (2009). *Los efectos de los incendios forestales en los suelos. Síntesis y conclusiones. Nuevos retos en la investigación y en la gestión*. España.
- Mazor , G.; . Kidron ,G.; Vonshak , A.; Abeliovich, A. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts, *FEMS Microbiology Ecology*, Volume 21, Issue 2, October 1996, Pages 121–130, <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1996.tb00339.x>
- McLauchlan, K., Higuera, P., Rogers, Schweitzer, J., Shuman, J., & Watts, A. (2020). Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *Journal of Ecology*.
- Mistry, J. (1998). Corticolous lichens as potential bioindicators of fire history: a study in the cerrado of the Distrito Federal, central Brazil. *Journal of Biogeography*, 409-441.
- Navas Romero. (2019). *Funciones ecosistémicas y atributos ecológicos de las costras biológicas en ecosistemas semiáridos-áridos-hiperáridos del centro-oeste de la argentina*.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25-51.

- Oliver, M., Mishler, B., & Quisenberry, J. (1993). COMPARATIVE MEASURES OF DESICCATION-TOLERANCE IN THE TORTULA RURALIS COMPLEX. I. VARIATION IN DAMAGE CONTROL AND REPAIR. *American Journal of Botany*, 127-136.
- Passera, C. (2007). Effect of non prescribed fire on an *Atriplex lampa* community, in the Guadalupe Plateau of Mendoza Province, Argentina. *Arid Land Research and Management*, 91-105.
- Pausas. (2018). Generalized fire response strategies in plants and animals. *CIDE-CSIC, Ctra. Naquera Km. 4.5*.
- Perazzo, A. (2018). *Efecto del fuego sobre las comunidades criptogámicas en bosques de Polylepis australis del Parque Nacional Quebrada del Condorito, Córdoba, Argentina*. Córdoba, Argentina. Tesina (Grado en Ciencias Biológicas). Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
- Pérez-Cabello, F., Echeverría, M., de la Riva, J., & Ibarra, P. (2011). Apuntes Sobre Los Efectos De Los Incendios Forestales Y Restauración Ambiental De Áreas Quemadas. Estado De La Cuestión Y Principios Generales. *Geographicalia (2011)*, 295-308.
- Pickett, & White. (1985). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. *Academic Press*, 472.
- Pietrasiak, N., Johansen, J. R., LaDoux, T., & Graham, R. C. (2011). Comparison of Disturbance Impacts to and Spatial Distribution of Biological Soil Crusts in the Little San Bernardino Mountains of Joshua Tree National Park, California. *Biology*.
- Rivera Aguilar, V., & Cacheux, I. M. (2004). Las Cosas Biológicas del suelo y las zonas áridas. *Ciencias*, 24-27.
- Rodríguez, J. M., Cecilia, E., Romina, F., Federico, R., María Cecilia, S., & Gonzalo, Q. (2009). Recuperación post-fuego de la comunidad de líquenes epífitos en la. *Acta bot. bras.*, 854-859.
- Roig. (2009). Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 164-172.
- Roig, & Martínez Carretero. (1998). La vegetación puneña en la provincia de Mendoza, Argentina. *Phytocoenología*, 565-608.
- Rovere, A., & Calabrese, G. (2011). Diversidad de musgos en ambientes degradados sujetos a restauración en el Parque Nacional Lago Puelo (Chubut, Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 571-580,.
- RStudioTeam. (2020). *Integrated Development for R. RStudio*.
- Sandoval Arriola, I. (2006). Producción de hojarasca y reciclaje de nutrientes de dos especies arbóreas y dos gramíneas en pasturas de Muy Muy, Nicaragua. *Programa de Educación para el desarrollo y la conservación*. Nicaragua.
- Tabeni, S., Garibotti, I. A., Pissolito, C., & Aranibar, J. N. (2014). Grazing effects on biological soil crusts and their interaction with shrubs and grasses in an arid rangeland. *Journal of vegetation science*, 25(6), 1417-1425.
- Vega, E., & Peters, E. (1994). *Conceptos Generales Sobre El Disturbio Y Sus Efectos En Los Ecosistemas. En Conservación De Ecosistemas Templados De Montaña En México*. Instituto Nacional de ecología, México. 137-150.
- Verzino, G., Joseau, J., Dorado, M., Gellert, E., Rodríguez Reartes, S., & Nóbile, R. (2005). Impacto de los incendios sobre la diversidad vegetal, sierras de Córdoba, Argentina. *Ecología Aplicada*, 4(1-2), 25-34.

- Villagra, P., Defossé, G., Del Valle, H., Tabeni, M., Rostagno, C., Cesca, E., & Abraham, E. (2009). Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments*, 73, 202-211. 10.1016/j.jaridenv.2008.08.002.
- Weber, B., Budel, B., & Belnap, J. (2016). Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. *Springer*, 430.
- Whelan, R. J. (1995). *The ecology of fire*. Cambridge university press.
- Whitton, B. (1992). Diversity, Ecology, and Taxonomy of the Cyanobacteria. Photosynthetic Prokaryotes. *Springer*, 1 -51.
- Wong, C., & Li. (1998). A note on the corrected Akaike information criterion for threshold autoregressive models. *Journal of Time Series Analysis*, 113-124.
- Xiao, B., & Hu, K. (2017). Moss-dominated biocrusts decrease soil moisture and result in the degradation of artificially planted shrubs under semiarid climate. *Geoderma*, 47-54.
- Zhang, Y. (2005). The microstructure and formation of biological soil crusts in their early development stage. In *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Springer, 430. Chinese Science Bulletin. 50. 117-121. 10.1007/BF02897513.
- Zhang, Y., Chen, J., Wang, L., Wang, X., & Gu, Z. (2007). The spatial distribution patterns of biological soil crust in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. *Journal of Arid Environments*, 599-610.
- Zhang Y., Aradottir A.L., Serpe M., Boeken B. (2016) Interactions of Biological Soil Crusts with Vascular Plants. In: Weber B., Büdel B., Belnap J. (eds) *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 226. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_19
- Zivkovic, L., Martínez Carretero, E., Dalmasso, A., & Almirón, M. (2013). Carbono acumulado en la biomasa vegetal de la reserva de Villavencio (Mendoza-Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot*, 54