



## TESIS DOCTORAL

**Efecto del cambio climático y de la intensificación  
por pastoreo sobre el carbono del suelo de los  
ecosistemas áridos**

**Autora:**

**Paloma Díaz Martínez**

**Directores:**

**César Plaza de Carlos**

**Eduardo Moreno**

**Fernando T. Maestre Gil**

**Programa de Doctorado en Conservación de Recursos Naturales  
Escuela Internacional de Doctorado**

**2022**



*A quienes andan conmigo en el camino de la tesis  
y la vida*



# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>LISTA DE MANUSCRITOS</b>	<b>7</b>
<b>AFILIACIÓN COAUTORES</b>	<b>9</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>11</b>
Antecedentes	13
Objetivos y estructura de la tesis	34
Metodología general	35
<b>CAPÍTULOS</b>	
<b>Capítulo 1</b>	<b>47</b>
High vulnerability of mineral-protected soil carbon to climate across global drylands	
<b>Capítulo 2</b>	<b>79</b>
Limited influence of biocrusts and vegetation on soil carbon protection against climate change in global drylands	
<b>Capítulo 3</b>	<b>107</b>
Biocrusts modulate climate change effects on soil organic carbon pools: insights from a 9-year experiment	
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	<b>139</b>
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>155</b>
<b>REFERENCIAS</b>	<b>159</b>





# RESUMEN





## RESUMEN

El cambio global, que incluye el cambio climático y el aumento de presión por pastoreo, está afectando a los ecosistemas áridos de nuestro planeta. Entre los efectos registrados, se encuentra la alteración de los ciclos biogeoquímicos, como el del C. A pesar de que las zonas áridas en general se caracterizan por sus bajas concentraciones de C orgánico del suelo (COS), la cantidad total almacenada debido a su amplia extensión (alrededor de un 45 % de la superficie terrestre) es importante. El mantenimiento de este COS es necesario para el buen funcionamiento de estos ecosistemas y que puedan servir de aprovisionamiento para sus poblaciones (el 38% de la población humana). El cambio climático, entendido como el aumento de temperatura y los cambios en el régimen de precipitaciones, tiene consecuencias en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos. Sabemos que el aumento de temperatura acelera la descomposición de la materia orgánica por los microorganismos, aumentando las emisiones de C a la atmósfera, mientras que la disminución de las precipitaciones dificulta el crecimiento de la vegetación y, por tanto, el aporte de biomasa y la entrada de C en el suelo. Sin embargo, desconocemos cuál es el efecto que tienen las variaciones climáticas sobre la distribución del C en el suelo, en concreto en las fracciones de C orgánico particulado y C asociado a minerales. Esta última fracción está más protegida frente a la descomposición microbiana, por lo que cabría esperar que el C en la misma fuera más persistente en el suelo y menos sensible a los cambios ambientales.

En un contexto en el que se está intensificando cada vez más el cambio climático, así como la presión por pastoreo, es esencial tener una comprensión más profunda sobre cómo estos agentes de cambio global afectan al C almacenado en las zonas áridas terrestres. Por su parte, el pastoreo, que es el principal uso de la tierra en las zonas áridas y una fuente de ingresos esencial para sus habitantes, también afecta al contenido de C en el suelo, aunque la literatura acumulada hasta la fecha no es concluyente a escala global ni ha estudiado su efecto sobre los contenidos de C orgánico particulado y asociado a minerales. Además, el efecto que tiene el cambio climático y el pastoreo sobre los contenidos de C del suelo podría estar modulado por la presencia de las comunidades de costra biológica. Estas, definidas como el conjunto de organismos fotoautotróficos, como las cianobacterias, los briófitos o los líquenes, que viven en asociación con las partículas superficiales del suelo, son un componente principal de los ecosistemas áridos ya que contribuyen a su funcionalidad.

El objetivo principal de esta tesis es evaluar el efecto del cambio climático y el aumento de presión por pastoreo en el C orgánico del suelo y sus fracciones en los sistemas áridos globales. Para ello, diferenciamos entre C orgánico particulado (COP), que proviene

## RESUMEN

principalmente de biomasa vegetal en etapas tempranas de la descomposición y que tiene una mayor sensibilidad a los cambios ambientales) y C asociado a minerales (COAM), que proviene de productos de la descomposición microbiana de la biomasa, así como exudados de las plantas, y utilizamos diferentes escalas espaciales (global y local). Al mismo tiempo, evaluamos el papel de la costra biológica del suelo como posible agente modulador del efecto del cambio climático y del aumento de presión por pastoreo sobre el contenido de C del suelo y sus fracciones.

El capítulo 1 evalúa cómo afectan diferentes variables bióticas y abióticas, con especial énfasis en la temperatura, la precipitación y la presión por pastoreo, sobre los contenidos de COS, COP y COAM en las zonas áridas del planeta a lo largo de un gradiente climático y utilizando 98 sitios localizados en zonas áridas de todos los continentes excepto la Antártida. Nuestros resultados muestran que, contrario a lo que esperábamos, la respuesta de ambas fracciones es muy similar; es decir, las variables edáficas y las climáticas son las que determinan en mayor medida los contenidos de COS, COP y COAM, siendo el efecto del pastoreo indetectable en comparación con estas. Concretamente, el aumento de temperatura y la disminución de las precipitaciones tienen un disminuyen no solo los contenidos de COS y COP sino también de COAM, siendo el papel de los minerales menos determinante a la hora de secuestrar el C en el suelo.

El capítulo 2 evalúa el posible efecto modulador de la costra biológica y la vegetación sobre el sobre el efecto que el cambio climático y el incremento de pastoreo ejercen sobre los contenidos de COS en las zonas áridas. Para ello, utilizamos un subconjunto de 28 sitios localizados en 14 países de todos los continentes a excepción de la Antártida. Nuestros resultados muestran que la contribución de la vegetación al COS, COP y COAM es mayor que la de la costra biológica. Paralelamente, la vegetación tiene un efecto a la hora de mitigar el efecto negativo del cambio climático sobre los contenidos de COS, aunque dicho efecto es bastante limitado. Mientras que no hemos encontrado ningún efecto mitigante de la costra biológica. Finalmente, nuestros resultados sugieren que el aumento de presión por pastoreo repercute negativamente en los suelos vegetados, mientras que no tiene un efecto en el COS de áreas cubiertas de costra biológica.

El capítulo 3 evalúa el posible efecto modulador de la costra biológica sobre los contenidos de COS, COP y COAM tras 9 años de condiciones experimentales de cambio climático (aumento de temperatura y reducción de precipitaciones) en una zona árida situada en el municipio de Aranjuez. Nuestros hallazgos muestran que, a escala local, la costra

## RESUMEN

biológica podría amortiguar los efectos negativos del cambio climático sobre el COS, ya que no se ha observado una reducción en los contenidos de C a lo largo del tiempo bajo estas condiciones. A pesar de esto, el efecto amortiguador sería limitado y transitorio ya que el C ganado pertenece al COP, cuyo tiempo de vida medio es menor que el del COAM, y está constituido principalmente por compuestos fácilmente degradables como carbohidratos.

A modo de resumen, los resultados obtenidos en esta tesis proporcionan información novedosa sobre los efectos del cambio climático y del pastoreo sobre los contenidos de C del suelo en las zonas áridas, y sobre el efecto modulador que tienen las comunidades de costra biológica. Concretamente, nuestros hallazgos muestran que el COS está influenciado especialmente por las variables climáticas y edáficas, por lo que el pastoreo, en comparación con estas variables, no tiene un efecto significativo sobre los contenidos de COS en los ecosistemas áridos. Además, el COAM presenta una respuesta a las alteraciones climáticas muy similar a la del COP, por lo que el papel de los minerales en la retención de C en el suelo sería menos eficiente de lo que se creía. A escala local y bajo condiciones experimentales de cambio climático la costra biológica modula el efecto negativo del calentamiento y de su combinación con la reducción de lluvia sobre los contenidos del COS. Este efecto amortiguador, parece ser muy limitado, y no se observa a escala global. Por su parte, la vegetación también parece tener un efecto limitado a la hora de compensar los efectos negativos del cambio climático, pues solo se observa un efecto modulador para el aumento de temperaturas. Finalmente, nuestros resultados muestran que el aporte de COS por parte de las comunidades de costra biológica, en comparación con los de la vegetación, son menos sensibles al incremento de la presión por pastoreo. La información proporcionada en esta tesis constituye una fuente valiosa para entender la dinámica del C en las zonas áridas y establecer estrategias de gestión y conservación de estas zonas, con el objetivo de mitigar las consecuencias del cambio climático y el aumento de presión por pastoreo sobre estos ecosistemas.



## LISTA DE MANUSCRITOS

Esta tesis está basada en tres artículos escritos en inglés de los cuales uno ya ha sido publicado en una revista científica de ámbito internacional. A continuación, se detalla el listado de coautores, el título y el estado de cada capítulo.

**Capítulo 1.** Díaz-Martínez, P., Plaza, C., Moreno-Jiménez, E., Benito, B., Panettieri, M., García-Palacios, P., Wei, F., Rey, A., Zaccone, C., García-Gil, J. C., Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Yoann, Saiz, H., Berdugo, M., Gozalo, B., Ochoa, V., Guirado, E., García-Gómez, M., Valencia, E., Asensio, S., Martínez-Valderrama, J., Mendoza, B. J., Eldridge, D. & Maestre, F. T. High vulnerability of mineral-protected soil carbon to climate across global drylands. Manuscrito en preparación

**Capítulo 2.** Díaz-Martínez, P., Plaza, C., Moreno-Jiménez, E., Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Yoann, Saiz, H., Berdugo, M., Gozalo, B., Ochoa, V., Guirado, E., García-Gómez, M., Valencia, E., Asensio, S., Martínez-Valderrama, J., Mendoza, B. J., Eldridge, D. & Maestre, F. T. Biocrusts and vegetation have limited effects on soil carbon protection against climate change in global drylands. Manuscrito en preparación.

**Capítulo 3.** Díaz-Martínez, P., Panettieri, M., García-Palacios, P., Moreno, E., Plaza, C., & Maestre, F. T. (2022). Biocrusts Modulate Climate Change Effects on Soil Organic Carbon Pools: Insights From a 9-Year Experiment. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-022-00779-0>



## **AFILIACIÓN COAUTORES**

### **Paloma Díaz Martínez**

- Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipan s/n, 28933 Mostoles, España.
- Instituto de Ciencias Agrarias (ICA), CSIC, Serrano 115 bis, 28006 Madrid, España

### **Fernando T. Maestre** (director de tesis)

- Instituto Multidisciplinar para el Estudio del Medio “Ramon Margalef”, Universidad de Alicante, Carretera de San Vicente del Raspeig s/n, 03690 San Vicente del Raspeig, España.
- Departamento de Ecología, Universidad de Alicante, Carretera de San Vicente del Raspeig s/n, 03690, San Vicente del Raspeig, España.

### **César Plaza de Carlos** (director de tesis)

- Instituto de Ciencias Agrarias (ICA), CSIC, Serrano 115 bis, 28006 Madrid, España

### **Eduardo Moreno Jiménez** (director de tesis)

- Departamento de Química Agrícola y Bromatología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, 28049 Madrid, España

### **Blas Benito** (capítulo 1)

- Biome Makers Spain SL, C/Estadio 9 Entreplanta C, 47006 Valladolid, España.

### **Fan Wei** (capítulo 1)

- Institute of Agricultural Resources and Environment of Jilin Academy of Agriculture Science, Shengtai Avenue 1363, 130033 Changchun, China.

### **Ana Rey** (capítulo 1)

- Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas; Madrid, España.

**Claudio Zaccone** (capítulo 1)

- Departamento de Biotecnología, Universidad de Verona, Strada Le Grazie 15, 37134 Verona, Italia.

**Juan Carlos García-Gil** (capítulo 1)

- Instituto de Ciencias Agrarias (ICA), CSIC, Serrano 115 bis, 28006 Madrid, España

**Marco Pannetieri** (capítulos 1 y 3)

- Instituto de Ciencias Agrarias (ICA), CSIC, Serrano 115 bis, 28006 Madrid, España.

**Pablo García-Palacios** (capítulo 3)

- Instituto de Ciencias Agrarias (ICA), CSIC, Serrano 115 bis, 28006 Madrid, España.

**Manuel Delgado-Baquerizo** (capítulo 1)

- Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales, Universidad Pablo Olavide, 41704 Sevilla, España.

**Beatriz Gozalo** (capítulo 3)

- Instituto Multidisciplinar para el Estudio del Medio “Ramon Margalef”, Universidad de Alicante, Carretera de San Vicente del Raspeig s/n, 03690 San Vicente del Raspeig, España.

**Victoria Ochoa** (capítulo 3)

- Instituto Multidisciplinar para el Estudio del Medio “Ramon Margalef”, Universidad de Alicante, Carretera de San Vicente del Raspeig s/n, 03690 San Vicente del Raspeig, España.





# INTRODUCCIÓN GENERAL



### **Antecedentes**

#### Zonas áridas, pastoreo y costra biológica

Las zonas de clima hiperárido, árido, semiárido y seco-subhúmedo (tierras secas si traducimos el vocablo inglés “dryland” o zonas áridas como se llamarán en esta tesis) se definen como áreas cuyo índice de aridez (IA: precipitación media anual/evapotranspiración potencial media anual) es inferior a 0.65 (UNEP, 1997). En base a este índice de aridez, se definen cuatro subtipos de ecosistemas áridos: (i) hiperáridos (IA < 0.03 mm mm<sup>-1</sup>, ocupan un 5.8% de la superficie terrestre), (ii) áridos (IA entre 0.03 y 0.2 mm mm<sup>-1</sup>, 14% de la superficie terrestre), (iii) semiáridos (IA entre 0.2 y 0.5 mm mm<sup>-1</sup>, 16.1 % de la superficie terrestre) y, (iv) seco-subhúmedos (IA entre 0.5 y 0.65 mm mm<sup>-1</sup>, 8.9% de la superficie terrestre; Plaza et al., 2018a). A pesar de que las zonas áridas han sido ampliamente subestimadas, su importancia reside en que cubren alrededor de un 45% de la superficie terrestre (Právālie, 2016) y se espera que aumenten en un 11-23% a final de siglo debido a las proyecciones climáticas (Huang et al., 2016).

Las zonas áridas adquieren importancia al albergar un 35% de la diversidad global y un 20% de los puntos calientes de la diversidad de plantas (White & Nackoney, 2003; Davies et al., 2012). Además, en ellas reside el 38% de la población humana (Plaza et al., 2018b), distribuida de manera que la densidad de población aumenta a medida que decrece la aridez (Safriel et al., 2005), concentrándose un 90% de la población que vive en zonas áridas en países en vías de desarrollo (Middleton et al., 2011; Safriel et al., 2005). Todo ello hace que los ecosistemas áridos sean esenciales para alcanzar la sostenibilidad global de la población actual y futura (FAO, 2004; Právālie, 2016; Safriel et al., 2005).

Sin embargo, la degradación de suelos áridos, definida como la pérdida de funciones y servicios proporcionados por los suelos (Nachtergaele et al., 2011), compromete la capacidad de estos para proporcionar los servicios ecosistémicos de los que dependemos las poblaciones humanas (IPCC, 2013). Concretamente, se estima que un 10-20% de las zonas áridas presentan ecosistemas que han sufrido degradación en la última mitad de siglo (MEA, 2005), con consecuencias que afectan en torno a 250 millones de personas que viven en países en vías de desarrollo (Reynolds et al., 2007). Esto, junto con la expansión de las zonas áridas, ha sido reconocido como un problema ambiental, social y económico de primer orden (Reynolds et al., 2007). Uno de los factores que puede desencadenar la degradación del suelo es el

## INTRODUCCIÓN GENERAL

pastoreo del ganado, que ha sido reconocido como un problema global emergente (Nordborg, 2016). Concretamente, entre un 20-30% de los pastos permanentes del mundo están actualmente degradados (Conant, 2010), por lo que es importante considerar el manejo de las zonas pastoreadas ya que se espera que la presión por pastoreo se intensifique considerablemente en los próximos años (FAO, 2017). En la actualidad, las tierras pastoreadas ocupan hasta la mitad de la superficie terrestre (FAO, IFAD & WFP, 2015), siendo el pastoreo el principal uso de la tierra de las zonas áridas y la principal fuente de ingresos para muchos de sus habitantes (Lal, 2004). Además, las tierras pastoreadas son imprescindibles para millones de personas y para la consecución de los Objetivos de Desarrollo Sostenible (Mehrabi et al., 2020) ya que pueden tener efectos beneficiosos como albergar altos niveles de diversidad biológica (Havstad et al., 2007), promover diversos servicios ecosistémicos relacionados con los ciclos de nutrientes o el secuestro de C (Conant & Paustian, 2002; Morgan et al., 2016; Schuman et al., 1999) cuando el manejo es adecuado.

Otro de los componentes principales en los ecosistemas áridos y que contribuyen a su funcionalidad es la costra biológica del suelo (Belnap et al., 2016). La definición más reciente de costra biológica es la aportada por Weber et al. (2022), que surge como refinamiento de la anterior definición propuesta por Belnap & Lange (2003), y es la siguiente: “la costra biológica resulta de una asociación íntima entre partículas del suelo y diferentes proporciones de organismos fotoautotróficos (p. ej., cianobacterias, algas, líquenes, briófitos) y heterotróficos (p. ej., bacterias, hongos, arqueas), que viven dentro o inmediatamente en la superficie de los primeros milímetros del suelo. Las partículas del suelo se agregan mediante la presencia y la actividad de esta biota frecuentemente extremotolerante, que se seca regularmente, lo que hace que la costra viviente resultante cubra la superficie del suelo como una capa coherente”. En zonas áridas, la costra biológica del suelo ocupa alrededor de un 30% de cobertura de suelo y se sitúa en la mayoría de zonas que no están cubiertas por vegetación (Rodríguez-Caballero et al., 2018), rocas o áreas en las que no existe alteración activa del suelo (West, 1990), mientras que a nivel global cubre un ~12% de la superficie terrestre (Rodríguez-Caballero et al., 2018). La cobertura y composición de las comunidades de costra biológica influyen en la funcionalidad de las zonas áridas (Belnap et al., 2016) y, aunque son vulnerable frente a cambios ambientales, constituyen una parte vital para el funcionamiento de estas zonas (Bowker et al., 2014; Chen et al., 2020; Miller et al., 2011; Rodríguez-Caballero et al., 2018). De hecho, están involucradas en muchos procesos ecosistémicos relevantes como la erosión (Cantón et al., 2014; Chamizo et al., 2017; Zhao & Xu, 2013), la

## INTRODUCCIÓN GENERAL

distribución de agua (Bowker et al., 2013; Chamizo et al., 2016) o el ciclo de nutrientes, cuya función proveedora aumenta a lo largo del gradiente de aridez (Delgado-Baquerizo et al., 2016).

Finalmente, la vegetación también es un elemento clave que configura los ecosistemas áridos y que determina su funcionalidad. Las condiciones extremas derivadas de las precipitaciones altamente impredecibles y la alta radiación solar hacen la vegetación sea escasa y se organice en un mosaico de parches rodeados de suelo desnudo, ya que la disponibilidad de agua no es suficiente para sostener una cobertura de plantas continua (Berdugo et al., 2017). Esta distribución, a su vez, favorece a la propia vegetación al aumentar la infiltración de agua en las áreas vegetadas (debido a las raíces, los macroporos y el aumento de los agregados del suelo, así como la disminución de la evaporación debido a la cobertura de las plantas; D'Odorico et al., 2013; Ludwig et al., 2005). A pesar de esto, la biomasa de la vegetación en los ecosistemas áridos es baja en comparación con otros ecosistemas, aunque también contribuye al secuestro de C (Plaza et al., 2018a). Las condiciones climatológicas que se dan en estos lugares favorecen rasgos de las plantas que hacen que la descomposición sea más lenta y se acumule materia orgánica; consecuentemente, las zonas áridas almacenan alrededor del 16 % del C guardado globalmente en la vegetación (Plaza et al., 2018a). Finalmente, la vegetación y la costra biológica conviven en estos ecosistemas e interaccionan entre sí. En términos generales, la cobertura de costra biológica y la riqueza de las especies que la componen es mayor en micrositios con cobertura dispersa de plantas vasculares (p. ej., Eldridge et al., 2002, 2006; Pintado et al., 2005; Zaady et al., 2013) y hojarasca (p. ej., Briggs & Morgan, 2008; Zhang et al., 2013). Además, la presencia de vegetación también puede favorecer la costra (Bowker et al., 2005; Maestre, 2003) en las zonas donde hay erosión del suelo causada por el pastoreo, ya que la costra se refugia en la vegetación (Zhao et al., 2010, 2011); o en situaciones en las que la sombra de la vegetación reduce el daño causado por luz y la desecación (Harel et al., 2004).

### El cambio climático: efecto sobre las zonas áridas

Entendemos por clima el promedio de las condiciones meteorológicas durante un periodo de tiempo teniendo en cuenta que, en un sentido más amplio, se considera también el complejo sistema formado por la atmósfera, la hidrosfera, la litosfera, la biosfera y sus interacciones (Solomon et al., 2007). El cambio climático se define como el cambio en el estado del clima,

## INTRODUCCIÓN GENERAL

que puede ser identificado mediante cambios en la media o la variabilidad de sus propiedades, y persiste en el tiempo, generalmente décadas o incluso más (IPCC, 2017).

La acumulación de gases efecto invernadero (GEI) está haciendo que el clima global esté cambiando a gran velocidad (Rousk et al., 2013). En la actualidad, los GEI han aumentado desde 1970 debido a la actividad humana. Concretamente, desde el año 2011 las concentraciones de estos gases han seguido incrementando en la atmósfera; entre ellos, el CO<sub>2</sub> ha aumentado hasta alcanzar valores de 422 ppm (dato de abril de 2022), siendo este el valor de concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico más elevado en, al menos, 2 millones de años (IPCC, 2021). La acumulación de GEI deriva en un incremento de la temperatura global del aire cerca de la superficie terrestre, lo que acarrea cambios en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Canarini et al., 2016; Cramer et al., 2001; Le Houérou, 1996; Maestre et al., 2012a; Walther, 2010). De hecho, el calentamiento global que ha habido hasta la actualidad ya ha producido daños y transformación de los ecosistemas, acarreando pérdidas de diversidad y degradación, y seguirá empeorando con cada incremento de calentamiento global (IPCC, 2022). Además, el cambio climático está detrás del aumento en intensidad, duración y frecuencia de las olas de calor, lluvias torrenciales, sequías y ciclones tropicales (IPCC, 2021).

El cambio climático también afecta a los procesos y propiedades del suelo, así como a las dinámicas de la materia orgánica y las funciones derivadas de esta o los organismos del suelo. Por ejemplo, los cambios en la temperatura y precipitación influyen en las tasas de descomposición, que determinan los niveles de carbono orgánico del suelo (COS). A su vez, estos influyen en la estructura del suelo, la fertilidad, los procesos microbianos y las poblaciones de organismos que habitan en el suelo, lo que tendrá un efecto sobre el clima (Brevik, 2012). Paralelamente, el cambio climático podría hacer que algunos suelos pasaran de ser sumideros a convertirse en fuentes de carbono (C) atmosférico a medida que la temperatura sube, especialmente en altas latitudes donde hay suelos que habían estado permanentemente congelados; y que aumente la intensidad en los procesos de erosión tanto por viento como por agua (Brevik, 2012).

A todo lo anterior se suma el agravante de que, con cada incremento de temperatura global, los cambios en la temperatura y precipitación media a escala regional se vuelven mayores (IPCC, 2021). Por ello, se espera que cada región experimente cada vez un mayor número de cambios y más cercanos en el tiempo en los agentes causantes del cambio climático (IPCC, 2021). Los cambios en los agentes causantes del cambio climático serán

## INTRODUCCIÓN GENERAL

cada vez más generalizados y pronunciados con un calentamiento de 2°C que de 1.5°C (respecto a la temperatura preindustrial). Estos son los límites marcados, ya que las proyecciones climáticas predicen diferencias robustas en el clima regional con un calentamiento de 1.5°C versus de 2°C (el riesgo y la incertidumbre es más elevados en el segundo escenario), además de que las poblaciones humanas y los sistemas naturales tendrían que afrontar riesgos severos adicionales (IPCC, 2022). Por ejemplo, se espera que se excedan más frecuentemente, bajo niveles superiores de calentamiento global, los umbrales de calor extremos, con consecuencias para la agricultura y la salud, entre otros (IPCC, 2021); los impactos podrían causar la liberación de GEI adicionales, algunos de los cuales son irreversibles, incluso si el calentamiento se reduce (IPCC, 2022). Finalmente, también se espera que aumente en muchas regiones la probabilidad de que haya eventos combinados, como lo son las olas de calor y las sequías; siendo muy probable que estos eventos se vuelvan más frecuentes, intensos y duraderos con el cambio climático (IPCC, 2021).

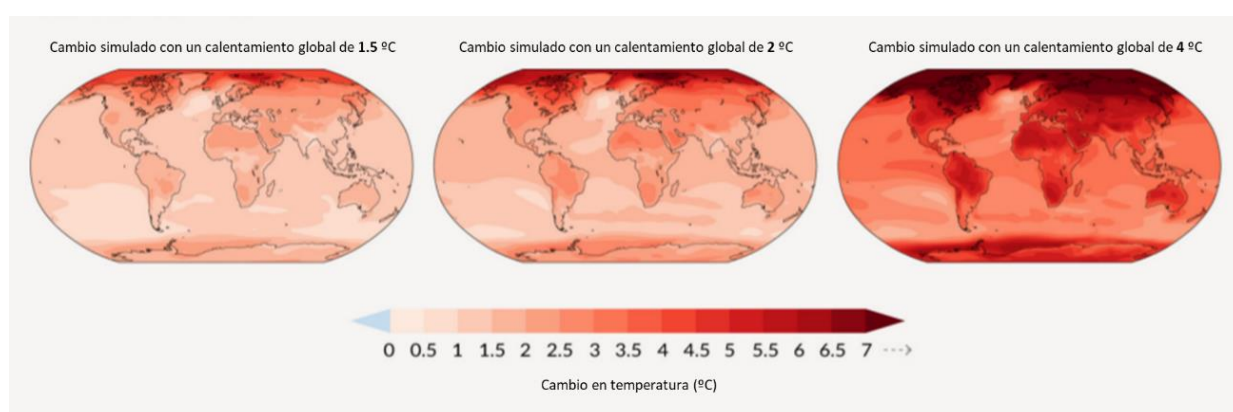
Las zonas áridas son especialmente sensibles a la variabilidad climática por varias razones. Por ejemplo, la escasez de precipitaciones típica de estos ecosistemas hace que pequeños cambios en estas puedan tener grandes impactos (Huang et al., 2017a). Un clima más árido decrece los niveles de productividad primaria, lo que fuerza la migración de comunidades rurales a áreas marginales para pastorear, ya que culturalmente la población depende altamente del ganado para su supervivencia (Elridge & Delgado-Baquerizo, 2017, UN-EMG, 2011). En comparación con otros ecosistemas, las interacciones entre la actividad humana, el uso del suelo y el cambio climático son más intensas en las zonas áridas, especialmente en las regiones semiáridas (Huang et al., 2017b). La vulnerabilidad de estas zonas respecto a la pérdida de servicios ecosistémicos se da al converger un riesgo intermedio de degradación de la tierra junto a niveles intermedios de presión por densidad de población, ya que, por ejemplo, en otras zonas más áridas, el riesgo de degradación de la tierra es mayor pero la presión por población es menor (Safriell et al., 2005). En resumen, en las zonas áridas los cambios en temperatura, precipitaciones y evapotranspiración potencial alteran la productividad primaria terrestre y agrícola, al mismo tiempo que aumentan los retos relacionados con la seguridad alimentaria y el abastecimiento de agua (Asseng & Pannell, 2013; Kumar & Parikh, 2001; Zinyengere et al., 2014). En consecuencia, la toma de decisiones relacionada con garantizar la sostenibilidad de las poblaciones debe ir de la mano de una mayor comprensión del efecto del cambio climático sobre las zonas áridas debido a su gran fragilidad (Huang et al., 2017b).

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### *Aumento de temperatura*

Cada una de las últimas cuatro décadas ha sido sucesivamente más cálida que ninguna otra década precedente desde 1850. El aumento del rango de temperatura causado por el ser humano desde 1850-1900 hasta 2010-2019 es de 0.8°C a 1.3°C. De hecho, las temperaturas durante la década más reciente (2011-2020) exceden aquellas del periodo más cálido que haya habido desde hace 6500 años (IPCC, 2021). Concretamente, el mayor calentamiento durante los últimos 100 años tuvo lugar sobre los ecosistemas áridos y representó más de la mitad del calentamiento continental (Huang et al., 2012, 2017a; Ji et al., 2014).

Las estimaciones prevén que la temperatura global continúe aumentando hasta mediados de siglo bajo cualquier escenario de emisiones que se considere, incluso los más optimistas. El calentamiento global excederá 1.5-2°C durante el siglo XXI a menos que hagamos drásticas reducciones de CO<sub>2</sub> y otros GEI en las décadas próximas. Concretamente, en comparación con el periodo 1850-1900, es muy probable que la temperatura global que se prevé para el periodo 2081-2100 sea superior a 1-1.8°C bajo un escenario de emisiones de GEI muy bajo, a 2.1-3.5 °C en un escenario de emisiones de GEI intermedio y a 3.3-5.7°C para un escenario de emisiones de GEI altas (Fig. 1). Estas estimaciones se realizan para distintos escenarios, los cuales representan posibles niveles de emisiones de gases de efecto invernadero y aerosoles en base a supuestos socioeconómicos (IPCC, 2021). En cuanto a las zonas áridas, los modelos predicen un calentamiento adicional de entre 2-4°C para el final del siglo XXI (Huang et al., 2017b).



**Figura 1.** Cambio en temperatura anual relativa (°C) al periodo 1850-1900 simulado con niveles de calentamiento global de 1.5, 2 y 4°C. Referente a los cambios en la temperatura media de la superficie. Las áreas terrestres se calientan más que los océanos, el Ártico y la Antártida se calientan más que los trópicos. Imagen adaptada de: IPCC, 2021.

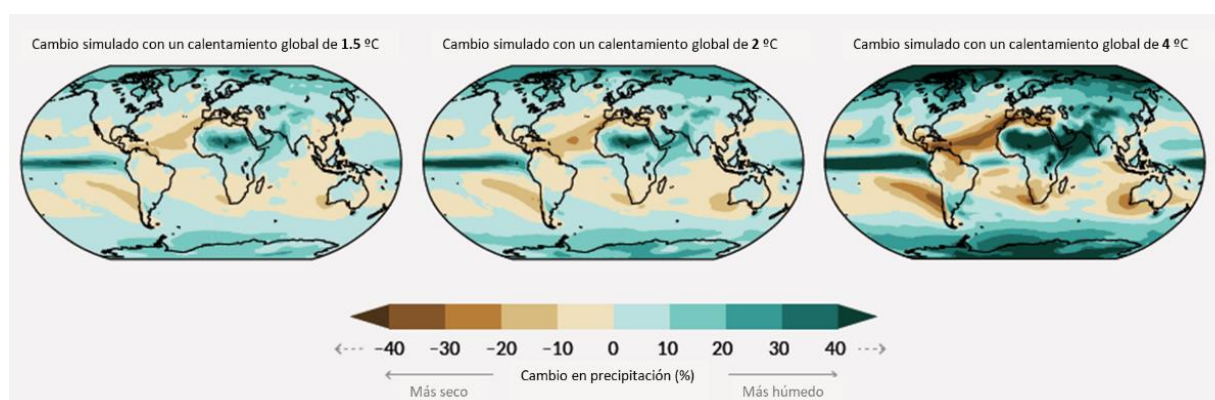


## INTRODUCCIÓN GENERAL

### *Cambio en los patrones de precipitación*

El calentamiento global produce alteraciones en la circulación general atmosférica y en los ciclos hidrológicos, por lo que se producen variaciones en los regímenes de precipitación (Huntington, 2006; Pachauri et al., 2014). Esto se traduce tanto en cambios en la precipitación media como en su varianza a lo largo del tiempo, con aumento en la variabilidad intra e interanual registrada durante el siglo XX (Groisman et al., 1999; Karl et al., 1995; Min et al., 2011).

La precipitación sobre la tierra ha incrementado globalmente desde 1950, con una tasa más rápida de aumento desde 1980 (IPCC, 2021). Sin embargo, el aumento no ha sido generalizado en todas las áreas del planeta e incluso se espera que el régimen de precipitaciones siga cambiando hasta finales del siglo XXI. Concretamente, se prevé que la precipitación media anual aumente en latitudes altas y polares de ambos hemisferios y que disminuya en zonas tropicales y latitudes medias de ambos hemisferios (entre las que se encuentra España) para el año 2100 comparado con el período de referencia (1850-1900; IPCC, 2021). A pesar de que la dirección del cambio es igual entre escenarios, la magnitud aumenta en escenarios de mayor calentamiento global (Fig. 2). Finalmente, las zonas áridas muestran una tendencia a secarse que empezó alrededor de 1950 y que está asociada con una disminución de las precipitaciones (Huang et al., 2017b).



**Figura 2.** Cambio en la precipitación media anual relativo al periodo 1850-1990 (%) con niveles de calentamiento global de 1.5, 2 y 4°C. Se espera que las precipitaciones aumenten en altas latitudes, el ecuatorial Pacífico y algunas zonas de las regiones monzónicas, pero que decrezcan en zonas subtropicales y en áreas limitadas de los trópicos. Cambios absolutos relativamente pequeños pueden implicar cambios relativos porcentuales grandes en regiones con condiciones secas. Imagen adaptada de: IPCC, 2021.

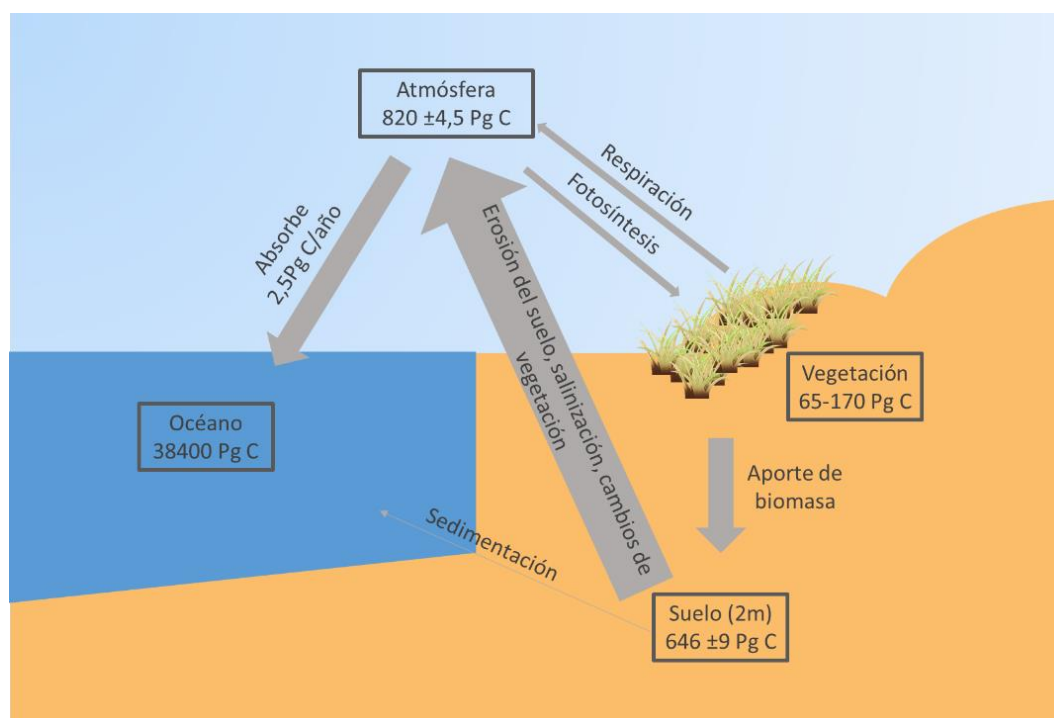
## INTRODUCCIÓN GENERAL

### El ciclo del C global y en las zonas áridas

Nos referimos al ciclo global del C para describir el flujo de C que se da en diversas formas entre distintos reservorios del planeta: la atmósfera, la tierra, el océano, la biosfera y la litosfera marina. La atmósfera contiene unos 820 Pg de C (Le Quéré et al., 2018) que se encuentra principalmente en forma de CO<sub>2</sub>. Este C es fijado por las plantas, pasando a ser biomasa vegetal viva y constituyendo un reservorio de unos 520 Pg de C (IPCC, 2013). La manera en la que el C es incorporado al suelo es a partir de los aportes materia orgánica (principalmente residuos de plantas y exudados, pero también heces o animales muertos), que son procesados mediante la fauna del suelo y los microorganismos heterotróficos (Lefèvre et al., 2017). Así se forma lo que sería el mayor reservorio de C que, sin considerar los océanos, es el suelo, ya que alberga alrededor de 1301 Pg de C solo en el primer metro, y hasta 2800 Pg si consideramos capas más profundas (Plaza et al., 2018a; Fig. 3).

Una vez el C se ha incorporado al suelo, se inicia el proceso de transformación de la materia orgánica, que da como resultado una compleja mezcla biogeoquímica de compuestos de hojarasca vegetal y productos de la descomposición microbiana en diferentes estados de descomposición (Von Lützow et al., 2006; Paul, 2014). A lo largo de este proceso se producen ganancias y pérdidas de C. Por un lado, el C queda retenido en el suelo mediante diversos mecanismos de estabilización que pueden durar décadas o, incluso, miles de años (Schmidt et al., 2011). Por otro lado, el C se libera mediante el proceso de descomposición que está controlado, principalmente, por la temperatura y el contenido de agua; dos variables que también afectan la actividad microbiana. La composición de la comunidad microbiana influye en la preferencia por la descomposición de determinados compuestos (Schmidt et al., 2011; Six et al., 2002; Sollins et al., 1996; Von Lützow et al., 2006). Este proceso implica la mineralización del suelo y, por tanto, la liberación de CO<sub>2</sub> y CH<sub>4</sub> causado por la respiración de los microorganismos que viven en él. Sin embargo, en términos de intercambio de C, la fotosíntesis es superior a la respiración de las plantas y del suelo, por lo que se produce el secuestro de C en forma de COS (Bernoux & Chevalier, 2014), lo que explica que el suelo sea un reservorio de C tan importante.

## INTRODUCCIÓN GENERAL



**Figura 3.** Ciclo del C simplificado y stocks de C en el conjunto de las zonas áridas del planeta. Datos obtenidos de: Lal, 2019.

En lo relativo al ciclo del C en las zonas áridas, la magnitud de los reservorios de C y el flujo anual entre ellos son incluso más inciertos que los del ciclo del C global (Lal, 2019). El stock de C total en los ecosistemas áridos contiene más C inorgánico que orgánico, y el de la vegetación (tanto el de por encima como por debajo de la tierra) es mucho menor que el de las ecorregiones húmedas y sub-húmedas (Lal, 2019). El C almacenado en la vegetación de los ecosistemas áridos tiene una densidad que va aumentando desde  $0.04$ - $4.0$  Mg C ha<sup>-1</sup> en regiones hiperáridas (Laban et al., 2018) hasta  $40$ - $50$  Mg C ha<sup>-1</sup> en bosques secos sub-húmedos (Glenday, 2008). La media de C global estimado en la vegetación de zonas áridas varía según la estimación es entre  $65$ - $170$  Pg (Lal, 2019). Aunque los suelos de las zonas áridas se caracterizan por su bajo contenido de COS, su amplia extensión hace que la cantidad de C almacenada a nivel global sea elevada:  $470 \pm 7$  Pg a 1 m de profundidad o  $646 \pm 9$  Pg a 2 m (Plaza et al., 2018b), es decir, el 32% de las reservas globales de C orgánico en el suelo (Lal, 2019). La densidad de COS en ecosistemas áridos es baja y va desde  $1$  a  $3$  Kg C m<sup>-2</sup> en África y América Central en comparación con Asia que va desde  $2$  hasta  $7$  Kg C m<sup>-2</sup> (Serrano-Ortíz et al., 2012; Wiesmeier et al., 2011). Junto al COS, las zonas áridas también almacenan una gran cantidad de C inorgánico ( $1237 \pm 15$  Pg en los 2 m de profundidad), principalmente en forma de carbonato cálcico, lo que supone un 80% de las reservas globales de C inorgánico

## INTRODUCCIÓN GENERAL

(Plaza et al., 2018b). Finalmente, estas zonas crean una retroalimentación negativa para el ciclo del C en ecosistemas áridos (tanto para el COS como para el CIS) ya que es más importante el secuestro de C (debido, principalmente, a procesos inorgánicos y abióticos; Bai et al., 2017, Wohlfahrt et al., 2008) que las pérdidas (Lal, 2019).

Debido al gran contenido de C almacenado en el suelo, pequeños cambios en este reservorio podrían tener un impacto significativo a escala global sobre las concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico; por lo tanto, la respuesta del suelo al calentamiento es crítica a la hora evaluar los mecanismos de retroalimentación del ciclo del C (Smith et al., 2008), que influyen en la mitigación o aceleración del cambio climático (PCC, 2013; Jobbágy & Jackson, 2000; Schmidt et al., 2011). La proporción de emisiones de CO<sub>2</sub> absorbida por la tierra y los océanos se hace cada vez más pequeña según aumentan las emisiones de CO<sub>2</sub> en base a los diferentes escenarios de cambio climático. En escenarios en los que las emisiones de CO<sub>2</sub> siguen aumentando, se espera que los sumideros terrestres y oceánicos sean menos efectivos a la hora de reducir la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>, por lo que una mayor proporción del CO<sub>2</sub> emitido permanecería en la atmosfera (IPCC, 2021). Teniendo en cuenta las proyecciones de los modelos, incluso bajo un escenario de GEI intermedio, que estabiliza las concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> para este siglo, se espera que decrezcan las tasas de absorción de CO<sub>2</sub> por la tierra y el océano durante la segunda mitad del siglo XXI (IPCC, 2021). Además, los ecosistemas áridos, donde la mayor parte del C se almacena en capas superficiales (Ciais et al., 2011), son especialmente vulnerables al cambio climático y a la erosión.

### El suelo en las zonas áridas

El suelo es un componente esencial en cualquier sistema terrestre. Está formado por cuatro componentes principales: las partículas inorgánicas, la materia orgánica, el agua y el aire (Bernoux & Chevallier, 2014). La materia orgánica del suelo engloba toda la materia orgánica viva y muerta, incluyendo las raíces de las plantas, los microorganismos del suelo y la microfauna, así como los restos de plantas (Bernoux & Chevallier, 2014) en diferentes etapas de descomposición (Lehmann & Kleber, 2015). Además, el suelo constituye el medio para el crecimiento de las plantas, el hábitat para numerosos organismos y el medio natural a través del cual el agua se filtra y almacena, aparte de constituir uno de los mayores reservorios de C activos en la Tierra (Amundson et al., 2015; Schmidt et al., 2011).

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las zonas áridas se caracterizan por tener suelos poco desarrollados (regosoles), poco profundos (leptosoles), arenosos (arenosoles) y con carbonatos de Ca secundarios (calcisoles; Plaza et al., 2018b). Generalmente, los suelos que componen los ecosistemas áridos son poco desarrollados debido a las bajas y altamente variables precipitaciones, así como a la alta evapotranspiración, lo que limita la productividad biológica, las reacciones químicas y la meteorización y favorece la erosión de la superficie del suelo (Steven, 2017; Zhang et al., 2016).

El suelo es un elemento clave en los ecosistemas ya que proporciona diversos servicios ecosistémicos ligados a la presencia de la materia orgánica y el C comprendido en esta, como son los servicios de (i) soporte, como la fotosíntesis, (ii) de aprovisionamiento de comida, agua, madera o fibra, (iii) de regulación, entre los que están la regulación del clima, el control de la erosión o el mantenimiento de la calidad del aire, y (iv) los servicios culturales asociados al ocio y el ecoturismo, entre otros (MEA, 2005). Estos servicios ecosistémicos son clave para la seguridad alimentaria, la provisión de agua dulce y la mitigación del cambio climático (Paul et al., 2016; Pereira et al., 2018; Plaza et al., 2018b).

### Los factores naturales que afectan al C orgánico del suelo en las zonas áridas

La materia orgánica del suelo está formada fundamentalmente por COS, que supone entre un 55% y un 60% de su composición en masa. Este C comprende todas las formas de C en el suelo menos las inorgánicas, en caso de que existan (FAO and ITPS, 2015). El COS en ecosistemas áridos depende de diferentes factores formadores del suelo entre los que se encuentran el clima, los organismos (la vegetación y la biota del suelo), la roca madre, el relieve y el tiempo (Jenny, 1941). Hasta la fecha, se ha considerado el clima y la vegetación como los dos principales factores formadores del suelo que determinan el almacenamiento del COS en ecosistemas áridos (Plaza et al., 2018a). El efecto tanto indirecto como directo del clima sobre la persistencia del COS se espera que sea mayor cuanto más extremo sea el clima (Cotrufo et al., 2021), como el que se da en alguna de las zonas áridas del planeta. Las bajas precipitaciones limitan el crecimiento de las plantas, mientras que las altas temperaturas favorecen la descomposición; la cual también se acentúa con los breves, pero intensos, eventos de lluvia (Nicholson, 2011). Sin embargo, a pesar de que la escasez hídrica limita la productividad de las plantas, la falta de agua junto a la baja disponibilidad de nutrientes favorece rasgos de las plantas que ayudan a que se ralentice la descomposición y se acumule COS (De Deyn et al., 2008).

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Mientras que el aumento de la materia orgánica promueve la formación de agregados con las partículas minerales del suelo, favoreciendo la retención de humedad, la estructura y la porosidad del suelo, y fomentando su calidad y fertilidad (Bot & Benites, 2005; Paul et al., 2016); la pérdida de materia orgánica y, por tanto, de COS, sobre todo cuando los niveles iniciales son bajos, como ocurre en las regiones áridas, resulta en la degradación del suelo y sus funciones asociadas (Plaza et al., 2018a). La vulnerabilidad del COS a la descomposición depende de la manera en que este es retenido en el suelo, influyendo en la cantidad de C que se devuelve a la atmósfera y que exacerba el cambio climático. Por este motivo, conocer los mecanismos de estabilización del COS es importante para evaluar si se espera que el C que ya tenemos almacenado permanezca en el suelo o se libere a la atmósfera bajo las condiciones de cambio climático, y para desarrollar estrategias que permitan recuperar, preservar o impulsar los servicios que nos ofrecen estos ecosistemas. Esto es esencial para contribuir a la resiliencia y sostenibilidad en agricultura y garantizar la seguridad alimentaria de las sociedades (Bernoux & Chevallier, 2014).

### Mecanismos de estabilización del C orgánico en el suelo

La visión conceptual de la ecología del COS ha cambiado recientemente (Jackson et al., 2017; Kleber et al., 2021; Lavalley et al., 2020; Lehmann & Kleber, 2015; Prescott & Vesterdal, 2021). La visión tradicional estaba basada en que el tiempo de residencia del C depende de las características intrínsecas de la materia orgánica (p. ej. contenido de nutrientes y azúcares relativo a la celulosa y lignina, aromaticidad, etc.). Sin embargo, la evidencia científica ha demostrado que eso es insuficiente para explicar las observaciones sobre la persistencia del COS (Lavalley et al., 2020; Lehmann & Kleber et al., 2015; Lehmann et al., 2020). Posteriormente, se supo que el C puede estabilizarse mediante mecanismos físicos, que consisten en que el C se aísla dentro de micro o macro agregados, disminuyendo la accesibilidad a los organismos del suelo; o químicos, que consisten en que el C se une mediante enlaces químicos a diferentes superficies como las arcillas, lo que previene que este C sea consumido por los microorganismos (Jastrow et al., 2006; Kane & Solutions, 2015; Six et al., 2002, 2006). Además de esto, recientemente, Lehmann et al. (2020) ha propuestos que la persistencia del COS está determinada por la complejidad funcional en base a tres aspectos: (1) la diversidad molecular –a mayor diversidad, mayor coste metabólico supondría el consumo de las moléculas, por lo que la descomposición sería más lenta–; (2) la heterogeneidad espacial –disminuye las posibilidades de que el descomponedor encuentre el

## INTRODUCCIÓN GENERAL

sustrato– y; (3) la variabilidad temporal del sistema del suelo –una mayor variabilidad temporal reduce la habilidad de los microorganismos para adaptarse al ambiente–. Es decir, la persistencia del C en el suelo es mayor cuando muchas moléculas diferentes con bajas concentraciones individuales están distribuidas heterogéneamente en un escenario de poros que interactúan con diferentes minerales bajo condiciones ambientales variables. Por lo tanto, la estabilización del COS se contextualiza como la competición entre la accesibilidad de los microorganismos versus las asociaciones químicas con minerales (Oades, 1998, Schmidt et al., 2011). Por último, Cotrufo & Lavelle (2022) han aportado la información más reciente en cuanto a los mecanismos de estabilización del C en el suelo, que son tres: inhibición fisiológica microbiana, limitación metabólica microbiana y limitación del acceso microbiano. La inhibición fisiológica microbiana serían las condiciones que favorecen que haya inactividad microbiana o dormancia; la limitación microbiana son las condiciones que modulan el catabolismo de los microorganismos, incluyendo la eficiencia en el uso del C; mientras que la limitación del acceso microbiano se refiere a las barreras físicas que encuentran los microorganismos o sus exoenzimas para alcanzar y metabolizar los sustratos de COS. Cuando las condiciones que determinan la inhibición fisiológica pasan un umbral permitiendo que los microorganismos estén activos, la tasa de mineralización del COS pasa a estar controlada por factores que limitan la actividad microbiana. Por otro lado, cuando el COS está protegido del acceso microbiano por impedimentos espaciales, será menos sensible a las limitaciones metabólicas.

Otro de los factores que afectan a la estabilización y, por tanto, los contenidos de COS del suelo, son las características edáficas, como la textura, el contenido de Ca intercambiable o los óxidos de Fe y Al. Una parte importante del COS almacenado y estabilizado depende de la formación de agregados a través de la unión de la materia orgánica del suelo a las superficies de las arcillas (Amelung et al. 1998; Kahle et al. 2002). De hecho, se ha visto que en las zonas áridas hay una fuerte correlación positiva entre el porcentaje de arcilla y limo y el COS (Rasmussen et al., 2018). A su vez, el Ca intercambiable, que es erosionado de los minerales primarios y secundarios (Likens et al., 1998), tiende a acumularse en ecosistemas áridos como consecuencia de los bajos flujos de agua a través del perfil del suelo, lo que implica bajas tasas de meteorización y altos valores de pH (von Fromm et al., 2021). En estos ambientes, el Ca intercambiable tiene un papel importante como puente catiónico al facilitar la formación de agregados (Rimmer & Greenland, 1976; Tisdall & Oades, 1982) y la unión de la

## INTRODUCCIÓN GENERAL

arcilla a los grupos funcionales de la materia orgánica gracias a su carga divalente (Likens et al., 1998; Muneer & Oades, 1989).

El Ca intercambiable tiene una influencia mayor que otros cationes divalentes debido a su mayor abundancia relativa (Smith et al., 2014) y su mayor radio iónico, pues favorece energías de unión más fuertes (Muneer & Oades, 1989). En las zonas áridas, las bajas precipitaciones mantienen pH entre neutros y alcalinos, lo que retiene bases catiónicas no hidrolizables. Estas condiciones favorecen la formación de filosilicatos 2:1 en los que abundan los sitios de intercambio con carga negativa (Douglas, 1989; Kittrick, 1971). Cuando los iones divalentes, como el Ca intercambiable, ocupan estos lugares de intercambio, pueden unirse a moléculas con carga negativa como el ácido carboxílico, formando un puente con la arcilla (Mikutta et al., 2007). Este puente catiónico es ampliamente reconocido como un mecanismo importante de estabilización del C en el suelo (von Lützom et al. 2008). Además, el Ca intercambiable puede unirse a dos grupos funcionales con carga negativa a la vez, aumentando la agregación de la materia orgánica del suelo y su inmovilización (Mouvenchery et al. 2012). De manera similar a lo que ocurre con el Ca intercambiable, hay una fuerte relación positiva entre los óxidos de Fe y Al y el COS (von Fromm et al., 2021). Los óxidos de Fe y Al suelen ser bastante reactivos gracias a su gran área específica, con una alta proporción de sitios reactivos (Parfitt & Childs, 1988), lo que hace que la materia orgánica se adsorba a ellos formando agregados estables en el suelo (Tisdall & Oades, 1982). Por último, los mecanismos descritos previamente están influidos por el pH del suelo, que refleja el estado químico y determina algunos gradientes geoquímicos dentro del mismo. Estos incluyen la especiación de metales disueltos, la reactividad y la carga de minerales y moléculas orgánicas, así como el tipo de enlace organo-mineral predominante (Deng & Dixon 2002). La influencia general del pH no es lineal, sino que está impulsada por umbrales (Rasmussen et al., 2018). Por ejemplo, el Ca intercambiable incrementa significativamente a pH superiores a 6.5, mientras que el óxido de Al es superior a pH inferiores a 6.5 (Rasmussen et al., 2018).

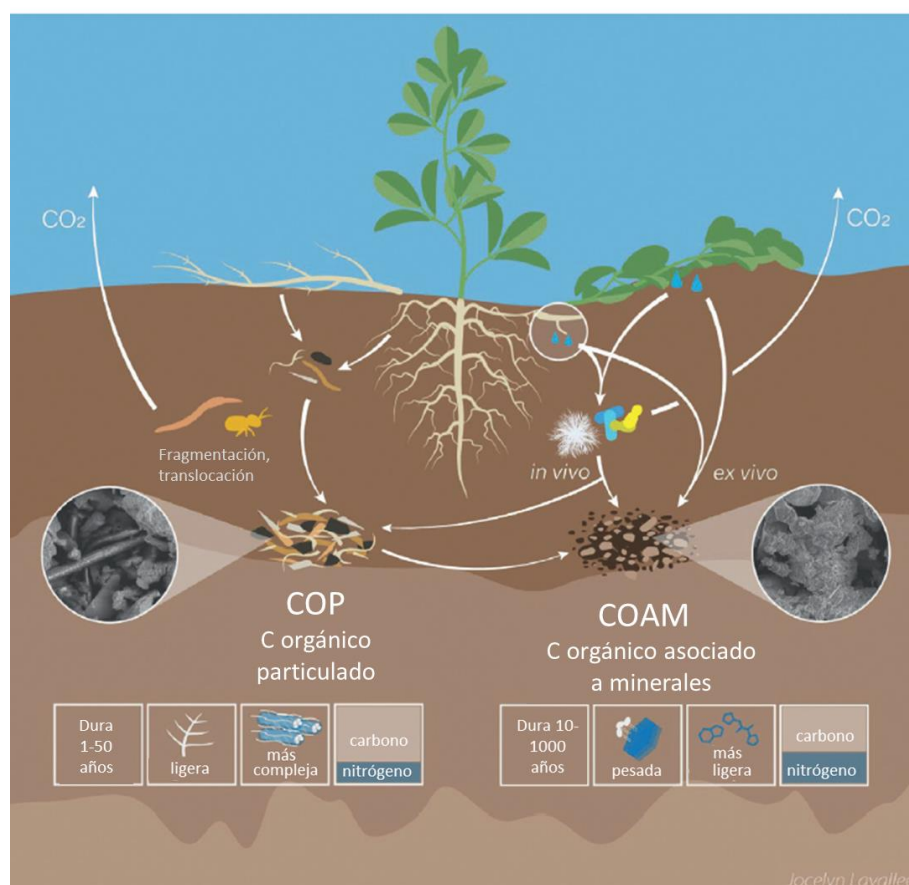
### *División entre el C orgánico particulado y el C asociado a minerales*

Además de conocer los mecanismos que contribuyen a que el C quede retenido en el suelo, se ha sugerido que separar el COS en C orgánico particulado (COP) y en C asociado a minerales (COAM) es una buena estrategia para entender su persistencia y su dinámica del almacenamiento en el suelo, así como su respuesta al cambio global (Cotrufo et al., 2015; Castellano et al., 2015; Rocci et al., 2021). El COP está formado principalmente por la



## INTRODUCCIÓN GENERAL

fragmentación y la translocación de residuos estructurales de hojarasca, por lo que proviene generalmente de residuos poliméricos estructurales de plantas, animales y residuos microbianos, en diferentes proporciones en función del ecosistema (Cotrufo & Lavelle, 2022). Por otro lado, el COAM está compuesto por agregados muy finos ( $<60\mu\text{m}$ ) de materia orgánica y minerales, formada por la asociación directa o la transformación y deposición mediada por microorganismos de hojarasca soluble y de bajo peso molecular o exudados (Cotrufo & Lavelle, 2022); además, los aportes más ricos en compuestos solubles en agua y con ratios C/N bajos promueven la formación de COAM (Cotrufo et al., 2013; Kallenbach et al., 2016; Liang et al., 2017). A pesar de que ambas fracciones contienen compuestos derivados de las plantas y los microorganismos, se piensa que el COP está dominado por compuestos derivados de las plantas, mientras que el COAM tiene un componente mayoritario derivado de los microorganismos (Fig. 4; Cotrufo & Lavelle, 2022).



**Figura 4.** Principales diferencias y vías de formación entre el C orgánico particulado (COP) y el asociado a minerales (COAM), incluyendo las vías de formación principales. Imagen adaptada de: Cotrufo & Lavelle, 2022.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las diferencias entre el COP y el COAM residen en que esta última fracción es más pesada, menos compleja y tiene una ratio N:C superior. La asociación con minerales controla la accesibilidad de los microorganismos al COAM y, por tanto, su persistencia, ofreciendo una gran protección frente a la descomposición microbiana (Baisden et al., 2002; Poirier et al., 2005). Además, la protección del C está vinculada con el tamaño de los agregados, siendo los agregados de menor tamaño lo más protegidos (Bimüller et al., 2016), como suele ser el caso de los que componen la COAM. Por todo esto, el COP es más vulnerable a las alteraciones, como pueden ser las climáticas, y tiene un ciclo más rápido que el COAM (Bai & Cotrufo, 2022; Cambardella & Elliott, 1992; Poeplau et al., 2018), por lo que a veces se denomina al COAM como un “pool” pasivo de C (p. ej. Gaudinski et al., 2000; Schulze et al., 2009) al tener una persistencia de décadas a milenios de años (Lugato et al., 2021). Dado que el COP y el COAM están formados, protegidos y son degradados mediante diferentes mecanismos, se espera que respondan de manera diferente al cambio climático (Rocci et al., 2021).

El calentamiento aumenta la actividad de los microorganismos, lo que estimula las transformaciones del COS. El COP es más vulnerable a los incrementos de respiración microbiana inducidos por el calentamiento (Benbi et al., 2014; Lugato et al., 2021; Rocci et al., 2021). Esto se debe a que el calentamiento libera la limitación de energía microbiana al activar a los microorganismos (Davidson & Janssens, 2006), siendo éste el principal mecanismo de estabilización del COP (Cotrufo & Lavallee, 2022). Las pérdidas del COP con el calentamiento podrían resultar en un aumento de la formación del COAM (Soong et al., 2021), dado que los productos microbianos están formados por productos de la descomposición del COP que pueden asociarse a minerales. Además, la mineralización del COAM se espera que sea menos vulnerable al calentamiento ya que el C de esta fracción está estabilizado gracias a las restricciones de acceso de los microorganismos más que a las limitaciones metabólicas (Cotrufo & Lavallee, 2022) y las respuestas a la temperatura de la sorción o desorción mineral pueden equilibrarse entre sí (Conant et al., 2011).

En lo referente a la estabilidad del C, está en duda la idea de que exista un COS “estable” o “persistente” ya que existen fluctuaciones en los contenidos de COS a lo largo del tiempo que sugieren que una gran fracción del COS almacenado es dinámica a una escala mensual (Waring et al., 2021). Concretamente, en los ecosistemas áridos y semiáridos se produce una marcada variabilidad interanual en su intercambio de CO<sub>2</sub> con la atmósfera, por lo que se cree que unos años actuarían como sumideros de C y otros, como fuente (Ahlström

## INTRODUCCIÓN GENERAL

et al., 2015; Biederman et al., 2017). Además, los suelos con los valores más bajos en los stocks de C, como ocurre en los suelos de las zonas áridas, tienden a tener mayor cantidad de C en forma de COAM que, aunque generalmente es menos vulnerable al cambio que el COP, también podría perderse rápidamente cuando es la forma predominante de C (Lugato et al., 2021). Sin embargo, no existe ningún estudio que evalúe la respuesta en los contenidos de COP y COAM frente al cambio climático en las zonas áridas del planeta, lo que resulta clave para conocer la vulnerabilidad del COS.

### Costra biológica, contribución al ciclo del C y vulnerabilidad al cambio climático

De la implicación de la costra biológica en los ciclos del C y N (Barger et al., 2016; Hu et al., 2015; Sancho et al., 2016) destaca su papel para el ciclo del C tanto a escala local como global, ya que se ha estimado que fija más de 2.6 Pg de C atmosférico por año a nivel mundial (Elbert et al., 2012). Además, la matriz de exopolisacáridos generada por estas comunidades inmoviliza los nutrientes mediante mecanismos físicos y químicos, actuando como un sumidero de C (Mager & Thomas, 2011) y contribuyendo a que los nutrientes se localicen en la superficie en los ecosistemas áridos (Thomas & Dougill, 2007).

Estudios experimentales han demostrado que la costra biológica es capaz de modular la magnitud de la respuesta del ciclo del C al cambio climático (Delgado-Baquerizo et al., 2014; Hu et al., 2014; Maestre et al., 2013b). Sin embargo, la perdurabilidad de estos beneficios está amenazada ya que los organismos que forman la costra biológica son especialmente sensibles al cambio climático. Su naturaleza poiquilohídrica hace que su metabolismo y funcionalidad fisiológica sean dependientes de la humedad y temperatura ambientales (Lange et al., 1998; Pintado et al., 2010). Por ejemplo, la humedad relativa del aire o los eventos de rocío son críticos para mantener la actividad fotosintética de líquenes y musgos especialmente (del Prado & Sancho, 2007; Veste et al., 2001), lo que explica la reducción en su funcionalidad observada en experimentos de calentamiento (Grote et al., 2010; Maestre et al., 2013, 2015; Maphangwa et al., 2012). También se ha demostrado que la longitud del periodo de desecación ejerce una influencia negativa en los organismos que forman la costra biológica (Coe et al., 2012; Gray et al., 2007). Por lo tanto, el calentamiento global podría producir cambios en las comunidades que forman la costra biológica, reduciendo hasta un 40% la cobertura de líquenes y musgos en favor del crecimiento de cianobacterias (Darrouzet-Nardi et al., 2018; Ferrenberg et al., 2015), y resultando en considerables cambios en la abundancia y distribución de estas comunidades (Rodríguez-

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Caballero et al., 2018). Además, los extremos de temperatura y humedad que caracterizan las zonas áridas actúan como filtros ambientales, pues no todos los grupos funcionales de los organismos que forman la costra biológica se pueden establecer y sobrevivir en condiciones tan adversas (Coe et al., 2014).

En las zonas áridas, las comunidades de costra biológica son especialmente vulnerables a las alteraciones antropogénicas y naturales, cuyas consecuencias permanecen incluso años después de la alteración, provocando la degradación de la superficie (Eichberg et al., 2007; White & Pickett, 1985). La influencia de la alteración en la costra biológica depende de la naturaleza de la alteración (tipo, severidad, frecuencia) y de otros factores como el tipo de suelo (textura o estructura), las características del sitio (clima, radiación, temperatura o régimen de lluvias) y su geomorfología (Belnap & Eldridge, 2001). A pesar de la vulnerabilidad de estos organismos al cambio climático y de su importancia en el ciclo del C, existen pocos experimentos que hayan estudiado el efecto del cambio climático sobre el balance de C en suelos áridos dominados por costra biológica (Darrouzet-Nardi et al., 2015).

### Efecto del pastoreo sobre el COS

El pastoreo afecta a la estructura del suelo, su función y composición (Eldridge & Delgado-Baquerizo, 2017; Gaitán et al., 2018; Maestre et al., 2016) y, por ende, puede afectar también al COS, si bien la evidencia obtenida hasta la fecha no es concluyente (Eldridge & Delgado-Baquerizo, 2017). Estudios previos han registrado aumentos del COS en respuesta al pastoreo (Li et al., 2011; Reeder & Schuman, 2002; Silveira et al., 2014), mientras que otros no encuentran un efecto (Cao et al., 2013; Frank et al., 2002; Shrestha & Stahl, 2008), encuentran descensos (Golluscio et al., 2009; Qiu et al., 2013; Reszkowska et al., 2011; Zuo et al., 2008) o resultados mixtos (Derner et al., 2006; Mcsherry & Ritchie, 2013; Zhou et al., 2017).

Hay investigaciones que apuntan a que la intensidad de pastoreo es la que determina el efecto de este sobre el COS. Estudios realizados en diferentes partes del mundo han encontrado que, generalmente, niveles moderados de pastoreo promueven el secuestro de C en comparación con el no pastoreo, mientras que el sobrepastoreo vacía los stocks de C (Chen et al., 2015; Conant et al., 2017; Conant & Paustian, 2002; Derner et al., 2019; Pineiro et al., 2009; Sitters et al., 2020; Wilson et al., 2018; Witt et al., 2011; Zhan et al., 2020). Por ejemplo, Lai & Kumar (2020) realizaron un meta-análisis global en el que vieron que el COS decreció con intensidades de pastoreo altas y moderadas, mientras que aumentó con pastoreo bajo. Aunque la relación no es tan sencilla ni está tan clara, ya que también hay un importante

## INTRODUCCIÓN GENERAL

efecto del clima. Abdalla et al (2018) realizaron una revisión global en pastizales manejados extensivamente y encontraron que en climas cálidos y secos todas las intensidades de pastoreo tienen efectos negativos sobre el COS a excepción de una intensidad baja. En climas secos y fríos, el COS aumenta con un paso de intensidad baja a media, mientras que el impacto de la intensidad alta se desconoce. Esto concuerda con los resultados que previamente obtuvieron McSherry y Ritchie (2013) al identificar que los contenidos de COS no solo dependen de la intensidad de pastoreo. En este caso, realizaron un meta-análisis global en el que evaluaron los contenidos de COS bajo distintas intensidades de pastoreo y vieron que, además de este, el efecto de la textura del suelo, la precipitación, el tipo de vegetación, la duración del estudio o la profundidad de la muestra tenían una importante contribución. Consecuentemente, a la hora de evaluar los contenidos de COS, es importante tener en cuenta el resto de variables tanto bióticas como abióticas. Finalmente, otro factor que parece ser clave a la hora de determinar el efecto del pastoreo sobre el COS es la escala. Usando una gran base de datos de los pastizales australianos, Maestre et al. (2016) vieron que, incluso a bajas intensidades de pastoreo, el efecto sobre los contenidos de C era negativo. Sin embargo, vieron que el signo del efecto variaba entre estudios, con un efecto negativo generalmente en los estudios a escala local y un efecto positivo a escalas de estudio superiores.

A pesar de que la bibliografía que estudia los efectos del pastoreo sobre el contenido del COS es amplia, no ocurre lo mismo con el estudio del efecto del pastoreo en la distribución del C en las distintas fracciones. Hewins et al (2018) cuantificaron las concentraciones de COS y sus fracciones asociadas en base a diferentes tamaños de partículas en seis subregiones climáticas en Canadá y encontraron que el pastoreo no afectó a la distribución de C entre las diferentes fracciones y, en consecuencia, a la estabilidad del COS. Lo que sí que vieron es que las condiciones climáticas eran el principal factor que determina las concentraciones de COS al modular la productividad de las plantas. Recientemente, Roy & Bagchi (2022) realizaron un experimento de exclusión de herbivoría durante 12 años y observaron un decrecimiento en los contenidos de C lábiles y un aumento en el intermedio y el recalcitrante debido al efecto del pastoreo sobre la actividad microbiana extracelular.

El aumento o la disminución de los contenidos de COS debido al pastoreo depende cómo los efectos que tiene este sobre el ecosistema alteran el balance entre las entradas y las pérdidas del COS. En cuanto a las salidas, se ha observado que el pastoreo reduce los aportes de C al suelo al reducir la cobertura de hojarasca, reduciendo la descomposición de esta (Daryanto et al., 2013) o la capacidad de la superficie del suelo para capturar y almacenar

## INTRODUCCIÓN GENERAL

agua de lluvia (Fleischner, 1994). También produce la ruptura y pérdida de formas de C volátiles, solubles y lábiles, particularmente C de la biomasa microbiana, que es sensible incluso a bajas intensidades de pastoreo (Holt, 1997). Al mismo tiempo, se producen cambios en la descomposición debido a alteraciones en la temperatura y humedad del suelo asociadas al pastoreo (Piñeiro et al., 2010): la reducción de la hojarasca del suelo (Savadojo et al., 2007) aumentaría su temperatura y la evaporación, aumentando la descomposición del COS (Bremer et al., 1998). Además, las pisadas aumentan la rotura de los restos de plantas del suelo, acelerando su enterramiento y descomposición (Ganjugunte et al., 2005). Esto produce cambios en la composición molecular de la materia orgánica que llega al suelo en áreas pastoreadas, que se caracteriza por una mayor degradación de los compuestos más recalcitrantes, como lo es la lignina, debido a que el material defecado por los animales es más susceptible de ser descompuesto (Ganjugunte et al., 2005). En cuanto a los aportes de C, se ha observado que el C destinado a órganos enterrados aumenta en áreas pastoreadas (Piñeiro et al., 2010), además de aumentar la ratio C:N y los contenidos de N y C a través de las excreciones de los animales (Byrnes et al., 2017; Keiluweit et al., 2016; Oenema et al., 1997). Un pastoreo moderado podría aumentar los contenidos del COS como resultado del aumento de la productividad de las plantas al reemplazar material vegetal viejo o muerto por tejido fotosintéticamente activo (Holland et al., 1992; T. Zhang et al., 2015).

El pastoreo también afecta a las comunidades de costra biológica, siendo sus efectos dependientes de su intensidad (Belnap & Lange, 2003; Concostrina-Zubiri et al., 2013; Eldridge & Greene, 1994; Harper & Marble, 1988; Warren & Eldridge, 2001; West, 1990). Las alteraciones del pastoreo en las comunidades de costra biológica son causadas principalmente por las pisadas de los animales, que reducen su cobertura total (Beymer & Klopatek, 1992; Daryanto & Eldridge, 2010; Golodets & Boeken, 2006; Hodgins & Rogers, 1997; Thomas, 2012), su biomasa (Beymer & Klopatek, 1992), la riqueza de especies que la forman (Root & McCune, 2012) y alteran su composición (Eldridge et al., 2000). Como consecuencia, las estructuras de las comunidades de costra se simplifican y se reduce su funcionalidad. Generalmente, altos niveles de pastoreo implican efectos sustanciales sobre los taxones de costra y, por tanto, sobre sus funciones (Huajie et al., 2009). La costra biológica de las primeras etapas de formación de áreas altamente alteradas, dominada por algas o cianobacterias, muestra valores menores de fijación de C que aquella de lugares sin alterar donde hay líquenes y musgos (Belnap et al., 2016).

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Para resumir, el efecto del pastoreo sobre los contenidos de C del suelo es complejo ya que depende de los efectos directos e indirectos a través de los diferentes atributos que componen el ecosistema y que determinan los balances de ganancias o pérdidas en el ciclo del C.

### **Objetivos y estructura de la tesis**

Esta tesis tiene como objetivo general evaluar los efectos del cambio climático (aumento de temperatura y cambio en el régimen de precipitaciones) y del aumento de la presión de pastoreo en los contenidos y la composición del C del suelo (COS, COP y COAM) en las zonas áridas, así como evaluar si las comunidades de costra biológica o la vegetación modulan estos efectos. Para abordar el objetivo general se han planteado tres objetivos específicos, que son abordados en los capítulos que conforman la tesis.

El capítulo 1 estudia cómo afectan diferentes variables bióticas y abióticas, con especial énfasis en la temperatura, la precipitación y la presión por pastoreo, sobre los contenidos del COS en las zonas áridas del planeta. Para ello se fracciona el suelo, lo que nos permite estudiar estos efectos sobre el C orgánico particulado y el asociado a minerales, profundizando más en las dinámicas del C orgánico en el suelo y en su vulnerabilidad.

El capítulo 2 estudia cómo interfiere la cobertura de costra biológica y de vegetación sobre el efecto que el clima y el pastoreo ejercen sobre los contenidos de C orgánico del suelo en las zonas áridas del planeta.

Finalmente, el capítulo 3 evalúa, a escala local, el posible efecto modulador de la cobertura de costra sobre los contenidos de C orgánico del suelo tras nueve años de simulación de condiciones experimentales de cambio climático (aumento de temperatura y reducción de precipitaciones) en una zona semiárida situada en el municipio de Aranjuez. Los datos de este experimento de campo se combinaron con análisis de resonancia magnética nuclear para profundizar en la estabilidad del C de los compuestos aportados por la costra biológica conociendo su composición molecular.



### **Metodología general**

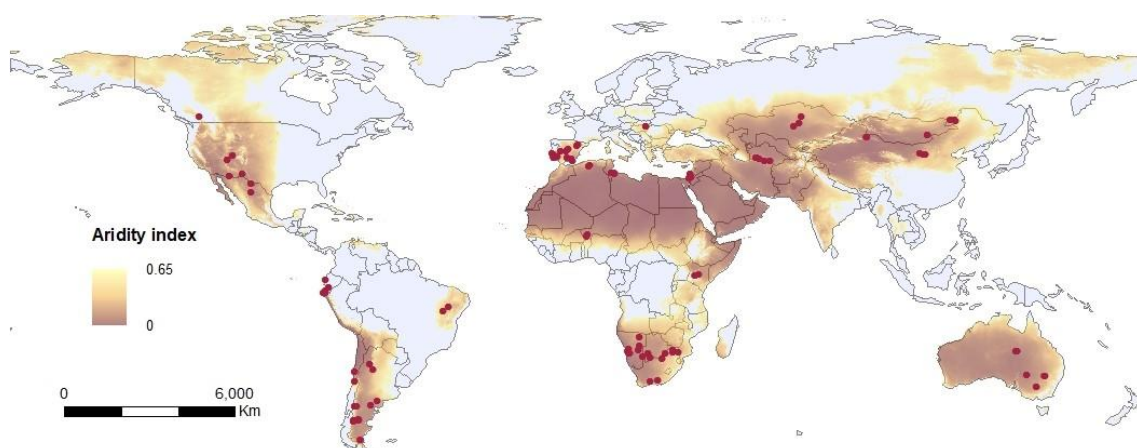
Para llevar a cabo los objetivos planteados en esta tesis se ha empleado una aproximación multidisciplinar a distintas escalas espaciales. La tesis está centrada en un estudio de carácter observacional a escala global, realizado en el marco del proyecto BIODESERT (Maestre et al., 2022a, 2022b) que se complementa con un experimento local manipulativo de cambio climático. En este apartado, se describen los distintos sistemas de estudio y la metodología general aplicada. Para más información sobre la metodología específica requerida para cada objetivo concreto consultar el apartado “Material y Métodos” de cada capítulo.

#### Estudio observacional a escala global (proyecto BIODESERT)

##### *Características de los sitios estudiados*

El estudio se llevó a cabo en pastizales, definidos como “tierras que soportan vegetación natural o semi-natural y que proporcionan un hábitat adecuado para las manadas salvajes o domésticas de ungulados” (Pratt et al., 1997), situados en zonas áridas –áreas con un índice de aridez (precipitación/evapotranspiración potencial) por debajo de 0.65 (UNEP, 1997))–. Para ello, se localizaron 98 sitios a lo largo de 25 países distribuidos en seis continentes (Algeria, Argentina, Australia, Botsuana, Brasil, Canadá, Chile, China, Ecuador, Hungría, Irán, Israel, Kazajistán, Kenia, México, Mongolia, Namibia, Níger, Palestina, Perú, Portugal, Sudáfrica, España, Túnez y Estados Unidos; Fig. 5), en los que se recogieron datos de campo y muestras de vegetación y suelo. Los sitios se escogieron con el objetivo de captar una gran variedad de características abióticas (tipo de vegetación, cobertura de plantas total, riqueza de especies) representativas de los pastizales de las zonas áridas a escala global, así como de ser lo más representativos posible geográficamente, teniendo en cuenta que el muestreo fuese logísticamente posible.

## INTRODUCCIÓN GENERAL



**Figura 5.** Distribución de las zonas áridas del planeta en un gradiente de mayor (más oscuro) a menor (más claro) aridez. Los puntos indican los 98 sitios muestreados para el proyecto BIODESERT y que han sido empleados en los capítulos 1 y 2. Mapa realizado por Sergio Asensio.

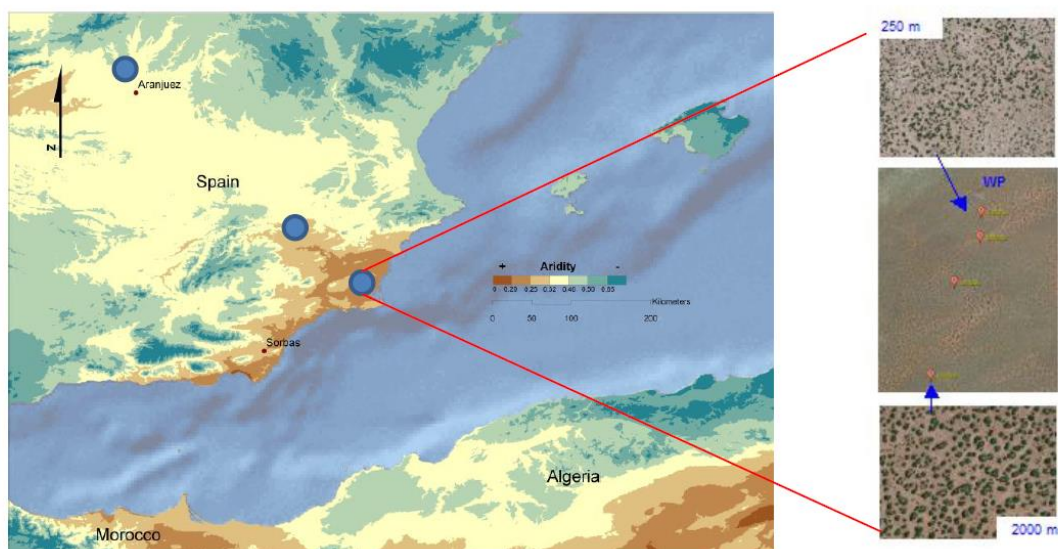
Los datos climáticos estandarizados de todos los sitios se obtuvieron a partir de WorldClim 2.0 ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org), Fick & Hijmans, 2017). Los datos del índice de aridez se obtuvieron del “Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Climate Database v2” (Trabucco & Zomer, 2019). La media y los rangos del índice de aridez, la precipitación media anual y la temperatura media anual que abarcan los sitios estudiados fueron de 0.21, 0.01 - 0.54; 357.4 mm año<sup>-1</sup>, 26 - 891 mm año<sup>-1</sup>; y de 15.5°C, -1.2 - 29.2°C, respectivamente. Estos sitios incluyen 32 clases de suelo del “World Reference Base” (FAO, 2007), así como a todos los principales grupos de suelos presentes en las zonas áridas globalmente (Plaza et al., 2018a). La elevación varió entre 12 y 2214 m sobre el nivel del mar. Los sitios muestreados comprenden una amplia variedad de la fisionomía representativa de la vegetación, incluyendo pastizales, matorrales, sabanas y bosques abiertos con matorral. La cobertura del dosel perenne de la vegetación varió desde el 0 % al 99 %. Se puede encontrar más información detallada sobre la localización y las principales características ambientales del estudio en Maestre et al. (2022a).

### *Selección de los gradientes locales de pastoreo y caracterización de la presión por pastoreo*

En cada uno de los 98 sitios se muestrearon parcelas de 45 × 45 m situadas a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo local (baja, media y alta presión por pastoreo, más una parcela en un área sin pastoreo siempre que fue posible, Fig. 6). Este gradiente fue establecido situando las parcelas a diferentes distancias de puntos de agua artificiales, considerando que

## INTRODUCCIÓN GENERAL

las parcelas más cercanas al agua sufren una mayor presión por pastoreo (Fensham et al., 2010; Jawuoro et al., 2017; Pringle & Landsberg, 2004). Para asegurarnos de que la caracterización del gradiente de pastoreo es correcta, llevamos a cabo una evaluación heurística a nivel de experto de la presión por pastoreo a nivel de parcela, utilizando los mejores conocimientos disponibles, registros históricos e información previa siempre que estuviera disponible (véase Maestre et al. 2022a para análisis detallados sobre la validación del gradiente de pastoreo utilizado). En ocho de los 98 sitios muestreados, el gradiente de pastoreo local fue establecido usando diferentes prados pastoreados con distintas intensidades, en lugar de usar la distancia al punto de agua. Todas las parcelas se establecieron en áreas con vegetación y tipo de suelo representativo del sitio, por lo que el impacto de la presión por pastoreo pudo ser estimado en cada sitio con un clima, tipo de suelo y vegetación determinados; así mismo, los puntos de agua seleccionados estaban separados al menos 1 km de otros puntos de agua o elementos que pudieran alterar el movimiento del ganado, como las vallas.



**Figura 6.** Ejemplo de una zona de muestreo. Se muestra la localización de tres sitios muestreados (círculos azules en el panel de la izquierda) y la localización de las parcelas en cada sitio (localizador rojo), distribuidas en función del punto de agua (WP). Fuente: Figura 3 de Maestre et al. (2022b).

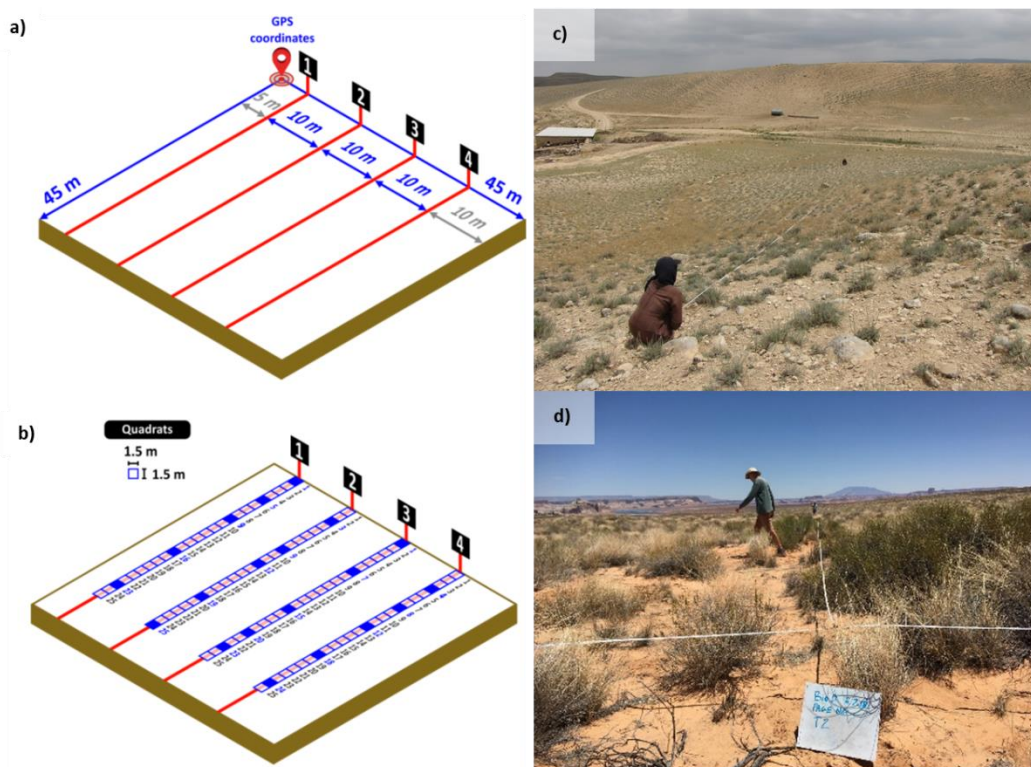
De los 98 sitios muestreados, un total de 52 sitios tenían tres parcelas correspondientes a tres intensidades de pastoreo (baja, media y alta). De estos 52 sitios, 35 tenían un área adicional sin pastoreo (por lo que tenían cuatro niveles de presión por pastoreo, desde sin

## INTRODUCCIÓN GENERAL

pastoreo hasta alto). En ocho sitios se muestrearon un control sin pastoreo más dos niveles de pastoreo adicionales (medio y alto o bajo y alto). Hubo tres sitios en los que solo se pudieron establecer dos parcelas ya que no tenían parcelas con una intensidad de pastoreo baja o media. En total, 326 parcelas de  $45 \times 45$  m (incluyendo 43 sin pastoreo, 88 con baja, 97 con media y 98 con alta intensidad de pastoreo) fueron muestreadas *in situ* como aparece descrito en las siguientes secciones.

### *Muestreo de la vegetación y del suelo*

Los muestreos de campo tuvieron lugar entre enero de 2016 y septiembre de 2019 siguiendo un protocolo de muestreo estandarizado (Maestre et al., 2022a). Para minimizar los potenciales impactos de la variabilidad estacional dentro y entre los sitios, el muestreo de la vegetación y del suelo tuvo lugar tras el principal periodo de vegetación y en el pico de la estación seca, respectivamente. Dentro de cada parcela localizamos cuatro transectos de 45 m orientados en la bajada de la pendiente, separados 10 m para la caracterización de la vegetación (Fig. 7).



**Figura 7.** a) Esquema de la parcela de  $45 \times 45$  m empleada para muestrear en el campo y localización de los transectos para el estudio de la vegetación, los números 1, 2, 3 y 4 señalan

## INTRODUCCIÓN GENERAL

los puntos donde se tomaron las medidas de pendiente y aspecto; b) localización de los cuadrados en los transectos dentro de la parcela (25 cuadrados consecutivos por transecto, 100 por parcela), los cuadrados en azul son los usados para muestrear los rasgos funcionales de las plantas dentro del transecto; c) línea de un transecto colocada en el campo en Irán; d) esquema de la parcela para la localización de los transectos para el estudio de la vegetación en USA. Fotografías de Mehdi Abedi y Mathew Bowker, respectivamente. Esquema de Maestre et al. (2022b).

La presencia de plantas perennes y la cobertura fue medida en cada transecto usando el método de intercepción de punto en línea (Levy & Madden, 1933). Concretamente, medimos puntos localizados cada 20 cm de un total de 225 puntos por transecto (900 puntos por parcela). Además, colocamos 25 cuadrados contiguos ( $1.5 \times 1.5$  m) en cada transecto (100 cuadrados por parcela; Fig. 7b) y estimamos visualmente la cobertura de cada planta vascular perenne presente como el porcentaje del cuadrado cubierto (0-100). La cobertura para cada especie fue calculada como la suma de la cobertura de la especie en todos los cuadrados. Adicionalmente, todas las especies identificadas por parcela fueron clasificadas en tres categorías funcionales asociadas a su estrategia de vida y tipo de biología: herbáceas, gramíneas y especies leñosas. La cobertura de cada categoría fue calculada como la proporción de cobertura total de la vegetación (suma de la cobertura de todas las especies) asociada a esa categoría. La riqueza total de especies de plantas dentro de cada parcela se calculó como el número total de especies de plantas perennes encontradas usando al menos uno de los métodos de muestreo (transectos o cuadrados). Se emplearon solo las plantas perennes porque tienen un papel clave en el mantenimiento de la funcionalidad de los ecosistemas áridos (Maestre et al., 2012b; Whitford, 2002) y porque la composición de las plantas anuales en estos sistemas tiene una alta variabilidad intra e inter anual (Pake & Venable, 1996; Whitford, 2002).

Los suelos se muestrearon siguiendo un procedimiento aleatorio estratificado. En cada parcela se situaron cinco cuadrados de  $50 \times 50$  cm bajo el dosel de la vegetación dominante perenne, en áreas abiertas desprovistas de vegetación perenne, y en áreas dominadas por la presencia de costra biológica, en el caso de que las hubiera (15 cuadrados en total). En cada cuadrado se cogieron suelo con una sonda cilíndrica cinco muestras intactas de suelo de  $145 \text{ cm}^3$  y se homogeneizó en campo.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### Experimento manipulativo de cambio climático

El experimento fue establecido en la estación experimental de Aranjuez, que se sitúa en el centro de España (40° 02' N – 3° 32' O; con una elevación de 590 m sobre el nivel del mar). Esta zona se caracteriza por un clima mediterráneo semiárido, con una temperatura y precipitación (período 2008 - 2017) media anual de 16.5°C y 336 mm, respectivamente. El suelo predominante presente en esta zona es Leptosol yesífero (IUSS Working Group WRB, 2014). La cobertura de especies perennes es inferior al 40 % mientras que las comunidades de costra biológica cubren alrededor del 32 % de la superficie del suelo (Castillo-Monroy et al., 2011; Maestre et al., 2013). En esta estación experimental se montó en julio de 2008 un experimento factorial completo (Fig. 8) que comprende tres tratamientos: calentamiento (2-3°C), exclusión de lluvias (33 %) y la combinación de ambos factores; en cada uno de ellos se establecieron dos niveles de cobertura de costra inicial — baja (< 20 %) vs alta (> 50 %)—. Se instalaron unas cámaras de techo abierto (OTCs del inglés “open top chambers”) con el objetivo de lograr un aumento de temperatura que simule el previsto por los modelos de circulación general atmósfera-océano para los años 2040 - 2070 en esta región (De Castro et al., 2005). Las OTCs son unas cámaras hexagonales hechas con láminas de metacrilato (40 × 50 × 32 cm) que, según el fabricante (Decorplax S.L., Humanes, España), permiten un 92 % de transmitancia en el espectro visible y muy baja emisión de la longitud de onda infrarroja. Además, las OTCs fueron suspendidas entre 3 y 5 cm del suelo gracias a un marco de metal permitiendo así la circulación del aire y evitando el sobrecalentamiento (Fig. 8b).



**Figura 8.** Fotos del detalle del tratamiento manipulativo de cambio climático llevado a cabo en Aranjuez. a) Caseta para la reducción de la precipitación; b) cámara de techo abierto (OTC) para simular el calentamiento; c) combinación de los tratamientos de reducción de la precipitación y calentamiento. Los anillos de PVC contienen la costra biológica del suelo. Fotografías de Concha Cano Díaz y Felipe Gutiérrez.

A pesar de que las predicciones en los cambios de los patrones de lluvia en nuestra área de estudio están sujetas a un gran grado de incertidumbre, la mayoría de modelos

## INTRODUCCIÓN GENERAL

climáticos prevén reducciones importantes en la cantidad total de lluvia recibida durante primavera y otoño (entre un 10 - 50%; Escolar et al., 2012). El tratamiento de exclusión de lluvia se hizo con el objetivo de simular estas condiciones mediante la instalación de protectores pasivos de lluvia (Fig. 8a), los cuales reducen de manera efectiva la cantidad de lluvia que alcanza la superficie del suelo (reducción del 33%) sin alterar la frecuencia de los eventos de lluvia. En cada parcela (de  $1.25 \times 1.25$  m) se instalaron los tres tratamientos (calentamiento, exclusión de lluvias y la combinación de ambos) sumando un total de 10 parcelas distribuidas al azar. Entre ellas se dejó una separación de al menos 1 m para disminuir el riesgo de falta de independencia entre repeticiones ( $n = 40$ ). Para monitorear la cobertura de costra biológica se insertó un anillo de PVC (20 cm de diámetro, 8 cm de altura) en cada nivel de costra de cada tratamiento muestreado.

### Métodos analíticos

#### *Análisis de las propiedades del suelo*

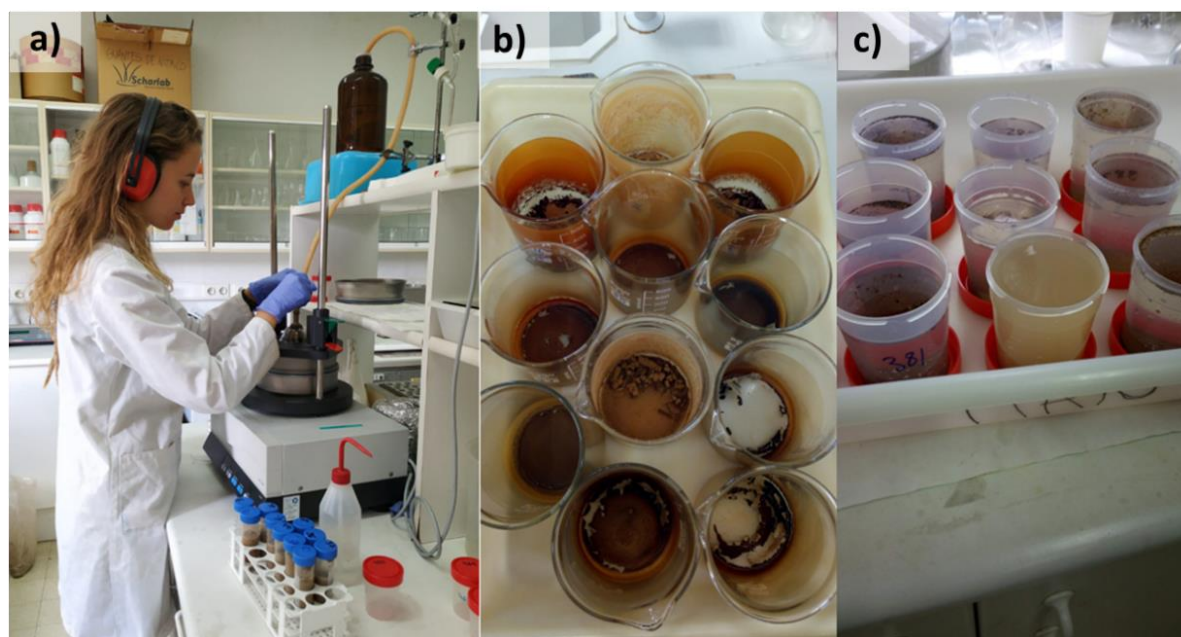
Para el proyecto de BIODESERT se han analizado propiedades del suelo, tanto abióticas como bióticas, que han sido previamente descritas como influyentes a la hora de determinar los contenidos del COS (Doetterl et al., 2015; Gaitán et al., 2019; Rasmussen et al., 2018; Smith & Waring, 2018; von Fromm et al., 2021; Wiesmeier et al., 2019). El pH del suelo se midió con un medidor de pH, utilizando una suspensión de agua y suelo con una relación masa: volumen de 1:1. La textura del suelo, que corresponde al contenido de arena, arcilla y limo, se determinó siguiendo el protocolo descrito por Kettler et al. (2001), hasta sumar el 100% para cada muestra. Estas propiedades físico-químicas difieren ampliamente entre las 326 parcelas muestreadas: el contenido de textura fina (suma de arcilla y limo) varía desde un 1 % hasta un 86 %, mientras que el pH desde un 3.73 hasta un 9.93. La extracción Al y Fe no cristalino fue hecha con ácido oxálico y oxalato de amonio. El oxalato de amonio extrae los minerales en forma no cristalina más reactivos al disolver tanto las formas no cristalinas de Al y Fe como las unidas orgánicamente. Este procedimiento forma complejos solubles de Al y Fe con el oxalato en la oscuridad que fueron determinados mediante ICP-AES (Darke & Walbridge, 1994); el rango de variación en las muestras es desde 28 hasta 9889  $\text{mg kg}^{-1}$ . El contenido de Ca intercambiable se determinó mediante ICP-AES tras una extracción con acetato de amonio a pH 7.0 (Rasmussen et al., 2018; Sparks et al., 1996) y varía desde 38.78 hasta 42445.84  $\text{mg kg}^{-1}$ . Finalmente, el C de la biomasa microbiana se determinó mediante

## INTRODUCCIÓN GENERAL

respiración inducida por sustrato (Anderson & Domsch, 1978), empleando para ello un microrespirador automático (Scheu, 1992), y varía desde 16.20 hasta 1064.65  $\mu\text{g C mic g suelo dw}^{-1}$ .

### *Fraccionamiento del C orgánico del suelo y medidas de C*

Para determinar la contribución relativa del C orgánico particulado (COP) y del asociado a minerales (COAM) se fraccionaron las muestras de suelo procedentes del proyecto BIODESERT siguiendo un método de tamizado en húmedo (Cambardella & Elliott, 1992; Sokol & Bradford, 2019, ver Fig. 9). Estas fracciones se separaron en base a su mecanismo de protección y su vulnerabilidad a la descomposición microbiana (COP –no está protegida por los minerales de la descomposición microbiana– y COAM –compuestos lábiles y resistentes protegidos por minerales–). Esta técnica consiste en el tamizado automático en húmedo del suelo a 53  $\mu\text{m}$ , cuyos agregados han sido previamente dispersados con hexametáfosfato de Na.



**Figura 9.** a) Procesamiento de las muestras de suelo mediante tamizador automático para obtener la b) fracción < 53  $\mu\text{m}$  (C orgánico asociado a minerales) y la c) fracción > 53  $\mu\text{m}$  (C orgánico particulado). Fotografías de Paloma Díaz Martínez y Víctor Tabares.

Las muestras de suelo procedentes del experimento manipulativo de cambio climático se fraccionaron siguiendo métodos densimétricos según el esquema de Golchin et al (1994),



## INTRODUCCIÓN GENERAL

dando como resultado C orgánico libre, ocluido y asociado a minerales. Esta técnica consiste en separar en base a la densidad, en primer lugar, la fracción de C orgánico libre y, en segundo lugar y gracias a la disrupción de los agregados mediante ultrasonidos, la fracción ocluida en agregados de la COAM.

La determinación de los contenidos de C del suelo y las fracciones se realizó por combustión seca y cromatografía de gases usando un ThermoFlash 2000 NC Soil Analyzer sobre el suelo homogeneizado. Los carbonatos fueron eliminados previamente mediante fumigación ácida (Harris et al., 2001).

### *Resonancia magnética nuclear*

Analizamos las muestras de C orgánico libre procedentes del experimento de cambio climático mediante resonancia magnética nuclear de estado sólido, que permite identificar los grupos funcionales presentes en la materia orgánica. En detalle, se utilizó un instrumento Bruker AV con un campo magnético de 400 MHz de canal ancho y una sonda de con 4 mm multi-elemental ( $^1\text{H}/\text{X}/\text{Y}$ ) para análisis de muestras sólidas con giro de ángulo mágico (MAS). Se utilizó una secuencia de polarización cruzada del  $^{13}\text{C}$  a una frecuencia de rotación MAS de 10,000 Hz, y una rampa de polarización con un tiempo de contacto CP entre protón y  $^{13}\text{C}$  de 3 ms, un tiempo de espera entre pulsos de 4 ms y se adquirieron unos 10000 scans aproximadamente por cada espectro. Posteriormente, los espectros de NMR fueron tratados e integrados usando el software MestReNova (versión 12.0.4-22023 ©Mestrelab Research S.L. 2018).





# CAPÍTULOS



## CAPÍTULO 1

# **High vulnerability of mineral-protected soil carbon to climate across global drylands**

Paloma Díaz-Martínez, César Plaza, Eduardo Moreno, Blas Benito, Marco Panettieri, Pablo García-Palacios, Fan Wei, Ana Rey, Claudio Zaccone, Juan C. García-Gil, David J. Eldridge, Hugo Saiz, Emilio Guirado, Beatriz Gozalo, Victoria Ochoa, Enrique Valencia, Sergio Asensio, Yoann Le Bagousse-Pinguet, Nicolas Gross, Simone Cesarz, Nico Eisenhauer y Fernando T. Maestre





## CAPÍTULO 1

### **Abstract**

Mineral-associated organic carbon (MAOC) in soil constitutes a vast long-term pool of carbon (C) in drylands. These ecosystems cover >40% of terrestrial surface and are highly vulnerable to climate change and livestock grazing pressure ((Neely et al., 2009; Právělie, 2016; Schimel, 2010). Despite its importance for long-term C storage, the response of MAOC in drylands to changing climates and grazing pressure remains unexplored. Here we used a novel global survey to show that MAOC is highly sensitive to changes in temperature across global drylands, decreasing at the same rate as the mineral-unprotected, particulate organic C (POC) fraction with increasing mean annual temperature. Both MAOC and POC were also negatively correlated with decreasing precipitation, making places with high temperature and low precipitation especially sensitive to soil C losses. We also found that net primary productivity increased the amount of both MAOC and POC, but we did not detect a direct effect of grazing pressure neither on MAOC nor POC, although we are aware of its effect on variables influencing SOC contents, such as vegetation. Our results indicate that minerals will provide limited protection for the organic C pool stored in dryland soils in the face of the ongoing climate change, suggesting that C losses in global drylands are driven by climate change-induced warming and increases in aridity might have been largely underestimated.

**Keywords:** SOC sequestration, temperature, precipitation, particulate organic C, mineral-associated organic C

## Introduction

Soils in drylands -the largest set of biomes of the planet- store more C than all living vegetation on Earth (IPCC, 2013) and supports essential ecosystem services, including food provision and climate regulation for more than 2.5 billion people (Amundson et al., 2015; Paul, 2016; Schmidt et al., 2011). We know that the persistence of organic C in soils or its release to the atmosphere is largely controlled by its interactions with soil minerals, which restrict the accessibility of microbial decomposers by encapsulating and absorbing organic matter (Hemingway et al., 2019; Lavalley et al., 2020; Schmidt et al., 2011; Six et al., 2002; Torn et al., 1997). Thus, because of the typically large ratio of minerals to organic matter in drylands, a significant amount of C in soils is expected to be protected by minerals and long-term stored. Temperature increases and precipitation reductions forecasted for many dryland regions are expected to accelerate organic C decomposition and reduce plant C inputs into the soil (Berdugo et al., 2020; J. J. Gaitán et al., 2019; Huang et al., 2016). Plant-derived materials at early stages of decomposition are the main constituents of the mineral-unprotected, particulate organic C (POC) fraction of soil organic matter. This fraction is more exposed to microbial decomposition than the organic component of the mineral-associated organic C (MAOC) fraction (Lavalle et al., 2020; Six et al., 2002), which has a lower turnover rate (Zhang et al., 2021). As a result, and compared to POC, MAOC in dryland soils is thought to be less vulnerable to climate change (Lavalle et al., 2020). Drylands are not only vulnerable to climate change, but also to land use intensification. Livestock grazing, the main land use of drylands globally (Neely et al., 2009), is expected to be another important driver of C storage in dryland soils (Abdalla et al., 2018; Byrnes et al., 2018), which can exert either positive or negative effects depending on the grazing pressure and the specific local conditions, particularly local climate (FAO, 2019). For example, Abdalla et al. (2018) performed a global revision on extensively managed grasslands and found that SOC decreased in warm and dry areas at any grazing pressure but low pressure; meanwhile SOC increased in dry and cold areas with low to moderate grazing pressure.

Despite the need of understanding the responses of POC and MAOC to major global change drivers, such as grazing pressure and climate, no studies have tested the drivers of these soil organic C fractions (Lavalley et al., 2020; Lugato et al., 2021; Villarino et al., 2021) across global drylands using standardized field protocols. Doing so is important because changes in temperature and rainfall driven by climate change, together with disturbances such as increased livestock grazing, could compromise the persistence of soil C storage in



## CAPÍTULO 1

drylands, resulting in more CO<sub>2</sub> emissions to the atmosphere and a reduction of essential ecosystem services associated to soil C (Huang et al., 2017; Staddon & Faghihinia, 2021).

Here we evaluate how climate (mean annual temperature and mean annual precipitation), grazing pressure, and the interactions between climate and grazing variables determine POC and MAOC contents across global drylands, after accounting for vegetation (net primary productivity (NPP), woody cover and plant richness) and soil (fine texture, pH, chemical index of alteration, exchangeable Ca, non-crystalline Al and Fe, and microbial biomass C), drivers widely known to potentially affect soil C stocks by regulating C inputs and stabilization processes in soil (Gaitán et al., 2019; Smith & Waring, 2018; von Fromm et al., 2021; Wiesmeier et al., 2019). We hypothesize that the major POC and MAOC drivers will be different because of their different protection against decomposition and formation processes (Cotrufo & Lavelle, 2022), being climate and vegetation more relevant for POC than for MAOC. In particular, we hypothesize that POC is more vulnerable than MAOC to increases in temperature and grazing pressure and to decreases in precipitation because reductions in plant C inputs and the lack of mineral protection. We also hypothesize that the presence of vegetation prevents losses of soil C, particularly POC, by increasing soil C inputs, and that grazing pressure modulates the effects of climate factors. To address these questions, we conducted a field survey in 98 dryland ecosystems located in 25 countries from six continents. This survey spans the whole aridity gradient, and a very wide gradient of soil properties, and vegetation types over which grazing systems can be found across drylands worldwide. At each site, we collected soil samples (648 in total) both from vegetated and bare microsites from two to four plots located across a local gradient of extensive grazing intensity: ungrazed, low, medium and high grazing intensity (see Methods). We subjected all samples to a size fractionation method widely used in soil organic matter research to separate and quantify C content in POC and MAOC pools.

### Methods

#### *Global field survey and soil sampling*

The global dryland field survey was conducted from January 2016 to September 2019 using a common protocol (fully detailed in Maestre et al., 2022a) and consists of 326 plots with different grazing pressure distributed across 98 study sites in 25 countries from all continents except Antarctica (Algeria, Argentina, Australia, Botswana, Brazil, Canada, Chile, China, Ecuador, Hungary, Iran, Israel, Kazakhstan, Kenya, Mexico, Mongolia, Namibia, Niger, Palestine, Peru, Portugal, South Africa, Spain, Tunisia, and USA).

At each site, 45 m x 45 m plots were set in the field, in the upper left corner a 45 m transect was oriented downslope for the vegetation survey; other three parallel transects of the same length and separated 8 m were added. A portable Global Positioning System was used to record in situ the coordinates and elevation of each plot, which were standardized to the WGS84 ellipsoid for visualization and analyses. To assess grazing pressure, Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) was used to corroborate differences in grazing pressure (the higher the grazing pressure, the lower the productivity). Afterward, from two to four plots were set up at each site at different distances from a permanent source of water used by livestock to cover a local grazing intensity gradient (zero (n = 43), low (n = 88), medium (n = 97) and high (n = 98); with the closer the plot to the permanent water source, the more intense the grazing (Adler & Hall, 2005; Fensham et al., 2010; Fensham & Fairfax, 2008). These watering points are usually created in drylands to supply introduced livestock with permanent sources of water (Fensham & Fairfax, 2008). To preserve the effect of the distance from the WP on the ecosystem structural and functional attributes, the selected WPs were located at least 1km from elements that could alter livestock movement (e.g. fences or other watering points). Additionally, to avoid confounding factors associated with changes in soil type, climate, or vegetation type when assessing the impacts of grazing intensification, plots were set in areas where the vegetation and soil type were representative.

At each plot, the type of grazing was identified, and a vegetation survey was conducted during the peak of the growing season. In the dry season, soil samples from 0 to 7.5-cm depth (topsoil) were collected from each plot from five 50 × 50-cm quadrats randomly placed in subplot areas under the canopy of the dominant perennial vegetation and five placed in open bare subplot areas not covered by perennial vegetation. Four soil cores were collected from each quadrat and composited. Back in the laboratory, the soil samples were passed

## CAPÍTULO 1

through a 2-mm sieve and composited by subplot. A portion of each soil sample was air-dried and used for organic matter fractionation and texture and pH analysis, and another portion was stored at -20 °C and used for microbial biomass C analysis. A portion of the air-dried soil samples was ground with a ball mill for additional chemical analysis.

### *Soil organic carbon fractionation and quantification*

All the soil samples, a total of 648 (four plots had no vegetation), were subjected to a size fractionation method (Sokol and Bradford, 2019) to separate the POC (not protected by minerals from microbial decomposition) and MAOC (protected by minerals) fractions. In particular, 30 mL of sodium hexametaphosphate (5%) was added to 10 g of soil and shaken for 18 h to disperse aggregates. After dispersion, the mixture was thoroughly rinsed through a 53 µm sieve, to separate the POC (> 53 µm) and MAOC (< 53 µm) fractions using an automated wet sieving system. The isolated fractions were oven-dried at 60 °C, weighed, and ground with a ball mill. The whole soil samples and the POC and MAOC fractions were analyzed for organic C contents by dry combustion and gas chromatography using a ThermoFlash 2000 NC Soil Analyzer (Thermo Fisher Scientific, MA). Carbonates were removed prior to analysis by acid fumigation (Harris et al., 2001).

### *Climate data*

Mean annual temperature and mean annual precipitation data were obtained from WorldClim 2.0 database (Fick & Hijmans, 2017), a high resolution (30 arc seconds or ~ 1 km at equator) database based on a large number of climate observations and topographical data for the 1970-2000 period. Precipitation seasonality was calculated as the standard deviation of monthly precipitation divided by the annual mean (coefficient of variation), also obtained from WorldClim 2.0 database (Fick & Hijmans, 2017).

### *Vegetation survey*

Net primary productivity (NPP) was estimated using the mean annual Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) from Landsat 7 Enhanced Thematic Mapper Plus (ETM+) senso (averaged monthly values between 1999 and 2019 at a resolution of 30 m) (Vermote et al., 2016). Plant cover was measured in three 45-m parallel transects oriented downslope and spaced 8-m apart using the line-intercept method (Levi & Madden, 1993; Maestre et al., 2012). Woody cover was measured in 25 contiguous quadrats (1.5 m × 1.5 m) placed in each transect (100 quadrats per plot). Plant richness was the total number of unique perennial

## CAPÍTULO 1

species found in quadrats and transects.

### *Soil analysis*

Fine texture (clay and silt contents) was determined by sieving and sedimentation (Kettler et al., 2001). Soil pH was measured in a water suspension at a soil-to-water ratio of 1:2.5 (Sparks, 1996). The chemical index of alteration (CIA), which is an indicator of the degree of weathering, was calculated as the molecular proportion of  $\text{Al}_2\text{O}_3$  versus  $\text{Al}_2\text{O}_3 + \text{CaO} + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$  (Nesbitt & Young, 1982), using total Al, Ca, Na, and K contents and after correcting Ca for soils with carbonates (von Fromm et al., 2021); the total Al, Ca, Na and K contents were determined by inductively coupled plasma atomic emission spectroscopy (ICP-AES) after digestion in nitric and perchloric acids (Hesse, 1971; Sparks, 1996). Exchangeable Ca content was determined by ICP-AES after extraction with ammonium acetate at pH 7.0 (Rasmussen et al., 2018; Sparks, 1996). Non-crystalline Fe and Al content were determined by ICP-AES after extraction with acid ammonium oxalate (Darke & Walbridge, 1994). Microbial biomass C was determined by substrate-induced respiration (Anderson & Domsch, 1978) using an automated microrespirometer (Scheu, 1992).

### *Data analysis*

Soil subplot data were aggregated by plot using plant cover area as weighting factor. We used linear mixed-effects modelling to test for the main effects of climate (mean annual precipitation (MAP), mean annual temperature (MAT) and precipitation seasonality), vegetation (net primary productivity (NPP), woody cover and plant richness), soil (fine texture, pH, chemical index of alteration and contents of exchangeable Ca, oxalate extractable Al and Fe and microbial biomass C), and grazing pressure variables. To account for the lack of independence in the residuals due to the plot sampling design within each ecosystem, we incorporated an intercept structure with site as a categorical variable in the random term of the model. We fitted a full linear mixed-effects model with all the potential predictors for each response variable and partitioned the variance explained by the model into variations unique to and shared among groups of predictors. To further explore the response of the C contents investigated to individual potential predictors, we used backward model selection. In particular, we optimized the structure of the fixed component of the full models, after incorporating two terms to test also for the interaction effects of MAT\*grazing,

## CAPÍTULO 1

MAP\*grazing, and Precipitation seasonality\*grazing. The Akaike information criterion (AIC) was used to test terms for their contribution to the model fit and for elimination. The coefficients of the optimal model were estimated by the restricted maximum likelihood approach, and 95% bootstrap CIs were calculated based on 1,000 simulations.

The response variables and microbial biomass C, exchangeable Ca, and non-crystalline Al and Fe data were natural-logarithm transformed to reduce the skewness of the data. All the predictors were standardized prior to analyses to compare effect sizes. The validity of the assumptions of normality and homoscedasticity were examined using residual plots. The variance inflation factor (VIF) was computed to check for multicollinearity among predictors (VIF < 5 in all cases, suggesting that multicollinearity was low (James et al., 2013)). Spatial independence among sites was also checked using Moran's I ( $P > 0.05$ ). All the statistical analyses and plots were performed using R (R Core Team, 2021) and the R packages lme4 (Bates et al., 2015), partR2 (Stoffel et al., 2020), buildmer (Voeten, 2021), car (Fox & Weisberg, 2019), spatialRF (Benito, 2021; Maestre et al., 2021), rgeos (Bivand & Rundel, 2020), rnaturalearth (South, 2017), viridis (Garnier, 2018), patchwork (Pedersen, 2020) and ggplot2 (Wickham, 2016).

### **Results and discussion**

#### *MAOC dominates total soil organic C pool in global drylands*

Our results show that MAOC was the dominant soil organic C content in drylands at a global scale (Fig. 1b). In particular, median MAOC content was  $5.2 \text{ g kg}^{-1}$ , equivalent to 66 % of the total soil organic C content, whereas median POC content was  $2.3 \text{ g kg}^{-1}$ , 33% of the total SOC content. This is in line with a recent continental-scale study on European grassland and forest soils (Cotrufo et al., 2019; Lugato et al., 2021), showing that MAOC is the dominant fraction in soils with small organic C content (Extended Data Fig. 1; Cotrufo & Lavelle, 2022).

#### *Vulnerability of MAOC to increases in temperature and decreasing precipitation*

Our results provide unprecedented evidence that MAOC and POC are equally sensitive to changes in climate across global drylands (Fig. 2). In particular, we found that MAOC and POC are significantly negatively correlated with increasing temperature and decreasing

## CAPÍTULO 1

precipitation at similar rates. Warming accelerates soil organic matter decomposition and rainfall reduction constraints plant production and organic matter inputs into the soil (Davidson & Janssens, 2006; J. Gaitán et al., 2018; 2019; Nottingham et al., 2020). These results were, therefore, consistent with previously reported reductions in soil organic C content with increasing temperature and reducing precipitation across ecosystems (Cotrufo et al., 2019; Jobbágy & Jackson, 2000; Smith et al., 2005, 2018; Wiesmeier et al., 2019) (Extended Data Fig. 2). However, our findings highlight that the POC and MAOC fractions decrease at similar rates in response to increases in temperature and decreasing precipitation, challenging current paradigms that hypothesize that minerals will protect in soil organic C from decomposition (Hemingway et al., 2019; Kleber et al., 2015; Lehmann et al., 2020; Lehmann & Kleber, 2015; Six et al., 2002).

### *Effects of vegetation and grazing on C loss response to changing climates*

Our global field survey further revealed that vegetation increased POC and MAOC contents compared to bare soils along the temperature (Fig. 3b and 3d) and precipitation (Fig. 4b and 4d) gradients. The greater POC content in soils covered by vegetation can be attributed to relatively undecomposed C inputs from leaf or root litter (Cotrufo et al., 2015; Obersteiner & Klein, 2022), while the greater MAOC content to organic material from rhizodeposition and microbial transformation of POC (Obersteiner & Klein, 2022; Villarino et al., 2021). These results suggest that management practices aimed at protecting and restoring vegetation in drylands may play an important role in maintaining soil organic C stocks in global drylands in the face of climate change.

Our results also show that grazing did not significantly affect POC and MAOC contents (Fig. 2). Consistently with what was found in a regional scale study for northern grasslands (Hewins et al., 2018), our results indicate that climate, and not grazing, is the major driver of soil organic C storage in global drylands (Fig 2, 3 and 4). Other smaller-scale studies or global meta-analyses not focused on drylands indicate that grazing may affect the capacity of soil to fix and store organic C storage (Lai & Kumar, 2020; Piñeiro et al., 2010) but the direction and magnitude of the effects are highly context-specific (Mcsherry & Ritchie, 2013) playing climate a key role (Abdalla et al., 2018, Byrnes et al., 2018). An analysis of the same database pointed to significant interactions of grazing and climate on soil organic C stocks (Maestre et al., 2022b). These discrepancies are likely driven by the different predictors used here, and particularly using plant productivity in our study (a dependent

## CAPÍTULO 1

variable in the study of Maestre et al. 2022b). Even if we did not detect direct effects of grazing on POC and MAOC, grazing may still play an important role on modulating soil C storage by indirectly influencing factors that do have significant direct effects, particularly biotic factors, such as vegetation and microbial biomass.

### *Coupling of POC and MAOC in drylands*

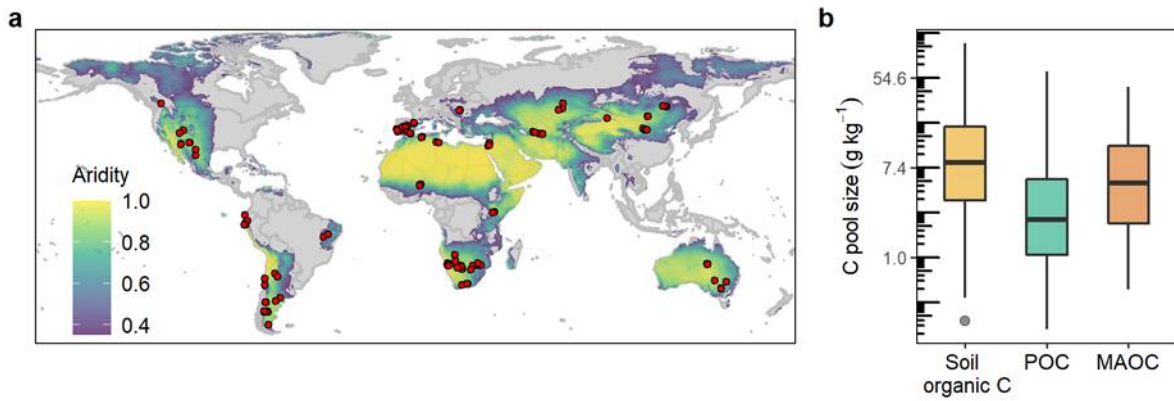
The same vulnerability showed by POC and MAOC fractions to the described predictors was reflected in the correlation between POC and MAOC. We found that POC and MAOC contents were highly positively related across global drylands ( $r = 0.81$ ,  $n = 648$ ,  $P < 0.001$ ; Extended Data Fig. 2). According to the current paradigm of soil organic C dynamics, the POC and MAOC fractions are naturally linked because plant materials entering the soil form POC and are progressively decomposed and utilized by microorganisms to form MAOC (Cotrufo et al., 2013, 2015; Lehmann & Kleber, 2015). Our results strongly suggest that both fractions remain highly coupled in drylands despite their different origin and protection against decomposition. We found that the climatic, environmental and soil biogeochemical factors that explain most of the variation of POC and MAOC across global drylands (Extended Data Fig. 4) are essentially the same for both organic C pools (see SI for further discussion on drivers of POC and MAOC). The coupling of POC and MAOC observed here for drylands may be disrupted in more productive terrestrial ecosystems with larger soil organic C contents, where MAOC saturates and higher plant inputs may result in larger POC, but not larger MAOC, contents. This may explain why previous large scale meta-analysis and observational studies not focused on drylands, but on ecosystems that cover a larger soil organic C contents, have failed to detect this coupling and found that POC and MAOC are controlled by different drivers (Cotrufo et al., 2019; Rocci et al., 2021).

The results of our study, which produced highly standardized field data for the POC and MAOC fractions and accounted for a larger number of predictors proven to influence them, highlight that ongoing changes in climate, and particularly increases in temperature, may detrimentally affect both the unprotected and the mineral-protected soil C content in drylands, particularly in regions receiving lower precipitation. They also indicate that increasing vegetation cover whenever possible via ecological restoration can help to reduce, but not reverse, these negative impacts of increasing temperature. The preservation of soil C in drylands is critical for securing food production, avoiding further emissions of C to the atmosphere, maintaining biodiversity and water quality, and reducing the risks of

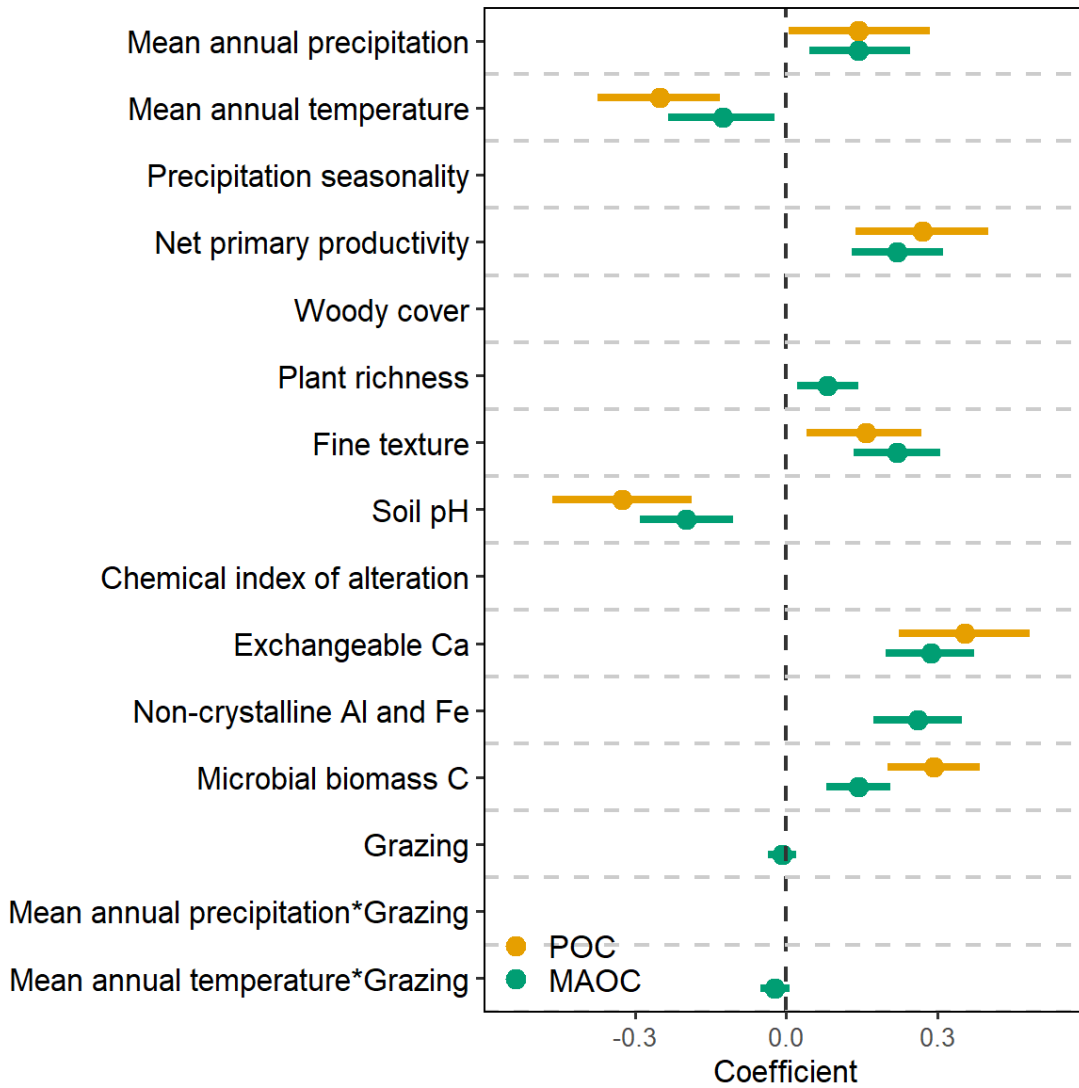
## CAPÍTULO 1

desertification (Bernoux & Chevallier, 2014; FAO, 2019; Maestre et al., 2015). Our findings help to understand how POC and MAOC contents respond to abiotic and biotic drivers across global drylands, and suggest that we cannot rely on mineral protection to maintain C stored in their soils in a warmer climate.

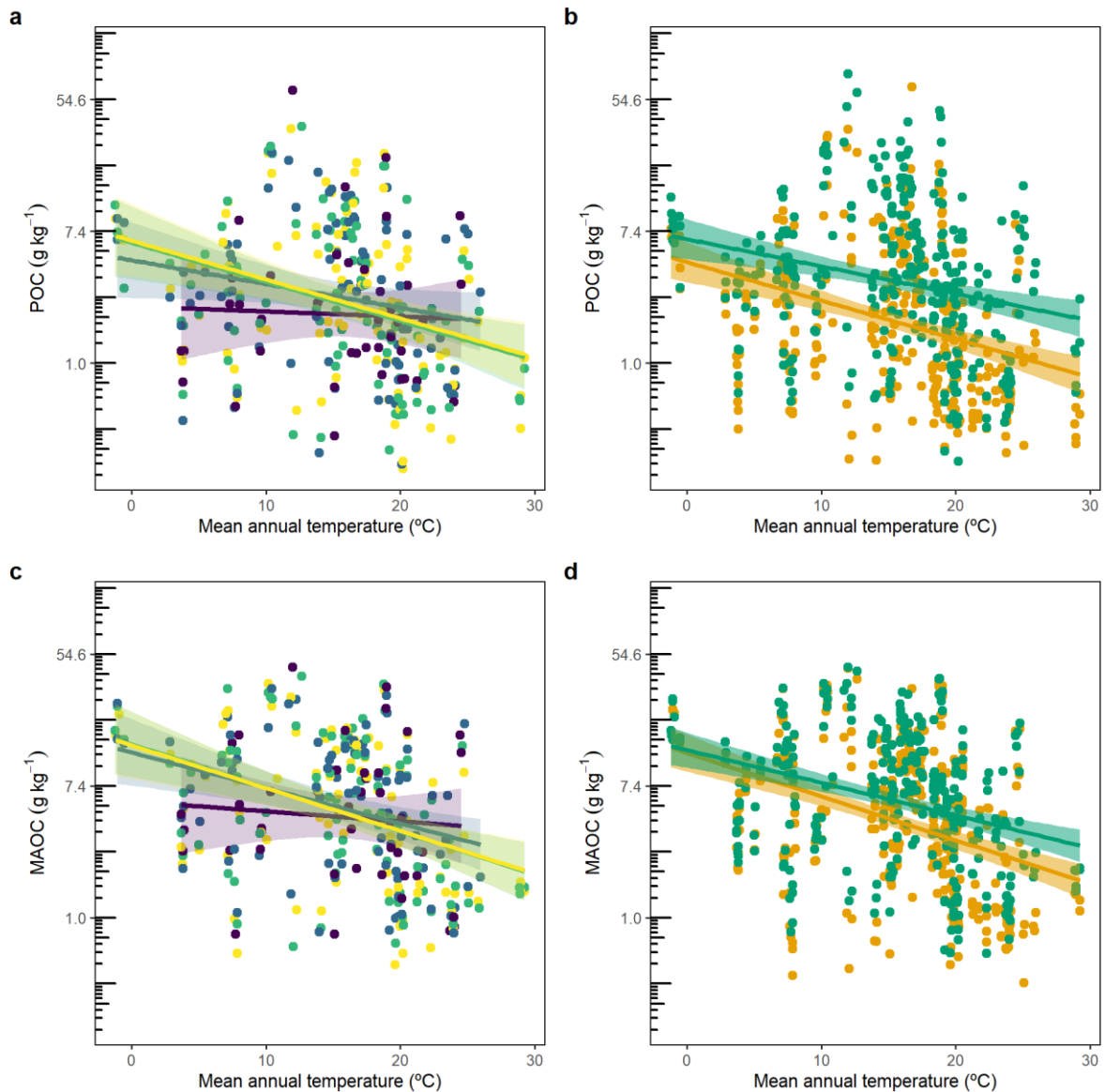




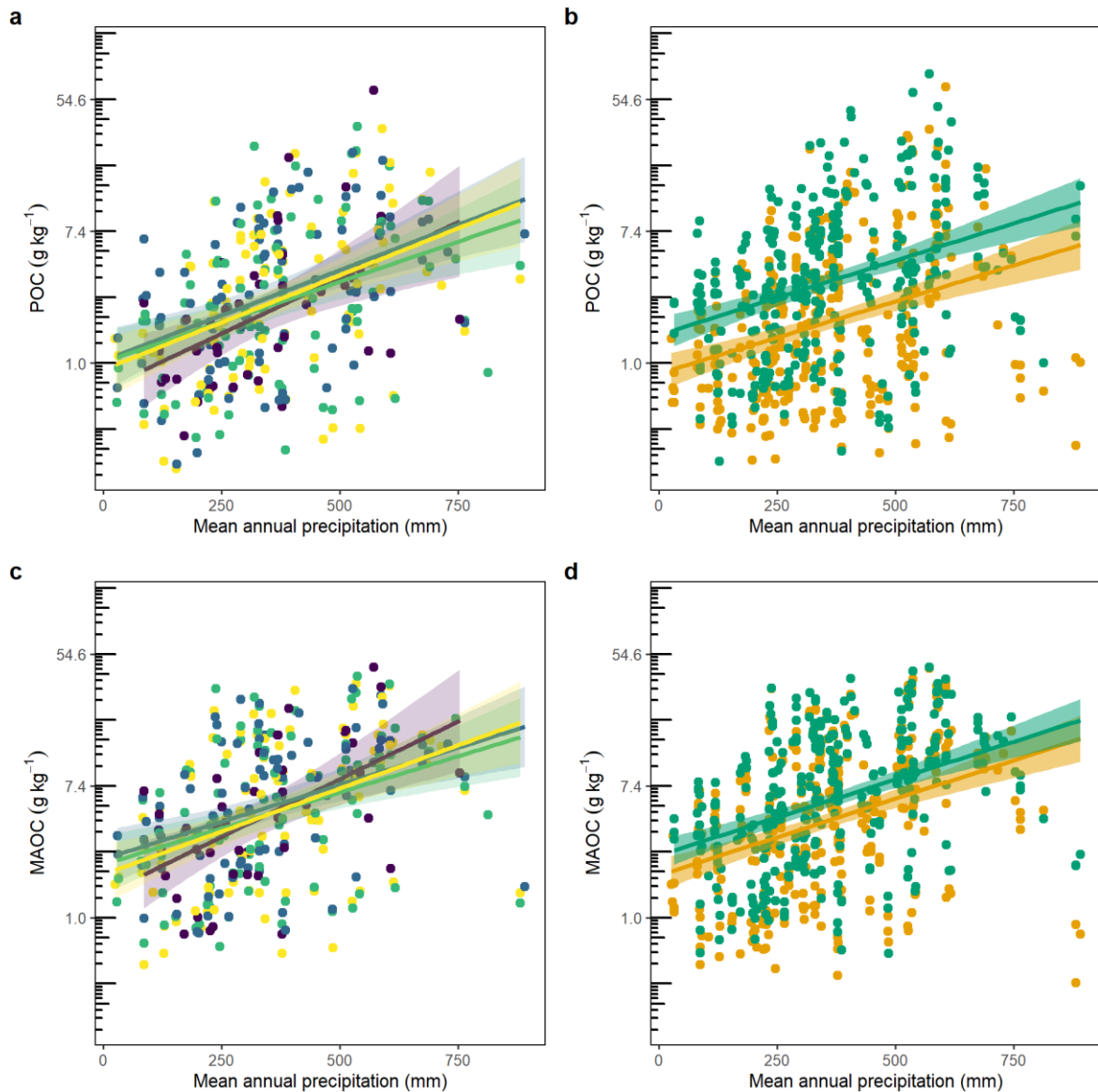
**Figure 1.** Locations of the 98 sites used in the global field survey (a) and distribution of particulate and mineral-associated soil organic C (POC and MAOC) contents (b). Locations are shown in red on a global map of aridity ( $1 - \text{annual precipitation/potential evapotranspiration}$ ) for drylands (aridity  $> 0.35$ ) (a). C pools (y-axis) in panel b are shown as boxplots on a natural logarithmic scale ( $n = 326$ ).



**Figure 2.** Effects of climate, vegetation, soil, and grazing on particulate (POC) and mineral-associated (MAOC) soil organic C across global drylands. Coefficients (dots) and 95% confidence intervals (bars) for fixed effects in mixed models optimized by backward selection; the full model included 12 potential climate, vegetation, soil, and grazing predictors, as well as three terms for the interaction between climate predictors and grazing; only retained fixed effects are shown. C pools, microbial biomass C, exchangeable Ca, and non-crystalline Al and Fe were natural-logarithm transformed; all the predictors were standardized to compare effect sizes; green and vermillion represent POC and MAOC contents, respectively.



**Figure 3.** Relationship between particulate (POC) and mineral-associated (MAOC) soil organic C contents and mean annual temperature in global drylands. In panels a and c, Dots represent individual plots ( $n = 326$ ) and colors of dots represent grazing pressure levels. In panels, b and d, dots represent bare and vegetated microsites within plots ( $n = 648$ ). Lines and shading represent linear regressions and 95% confidence intervals. C pools (y-axes) are shown on a natural logarithmic scale.



**Figure 4.** Relationship between particulate (POC) and mineral-associated (MAOC) soil organic C contents and mean annual precipitation in global drylands. In panels a and c, Dots represent individual plots ( $n = 326$ ) and colors of dots represent grazing pressure levels. In panels, b and d, dots represent bare and vegetated microsites within plots ( $n = 648$ ). Lines and shading represent linear regressions and 95% confidence intervals. C pools (y-axes) are shown on a natural logarithmic scale.

## CAPÍTULO 1

### References

- Abdalla, M., Hastings, A., Chadwick, D. R., Jones, D. L., Evans, C. D., Jones, M. B., Rees, R. M., & Smith, P. (2018). Critical review of the impacts of grazing intensity on soil organic carbon storage and other soil quality indicators in extensively managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 253, 62–81. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.023>
- Adler, P. B., & Hall, S. A. (2005). The development of forage production and utilization gradients around livestock watering points. *Landscape*, 20(3), 319–333. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0467-1>
- Amundson, R., Berhe, A., Hopmans, J. W., Berhe, A. A., Olson, C., Sztein, A. E., & Sparks, D. L. (2015). Soil and human security in the 21st century. *Science*, 348(6235). <https://doi.org/10.1126/science.1261071>
- Anderson, J. P. E., & Domsch, K. H. (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 10(3), 215–221. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90099-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8)
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 package version 1.1–7. 2014.
- Benito, B. M. (2021). *spatialRF: Easy Spatial Modeling with Random Forest*.
- Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J. J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehman, A., Rillig, M. C., Solé, R. V., & Maestre, F. T. (2020). Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, 367(6479), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Bernoux, M., & Chevallier, T. (2014). Carbon in dryland soils. Multiple essential functions. *Les Dossiers Thématiques Du CSFD*. vol. 10.
- Bivand, R. S., & Rundel, C. (2020). rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS'). <https://doi.org/10.1007/S10109-020-00336-0>
- Byrnes, R. C., Eastburn, D. J., Tate, K. W., & Roche, L. M. (2018). A Global Meta-Analysis of Grazing Impacts on Soil Health Indicators. *Journal of Environmental Quality*, 47(4), 758–765. <https://doi.org/10.2134/jeq2017.08.0313>
- Cotrufo, M. F., & Lavalley, J. M. (2022). Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. *Advances in Agronomy*, 172, 1–66. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2021.11.002>
- Cotrufo, M. F., Ranalli, M. G., Haddix, M. L., Six, J., & Lugato, E. (2019). Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 1–6. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>
- Cotrufo, M. F., Soong, J. L., Horton, A. J., Campbell, E. E., Haddix, M. L., Wall, D. H., &

## CAPÍTULO 1

- Parton, W. J. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature*, 8, 776–779. <https://doi.org/10.1038/NGEO2520>
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19(4), 988–995. <https://doi.org/10.1111/GCB.12113>
- Darke, A. K., & Walbridge, M. R. (1994). Estimating non-crystalline and crystalline aluminum and iron by selective dissolution in a riparian forest soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 25(11–12), 2089–2101. <https://doi.org/10.1080/00103629409369174>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Doetterl, S., Stevens, A., Six, J., Merckx, R., Van Oost, K., Casanova Pinto, M., Casanova-Katny, A., Muñoz, C., Boudin, M., Zagal Venegas, E., & Boeckx, P. (2015). Soil carbon storage controlled by interactions between geochemistry and climate. *Nature Geoscience*, 8(10), 780–783. <https://doi.org/10.1038/ngeo2516>
- FAO. (2019). Measuring and modelling soil carbon stocks and stock changes in livestock production systems. Guidelines for assessment (*Version 1*).
- Fensham, R. J., & Fairfax, R. J. (2008). Water-remoteness for grazing relief in Australian arid-lands. *Biological Conservation*, 141(6), 1447–1460. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2008.03.016>
- Fensham, R. J., Fairfax, R. J., & Dwyer, J. M. (2010). Vegetation responses to the first 20 years of cattle grazing in an Australian desert. *Ecology*, 91(3), 681–692. <https://doi.org/10.1890/08-2356.1>
- Fick, S., & Hijmans, R. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression*.
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., ... & Maestre, F. T. (2018). Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in Patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, 29(2), 210–218. <https://doi.org/10.1002/ldr.2694>
- Gaitán, J. J., Maestre, F. T., Bran, D. E., Buono, G. G., Dougill, A. J., García Martínez, G., Ferrante, D., Guuroh, R. T., Linstädter, A., Massara, V., Thomas, A. D., & Oliva, G. E. (2019). Biotic and Abiotic Drivers of Topsoil Organic Carbon Concentration in Drylands Have Similar Effects at Regional and Global Scales. *Ecosystems*, 22(7), 1445–1456. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00348-y>

## CAPÍTULO 1

- Garnier, S. (2018). viridis: Default Color Maps from ‘matplotlib.’
- Harris, D., Horwáth, W. R., & Kessel, C. van. (2001). Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or CARBON-13 isotopic analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 65(6), 1853–1856. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2001.1853>
- Hassink, J. (1997). A Model of the Physical Protection of Organic Matter in Soils The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil*, 191, 77–87. <https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100010020x>
- Hemingway, J. D., Rothman, D. H., Grant, K. E., Rosengard, S. Z., Eglinton, T. I., Derry, L. A., & Galy, V. V. (2019). Mineral protection regulates long-term global preservation of natural organic carbon. *Nature*, 570(7760), 228–231. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1280-6>
- Hesse, P. (1971). *A textbook of soil chemical analysis* (J. Murray (Ed.)).
- Hewins, D. B., Lyseng, M. P., Schoderbek, D. F., Alexander, M., Willms, W. D., Carlyle, C. N., Chang, S. X., & Bork, E. W. (2018). Grazing and climate effects on soil organic carbon concentration and particle-size association in northern grasslands. *Scientific Reports*, 8(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19785-1>
- Huang, J., Yu, H., Dai, A., Wei, Y., & Kang, L. (2017). Drylands face potential threat under 2 °C global warming target. *Nature Climate Change*, 7(6), 417–422. <https://doi.org/10.1038/nclimate3275>
- Huang, J., Yu, H., Guan, X., & Wang, G. (2016). Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change*, 6(2), 166–171. <https://doi.org/10.1038/nclimate2837>
- James, G., Witten, D., Hastie, T., Tibshirani, R. (2013). *An Introduction to Statistical Learning*. Vol. 112.
- Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10(2), 423–436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:TVDOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2)
- Kettler, T. A., Doran, J. W., & Gilbert, T. L. (2001). Simplified Method for Soil Particle-Size Determination to Accompany Soil-Quality Analyses. *Soil Science Society of America Journal*, 65(3), 849–852. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2001.653849X>
- Kleber, M., Eusterhues, K., Keiluweit, M., Mikutta, C., Mikutta, R., & Nico, P. S. (2015). Mineral–Organic Associations: Formation, Properties, and Relevance in Soil Environments. *Advances in Agronomy*, 130, 1–140. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2014.10.005>
- Lai, L., & Kumar, S. (2020). A global meta-analysis of livestock grazing impacts on soil properties. *PloS One*, 15(8), e0236638. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236638>

## CAPÍTULO 1

- Lavallee, J. M., Soong, J. L., & Cotrufo, M. F. (2020). Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral - associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 26(1), 261–273. <https://doi.org/10.1111/gcb.14859>
- Lehmann, J., Hansel, C. M., Kaiser, C., Kleber, M., Maher, K., Manzoni, S., Nunan, N., Reichstein, M., Schimel, J. P., Torn, M. S., Wieder, W. R., & Kögel-Knabner, I. (2020). Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. *Nature Geoscience*, 13(8), 529–534. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0612-3>
- Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528(7580), 60–68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Levi, E. B., & Madden, E. A. (1993). Levi, E. B. & Madden, E. A. The point method of pasture analysis. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 46, 267–279.
- Liang, C., Amelung, W., Lehmann, J., & Kästner, M. (2019). Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Global Change Biology*, 25(11), 3578–3590. <https://doi.org/10.1111/GCB.14781>
- Liang, C., Schimel, J. P., & Jastrow, J. D. (2017). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2(8), 1–6. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.105>
- Lugato, E., Lavallee, J. M., Haddix, M. L., Panagos, P., & Cotrufo, M. F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 14(5), 295–300. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00744-x>
- Lützw, M. V., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., & Flessa, H. (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions - A review. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 426–445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Maestre, F. T., Quero, J. L., Gotelli, N. J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., García-Gómez, M., Bowker, M., Soliveres, S., Escolar, C., García-Palacios, P., Berdugo, M., Valencia, E., Gozalo, B., Gallardo, A., Aguilera, L., Arredondo, T., Blones, J., Boeken, B., ... Zaady, E. (2012). Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335(6065), 214–218. [https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1215442/SUPPL\\_FILE/MAESTRE.SOM.PDF](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1215442/SUPPL_FILE/MAESTRE.SOM.PDF)
- Maestre, F T, Eldridge, D. J., Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y. Le, Saiz, H., Gozalo, B., Ochoa, V., & Gaitán, J. J. (2022a). The BIODESERT survey: Assessing the impacts of grazing on the structure and functioning of global drylands. *Web Ecology*
- Maestre, F. T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D.J., Saiz, H., Berdugo, M., Gozalo, B., Ochoa, V., Guirado, E., García-Gómez, M., Valencia, E., Gaitán, J., Asensio, S., Mendoza, B.J., Plaza, C., Díaz-Martínez, P., Rey, A., Hu, H.W., He, J.Z., ... Gross, N. (2022b). Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science*. <https://doi: 10.1126/science.abq4062>.



## CAPÍTULO 1

- Maestre, F. T., Benito, B. M., Berdugo, M., Concostrina-Zubiri, L., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Guirado, E., Gross, N., Kéfi, S., Le Bagousse-Pinguet, Y., Ochoa-Hueso, R., & Soliveres, S. (2021). Biogeography of global drylands. *New Phytologist* 231(2), 540-558. <https://doi.org/10.1111/nph.17395>
- Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Jeffries, T. C., Eldridge, D. J., Ochoa, V., Gozalo, B., Quero, J. L., García-Gómez, M., Gallardo, A., Ulrich, W., Bowker, M. A., Arredondo, T., Barraza-Zepeda, C., Bran, D., Florentino, A., Gaitán, J., Gutiérrez, J. R., Huber-Sannwald, E., Jankju, M., ... Singh, B. K. (2015). Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51), 201516684. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516684112>
- Mcsherry, M. E., & Ritchie, M. E. (2013). Effects of grazing on grassland soil carbon: A global review. *Global Change Biology*, 19(5), 1347–1357. <https://doi.org/10.1111/gcb.12144>
- Miltner, A., Bombach, P., Schmidt-Brücken, B., & Kästner, M. (2012). SOM genesis: Microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111(1–3), 41–55. <https://doi.org/10.1007/S10533-011-9658-Z>
- Neely, C., Bunning, S., & Wilkes, A. (2009). *Review of evidence on drylands pastoral systems and climate change*. FAO
- Nesbitt, H., & Young, G. (1982). Early Proterozoic climates and plate motions inferred from major element chemistry of lutites. *Nature*, 299, 1–39. <https://doi.org/10.1038/299715a0>
- Nottingham, A., Meir, P., Velasquez, E., & Turner, B. (2020). Soil carbon loss by experimental warming in a tropical forest. *Nature*, 584, 234–237. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2566-4>
- Obersteiner, S., & Klein, T. (2022). Closing in on the last frontier: C allocation in the rhizosphere. *Global Change Biology*, 28(23), 6835–6837. <https://doi.org/10.1111/GCB.16432>
- Paul, E. A. (2016). The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, 109–126. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2016.04.001>
- Pedersen, T. L. (2020). *Patchwork: The Composer of Plots*.
- Piñeiro, G., Paruelo, J. M., Oesterheld, M., & Jobbágy, E. G. (2010). Pathways of Grazing Effects on Soil Organic Carbon and Nitrogen. *Rangeland Ecology & Management*, 63(1), 109–119. <https://doi.org/10.2111/08-255.1>
- Právělie, R. (2016). Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews*, 161, 259–278. <https://doi.org/10.1016/J.EARSCIREV.2016.08.003>
- Rasmussen, C., Heckman, K., Wieder, W. R., Keiluweit, M., Lawrence, C. R., Berhe, A. A., Blankinship, J. C., Crow, S. E., Druhan, J. L., Hicks Pries, C. E., Marin-Spiotta, E.,

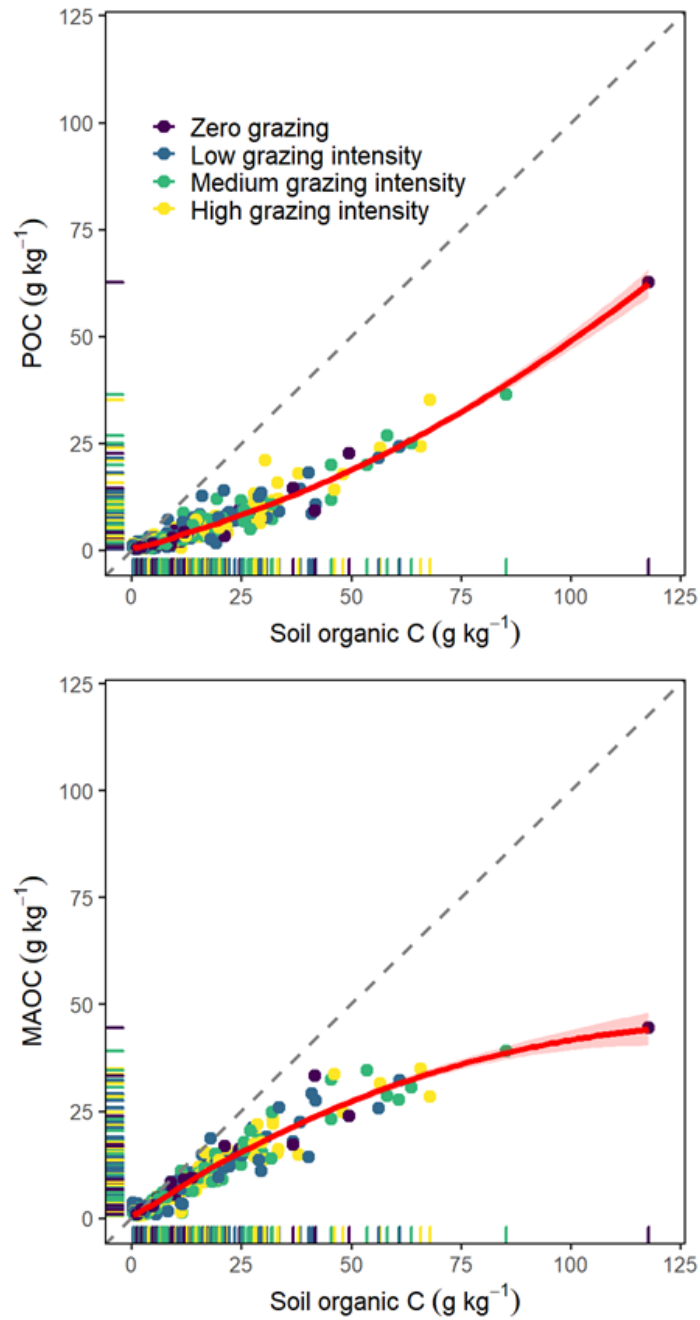
## CAPÍTULO 1

- Plante, A. F., Schädel, C., Schimel, J. P., Sierra, C. A., Thompson, A., & Wagai, R. (2018). Beyond clay: towards an improved set of variables for predicting soil organic matter content. *Biogeochemistry*, *137*(3), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0424-3>
- Rocci, K. S., Lavallee, J. M., Stewart, C. E., & Cotrufo, M. F. (2021). Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: A meta-analysis. *Science of The Total Environment*, *793*, 148569. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148569>
- Scheu, S. (1992). Automated measurement of the respiratory response of soil microcompartments: Active microbial biomass in earthworm faeces. *Soil Biology and Biochemistry*, *24*(11), 1113–1118. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90061-2](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90061-2)
- Schimel, D. S. (2010). Drylands in the earth system. *Science*, *327*(5964), 418–419. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1184946>
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, *478*(7367), 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002). Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, *241*(2), 155–176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- Smith, J., Smith, P., Wattenbach, M., Zaehle, S., Hiederer, R., Jones, R. J. A., Montanarella, L., Rounsevell, M. D. A., Reginster, I., & Ewert, F. (2005). Projected changes in mineral soil carbon of European croplands and grasslands, 1990-2080. *Global Change Biology*, *11*(12), 2141–2152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001075.x>
- Smith, K. R., & Waring, B. G. (2018). Broad-Scale Patterns of Soil Carbon (C) Pools and Fluxes Across Semiarid Ecosystems are Linked to Climate and Soil Texture. *Ecosystems*, *22*(4), 742-753. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0299-0>
- Sokol, N., & Bradford, M. A. (2019). Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input. *Nature Geoscience*, *12*(1), 46–53. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0258-6>
- South, A. (2017). *rnaturalearth: World Map Data from Natural Earth*.
- Sparks, D. L., Page, A. L., Helmke, P. A., Loeppert, R. H., Soltanpour, P. N., Tabatabai, M. A., Johnston, C. T., & Sumner, M. E. (Eds.). (1996). *Methods of Soil Analysis, part 3: chemical methods*. Soil Science Society of America, American Society of Agronomy. <https://doi.org/10.2136/SSSABOOKSER5.3>
- Staddon, P. L., & Faghihinia, M. (2021). Grazing intensity is key to global grassland carbon sequestration potential. *Sustainable Environment*, *7*(1), 1895474. <https://doi.org/10.1080/27658511.2021.1895474>

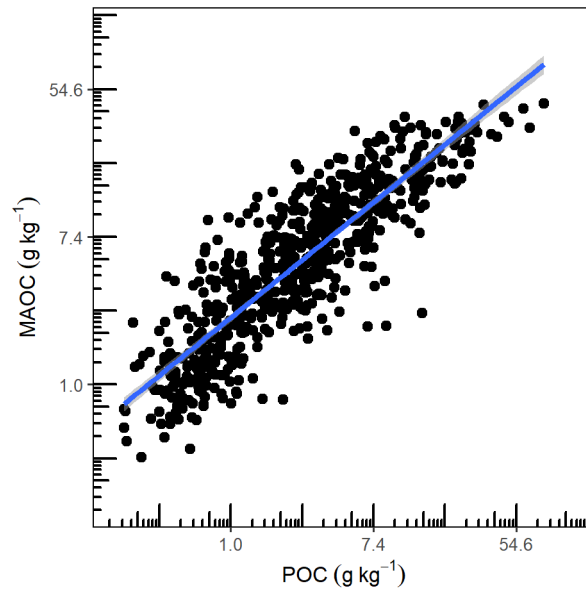
## CAPÍTULO 1

- Stocker, T. (2013). *Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Averyt, K., & Marquis (Ed.)).
- Stoffel, M., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2020). partR2: partitioning R<sup>2</sup> in generalized linear mixed models. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.07.26.221168>
- Torn, M., Trumbore, S., Chadwick, O., Vitousek, P. M. & Hendricks, D. M. (1997). Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature*, 398, 170–173. <https://doi.org/10.1038/38260>
- Vermote, E., Justice, C., Claverie, M., & Franch, B. (2016). Preliminary analysis of the performance of the Landsat 8/OLI land surface reflectance product. *Remote Sensing of Environment*, 185, 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.04.008>
- Villarino, S. H., Pinto, P., Jackson, R. B., & Piñeiro, G. (2021). Plant rhizodeposition: A key factor for soil organic matter formation in stable fractions. *Science Advances*, 7(16), 3176–3190. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd3176>
- Voeten, C. C. (2021). buildmer: Stepwise Elimination and Term Reordering for Mixed-Effects Regression.
- von Fromm, S., Hoyt, A., Acquah, G., Aynekulu, E., Berhe, A. A., Haefele, S., Lange, M., McGrath, S., Shepherd, K., Sila, A., Six, J., Towett, E., Trumbore, S., Vågen, T.-G., Weulow, E., Winowiecki, L., & Doetterl, S. (2021). Continental-scale controls on soil organic carbon across sub-Saharan Africa. *Soil*, 7(1), 305–332. <https://doi.org/10.5194/soil-2020-69>
- Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. In Springer-verlag. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9)
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützow, M., Marin-Spiotta, E., van Wesemael, B., Rabot, E., Ließ, M., Garcia-Franco, N., Wollschläger, U., Vogel, H. J., & Kögel-Knabner, I. (2019). Soil organic carbon storage as a key function of soils - A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333, 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Zhang, Y., Lavallee, J., Robertson, A., Even, R., Ogle, S., Paustian, K., & Cotrufo, M. F. (2021). Simulating measurable ecosystem carbon and nitrogen dynamics with the mechanistically-defined MEMS 2.0 model. *Biogeosciences Discussions*, 1–37. <https://doi.org/10.5194/bg-2020-493>

## Supplementary material

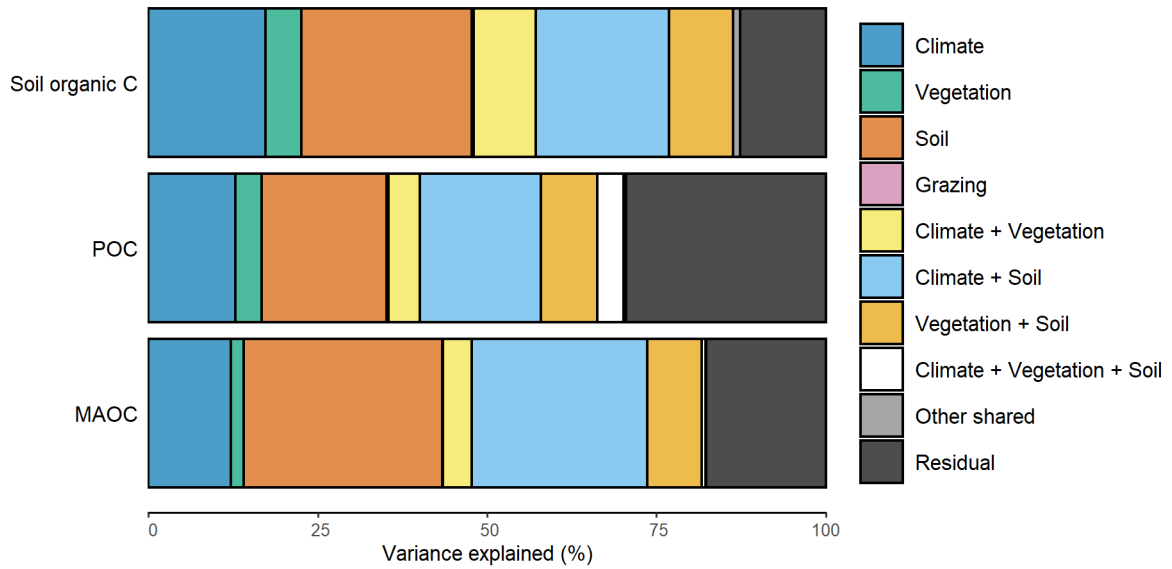


**Extended data figure 1.** Relationship between particulate (POC) and mineral-associated (MAOC) soil organic C contents and total soil organic C content in drylands. Dots represent dryland plots ( $n = 326$ ). Colors of dots and marks along the axes represent grazing pressure levels. Red lines and shading represent local regressions and 95% confidence intervals.



**Extended data figure 2.** Relationship between particulate (POC) and mineral-associated (MAOC) soil organic C in global drylands. Dots represent individual dryland subplots ( $n = 648$ ). Line and shading represent linear regression and 95% confidence interval. C pools are shown on a natural logarithmic scale.

## CAPÍTULO 1



**Extended data figure 4.** Effects of climate, vegetation, soil, and grazing drivers on particulate (POC) and mineral-associated (MAOC) soil organic C across global drylands. Total variance ( $R^2$ ) is explained by linear mixed-effects models for the response variables partitioned into the fraction attributable to unique to and shared among each group of potential predictors (climate: mean annual precipitation, mean annual temperature, precipitation seasonality; vegetation: net primary productivity, woody cover and plant richness; soil: fine texture, pH, chemical index of alteration, exchangeable Ca, non-crystalline Al and Fe and microbial biomass C; and grazing pressure).

## CAPÍTULO 1

**Extended Data Table 1 | Summary statistics for potential numeric predictors of soil organic C, POC and MAOC pools in global drylands**

Predictor	n	Min	Q1	Median	Mean	Q3	Max
MAP (mm)	326	26	233	331.5	357.4	505	891
MAT (°C)	326	-1.2	10.4	16.6	15.5	19.9	29.2
Precipitation seasonality (CV, %)	326	13.5	45.4	74.8	74.7	103.3	186.7
Net primary productivity (NDVI, unitless)	326	0.06	0.13	0.17	0.19	0.25	0.43
Plant cover (%)	326	0	23	41	43	63	99
Woody cover (%)	326	0	15	46	48	83	100
Plant richness (number of plant species)	326	0	8.0	16.0	18.5	26.0	57.0
Fine texture (g kg <sup>-1</sup> )	326	10	120	271	325	512	870
Soil pH	326	4.5	6.1	7.0	6.9	7.8	9.9
Chemical index of alteration (%)	326	42	74	81	79	87	97
Exchangeable Ca (mg kg <sup>-1</sup> )	321	39	843	1730	3394	3443	42446
Non-crystalline Al and Fe (mg kg <sup>-1</sup> )	326	3	47	93	136	162	989
Microbial biomass C (mg kg <sup>-1</sup> )	326	16	101	186	245	331	1065

POC, particulate organic carbon; MAOC, mineral-associated organic carbon; n, sample size; Min, minimum; Q1, first quartile; Q3, third quartile; max, maximum; MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature; CV, coefficient of variation; NDVI, Normalized Difference Vegetation Index.

**Drivers of POC and MAOC**

Variance partition analysis of linear mixed-effects models showed that soil biogeochemistry and climate determined the total soil organic C content, which is in line with previous findings (von Fromm et al., 2021), and its POC and MAOC fractions to a much larger extent than vegetation and grazing factors (Extended Data Fig. 4). Climate and soil biogeochemistry not only uniquely explained a large fraction of the variation in the soil organic C pools, but also shared a significant explanatory power, probably because of indirect effects of climate on soil organic C through its control on soil genesis and properties (Doetterl et al., 2015). Soil and climate factors together accounted for 53% (47 to 58%, 95% confidence interval, CI) of the variation in soil organic C, 39% (29 to 47, 95% CI) of the variation in POM and 57% (51 to 61, 95% CI) of the variation in MAOC. In contrast, vegetation and grazing each explained only 7% and 0.1% of the variation in soil organic C, 7% and 0.03% of the variation in POC and 4% and 0% of the variation in MAOC, respectively.

In particular, we found that POC and MAOC were positively associated with net primary productivity and soil microbial biomass C (Fig. 2), which agrees with growing evidence that not only plant residues but also microbes and microbial by-products contribute significantly to the soil C reservoir and to the formation of MAOC (Cotrufo et al., 2013; Liang et al., 2017, 2019; Miltner et al., 2012; Sokol & Bradford, 2019). Both fractions were also positively associated with soil fine texture (clay and silt contents) and exchangeable Ca content, and negatively with soil pH (Fig. 2). The MAOC content was also associated positively with non-crystalline Al and Fe content. In general, slightly-acidic-to-neutral, fine-textured soils feature more fertility than alkaline, coarse-textured soils, because of a greater capacity to retain moisture and plant nutrients (Bardgett et al., 2005), and thus may favor plant-derived POC inputs. The prevalent role of soil fine texture and exchangeable Ca in MAOC formation in water-limited ecosystems has been widely documented in the literature (Kleber et al., 2015; Lützow et al., 2006; Rasmussen et al., 2018). Sorption of organic matter to mineral surfaces is known to be promoted by the relatively high specific surface area of clay and silt (Hassink, 1997; Rasmussen et al., 2018). Dry conditions limit chemical weathering and the leaching of base cations such as  $\text{Ca}^{2+}$  (the main base cation in dryland soils) (Doetterl et al., 2015; Rasmussen et al., 2018), which may form bridges between



## CAPÍTULO 1

negatively charged mineral surfaces and organic molecules (Kleber et al., 2015; Lützow et al., 2006). Non-crystalline Fe and Al phases are also known to form strong associations with organic matter (Lützow et al., 2006; Kleber et al., 2015).



## CAPÍTULO 2

# **Limited influence of biocrusts and vegetation on soil carbon protection against climate change in global drylands**

Paloma Díaz-Martínez, César Plaza, Eduardo Moreno, David J. Eldridge, Hugo Saiz, Emilio Guirado, Beatriz Gozalo, Victoria Ochoa, Enrique Valencia, Sergio Asensio, Yoann Le Bagousse-Pinguet, Nicolas Gross, Simone Cesarz, Nico Eisenhauer, Fernando T. Maestre





## CAPÍTULO 2

### **Abstract**

Biocrust communities and vegetation contribute remarkably to soil organic carbon (SOC) storage in drylands, which supports multiple ecosystem functions and services. Yet it remains highly uncertain whether these biological communities are able to modulate the impact of global change drivers, such as climate change and increases in grazing pressure, on SOC, and particularly on SOC pools, such as the mineral-associated organic C (MAOC) and particulate organic C (POC) fractions. Here we analyzed the effects of microsite (bare ground areas, vegetation and biocrusts) and increases in grazing pressure on SOC, MAOC and POC in 28 globally distributed dryland sites with contrasting temperature, precipitation, and soil properties. We found that biocrusts increased SOC, POC and MAOC contents compared to bare soils, although to a lesser extent than vegetation. We also found that unlike vegetation, biocrusts did not buffer the negative effects of increasing temperature on SOC or its fractions. The buffer effect found for vegetation was largely attributed to the MAOC fraction, which has a longer residence time. However, vegetation cover in drylands is generally low and with sparse distribution, suggesting that its buffer effect against high temperatures may be rather limited. Neither biocrusts nor vegetation interacted with the negative effects of decreasing precipitation or its fractions. Increases in grazing pressure decreased the positive effect of vegetation on SOC contents, but not those of biocrusts, which might indicate that the impact of grazing pressure on SOC contents is better tolerated by biocrusts communities than by vegetation. Altogether, our results suggest that biocrusts and vegetation will have a limited role in changing the effects of the ongoing climate change on soil organic C storage across global drylands.

**Keywords:** increased temperature, decreased precipitation, grazing pressure, soil organic matter, particulate organic matter, mineral-associated organic matter.

## CAPÍTULO 2

### **Introduction**

Soil organic carbon (SOC), the building block of soil organic matter, influences virtually all physical, chemical, and biological soil properties and processes (Lal, 2004, 2009). It also determines essential ecosystem services, such as soil fertility and climate regulation, which deserve special attention in drylands (Paul, 2016; Schmidt et al., 2011). Preserving the inherently low SOC contents in drylands is therefore crucial to achieve sustainable development goals and support their nearly 2.5 billion of inhabitants (Reynolds et al., 2007), as over about half of them and half of them live below the United Nations poverty line (Lian et al., 2021) and largely depend on the maintenance of soil fertility for their livelihoods (Lucatello & Huber-Sannwald, 2020).

Soil C persistence in drylands is threatened by climate change (Waring et al., 2021). This is so because temperature increases and precipitation reductions forecasted for many dryland regions are expected to reduce plant C inputs into the soil and accelerate organic C decomposition (Berdugo et al., 2020; Gaitán et al., 2019; Huang et al., 2016). Another relevant factor for SOC persistence in dryland soils is grazing (Abdalla et al., 2018; Byrnes et al., 2018), the main human activity across global drylands and a major driver of land degradation and desertification in drylands (D'Odorico et al., 2013). Grazing is predicted to intensify by up to 70% in 2050 to meet increasing demand for animal products (FAO, 2017). The effect of grazing on SOC depends on grazing pressure and specific local conditions in drylands, particularly local climate and biodiversity (FAO, 2019, Maestre et al., 2022a).

To better understand SOC persistence, SOC can be fractionated into particulate organic C (POC) and mineral-associated organic C (MAOC) (Lavalley et al., 2020). This is because POC and MAOC have different formation pathways, physico-chemical properties, and mean residence times (Cotrufo & Lavalley, 2022; Lavalley et al., 2020). In particular, POC is formed from the fragmentation of plant and microbial residues, and is mainly composed of light organic matter that is mineral-free or occluded within aggregates (Bai & Cotrufo, 2022; Lavalley et al., 2020). In contrast, MAOC is mainly formed from smaller molecules that are leached or exuded from plant residues or roots, respectively, and bind to minerals directly or after microbial assimilation (Cotrufo & Lavalley, 2022; Lavalley et al., 2020). These organo-mineral associations promote C stability, creating physical and chemical barriers to microbial decomposition (Kleber et

## CAPÍTULO 2

al, 2021). This explains that MAOC is less vulnerable to alterations and has a slower turnover cycle than POC (Poeplau et al., 2018).

Biocrusts, which are complex communities formed by lichens, mosses, and other microorganisms (such as cyanobacteria, fungi and algae) living on the soil surface (Weber et al., 2022), have been reported to protect the soil and buffer climate change effects on soil properties involved in SOC storage (Delgado-Baquerizo et al., 2016, 2018; Maestre et al., 2013; Moreno-Jiménez et al., 2020). In particular, biocrusts might modulate the effect of climate change on SOC contents as they are able to fix large amounts of atmospheric C (about 2.6 Pg C per year globally; Elbert et al., 2012) and regulate temporal dynamics of soil CO<sub>2</sub> efflux and net CO<sub>2</sub> uptake (Castillo-Monroy et al., 2011; Wilske et al., 2008, 2009). In addition, they influence other processes that are important for C cycling and storage, such as N fixation (Belnap, 2002; Elbert et al., 2012), nitrification (Delgado-Baquerizo et al., 2010), infiltration-runoff processes (Chamizo et al., 2012) and the activity of soil enzymes such as beta-glucosidase (Bowker et al., 2011; Miralles et al., 2013). Like biocrusts, vegetation may also modulate the effect of climate change on SOC in drylands. The low water availability typically found in drylands generally limit plant biomass per area (Safriel et al., 2005) but promote plant traits that help slow down decomposition and build up soil organic matter (De Deyn et al., 2008). In this context, grazing pressure might interact with biocrusts and vegetation to determine SOC, MAOC and POC contents. Grazing can negatively impact the biomass, composition and cover of biocrusts (Eldridge & Koen, 1998), affecting the stability of the soil surface on which SOC contents rely (Eldridge & Delgado-Baquerizo, 2017), and can also reduce plant cover and biomass (Eldridge et al., 2016), promoting C allocation to roots (Piñeiro et al., 2010). In addition, grazing influences in the spatial distribution of vegetation (Van Auken, 2009) as well as species identity towards forage species that are replaced by non-palatable species (Whitford & Parker, 1989; Zeidler et al., 2002).

Despite past research efforts, it is still highly uncertain how biocrusts and vegetation modulate the effects of climate change and grazing pressure on SOC contents in global drylands. To address this knowledge gap, we investigated the effects of climate (temperature and precipitation), grazing pressure, biocrusts, and vegetation on SOC, POC, and MAOC contents in dryland soils. For doing so, we conducted a global survey of 28 drylands sites from 14 countries. At each site, up to four plots were

## CAPÍTULO 2

established according to grazing pressure (low, medium, high, and non-grazed), and three microsites (bare soil, vegetated soil and biocrusts covered soil) were established in each plot (see Maestre et al., 2022b for details). Specifically, we tested whether i) the presence of biocrusts and vegetation increases SOC, POC and MAOC contents compared to bare soil across global drylands, ii) biocrusts and vegetation modulate the effects of temperature and precipitation on these soil C fractions; and iii) increasing grazing pressure changes the effect of biocrusts and vegetation on SOC, POC and MAOC contents. A buffer effect of biocrust and vegetation on SOC, and specially on MAOC, would be of great interest for SOC persistence since MAOC is thought to contribute to longer-term soil C storage (Bai & Cotrufo, 2022).

### **Materials and methods**

#### *Sites surveyed*

Field surveys were conducted between January 2016 and September 2019 following a common protocol (Maestre et al., 2022a) in 28 study sites located in 14 countries from all continents except Antarctica (Algeria, Argentina, Australia, Botswana, Canada, China, Iran, Kazakhstan, Kenya, Mexico, Niger, South Africa, Spain and the United States). This survey aimed to capture most climatic conditions under which grazing occurs in drylands, as well as a wide range of ecosystems, soil properties, plant and soil diversities (see Maestre et al. 2022a for details). Each site included multiple 45 x 45-m plots representing local gradients of grazing pressure from ungrazed or low grazing pressure to high grazing pressure; most of them based on the distance to watering point (the closest to the water the higher the grazing pressure (Adler & Hall, 2005; Fensham et al., 2010; Fensham & Fairfax, 2008); in three cases local grazing gradients were established using different paddocks grazed at different intensities, rather than distance to water. A total of 59 plots with different grazing intensities (ungrazed (n = 9), low (n = 18), medium (n = 18) and high (n = 14) grazing pressure) were surveyed (see Maestre et al., 2022a for details and for a validation of grazing pressure gradients).

Soils were sampled using a stratified random procedure. Soil samples were collected within each plot in the dry season from five 50 × 50-cm quadrats randomly distributed across three different microsites (see Maestre et al. 2022a for details): 1) under the canopy of dominant perennial vegetation, 2) in bare ground areas devoid of perennial vegetation, and 3) in areas covered by biocrusts. A composite topsoil sample



## CAPÍTULO 2

consisting of five 145 cm<sup>3</sup> soil cores (from 0 to 7.5 cm depth) was collected from each quadrat. Back in the lab, soil samples were sieved at 2-mm; a portion of each sample was air-dried and used for organic matter fractionation, texture, and further chemical analyses.

### *Climatic data*

Mean annual temperature, mean annual precipitation data, and precipitation seasonality -calculated as the standard deviation of monthly precipitation divided by the annual mean precipitation (coefficient of variation)- were obtained from the WordClim 2 database, a high-resolution database based on a large number of climate observations and topographic data for the period 1970-2000 (Fick & Hijmans, 2017).

### *Vegetation survey*

We located four 45 m transects oriented downslope within each plot, spaced 10 m apart across the slope, for the vegetation survey, which took place after the main vegetation growth period to minimize potential impacts of seasonal variability. Perennial plant cover was measured in each transect using the line-point intercept method (Levi & Madden, 1993; Maestre et al., 2022a). 25 contiguous quadrats (1.5 m × 1.5 m) were placed in each transect (100 quadrats per plot) so the cover of each perennial vascular plant present was visually estimated as the percentage of the quadrat covered (0-100). Plant cover was estimated as the sum the cover of all species, meanwhile woody cover was estimated as the proportion of the total vegetation cover associated to woody species. Plant richness was the total number of unique perennial species found in the quadrats and transects (Maestre et al., 2022a). The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) was also obtained for each plot from Landsat 7 (mean monthly values between 1999 and 2019 at 30-m resolution (Vermote et al., 2016), as described in Maestre et al. (2022a) and was used as a proxy for net primary productivity (NPP; Goward et al., 1985; Hobbs, 1995).

### *Soil organic C fractionation and quantification*

Soil samples were size-fractionated to separate particulate organic carbon (POC, not protected by minerals from microbial decomposition) and mineral-associated organic carbon (MAOC). Specifically, 30 mL of sodium hexaphosphate (5%) was added to 10 g of soil and stirred for 18 hours to disperse the aggregates; subsequently, the mixture was

## CAPÍTULO 2

thoroughly sieved by rinsing through a 53  $\mu\text{m}$  sieve to separate the POC fraction ( $> 53 \mu\text{m}$ ) from the MAOC ( $< 53 \mu\text{m}$ ) using an automatic wet sieving system (Sokol & Bradford, 2019). The fractions were dried in an oven at 60 °C, weighed and grounded. The C content of the fractions as well as that of the bulk soils were obtained by dry combustion and gas chromatography using a ThermoFlash 2000 NC Soil Analyzer (Thermo Fisher Scientific, MA). Prior to the analyses, carbonates were removed by acid fumigation (Harris et al., 2001).

### *Soil physical and chemical analysis*

Fine soil texture (clay and silt) was obtained by sieving and sedimentation (Kettler et al., 2001). Soil pH was measured in a water suspension with a soil-water ratio of 1:2,5 (Spark et al., 1996). The chemical index of alteration (CIA), which is an indicator of the degree of soil weathering (Nesbitt & Young, 1982), was calculated as the molecular ratio of  $\text{Al}_2\text{O}_3$  to  $\text{Al}_2\text{O}_3 + \text{CaO} + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$ , using the total Al, Ca, Na and K contents and subsequently correcting for Ca in carbonate soils (von Fromm et al., 2021). Total Al, Ca, Na and K contents were determined by inductively coupled plasma atomic emission spectroscopy (ICP-AES) after digestion in a mixture of nitric and perchloric acids (Hesse, 1971; Sparks et al., 1996). Exchangeable Ca content was obtained by ICP-AES after extraction with ammonium acetate at pH 7 (Rasmussen et al., 2018; Sparks et al., 1996). Non-crystalline Al and Fe contents were determined by ICP-AES after extraction with ammonium oxalate (Darke & Walbridge, 1994). Microbial biomass C was determined by substrate-induced respiration (Anderson & Domsch, 1978) using an automated microrespirometer (Scheu, 1992).

### *Statistical analyses*

We used linear mixed models to test for the effect of microsite (biocrusts, vegetation and bare ground areas), climatic variables (mean annual precipitation and mean annual temperature), vegetation (woody cover and species richness), soil properties (fine texture, pH, chemical index of alteration (CIA), exchangeable Ca, non-crystalline Al and Fe, and microbial biomass C content) and grazing pressure (low, medium, high and non-grazed areas) on SOC, POC and MAOC contents. Prior to analyses, we studied correlation between predictors using Canonical Correlation Analysis (CCA) and found high correlations between NPP and plant richness; NPP and MAP; and MAP and precipitation seasonality, so we did not include NPP and precipitation seasonality in the

## CAPÍTULO 2

models (Sup. Mat. Fig. 1). To account for the lack of independence in the residuals due to the sampling design of the plots for each ecosystem, we incorporated an intercept structure with site as a categorical variable in the random term of the model. We optimized the structure of the fixed components of the full models by backward selection; the full models included the interaction between climate and microsite; and microsite and grazing. The Akaike information criterion (AIC) was used to test the contribution of terms to model fit and for elimination. Optimal model coefficients were estimated using the restricted maximum likelihood criterion; 95% bootstrap confidence intervals were calculated based on 1000 simulations.

The response variables (SOC, POC and MAOC) as well as microbial biomass C, exchangeable Ca and non-crystalline Al and Fe contents were transformed by natural logarithm to reduce the skewness of the data. All predictors were standardized prior to analysis to compare effect sizes. The validity of the normality and homoscedasticity assumptions was examined using the residuals of the plots. The spatial independence between sites was also tested using the Moran I test ( $P > 0.05$ ) on the residuals. All statistical analyses and plots were performed using R and the R packages lme4 (Bates et al., 2015), partR2 (Stoffel et al., 2020), buildmer (Voeten et al., 2021), rgeos (Bivand & Rundel, 2020), viridis (Garnier et al., 2018), patchwork (Pedersen, 2020), ggplot2 (Hadley Wickham, 2016), tidyverse (Wickham, 2017), readxl (Wickham et al., 2019), lmerTest (Kuznetsova et al., 2015), clipr (Lincoln, 2020), MuMin (Barton, 2020) and variancePartition (Hoffman and Schadt, 2016).

### Results

We found that the SOC, POC and MAOC contents of soils covered by biocrusts were generally greater than those of bare ground soils, but smaller than those of soils under the canopy of vegetation across the drylands surveyed (Figs. 1 and 2). The contents of SOC, POC and MAOC in bare ground soils decreased with increasing mean annual temperature (Figs. 1 and 3). The contents of SOC and MAOC also decreased with decreasing mean annual precipitation, whereas that of POC did not change with precipitation (Figs. 1 and 3). Increasing grazing pressure tended to increase SOC and MAOC contents, but the size of these effects was considerably smaller than that of temperature and precipitation (Figs. 2 and 3).

## CAPÍTULO 2

We observed significant interactions between the mean annual temperature and vegetation cover on SOC and MAOC contents (Fig. 3). In particular, SOC and MAOC contents decreased with increasing temperature to a lesser extent in soils under the canopy of vegetation than in bare ground soils (Figs. 1 and 3). In contrast, the effects of temperature were not modulated by biocrusts (Figs. 1 and 3). Our results also indicated that the effects of precipitation on the contents of total SOC and its fractions were not affected by the presence of vegetation nor by biocrust cover (Figs. 1 and 3). We found that the effects of grazing pressure on SOC contents were not modulated by biocrust cover, but negatively interacted with those of vegetation (Fig. 2).

Independently of the effects of temperature, precipitation and grazing, plant richness had a positive effect on SOC and MAOC contents, while woody cover had no effect on them (Fig. 3). Exchangeable Ca, fine texture, and microbial biomass C increased SOC, POC, and MAOC contents. Non-crystalline Al and Fe increased both SOC and MAOC, while soil pH decreased SOC; CIA had no effect (Fig. 3).

### **Discussion**

#### *Effects of biocrusts and vegetation on soil carbon across global drylands*

The larger SOC contents in biocrust-covered soils compared to bare ground soil across drylands worldwide shown here are consistent with local observations (Belnap et al., 2016; Coscostrina et al., 2021; Delgado-Baquerizo et al., 2016). The smaller effects of biocrusts on SOC contents compared to those of vegetation may be attributed to the lower biomass and photosynthetic capacity of biocrusts (Weber et al., 2022). Previous studies have also reported higher C inputs into the soil through plant litter and roots than through biocrusts secretions and necromass (Berdugo et al., 2021).

At an ecosystem scale, however, the influence of biocrust on SOC contents may gain importance as vascular vegetation in drylands becomes less abundant and scarce as rainfall is reduced (Abed et al., 2019; Berdugo et al., 2020). In fact, drylands worldwide are experiencing a shift in vegetation composition and arrangement, with reductions in species cover because of climate change (Craine et al., 2011; Van Vuuren et al., 2006). We found that plant cover decreases (Sup. Mat. Fig 2a) and woody cover increases (Sup. Mat. Fig. 2b) as temperature increases across global drylands, which might be an indicator of woody encroachment. This process may result in soil erosion, and

## CAPÍTULO 2

consequently in SOC loss and spatial distribution changes (Brazier et al., 2014). Reductions in the cover of vascular vegetation (some desertified areas present only about 5% of vegetation cover, Wang et al., 2008) leaves more space available for the proliferation of biocrust communities (they might cover as much as 40-100% of bare ground soil; Bowker et al., 2018; Delgado-Baquerizo et al., 2016; Ferrenberg et al., 2017; Xiao et al., 2019). In fact, we found that biocrusts cover was positively associated with temperature (Sup. Mat. Fig. 2c). Thus, C fixation and C inputs into soil may shift to be more dependent on biocrusts communities in drylands as temperature increases.

*Biocrusts do not buffer the effects of increasing temperature and decreasing precipitations on soil carbon, but plants do for temperature*

As expected, we found that SOC decreases as mean annual temperature increases and precipitation decreases (Gaitán et al., 2019; Smith & Waring, 2018). Unexpectedly, however, not only POC but also MAOC decrease with these changes in temperature and precipitation. These findings suggest that minerals provide limited protection for the organic C pool stored in dryland soils to face ongoing increases in temperature, and contrasts with the smaller vulnerability of MAOC to climate conditions reported in other studies not focused in drylands (Benbi et al., 2014; Lugato et al., 2021; Rocci et al., 2021).

Our results show that biocrusts do not modulate the negative effects of high temperatures and low precipitation on SOC and its fractions in global drylands. The results of our global survey contrast from previous studies describing a mitigating effect of biocrusts in ecosystem multifunctionality (Delgado-Baquerizo et al., 2016) and SOC storage drivers, such as soil microbial communities (Delgado-Baquerizo et al., 2018). Biocrust-forming organisms are poikilohydric, and thus intimately dependent on environmental conditions. High temperature and low precipitation promote increases in potential evapotranspiration, limiting the growth of lichens and bryophytes (Bowker et al., 2006). Thus, biocrusts under these conditions have relatively low biomass of cyanobacteria and algae (Romero et al., 2020), and therefore low capacity to capture atmospheric CO<sub>2</sub> (Ladrón de Guevara et al., 2018) compared with their counterparts present in more mesic environments. Our results may also be explained by a lower production of lichen compounds derived from secondary metabolism under drier and warmer conditions (BeGora & Fahselt, 2001; Bjerke et al., 2005). Therefore, our results

## CAPÍTULO 2

suggests that the ability of biocrusts to mitigate the negative effects of climate change on soil C in drylands may be limited.

Unlike biocrusts, we found that vegetation modulates the negative effects of temperature on SOC contents, and particularly on the MAOC fraction. Soil organic C decreased with increasing temperature to a lesser extent in soils under the canopy of vegetation than in bare ground soils (Figs. 1 and 3), probably through the contribution of plants to SOC inputs as well as its regulation on other processes that affect biological activity and soil C balance. These include the retention of sediments and water coming from dust and runoff, improvements in microclimate due to shading and increased infiltration under plant canopies (Berdugo et al., 2014; Leblanc et al., 2008; Nosoetto et al., 2012; Whitford, 2002). Furthermore, C inputs from rhizospheric processes may promote the accumulation of MAOC (Obersteiner & Klein, 2022), which may explain that the modulation effect of high temperatures on SOC might be attributed to rhizospheric inputs. Our results also show that plants may not be able to compensate for the negative effect of low precipitations. Plants need to adapt their traits to cope with water shortages (Berdugo et al., 2022), and, consequently, the protective effect of vegetation is endangered by increases in aridity such as those forecasted by upcoming decades, which may result in abrupt declines in the productivity, cover and diversity of dryland vegetation when particular aridity thresholds are covered (Berdugo et al., 2021). Our findings provide novel evidence of its importance to protect the soil C stored in drylands from forecasted climate change and desertification, and highlight the need to increment efforts to preserve and restore dryland vegetation as a tool to minimize negative effects of climate change on SOC.

### *Biocrusts do not interact with the effects of grazing pressure on soil carbon but plants do*

We found that biocrusts increase the contents of SOC and its fractions with respect to bare ground soils regardless grazing pressure (Figs. 1 and 3). This was unexpected since previous works have documented that grazing negatively affect biocrust attributes such as richness and cover (Eldridge & Koen, 1998; Mallen-Cooper et al., 2018; Velasco Ayuso et al., 2020), reducing the ability of biocrusts to stabilize the soil and to provide important ecosystem functions (Huajie et al., 2009) such as C fixation (Aranibar et al., 2008; Thomas, 2012), especially under high aridity conditions and grazing pressure (Mallen-Cooper et al., 2018; Velasco Ayuso et al., 2020). Indeed, trampling has been

## CAPÍTULO 2

proven to simplify biocrusts communities reducing its functions related to C fixation (Aranibar et al., 2008; Thomas, 2012). Although generally effects of grazing on biocrust are negative, it has been described that grazing does not directly affect the suite of functional traits in a given biocrust community (on which SOC depends) or the diversity of biocrusts (Eldridge et al., 2021), but rather reduces the overall cover of these organisms, indirectly reducing the ranges of functional traits (Mallen-Cooper et al., 2018). We found that the increase in SOC content in vegetated soils vs. bare ground areas tended to be slightly reduced when grazing pressure increased, although we were not able to distinguish effects on POC and MAOC (Figs. 1 and 3). The negative effect of increased grazing pressure on SOC in vegetated areas could be explained by adverse effects of grazing on plant production and biodiversity (Maestre et al., 2016). Since biodiversity loss is positively linked to primary productivity (Zhang et al., 2018) and ecosystem C cycling (Chen & Chen, 2019; Komarov et al., 2014); the negative effect of overgrazing on plant diversity and ecosystems functions (Zhang et al., 2021), especially in drier areas (Herrero-Juregui & Oesterheld, 2018; Tang et al., 2019; Wang & Tang, 2019; Zhang et al., 2020), supports the decreased in SOC content in vegetated areas linked to increase grazing pressure in our study. To sum up, our results suggest that the increased in grazing pressure expected in the next years (FAO, 2017) will reduce C storage in drylands in vegetated areas.

### **Conclusions**

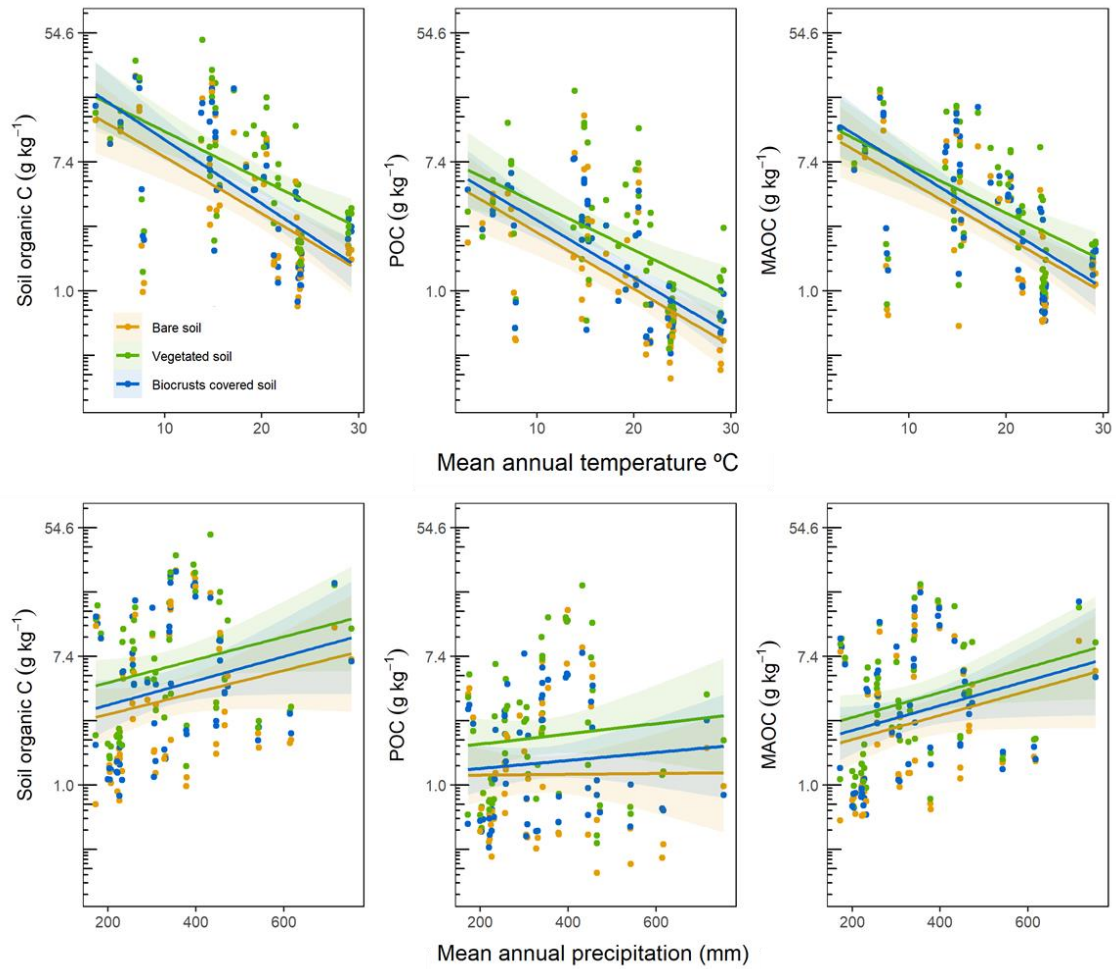
Our work indicates that global change drivers such as climate change and increases in grazing pressure affect SOC persistence in drylands and that the modulating effects of vegetation and especially biocrust communities are very limited. Vegetation is able to buffer the negative effects of increased temperature on the contents of SOC and MAOC, but neither plants nor biocrusts can compensate for the negative effects of low precipitations. Water scarcity thus affects both biocrusts and vegetation to a point where they cannot counteract soil C sensitivity to climate. We also found that under increasing grazing pressure, SOC contents are unaffected in biocrusts soils while decreased in vegetated soils. This suggests that the buffer effect exerted by vegetation on SOC in areas with high temperatures may disappear when grazing pressure increases, and that biocrust may better resist such increasing pressure. Our results thus provide further evidence that soil C persistence in drylands is threatened in a warmer and human-

## CAPÍTULO 2

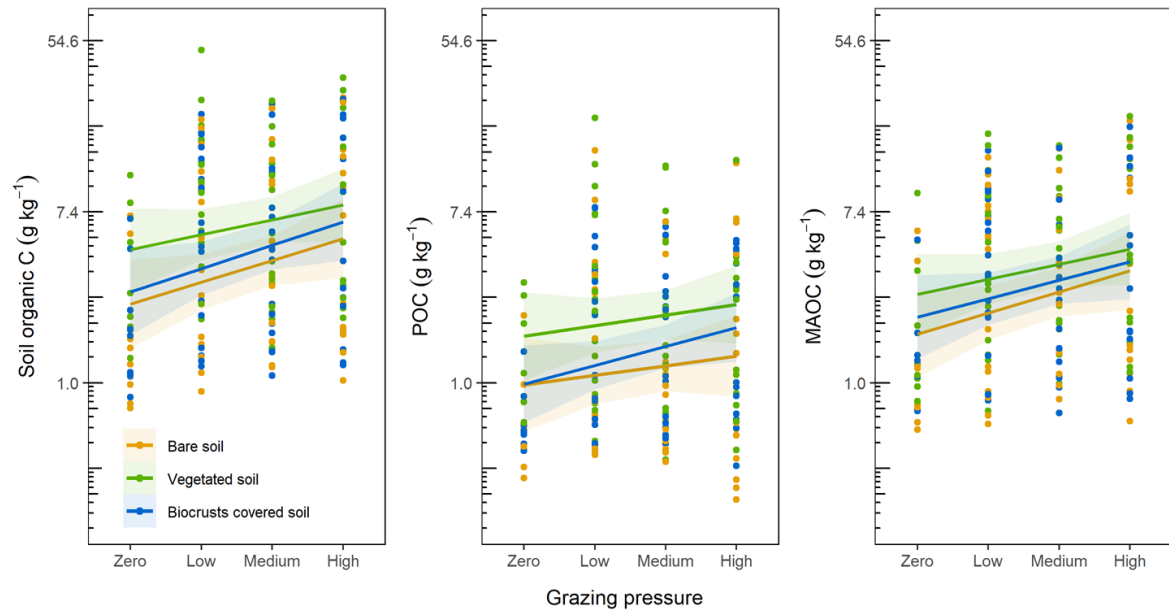
dominated world, and warn about a positive land C-climate feedback if this C is released to the atmosphere (García-Palacios et al., 2021). Our results also highlight the need to support efforts to maintain vascular vegetation cover in drylands, as well as the adoption of site-specific grazing management practices (Byrnes et al., 2018) according to local climate conditions (Abdalla et al., 2018; Maestre et al., 2022b). In addition, climate change mitigation and the consequent reductions of extreme events (i.e., drought, heat waves) is an even better strategy to enhance soil C sink capacity and decelerate desertification in drylands.



## CAPÍTULO 2

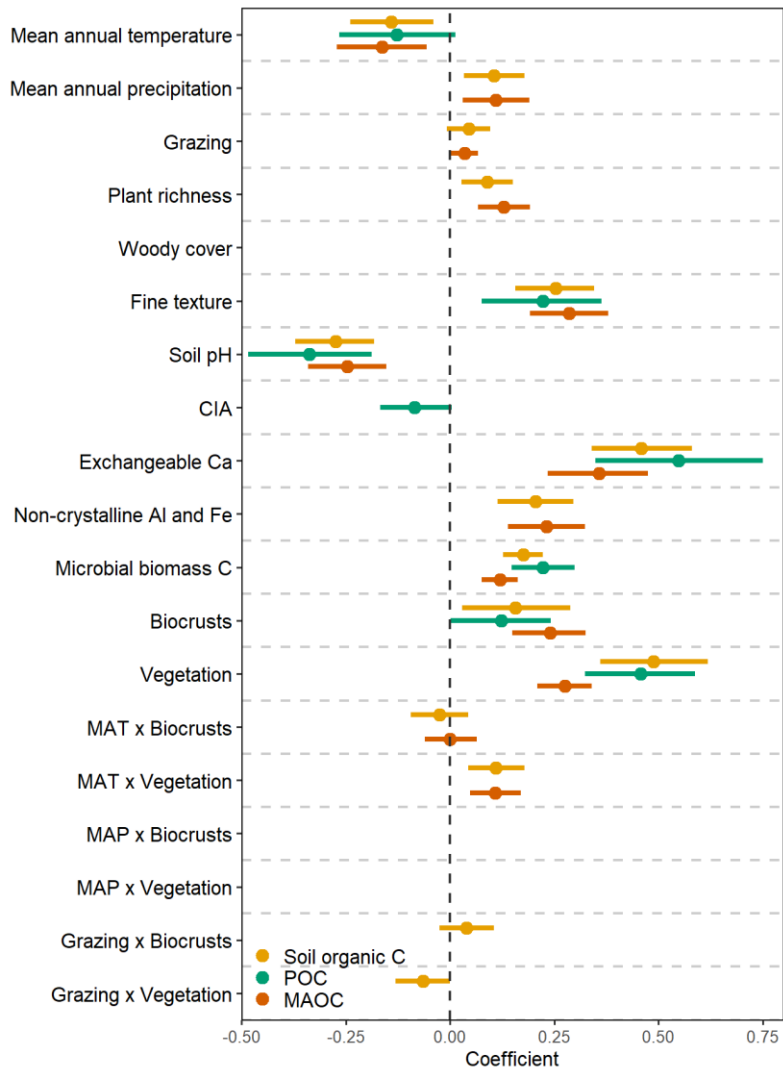


**Figure 1.** Relationship between total soil organic C (SOC), particulate organic C (POC), and mineral associated organic C (MAOC) contents and mean annual temperature and precipitation across global drylands. SOC, POC, and MAOC contents were transformed using the natural logarithm. Dots represent individual plots ( $n = 177$ ). Lines and shading represent linear regressions and 95% confidence intervals. Y-axis is shown on a natural logarithmic scale.



**Figure 2.** Relationship between total soil organic C (SOC), particulate organic C (POC), and mineral associated organic C (MAOC) under different grazing pressure levels. SOC, POC, and MAOC contents were transformed using the natural logarithm. Dots represent individual dryland plots ( $n = 177$ ). Lines and shading represent linear regressions and 95% confidence intervals. Y-axis is shown on a natural logarithmic scale.

## CAPÍTULO 2



**Figure 3.** Effects of climate, vegetation, soil, grazing and microsite (bare ground soil, biocrust-covered soil and soil under vegetation) on total soil organic C, particulate and mineral-associated soil organic C (POC and MAOC) contents in global drylands. Coefficients (dots) and 95% confidence intervals (bars) for fixed effects in mixed models optimized by backward selection; the full model included 12 potential climate, vegetation, soil, microsite and grazing predictors, as well as three terms for the interaction between microsite and grazing and climate predictors and some soil variables. The final linear mixed model for SOC had a marginal  $R^2$  of 0.91, while the  $R^2$  of POC was 0.73 and that of MAOC was 0.90. C pools, microbial biomass C, exchangeable Ca, and non-crystalline Al and Fe were natural-logarithm transformed; all the numerical predictors were standardized to compare effect sizes; yellow, green and vermilion represent SOC, POC and MAOC contents, respectively.

## References

- Abdalla, M., Hastings, A., Chadwick, D. R., Jones, D. L., Evans, C. D., Jones, M. B., Rees, R. M., & Smith, P. (2018). Critical review of the impacts of grazing intensity on soil organic carbon storage and other soil quality indicators in extensively managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 253, 62–81. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.023>
- Abed, R. M. M., Tamm, A., Hassenrück, C., Al-Rawahi, A. N., Rodríguez-Caballero, E., Fiedler, S., Maier, S., & Weber, B. (2019). Habitat-dependent composition of bacterial and fungal communities in biological soil crusts from Oman. *Scientific Reports*, 9(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42911-6>
- Adler, P. B., & Hall, S. A. (2005). The development of forage production and utilization gradients around livestock watering points. *Landscape*, 20(3), 319–333. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0467-1>
- Anderson, J. P. E., & Domsch, K. H. (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 10, 215–221. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90099-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8)
- Aranibar, J. N., Anderson, I. C., Epstein, H. E., Feral, C. J. W., Swap, R. J., Ramontsho, J., & Macko, S. A. (2008). Nitrogen isotope composition of soils, C3 and C4 plants along land use gradients in southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 72(4), 326–337. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.06.007>
- Bai, Y., & Cotrufo, M. F. (2022). Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *Science*, 377(6606), 603–608. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABO2380>
- Barton, K. (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 package version 1.1–7.
- BeGora, M., & Fahselt, D. (2001). Usnic acid and atranorin concentrations in lichens in relation to bands of UV irradiance. *The Bryologist*, 104(1), 134–140.
- Belnap, J., Weber, B., & Büdel, B. (2016). Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. In *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands* (pp. 3–13). In Springer, Cham.
- Belnap, J. (2002). Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and Fertility of Soils*, 35(2), 128–135. <https://doi.org/10.1007/S00374-002-0452-X>
- Benbi, D. K., Boparai, A. K., & Brar, K. (2014). Decomposition of particulate organic matter is more sensitive to temperature than the mineral associated organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 183–192. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2013.12.032>
- Berdugo, M., Mendoza-Aguilar, D. O., Rey, A., Ochoa, V., Gozalo, B., García-Huss, L., & Maestre, F. T. (2021). Litter decomposition rates of biocrust-forming lichens are similar to those of vascular plants and are affected by warming.

## CAPÍTULO 2

- Ecosystems*, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00599-0>
- Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J. J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehman, A., Rillig, M. C., Solé, R. V., & Maestre, F. T. (2020). Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, 367(6479), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Berdugo, M., Soliveres, S., & Maestre, F. T. (2014). Vascular Plants and Biocrusts Modulate How Abiotic Factors Affect Wetting and Drying Events in Drylands. *Ecosystems*, 17(7), 1242–1256. <https://doi.org/10.1007/S10021-014-9790-4/FIGURES/6>
- Berdugo, M., Vidiella, B., Solé, R. V., & Maestre, F. T. (2022). Ecological mechanisms underlying aridity thresholds in global drylands. *Functional Ecology*, 36(1), 4–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13962/SUPPINFO>
- Bivand, R. S., & Rundel, C. (2020). *rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS')*. <https://doi.org/10.1007/S10109-020-00336-0>
- Bjerke, J., Gwynn-Jones, D., & Callaghan, T. (2005). Effects of enhanced UV-B radiation in the field on the concentration of phenolics and chlorophyll fluorescence in two boreal and arctic–alpine lichens. *Environmental and Experimental Botany*, 53(2), 139–149.
- Bowker, M. A., Belnap, J., Davidson, D. W., & Goldstein, H. (2006). Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: support for a hierarchical conceptual model. *Wiley Online Library*, 43(1), 152–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01122.x>
- Bowker, M. A., Mau, R. L., Maestre, F. T., Escolar, C., & Castillo-Monroy, A. P. (2011). Functional profiles reveal unique ecological roles of various biological soil crust organisms. *Functional Ecology*, 25(4), 787–795. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01835.x>
- Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T., & Eldridge, D. J. (2018). Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant and Soil*, 429(1–2), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>
- Brazier, R. E., Turnbull, L., Wainwright, J., & Bol, R. (2014). Carbon loss by water erosion in drylands: Implications from a study of vegetation change in the south-west USA. *Hydrological Processes*, 28(4), 2212–2222. <https://doi.org/10.1002/hyp.9741>
- Byrnes, R. C., Eastburn, D. J., Tate, K. W., & Roche, L. M. (2018). A Global Meta-Analysis of Grazing Impacts on Soil Health Indicators. *Journal of Environmental Quality*, 47(4), 758–765. <https://doi.org/10.2134/jeq2017.08.0313>
- Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Rey, A., Soliveres, S., & García-Palacios, P. (2011). Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem. *Ecosystems*, 14(5), 835–847. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9449-3>
- Chamizo, S., Cantón, Y., Rodríguez-Caballero, E., Domingo, F., & Escudero, A. (2012). Runoff at contrasting scales in a semiarid ecosystem: A complex

## CAPÍTULO 2

- balance between biological soil crust features and rainfall characteristics. *Journal of Hydrology*, 452, 130–138. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.05.045>
- Chen, X., & Chen, H. Y. H. (2019). Plant diversity loss reduces soil respiration across terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 25(4), 1482–1492. <https://doi.org/10.1111/GCB.14567>
- Concostrina-Zubiri, L., Valencia, E., Ochoa, V., Gozalo, B., Mendoza, B. J., & Maestre, F. T. (2021). Species-specific effects of biocrust-forming lichens on soil properties under simulated climate change are driven by functional traits. In *New Phytologist*, 230, 1. <https://doi.org/10.1111/nph.17143>
- Cotrufo, M. F., & Lavelle, J. M. (2022). Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. *Advances in Agronomy*, 172, 1–66. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2021.11.002>
- Craine, J. M., Nippert, J. B., Towne, E. G., Tucker, S., Kembel, S. W., Skibbe, A., & McLauchlan, K. K. (2011). Functional consequences of climate change-induced plant species loss in a tallgrass prairie. *Oecologia*, 165(4), 1109–1117. <https://doi.org/10.1007/S00442-011-1938-8/FIGURES/3>
- D’Odorico, P., Bhattachan, A., Davis, K. F., Ravi, S. & Runyan, C. W. (2013). Global desertification: drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources*, 51, 326–344. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2012.01.013>
- Darke, A. K., & Walbridge, M. R. (1994). Estimating non-crystalline and crystalline aluminum and iron by selective dissolution in a riparian forest soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 25(11–12), 2089–2101. <https://doi.org/10.1080/00103629409369174>
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C., & Bardgett, R. D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11(5), 516–531. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2008.01164.X>
- Delgado-Baquerizo, M., Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., & Gallardo, A. (2010). Plants and biological soil crusts modulate the dominance of N forms in a semi-arid grassland. *Elsevier*, 42(2), 376–378. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.003>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Jeffries, T. C., & Singh, B. K. (2018). Biocrust-forming mosses mitigate the impact of aridity on soil microbial communities in drylands: observational evidence from three continents. *New Phytologist*, 220, 824–835. <https://doi.org/10.1111/nph.15120>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Ochoa, V., Gozalo, B., Berdugo, M., Val, J., & Singh, B. K. (2016). Biocrust-forming mosses mitigate the negative impacts of increasing aridity on ecosystem multifunctionality in drylands. *New Phytologist*, 209(4), 1540–1552. <https://doi.org/10.1111/nph.13688>
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of

## CAPÍTULO 2

- carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 5(7), 459–462. <https://doi.org/10.1038/ngeo1486>
- Eldridge, D. J., & Koen, T. B. (1998). Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. *Plant Ecology*, 137(1), 101–114. <https://doi.org/10.1023/A:1008036214140>
- Eldridge, D. J., & Delgado-Baquerizo, M. (2017). Continental-scale Impacts of Livestock Grazing on Ecosystem Supporting and Regulating Services. *Land Degradation and Development*, 28(4), 1473–1481. <https://doi.org/10.1002/ldr.2668>
- Eldridge, D. J., Mallen-Cooper, M., & Ding, J. (2021). Biocrust functional traits reinforce runoff patchiness in drylands. *Geoderma*, 400, 115152. <https://doi.org/10.1016/J.GEODERMA.2021.115152>
- FAO. (2017). Livestock and the environment. <https://www.fao.org/livestock-environment/en/>
- FAO. (2019). Measuring and modelling soil carbon stocks and stock changes in livestock production systems. Guidelines for assessment (*Version 1*).
- Fensham, R. J., & Fairfax, R. J. (2008). Water-remoteness for grazing relief in Australian arid-lands. *Biological Conservation*, 141(6), 1447–1460. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2008.03.016>
- Fensham, R. J., Fairfax, R. J., & Dwyer, J. M. (2010). Vegetation responses to the first 20 years of cattle grazing in an Australian desert. *Ecology*, 91(3), 681–692. <https://doi.org/10.1890/08-2356.1>
- Ferrenberg, S., Tucker, C. L., & Reed, S. C. (2017). Biological soil crusts: diminutive communities of potential global importance. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(3), 160–167. <https://doi.org/10.1002/FEE.1469>
- Fick, S., & Hijmans, R. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Gaitán, J. J., Maestre, F. T., Bran, D. E., Buono, G. G., Dougill, A. J., García Martínez, G., Ferrante, D., Guroh, R. T., Linstädter, A., Massara, V., Thomas, A. D., & Oliva, G. E. (2019). Biotic and Abiotic Drivers of Topsoil Organic Carbon Concentration in Drylands Have Similar Effects at Regional and Global Scales. *Ecosystems*, 22(7), 1445–1456. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00348-y>
- García-Palacios, P., Crowther, T. W., Dacal, M., Hartley, I. P., Reinsch, S., Rinnan, R., Rousk, J., van den Hoogen, J., Ye, J. S., & Bradford, M. A. (2021). Evidence for large microbial-mediated losses of soil carbon under anthropogenic warming. *Nature Reviews Earth and Environment*, 2(7), 507–517. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00178-4>
- Garnier, S., Ross, N., Rudis, B., Sciaini, M., & Scherer, C. (2018). viridis: Default Color Maps from ‘matplotlib’. *R package version 0.5, 1*, 2018.
- Goward, S. N., Tucker, C. J., & Dye, D. G. (1985). North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer.

## CAPÍTULO 2

- Vegetatio*, 64(1), 3–14. <https://doi.org/10.1007/BF00033449>
- Harris, D., Horwath, W. R., & Kessel, C. van. (2001). Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or CARBON-13 isotopic analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 65(6), 1853–1856. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2001.1853>
- Herrero-Juregui, C., & Oesterheld, M. (2018). Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos*, 127(6), 757–766. <https://doi.org/10.1111/OIK.04893>
- Hesse, P. (1971). *A textbook of soil chemical analysis*. London: Cambridge University Press.
- Hobbs, T. J. (1995). The use of NOAA-AVHRR NDVI data to assess herbage production in the arid rangelands of central Australia. *International Journal of Remote Sensing*, 16(7), 1289–1302. <https://doi.org/10.1080/01431169508954477>
- Hoffman G. E., Schadt E. E. (2016). variancePartition: Interpreting drivers of variation in complex gene expression studies. *BMC Bioinformatics*, 17,483, doi:10.1186/s12859-016-1323-z
- Huajie, L., Han, X., Linghao, L., Huang, J., Liu, H., & Li, X. (2009). Grazing Density Effects on Cover, Species Composition, and Nitrogen Fixation of Biological Soil Crust in an Inner Mongolia Steppe. *Rangeland Ecology & Management*, 62(4), 321–327. <https://doi.org/10.2111/08-179.1>
- Huang, J., Yu, H., Guan, X., & Wang, G. (2016). Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change*, 6(2), 166–171. <https://doi.org/10.1038/nclimate2837>
- Kettler, T. A., Doran, J. W., & Gilbert, T. L. (2001). Simplified Method for Soil Particle-Size Determination to Accompany Soil-Quality Analyses. *Soil Science Society of America Journal*, 65(3), 849–852. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2001.653849X>
- Kleber, M., Bourg, I. C., Coward, E. K., & Hansel, C. M. (2021). Dynamic interactions at the mineral–organic matter interface. *Nature Reviews Earth & Environment*, 0123456789, 1–19. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00162-y>
- Komarov, A., Pripulina, I., Zubkova, E., & Shanin, V. (2014). Plant biodiversity and soil nitrogen and carbon pools changes as a result of nitrogen deposition at permanent pine plots in Central Russia. In *EGU General Assembly Conference Abstracts* (p. 9958).
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2015). Package ‘lmerTest’. R package version. 2(0), 734. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Ladrón de Guevara, M., Gozalo, B., Raggio, J., Lafuente, A., Prieto, M., & Maestre, F. T. (2018). Warming reduces the cover, richness and evenness of lichen-dominated biocrusts but promotes moss growth: insights from an 8 yr experiment. *New Phytologist*, 220(3), 811–823. <https://doi.org/10.1111/nph.15000>



## CAPÍTULO 2

- Lal, R. (2009). Challenges and opportunities in soil organic matter research. *European Journal of Soil Science*, 60(2), 158–169. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2008.01114.x>
- Lavallee, J. M., Soong, J. L., & Cotrufo, M. F. (2020). Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral - associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 26(1), 261–273. <https://doi.org/10.1111/gcb.14859>
- Leblanc, M., Favreau, G., Massuel, S., Tweed, S. O., Loireau, M., & Cappelaere, B. (2008). Land clearance and hydrological change in the Sahel: SW Niger. *Elsevier*, 61, 135–150. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.08.011>
- Levi, E. B., & Madden, E. A. (1993). Levi, E. B. & Madden, E. A. The point method of pasture analyses. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 46, 267–279.
- Lian, X., Chen, A., Huntingford, C., Li, L. Z. X., Huang, J., Sheffield, J., Berg, A. M., Mcvicar, T. R., Keenan, T. F., Wang, T., Yang, Y., & Roderick, M. L. (2021). Multifaceted characteristics of dryland. *Nature Reviews Earth & Environment*, 0123456789. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00144-0>
- Lincoln, M. (2020). clipr: Read and Write from the System Clipboard. R package version 0.7.1.
- Lucatello, S., & Huber-Sannwald, E. (2020). Sustainable Development Goals and Drylands: Addressing the Interconnection. *Springer Climate*, 27–40. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22464-6\\_2/FIGURES/1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22464-6_2/FIGURES/1)
- Lugato, E., Lavallee, J. M., Haddix, M. L., Panagos, P., & Cotrufo, M. F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 14(5), 295–300. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00744-x>
- Maestre, F T, Eldridge, D. J., Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y. Le, Saiz, H., Gozalo, B., Ochoa, V., & Gaitán, J. J. (2022a). The BIODESERT survey: Assessing the impacts of grazing on the structure and functioning of global drylands. *Web Ecology*.
- Maestre, F.T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D.J., Saiz, H., Berdugo, M., Gozalo, B., Ochoa, V., Guirado, E., García-Gómez, M., Valencia, E., Gaitán, J., Asensio, S., Mendoza, B.J., Plaza, C., Díaz-Martínez, P., Rey, A., Hu, H.W., He, J.Z., ... & Gross, N. Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science*. doi: 10.1126/science.abq4062.
- Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Soliveres, S., Kéfi, S., Delgado-Baquerizo, M., Bowker, M. A., García-Palacios, P., Gaitán, J., Gallardo, A., Lázaro, R., & Berdugo, M. (2016). Structure and Functioning of Dryland Ecosystems in a Changing World. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), 215–237. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032311>
- Maestre, F. T., Escolar, C., Ladrón de Guevara, M., Quero, J. L., Lázaro, R., Delgado-Baquerizo, M., Ochoa, V., Berdugo, M., Gozalo, B., & Gallardo, A. (2013). Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in

## CAPÍTULO 2

- drylands. *Global Change Biology*, 19(12), 3835–3847. <https://doi.org/10.1111/gcb.12306>
- Mallen-Cooper, M., Eldridge, D. J., & Delgado-Baquerizo, M. (2018). Livestock grazing and aridity reduce the functional diversity of biocrusts. *Plant and Soil*, 429(1–2), 175–185. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3388-5>
- Miralles, I., Trasar-Cepeda, C., Leirós, M. C., & Gil-Sotres, F. (2013). Labile carbon in biological soil crust in the Tabernas desert, SE Spain. *Soil Biology and Biochemistry*, 58, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.010>
- Moreno-Jiménez, E., Ochoa-Hueso, R., Plaza, C., Aceña-Heras, S., Flagmeier, M., Elouali, F. Z., Ochoa, V., Gozalo, B., Lázaro, R., & Maestre, F. T. (2020). Biocrusts buffer against the accumulation of soil metallic nutrients induced by warming and rainfall reduction. *Nature Communications*, 3(1), 1–8. <https://doi.org/doi:10.1038/s42003-020-1054-6>
- Nesbitt, H., & Young, G. (1982). Early Proterozoic climates and plate motions inferred from major element chemistry of lutites. *Nature*, 299, 1–39. <https://doi.org/10.1038/299715a0>
- Nosetto, M., Jobbágy, E., Brizuela, A. B., & Jackson, R. B. (2012). The hydrologic consequences of land cover change in central Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 154, 2–11. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.01.008>
- Obersteiner, S., & Klein, T. (2022). Closing in on the last frontier: C allocation in the rhizosphere. *Global Change Biology*, 00, 1–3. <https://doi.org/10.1111/GCB.16432>
- Paul, E. A. (2016). The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology Biochemistry*, 98, 109–126. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.04.001>
- Pedersen, T. L. (2020). *Patchwork: The Composer of Plots*.
- Piñeiro, G., Paruelo, J. M., Oesterheld, M., & Jobbágy, E. G. (2010). Pathways of Grazing Effects on Soil Organic Carbon and Nitrogen. *Rangeland Ecology & Management*, 63(1), 109–119. <https://doi.org/10.2111/08-255.1>
- Poeplau, C., Don, A., Six, J., Kaiser, M., Benbi, D., Chenu, C., Cotrufo, M. F., Derrien, D., Gioacchini, P., Grand, S., Gregorich, E., Griepentrog, M., Gunina, A., Haddix, M., Kuzyakov, Y., Kühnel, A., Macdonald, L. M., Soong, J., Trigalet, S., ... Nieder, R. (2018). Isolating organic carbon fractions with varying turnover rates in temperate agricultural soils – A comprehensive method comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, 10–26. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.06.025>
- Rasmussen, C., Heckman, K., Wieder, W. R., Keiluweit, M., Lawrence, C. R., Berhe, A. A., Blankinship, J. C., Crow, S. E., Druhan, J. L., Hicks Pries, C. E., Marin-Spiotta, E., Plante, A. F., Schädel, C., Schimel, J. P., Sierra, C. A., Thompson, A., & Wagai, R. (2018). Beyond clay: towards an improved set of variables for predicting soil organic matter content. *Biogeochemistry*, 137(3), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0424-3>

## CAPÍTULO 2

- Reynolds, J. F., Stafford Smith, D. M., Lambin, E. F., Turner, B. L., Mortimore, M., Batterbury, S. P. J., Downing, T. E., Dowlatabadi, H., Fernández, R. J., Herrick, J. E., Huber-Sannwald, E., Jiang, H., Leemans, R., Lynam, T., Maestre, F. T., Ayarza, M., & Walker, B. (2007). Ecology: Global desertification: Building a science for dryland development. *Science*, *316*(5826), 847–851. <https://doi.org/10.1126/science.1131634>
- Rocci, K. S., Lavallee, J. M., Stewart, C. E., & Cotrufo, M. F. (2021). Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: A meta-analysis. *Science of The Total Environment*, *793*, 148569. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148569>
- Romero, A. L. N., Moratta, M. A. H., Carretero, E. M., Rodriguez, R. A., & Vento, B. (2020). Spatial distribution of biological soil crusts along an aridity gradient in the central-west of Argentina. *Journal of Arid Environments*, *176*, 104099. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104099>
- Safriel, U., Adeel, Z., Niemeijer, D., Puigdefabregas, J., White, R., Lal, R., Winslow, M., Ziedler, J., Prince, S., Archer, E., King, C., Shapiro, B., Wessels, K., Nielsen, T. T., Portnov, B., Reshef, I., Thornell, J., Lachman, E., & McNab, D. (2005). Dryland systems. In G. Balint, B. Antala, C. Carty, J.-M. A. Mabieme, I. B. Amar, & A. Kaplanova (Eds.), *Physical Education and Sport for Children and Youth with Special Needs Researches – Best Practices – Situation* (pp. 623–662). Island Press. <https://doi.org/10.2/JQUERY.MIN.JS>
- Scheu, S. (1992). Automated measurement of the respiratory response of soil microcompartments: Active microbial biomass in earthworm faeces. *Soil Biology and Biochemistry*, *24*(11), 1113–1118. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90061-2](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90061-2)
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, *478*(7367), 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Smith, K. R., & Waring, B. G. (2018). Broad-Scale Patterns of Soil Carbon (C) Pools and Fluxes Across Semiarid Ecosystems are Linked to Climate and Soil Texture. *Ecosystems*, *22*(4), 742–753. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0299-0>
- Sokol, N., & Bradford, M. A. (2019). Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input. *Nature Geoscience*, *12*(1), 46–53. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0258-6>
- Sparks, D. L., Page, A. L., Helmke, P. A., Loeppert, R. H., Soltanpour, P. N., Tabatabai, M. A., Johnston, C. T., & Sumner, M. E. Sparks, D. L., Page, A. L., Helmke, P. A., Loeppert, R. H., Soltanpour, P. N., Tabatabai, M. A., Johnston, C. T., & Sumner, M. E. (Eds.). (1996). *Methods of Soil Analysis, part 3: chemical methods*. Soil Science Society of America, American Society of Agronomy. <https://doi.org/10.2136/SSSABOOKSER5.3>
- Stoffel, M., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2020). partR2: partitioning R2 in

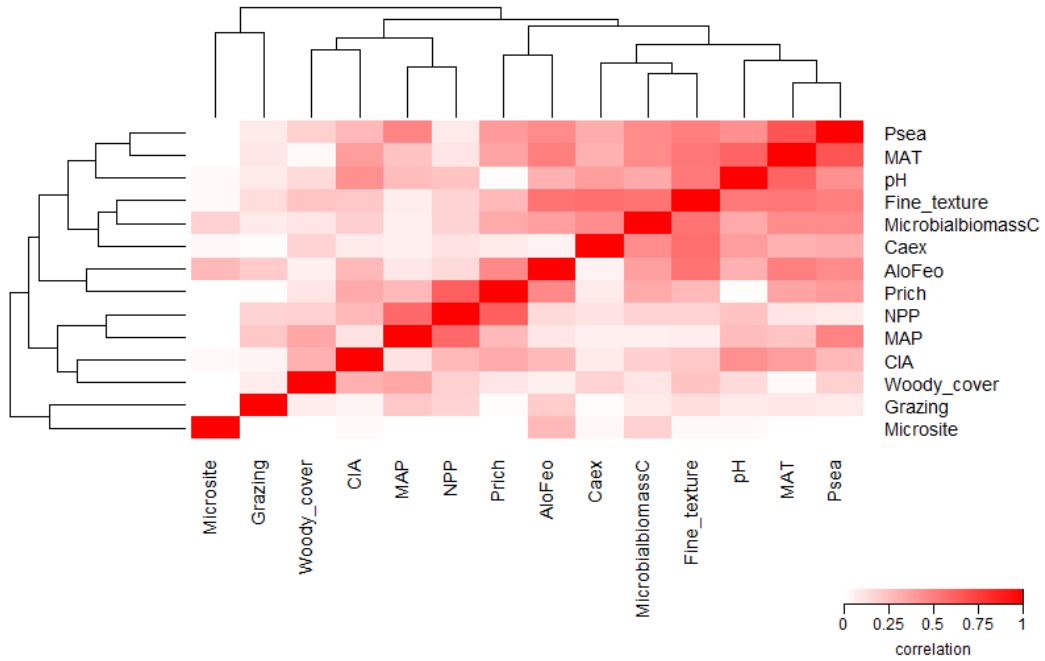
## CAPÍTULO 2

- generalized linear mixed models. *BioRxiv*.  
<https://doi.org/10.1101/2020.07.26.221168>
- Tang, S., Wang, K., Xiang, Y., Tian, D., Wang, J., Liu, Y., Cao, B., Guo, D., & Niu, S. (2019). Heavy grazing reduces grassland soil greenhouse gas fluxes: A global meta-analysis. *Science of The Total Environment*, *654*, 1218–1224. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2018.11.082>
- Thomas, A. D. (2012). Impact of grazing intensity on seasonal variations in soil organic carbon and soil CO<sub>2</sub> efflux in two semiarid grasslands in southern Botswana. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1606), 3076–3086. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0102>
- Van Auken, O. W. (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management*, *90*(10), 2931–2942. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2009.04.023>
- Van Vuuren, D. P., Sala, O. E., & Pereira, H. M. (2006). The Future of Vascular Plant Diversity Under Four Global Scenarios on JSTOR. *Ecological Society*, *11*, 25–44. <https://doi.org/10.5751/es-01818-110225>
- Velasco Ayuso, S., Oñatibia, G. R., Maestre, F. T., & Yahdjian, L. (2020). Grazing pressure interacts with aridity to determine the development and diversity of biological soil crusts in Patagonian rangelands. *Land Degradation and Development*, *31*(4), 488–499. <https://doi.org/10.1002/ldr.3465>
- Vermote, E., Justice, C., Claverie, M., & Franch, B. (2016). Preliminary analysis of the performance of the Landsat 8/OLI land surface reflectance product. *Remote Sensing of Environment*, *185*, 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.04.008>
- Voeten, C. C. (2021). buildmer: Stepwise Elimination and Term Reordering for Mixed-Effects Regression.
- von Fromm, S., Hoyt, A., Acquah, G., Aynekulu, E., Berhe, A. A., Haefele, S., Lange, M., McGrath, S., Shepherd, K., Sila, A., Six, J., Towett, E., Trumbore, S., Vågen, T.-G., Weullow, E., Winowiecki, L., & Doetterl, S. (2021). Continental-scale controls on soil organic carbon across sub-Saharan Africa. *Soil*, *7*(1), 305–332. <https://doi.org/10.5194/soil-2020-69>
- Wang, C., & Tang, Y. (2019). A global meta-analysis of the response of multi-taxa diversity to grazing intensity in grasslands. *Environmental Research Letters*, *14*(11), 114003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab4932>
- Wang, X., Chen, F., Hasi, E., & Li, J. (2008). Desertification in China: An assessment. *Earth-Science Reviews*, *88*(3–4), 188–206. <https://doi.org/10.1016/J.EARSCIREV.2008.02.001>
- Waring, B. G., Smith, K. R., Grote, E. E., Reibold, R., Tucker, C. L., Reed, S. C., & Howell, A. (2021). Climatic Controls on Soil Carbon Accumulation and Loss in a Dryland Ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *126*(12), e2021JG006492. <https://doi.org/10.1029/2021JG006492>
- Weber, B., Belnap, J., Büdel, B., Antoninka, A. J., Barger, N. N., Chaudhary, V. B., Darrouzet-Nardi, A., Eldridge, D. J., Faist, A. M., Ferrenberg, S., Havrilla, C. A., Huber-Sannwald, E., Malam Issa, O., Maestre, F. T., Reed, S. C.,

## CAPÍTULO 2

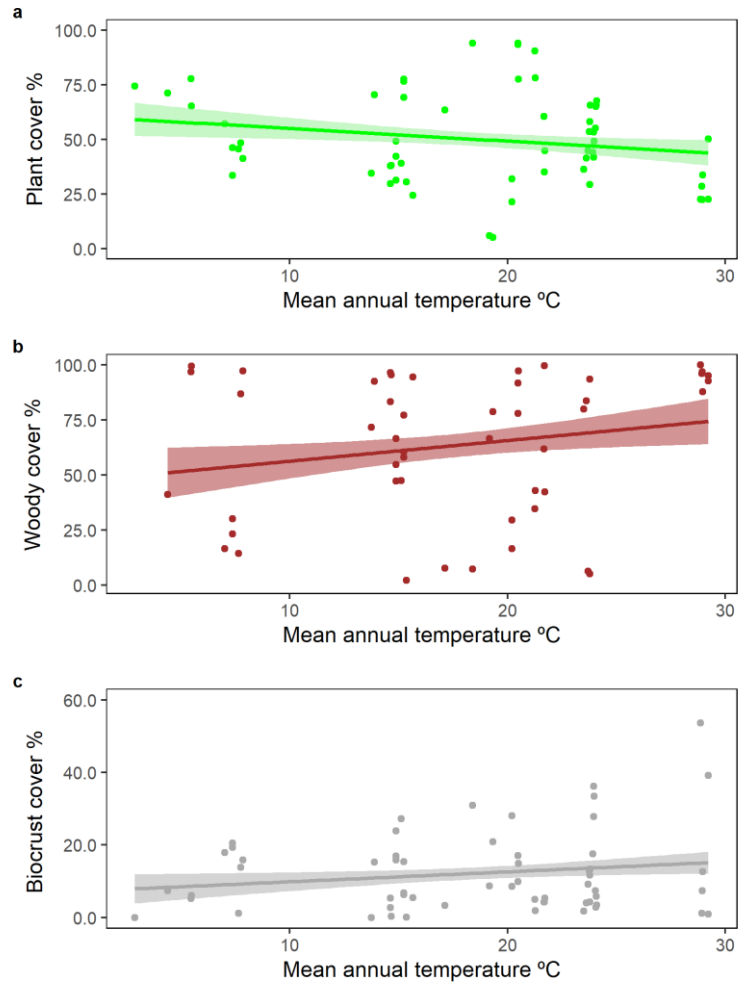
- Rodriguez-Caballero, E., Tucker, C., Young, K. E., Zhang, Y., ... Bowker, M. A. (2022). What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/BRV.12862>
- Whitford, W. G. (2002). *Ecology of desert systems*. London, UK: Academic Press
- Whitford, Walter G., & Parker, L. W. (1989). Contributions of soil fauna to decomposition and mineralization processes in semiarid and arid ecosystems. *Arid Land Research and Management*, 3(2), 199–215. <https://doi.org/10.1080/15324988909381199>
- Wickham, H., Bryan, J., Kalicinski, M., Valery, K., Leittenne, C., & Colbert, B., ... & Bryan, M. J. (2019). Package “readxl.”
- Wickham, H. (2017). The tidyverse. R package ver, 1(1), 836.
- Wickham, Hadley. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. In *Springer-verlag*. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9)
- Wilske, B., Burgheimer, J., Karnieli, A., Zaady, E., Andreae, M. O., Yakir, D., & Kesselmeier, J. (2008). The CO<sub>2</sub> exchange of biological soil crusts in a semiarid grass-shrubland at the northern transition zone of the Negev desert, Israel. *Biogeosciences*, 5(5), 1411–1423. <https://doi.org/10.5194/bg-5-1411-2008>
- Wilske, B., Burgheimer, J., Maseyk, K., Karnieli, A., & Zaady, E. (2009). Modeling the variability in annual carbon fluxes related to biological soil crusts in a Mediterranean shrubland. *Biogeosciences Discussions*, 6(4), 7295–7324. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-7295-2009>
- Xiao, B., Ma, S., & Hu, K. (2019). Moss biocrusts regulate surface soil thermal properties and generate buffering effects on soil temperature dynamics in dryland ecosystem. *Geoderma*, 351(2), 9–24. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.05.017>
- Zeidler, J., Hanrahan, S., & Scholes, M. (2002). Land-use intensity affects range condition in arid to semi-arid Namibia. *Journal of Arid Environments*, 52(3), 389–403. <https://doi.org/10.1006/JARE.2002.0990>
- Zhang, R., Wang, J., & Niu, S. (2021). Toward a sustainable grazing management based on biodiversity and ecosystem multifunctionality in drylands. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 48, 36–43. <https://doi.org/10.1016/J.COSUST.2020.09.005>
- Zhang, R., Wang, Z., Han, G., Schellenberg, M. P., Wu, Q., & Gu, C. (2018). Grazing induced changes in plant diversity is a critical factor controlling grassland productivity in the Desert Steppe, Northern China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 265, 73–83. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2018.05.014>
- Zhang, Y., Gao, X., Hao, X., Alexander, T., Shi, X., Jin, L., & Thomas, B. (2020). Heavy grazing over 64 years reduced soil bacterial diversity in the foothills of the Rocky Mountains, Canada. *Applied Soil Ecology*, 147, 103361

Supplementary material



**Supplementary material figure 1.** Pairwise correlation matrix between all pairs of variables. Precipitation seasonality (Psea), mean annual temperature (MAT), Ca exchangeable (Caex), non-crystalline Al and Fe (AloFeo), plant richness (Prich), net primary productivity (NPP), mean annual precipitation (MAP), and chemical index of alteration (CIA).

## CAPÍTULO 2



**Supplementary material figure 2.** Relationship between mean annual temperature and biocrusts cover (a), plant cover (b) and woody cover (c) in global drylands. Dots represent sites (n = 59).





## CAPÍTULO 3

# **Biocrusts modulate climate change effects on soil organic carbon pools: insights from a 9-year experiment**

Paloma Díaz-Martínez, Marco Panettieri, Pablo García-Palacios, Eduardo Moreno, César Plaza y Fernando T. Maestre





## CAPÍTULO 3

### **Abstract**

Accumulating evidence suggests that warming associated with climate change is decreasing the total amount of soil organic carbon (SOC) in drylands, although scientific research has not given enough emphasis to particulate (POC) and mineral-associated organic carbon (MAOC) pools. Biocrusts are a major biotic feature of drylands and have large impacts on the C cycle, yet it is largely unknown whether they modulate the responses of POC and MAOC to climate change. Here, we assessed the effects of simulated climate change (control, reduced rainfall (RE), warming (WA), and RE+WA) and initial biocrust cover (low (<20%) vs. high (>50%)) on the mineral protection of soil C and soil organic matter quality in a dryland ecosystem in central Spain for 9 years. At low initial biocrust cover levels, both WA and RE+WA increased SOC, especially POC but also MAOC, and promoted a higher contribution of carbohydrates, relative to aromatic compounds, to the POC fraction. These results suggest that the accumulation of soil C under warming treatments may be transitory in soils with low initial biocrust cover. In soils with high initial biocrust cover, climate change treatments did not affect SOC, neither POC nor MAOC fraction. Overall, our results indicate that biocrust communities modulate the negative effect of climate change on SOC, since no losses of soil C were observed with the climate manipulations under biocrusts. Future work should focus on determining the long-term persistence of the observed buffering effect by biocrust-forming lichens, as they are known to be negatively affected by warming.

**Keywords:** carbon cycling, soil organic matter, particulate-associated organic carbon, mineral-associated organic carbon, nuclear magnetic resonance, biocrusts, climate change.

### **Introduction**

Drylands include arid, semiarid, and dry-subhumid ecosystems, and altogether represent ~41% of the global land surface area (Cherlet et al., 2018). Despite their reduced soil organic carbon (SOC) content compared with more mesic environments, because of their vast extension they represent 32% of the global SOC pool, which is equivalent to 646 Pg of organic C (Plaza et al., 2018). Drylands also play a critical role in regulating the variability of the global terrestrial C sink (Ahlström et al., 2015), and thus are of paramount importance when forecasting the climate of the future and its impact on terrestrial ecosystems (Safriel et al., 2005). The rising temperatures and the concomitant increasing aridity projected by climate models in drylands over this century (Feng & Fu, 2013) may reduce plant C inputs into the soil and increase soil organic matter decomposition (Davidson & Janssens, 2006; Maestre et al., 2015). This not only may increase the flux of CO<sub>2</sub> to the atmosphere and reinforce climate change, but also may accelerate land degradation and desertification (Berdugo et al., 2020; Huang et al., 2016).

The top surface of dryland soils, where SOC largely accumulates (FAO & ITPS, 2015; Thomas, 2012) is often dominated by biocrusts (soil communities mainly composed of cyanobacteria, algae, bryophytes, lichens, and fungi in varying proportions that create a surface crust of soil particles of few millimeters bound together by organic materials; Belnap et al., 2016). Biocrusts have been estimated to cover about 12% of the Earth's terrestrial surface (Rodríguez-Caballero et al., 2018) and can be particularly abundant in arid and semiarid regions (Maestre et al., 2021). In addition to playing essential roles in multiple soil functions such as water and nutrient cycling, biological weathering and soil stabilization (Belnap et al., 2016; Concostrina-Zubiri et al., 2021; Delgado-Baquerizo et al., 2016), these communities fix over 2.6 Pg year<sup>-1</sup> of atmospheric C globally (Elbert et al., 2012), and play a key role in soil organic C cycle across global drylands. For example, extracellular polysaccharides from cyanobacteria promote nutrient absorption by soil particles (Mager & Thomas, 2011) and increase soil stability, reducing soil erosion (Bowker et al., 2018). Growing evidence shows that climate change will affect biocrust communities worldwide (Belnap et al., 2016; Baldauf et al., 2021; Ladrón de Guevara et al., 2018; Reed et al., 2019). Increases in

### CAPÍTULO 3

aridity linked to climate change are expected to considerably decrease the cover and shift the distribution of biocrusts in drylands (Rodríguez-Caballero et al., 2018), hampering the ecosystem services provided by these communities.

The impact of climate change on SOC content in soils covered by biocrusts will be also determined by their influence on SOC stability. Traditionally, SOC stability was attributed to its molecular composition but now we know that it also depends on its interactions with soil minerals, which play a major role by posing physical and chemical barriers to microbial decomposition (Kleber et al., 2021). For this reason, the separation of SOC into particulate organic C (POC) and mineral-associated organic C (MAOC) is particularly useful to understand SOC dynamics and responses to climate change (Lavallee et al., 2020). The POC fraction is mainly in the form of undecomposed or partially decomposed plant and fungi structural organic compounds with low N content (Golchin et al., 1994, Cotrufo & Lavalle., 2022). In contrast, the MAOC fraction consists of relatively lower molecular weight compounds mainly produced by microorganisms (e.g. cellular and extracellular microbial compounds; Bradford et al., 2013; Kleber et al., 2015; Liang et al., 2019;). In addition, being chemically bound to soil minerals, MAOC is more protected from decomposition than POC (Lavallee et al., 2020). As a result, POC has been shown to have a faster turnover cycle, higher vulnerability to alterations, and higher responsiveness to management than MAOC (Poeplau et al., 2018, Wander, 2004; Cotrufo & Lavallee, 2022). Also, because of their different composition, arrangement in the soil mineral matrix, and cycling rates, POC and MAOC exert different functions. Current paradigms indicate that POC is more closely associated with soil biological activity and nutrient provision to plants, whereas MAOC provides a more stable C pool for climate regulation, plant nutrient retention, and water holding capacity (Wander, 2004; Wood et al., 2016).

Climate change has been suggested to alter the various mechanisms of SOC protection from microbial decomposition (Conant et al., 2011; Davidson & Janssens, 2006; Groffman et al., 2001). However, there are few studies evaluating the effect of climate change on the stability of C in drylands using C fractionation (Bai et al., 2020; He et al., 2012; Link, et al., 2003; Song, et al., 2012) and its molecular composition has been barely assessed so far (Puissant et al., 2017; Schnecker et al., 2016). To the best of our knowledge, no previous study has evaluated the joint effects of biocrusts and climate change on SOC fractions. Doing so could shed novel insights on the effects of

## CAPÍTULO 3

climate change on SOC stability and functioning in biocrust-dominated drylands, and would advance our capacity to quantify the feedback between terrestrial C cycle and climate change.

Using a climate change experiment located in a semiarid ecosystem in the center of Spain, Maestre et al. (2013) observed a decrease in biocrust cover paralleled by an increase in SOC content in high initial biocrust cover soils after four years of warming. We examined whether the increases in SOC content observed in this experiment lasted for 9 years, and evaluated the impacts of biocrust development and simulated climate change on C stability and its vulnerability to simulated climate change. To do so, we assessed whether biocrusts regulate the effects of climate change (ambient conditions, 35% rainfall reduction, 2-3 °C warming, and the combination of both) on SOC, POC and MAOC contents, and molecular composition of POC using solid-state  $^{13}\text{C}$  nuclear magnetic resonance.

### **Materials and methods**

#### *Site and experimental design*

The field experiment used in this work is located at the Aranjuez Experimental Station, in central Spain (40° 02' N, 3° 32' W, 590 m above sea level). The climate is semiarid Mediterranean, with warm dry summers and moist cool winters. The mean annual temperature is 15 °C, and the mean annual precipitation is 349 mm. Perennial vegetation cover is below 40% and mainly consists of grasses, such as *Stipa tenacissima*, and small shrubs, such as *Helianthemum squamatum* and *Gypsophila struthium*. The bare areas between perennial vegetation are colonized by a well-developed biocrust community that covers ~32% of the soil surface and is dominated by several lichen species, such as *Diploschistes diacapsis*, *Squamarina lentigera*, *Fulgensia subbracteata*, and *Psora decipiens*, and mosses such as *Pleurochaete squarrosa* and *Didymodon acutus* (Castillo-Monroy et al., 2011; Maestre et al., 2013). The soil is a Gypsic Leptosol (IUSS Working Group WRB, 2014), with pH values ca. 7 (Maestre et al., 2013).

The experiment was set up in 2008 and has a full factorial design, with three factors, each with two levels, and ten replicates per treatment applied in 1.25 × 1.25-m plots distributed in the interspaces of plants randomly and separated at least 1 m from each other. The factors are biocrust cover at the beginning of the experiment (<20% vs.

## CAPÍTULO 3

>50%, or low vs. high), rainfall exclusion (RE, control vs. rainfall exclusion), warming (WA, control vs. warming), and the combination of both (RE+WA). The RE scenario was simulated with passive rainfall shelters based on the design of Yahdjian and Sala (2002). Every rainfall shelter is composed of three methacrylate grooves (see extended data Fig. 1) connected to plastic bottles that accumulate the excluded water. Most climate models foresee 10-to-50% reductions in the total amount of rainfall during spring and fall in the next decades in our study area (Escolar et al., 2012). To simulate these conditions, each methacrylate groove has an area of 1.44 m<sup>2</sup> (1.2 m × 1.2 m) and a mean height of 1 m, covers approximately 37% of the surface, and reduces the total amount of rainfall reaching the soil surface by 33% on average. Open-top chambers (OTCs) were used to simulate a temperature scenario similar to that forecast by general circulation models, that is, a temperature increase of 2–3 °C for 2040–2070 (De Castro et al., 2005). The OTCs consist of methacrylate sheets (40 × 50 × 32 cm) forming a hexagon and suspended 3–5 cm over the ground by a metal frame to avoid overheating by allowing air circulation. Methacrylate ensures 92% transmittance in the visible spectrum and very low emission in the infrared wavelength according to the manufacturer (Decorplax S.L.). See Escolar et al. (2012) and Maestre et al. (2013) for additional details on the experimental design and microclimatic impacts of OTCs and rainfall shelters.

### *Biocrust cover measurements*

Biocrust cover was monitored within 20-cm-diameter PVC rings permanently installed one in each plot at the beginning of the experiment and after 1, 3, 5, 6, 7, 8, and 9 years. We used photographs and the software GIMP (<http://www.gimp.org> to map biocrust areas), and ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>, to calculate the size of biocrust-covered areas) (Maestre et al., 2013). Biocrust cover measurements thus correspond to the area covered by the visible components of the biocrust community namely lichens and bryophytes, of the 10 plots. This is a common and non-destructive method for measuring biocrust cover (Chamizo et al., 2021; Wang et al., 2021), but only considers visible biocrust components.

## CAPÍTULO 3

### *Soil sampling and organic C fractionation*

Soil samples were collected from the top 0-1 cm from five randomly selected plots per treatment outside the PVC rings at the beginning of the experiment and 9 years later (June 2017). In the laboratory, the soil samples were passed through a 2-mm sieve and air-dried after carefully removing visible biocrust components.

SOC was fractionated into free light, occluded light, and mineral-associated organic C (MAOC) pools by the densimetric scheme of Golchin (1994). Briefly, 10 g of soil and 50 mL of NaI (at a density of 1.85 g mL<sup>-1</sup>) were shaken rotationally for 30 s with at 1 revolution s<sup>-1</sup> within a centrifuge tube. The mixture was then centrifuged, and the floating free light C fraction separated from the heavy fraction (MAOC) by suction and filtration. The occluded light C was separated from the MAOC by a second density separation after ultrasonic disruption of the aggregates in the heavy fraction with an energy input of 1500 J g<sup>-1</sup>. The recovered fractions were oven-dried at 60 °C, weighed, and ground with a ball mill.

Total organic C content in soil samples and organic C fractions were determined by dry combustion with a Thermo Flash 2000 NC Soil Analyzer. Carbonates were removed before the analysis by acid fumigation (Harris et al., 2001). The content of POC in the soil was calculated as the sum of the contents of occluded light C (<5% of total SOC content) and free light C (Golchin et al., 1994; Lavallee et al., 2020).

We mixed the corresponding replicates of free light C and analyzed them by solid state <sup>13</sup>C cross-polarization at the magic angle spinning (CP-MAS) nuclear magnetic resonance (NMR). We focused this molecular compositional analysis on the free light organic C (POC) because this fraction has the fastest turnover (from less than 10 years to decades), and thus is arguably the most responsive to climate alterations (Lavallee et al., 2020). The use of composite samples in NMR analyses in soil science is a common practice to reduce analytical times and costs, which takes advantage of the technical stability and reproducibility of the results provided by NMR spectroscopy. The NMR spectra were acquired on a Bruker AV 400 MHz wide-bore spectrometer equipped with a 4-mm <sup>1</sup>H/X/Y MAS probe, operating at a MAS frequency of 10,000 Hz, a ramp-CP contact time of 3 ms, a recycle delay of 4 s, and approximately 10,000 scans were acquired for each spectra. The free induction decay signal was digitized and multiplied by an exponential function corresponding to 60 Hz line broadening in the



## CAPÍTULO 3

final transformed spectrum. The spectra were then baseline corrected, calibrated relative to adamantane, and integrated into the following chemical shift regions: alkyl-C (0–45 ppm), *N*-alkyl/methoxyl C (45–60 ppm), *O*-alkyl C (60–90 ppm), anomeric C (90–110 ppm), aryl C (110–145 ppm), heteroaromatic C (145–165 ppm), carboxyl/amide C (170–225 ppm (Knicker, 2011; Lüdemann & Nimz, 1973). Signals at 168 ppm due to carbonates were excluded from data treatment. The NMR spectra were treated and integrated using MestReNova software (version 12.0.4-22023 ©Mestrelab Research S.L. 2018). To assess significant differences in composite samples analyzed with  $^{13}\text{C}$  NMR, Baldock & Smernik (2002) proposed a 2% difference in the area of spectral regions as limit of significance for spectra with high signal to noise ratios, while Diekow et al. (2005) set up specific limits for each spectral region ranging from 2.5 to 8.3%.

### *Data analysis*

Analyses were conducted separately for plots with low and high biocrust cover since data visual inspection and preliminary analyses showed that biocrust cover had important interactive effects with warming and/or rainfall exclusion (RE) on many of the response variables measured (Supplementary table 1). This was also consistent with observations from Maestre et al. (2013). The main and interaction effects of climate and time on biocrust cover were tested by linear mixed-effects models. Both a slope (time) and intercept (PVC ring) were incorporated in the random term of the model to account for the temporal autocorrelation because of the repeated measures on the same 10 plots over time (Bates et al., 2015), and autocorrelation plots were used to check the independence of the residuals. The analyses of variance (ANOVAs) for the fitted linear mixed effects models were conducted using the Satterthwaite's method for denominator degrees-of-freedom and F-statistic estimation. We used data from the 10 plots, and transformed biocrust cover data using natural-logarithm to reduce their skewness.

To estimate how simulated climate change affected soil C variables throughout the duration of the experiment, we calculated the absolute effect size ( $A_e$ ) as  $C_9 - C_0$  where  $C_0$  and  $C_9$  are the values at the beginning of the experiment and nine years later, respectively. Since we selected random plots at the beginning and at the end of the period, the evaluated C values do not correspond to the same plots, so  $A_e$  was calculated as  $C_9$  minus the mean  $C_0$  for each treatment ( $n = 5$ ). The effects of climate change on the

## CAPÍTULO 3

contents of SOC, POC, and MAOC ( $n=40$ ) at the beginning of the experiment, after 9 years, and on  $A_e$  were analyzed by linear models, or by Kruskal-Wallis and Dunn's tests when the assumptions of normality and homoscedasticity of the residuals were not met. Normality and homoscedasticity were examined using Shapiro-Wilk and Levene's tests, respectively. All the data visualization and analyses were performed using R version 4.1.1 (R Core Team, 2021) and the R packages tidyverse 1.3.1 (Wickham, 2017), readxl 1.3.1 (Wickham et al., 2019), lme4 1.1-27 (Bates et al., 2015), lmerTest 3.1-3 (Kuznetsova et al., 2015), dunn.test 1.3.5 (Dinno & Dinno, 2017), and patchwork 1.1.1 (Pedersen, 2020).

### Results

#### *Biocrust cover*

We found a significant interaction between the effects of climate change and time on biocrust cover, both in plots with low ( $F(3) = 12.9$ ,  $P < 0.001$ ) and high ( $F(3) = 4.32$ ,  $P = 0.011$ ) initial biocrust cover. In plots with low initial biocrust cover, biocrust cover in the control and RE treatments increased from 6% at the beginning of the experiment to 24% and 29%, respectively, after 9 years, whereas biocrust cover remained constant in WA and RE+WA during the entire experimental period (Fig. 1). In plots with high initial biocrust cover, biocrust cover declined over time, especially in WA (from 74% to 18%) and RE+WA (from 77% to 16%) treatments, but also in RE (from 82% to 44%) and control (from 86% to 44%) conditions (Fig. 1).

#### *Total, particulate, mineral-associated organic C contents*

At the beginning of the experiment, the contents of SOC, POC and MAOC were higher in plots with high initial biocrust cover compared to the those with low cover (Fig. 2), and the percentage of the POC fraction in the total SOC pool was slightly lower (43%) than those of the MAOC fraction (55%) (Table 1). After nine years, soils with low initial biocrust cover subjected to WA, and especially to RE+WA, had significantly greater SOC, POC and MAOC contents than those under RE and ambient conditions, whereas soils with high initial biocrust cover were not affected by any of our climate change treatments (Fig. 2). In plots with low initial biocrust cover and with respect to

## CAPÍTULO 3

initial levels, SOC contents increased by 186% after WA and by 206% after RE+WA, POC increased by 235% after WA and by 232% after RE+WA, and MAOC increased by 153% after WA and by 173% after RE+WA (Fig. 3). As a result, the percentage of the POC fraction in the total SOC pool for low initial biocrust cover increased after 9 years of WA (increase in 30%) and RE+WA (13%), whereas that of MAOC decreased (18% with WA and 13% with RE+WA; Table 1).

### *Molecular composition of particulate organic C*

The molecular composition of the POC fraction in soils with low initial biocrust cover presented a less marked contribution of *O*-alkyl C compounds, an increased presence of *N*-alkyl and aromatic C, and greater alkyl/*O*-alkyl C ratios than that of the POC fraction in soils with high initial biocrust cover, for all the treatments examined. Regardless of initial biocrust cover, RE+WA, WA, and, to a lesser extent, RE decreased the aromaticity of POC and increased the *O*-alkyl contribution to its molecular composition with respect to the control treatment. In soils with low initial biocrust cover, the alkyl/*O*-alkyl C ratio of POC in soils under all climate manipulations was smaller than that of POC in the control soils (Table 2).

### **Discussion**

Understanding how biocrust communities regulate the response of SOC to climate change is essential to improve our ability to forecast C feedbacks in dryland ecosystems. In this study, we monitored SOC over 9 years of simulated warming and drought conditions to evaluate the influence of biocrust on the capacity of soils to store C. We found that the presence of biocrust cover modulates the effect of simulated climate change, resulting in an increase or no loss of SOC contents for low and high initial biocrust cover soils, respectively. However, this effect may be transitory since it is associated with the unprotected C and linked to an increase in carbohydrates and a decrease in aromatic compounds.

Carbon in the form of non-living biomass from biocrusts is incorporated into the soil and decomposed at a similar rate than plant litter in the study area (Berdugo et al., 2021). An increase in the mortality of biocrust-forming lichens has been hypothesized to drive the increase in SOC observed after 4 years of warming in high initial biocrust

### CAPÍTULO 3

cover areas in our experiment (Maestre et al., 2013). However, this increase in SOC may disappear in the long-term as a consequence of progressive reduction in biocrust cover and lichen-derived soil C inputs. In fact, our results show that the positive warming effects on SOC observed in Maestre et al. (2013) under high biocrust levels disappear after 9 years.

In contrast with the results for high initial biocrust cover areas, we found an increase in SOC associated with WA and RE+WA in soils with low initial biocrust cover after 9 years. This increase indicates that C inputs through the incorporation of non-living biocrust biomass into the soil (Berdugo et al., 2021) are higher than soil C losses via soil respiration. Also, the cyanobacteria present in the area, which include common biocrust species from the genera *Microcoleus* and *Trichocoleus* (Cano-Díaz et al., 2018), may have increased their abundance in detriment of that of lichens (as observed in similar experiments in other parts of the world; Ferrenberg et al., 2015) providing additional C inputs into the soil. This result is also consistent with other studies on the same system indicating that soil respiration in areas with low initial biocrust cover is smaller than that in areas with high initial biocrust cover (Dacal et al., 2020; Escolar et al., 2015). In addition, our study did not detect a statistical effect of the single treatment of reduced rainfall (RE) on SOC, but significant effects of WA and RE+WA on this variable were observed. This is in line with previous studies in the same area showing that WA and RE+WA (but not RE alone) reduces soil respiration (Escolar et al., 2015; Dacal et al., 2020) and therefore C loss, probably because of a soil moisture reduction induced by an increased evaporation (Lafuente et al., 2018).

To sum up, our observations of no net organic C gains in soils with high biocrust cover may be attributed to rapid losses of C inputs into the soil through high respiration rates. In contrast, low respiration of soils with low initial biocrust cover under WA treatments facilitates the preservation of biocrust-derived C inputs, increasing SOC (García-Palacios et al., 2018; Dacal et al., 2020). Future studies including soils with no biocrust cover would be useful to further disentangle biocrust cover effects on SOC. It must be noted that the potential contribution of plants to the effects on SOC described in our study may be arguably expected to be negligible. This is so because our experimental plots were established in the interspaces with sparse perennial cover (some small individuals and seedlings of the shrub *Helianthemum squamatum* are present across the plots) and the roots of the dominant plant species in the area (*Stipa*

### CAPÍTULO 3

*tenacissima*) does not spread beyond their canopies (Puigdefábregas et al., 1999). In fact, we did not visually detect plant roots in our soil samples.

The responses of biocrust communities to disturbances may be remarkably similar across large latitudinal and longitudinal gradients, even in cases where species identity and composition vary (Belnap & Lange, 2003). Thus, the shifts in biocrust cover in response to climate change observed here may be reasonably expected to be found in other ecosystems under similar scenarios (Ferrenberg & other, 2015, Finger-Higgins et al., 2022). However, previous studies have also documented that biocrust composition, respiration and cover development highly depends on soil moisture (Chamizo et al., 2016). This suggests that more research is needed to elucidate the potential effects of climate change in SOC and its fractions especially in other environments with different soil moisture regimes.

Previous literature highlighted that in a scenario without biocrust, higher temperatures can enhance SOC decomposition (Conant et al., 2011) and decrease C stocks (Link et al., 2003). Across terrestrial ecosystems, most studies that have simulated warming found soil C losses associated with them (Crowther et al., 2016). In our study, however, SOC remained constant or even increased after climate manipulations for high or low initial biocrust cover levels, respectively. This result indicates that the presence of biocrust communities reduces the negative effects of simulated climate change on SOC. Nevertheless, biocrust cover reductions associated with warming in our experiment (Dacal et al., 2020, Ladrón de Guevara et al., 2018) may compromise this effect in the long term, so the observed maintenance or increase of SOC associated with biocrust could be transitory.

The literature evaluating the effects of experimental warming and rainfall exclusion on soil C in biocrust-dominated drylands is very scarce and show contrasting results, from negative (Darrouzet-Nardi et al., 2015) to positive (García-Palacios et al., 2018). We still need to improve our knowledge on the effects of warming and rainfall reduction on POC and MAOC fractions to better understand how and to what extent SOC is protected from decomposition in the context of climate change (Cotrufo et al., 2019). The increment in SOC content with warming in low biocrust cover plots was observed for both the unprotected POC and mineral-protected MAOC fractions, but was particularly evident for the former. This is consistent with a higher responsiveness of the POC fraction to disturbances compared to MAOC. In contrast, previous studies have

### CAPÍTULO 3

shown a decrease in SOC content with warming, especially in the POC fraction (He et al., 2012; Link et al., 2003; Song et al., 2012). This decline has been attributed to an increase in microbial decomposition and respiration associated with elevated temperatures in mesic environments (Lehmann et al., 2017; Rillig et al., 2002). The higher turnover rate and sensitivity of the POC fraction to environmental changes compared to MAOC (He et al., 2012; Link et al., 2003; Song et al., 2012) may explain the relatively higher increase in POC detected under the WA and RE+WA treatments, and can be attributed to the incorporation of non-living lichen biomass from biocrusts (Berdugo et al., 2021). Although less remarkable, the increase in MAOC observed may be attributed to warming causing a reduced turnover of non-living biomass due to suppression of fungal growth and soil respiration (Bai et al., 2020).

The cover of biocrusts largely determines the amount of C transferred to the soil (Bowker et al., 2018), and subsequently the SOC contents and its molecular composition through contributions as soil carbohydrates, polyphenols, and other complex aliphatic macromolecules (Miralles et al., 2013; Xu et al., 2021). Our compositional NMR results, with smaller alkyl/*O*-alkyl C ratios being indicative of lower decomposition of SOC (Baldock et al., 1992), show that (1) biocrusts could be sources of *O*-alkyl C and relatively fresh (undecomposed) input attributable to non-living biocrust to the POC fraction of soil, and that (2) climate change, especially warming and the combination of warming and rainfall exclusion, may lead to a relative increase in carbohydrates compensated by a relative decrease in aromatic compounds in soils with low biocrust cover. Maestre et al. (2013) registered in our experiment an increase in phenols with warming 46 months after the beginning of the experiment and suggested that this response could be driven by increased lichen mortality under warming, which increased the sources of recalcitrant compounds via their decomposition. Even though our results are not aligned with these, polyphenolic compounds, such as lignin, usually bind to mineral surfaces (Thevenot et al., 2010), so the increase in recalcitrant compounds may be reflected in the MAOC fraction. Therefore, NMR data show a trade-off between aromatic C and *O*-alkyl C contribution to the molecular structures of POC for all treatments. Biocrusts can mitigate the effect of climate change on organic matter degradation status by providing larger inputs of fresh organic materials to soils. However, over a longer period, rainfall exclusion and especially warming may cause the death of lichens from biocrusts, adding inputs of

## CAPÍTULO 3

fresh and labile *O*-alkyl C, mostly carbohydrates, that are expected to be degraded. The compositional changes observed in the POC fraction in low initial biocrust cover areas point to a lower decomposition degree that, together with the observed POC accumulation, suggests that the increases in SOC observed in the WA and WA + RE treatments will likely not persist in the long term.

### **Conclusions**

Overall, our results indicate that biocrusts may prevent SOC losses associated with climate change in drylands. These findings, based on a 9-year experiment and the assessment of physical and biochemical protection mechanisms of SOC, indicate that the modulation effect of biocrusts may be mainly attributed to the increased C inputs of non-living biocrust to the relatively more highly degradable and vulnerable fraction of SOC. Our data suggests that the observed increases of SOC under warming can be a transitory response because they are driven by the accumulation of labile C fractions, while biocrust cover is detrimentally affected at the same time by warming. Future research needs to unveil the persistence of this effect. This will be critical to better understand and manage the impacts and consequences of climate change on the multiple functions and ecosystem services provided by SOC in biocrust-dominated drylands.

### **Data availability**

The data associated with this study is publicly available in Zenodo (<https://zenodo.org/record/1313544#.YaYOzdDMJaQ>).

### **Acknowledgements**

We thank Victoria Ochoa, Beatriz Gozalo, and Sergio Asensio for maintaining the experiment over the years and for conducting the soil surveys. This research has received funding from the European Research Council (ERC Grant agreement 647038 [BIODESERT]), the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme (Marie Skłodowska-Curie Grant Agreement No 654132 [VULCAN]), the Spanish Ministerio de Ciencia e Innovación (PID2020-116578RB-I00 [VULCOCLIM]) and Generalitat Valenciana (CIDEGENT/2018/041). P.D.-M. was supported by Spanish

## CAPÍTULO 3

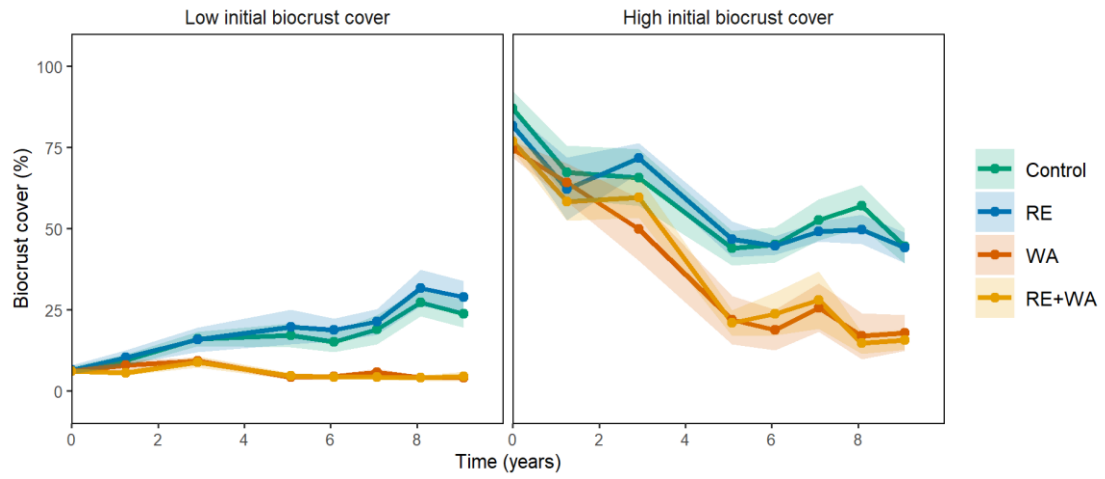
Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (FPU17/02949), M. Panettieri acknowledge the financial support by the Comunidad de Madrid and the Spanish National Council of Scientific Researches research grant Atracción de Talento (grant number 2019T1/AMB14503).

### **Author contributions**

FTM conceived the field experiment, and CP and EM conceived the study reported the paper. PGP and FTM performed field research. EM, CP and MP performed lab research. PDM and CP performed data analysis. MP led NMR data processing and interpretation. PDM wrote the first draft of the paper, and all the co-authors contributed comments and text.

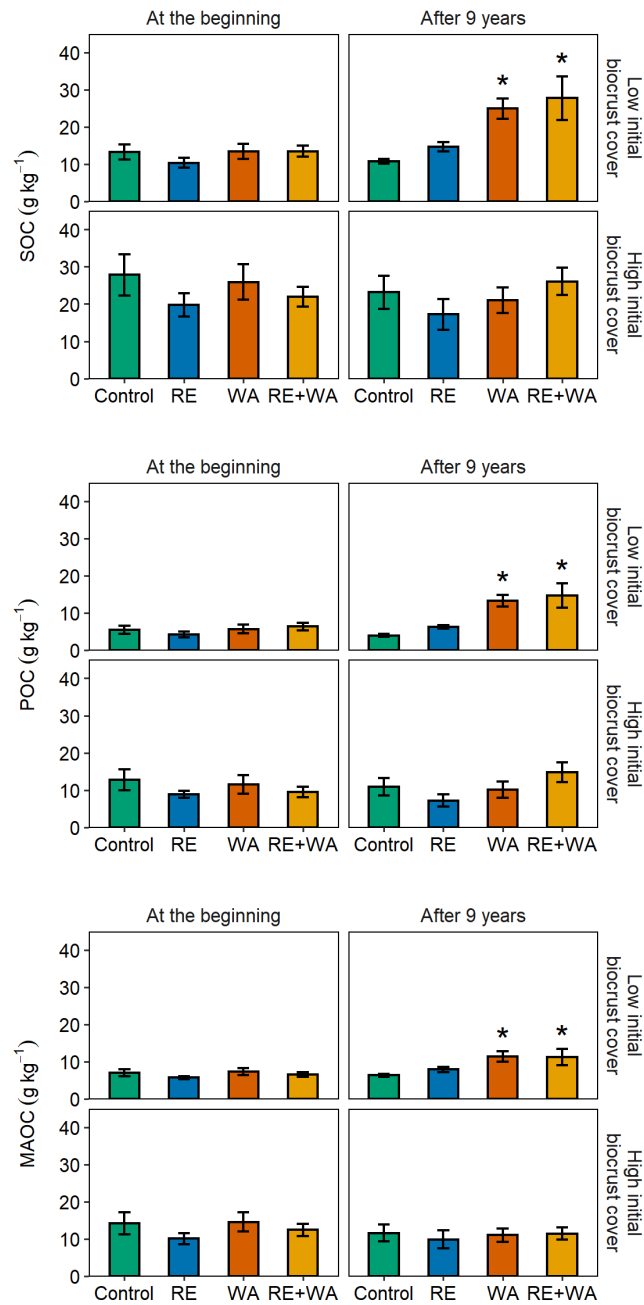


### CAPÍTULO 3



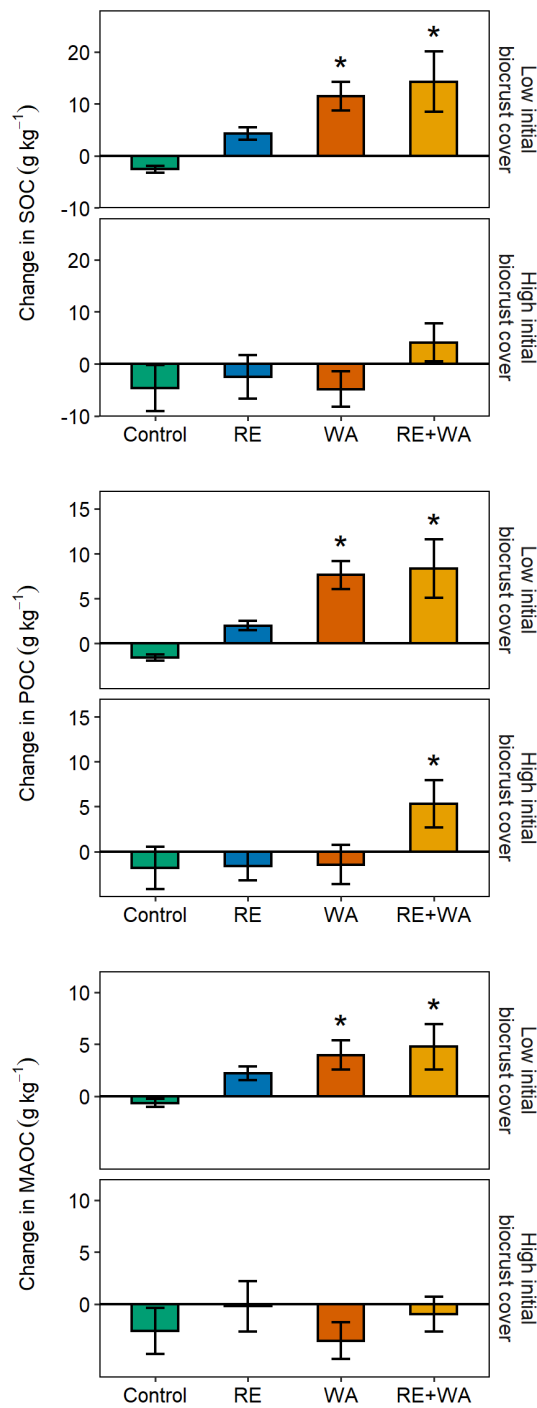
**Figure 1.** Evolution of biocrust cover (mean  $\pm$  standard error,  $n = 10$ ) in soils with low and high initial biocrust cover, as affected by ambient conditions (control), rain exclusion (RE), warming (WA), and rain exclusion combined with warming (RE+WA).

### CAPÍTULO 3



**Figure 2.** SOC, particulate organic C (POC), and mineral-associated organic C (MAOC) contents (mean  $\pm$  standard error,  $n = 5$ ) in soils with low and high initial biocrust cover, at the beginning of the experiment and after 9 years of ambient conditions (control), rain exclusion (RE), warming (WA), and rain exclusion combined with warming (RE+WA).\*, significantly different from control ( $P < 0.05$ ).

### CAPÍTULO 3



**Figure 3.** Changes in SOC, particulate organic C (POC), and mineral-associated organic C (MAOC) contents (mean  $\pm$  standard error,  $n = 5$ ) in soils with low and high initial biocrust cover after 9 years of ambient conditions (control), rain exclusion (RE), warming (WA), and rain exclusion combined with warming (RE+WA). \*, significantly different from control ( $P < 0.05$ ).

### CAPÍTULO 3

**Table 1.** Effects of biocrusts and climate change on the distribution of SOC fractions

Initial biocrust cover	Climate treatment	POC at 0 years (%)	POC at 9 years (%)	MAOC at 0 years (%)	MAOC at 9 years (%)
Low	Control	40.6 ± 1.6	36.6 ± 1.9	53.9 ± 2.5	59.7 ± 1.8
	RE	40.0 ± 2.1	42.6 ± 1.6	57.3 ± 3.7	54.4 ± 2.4
	WA	40.9 ± 2.7	53.1 ± 3.8	56.1 ± 2.2	46.1 ± 3.6
	RE+WA	46.1 ± 2.7	52.1 ± 2.5	48.8 ± 1.5	42.3 ± 3.6
High	Control	44.8 ± 3.0	46.1 ± 1.9	50.5 ± 0.6	50.6 ± 2.7
	RE	46.5 ± 3.0	42.0 ± 2.9	51.4 ± 2.3	57.2 ± 0.9
	WA	44.4 ± 4.3	46.0 ± 4.0	56.8 ± 3.7	53.5 ± 3.1
	RE+WA	42.8 ± 2.8	55.7 ± 4.7	56.3 ± 2.6	44.1 ± 3.0

Percentage of organic C as particulate organic C (POC) and mineral-associated organic C (MAOC) (mean ± standard error, n = 5) in soils with low and high initial biocrust cover, after 0 and 9 years of ambient conditions (control), rainfall exclusion (RE), warming (WA), and the combination of both (RE+WA).

### CAPÍTULO 3

**Table 2.** Effects of biocrusts and climate change on the molecular composition of POC.

Initial biocrust cover	Climate treatment	Carboxylic C	Heteroaromatic C	Aromatic C	O-Alkyl C	N-Alkyl C	Alkyl C	Alkyl/O-alkyl C	Aromaticity
Low	Control	8.8	5.7	16.8	35.1	10.6	23.0	0.66	22.5
	RE	8.5	6.0	14.9	38.8	10.5	21.3	0.55	20.8
	WA	8.9	5.6	12.8	40.2	9.2	23.3	0.58	18.4
	RE+WA	8.9	5.2	12.4	40.6	9.6	23.3	0.57	17.6
High	Control	8.4	6.4	15.6	39.6	9.5	20.6	0.52	21.9
	RE	9.6	5.3	12.3	41.7	8.7	22.4	0.53	17.6
	WA	9.1	5.2	12.1	42.6	8.8	22.4	0.54	17.2
	RE+WA	8.3	4.5	10.6	43.0	9.1	24.5	0.57	15.1

Percentage of organic C as particulate organic C (POC) and mineral-associated organic C (MAOC) (mean  $\pm$  standard error, n = 5) in soils with low and high initial biocrust cover, after 0 and 9 years of ambient conditions (control), rainfall exclusion (RE), warming (WA), and the combination of both (RE+WA).

## References

- Ahlström, A., Raupach M. R., Schurgers G., Smith, B., Arneeth, A., Jung, M., Reichstein, M., Canadel, J. G., Friedlingstein, P., Jain, A. K., Kato, E., Poulter, B., Sitch, S., Stocker, B. D., Viovy, N., Wang, Y. P., Wiltshire, A., Zaehle, S., Zeng, N. (2015). The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO<sub>2</sub> sink. *Science*, 348(6237): 895-899.
- Dinno, A., Dinno, A. M. (2017). Package ‘dunn.test.’ CRAN Repos, 10: 1–7.
- Bai, T., Wang, P., Hall, S. J., Wang, F., Ye, C., Li, Z., Li, S., Zhou, L., Qiu, Y., Guo, J., Guo, H., Wang, Y., & Hu, S. (2020). Interactive global change factors mitigate soil aggregation and carbon change in a semi-arid grassland. *Global Change Biology*, 26(9), 5320–5332. <https://doi.org/10.1111/gcb.15220>
- Baldock, J. A., Oades, J. M., Nelson, P. N., Skene, T. M., Golchin, A., Clarke, P. (1992). Assessing the extent of decomposition of natural organic materials using solid-state <sup>13</sup>C NMR spectroscopy. *Australian Journal of Soil Research*, 35(5): 1061 - 1084
- Baldock, J. A., Smernik, R. J. (2002). Chemical composition and bioavailability of thermally altered *Pinus resinosa* (Red pine) wood. *Organic Geochemistry*, 33:1093–1109.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 package version 1.1–7. 2014.
- Belnap, J., Lange, O. (2003). Biological soil crusts: structure, function, and management, vol 150, Ecological studies. Springer, Heidelberg 2nd edition. Belnap J, Weber B, Büdel B. 2016. Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands. *Springer*, 3–13.
- Berdugo, M., Mendoza-Aguilar, D. O., Rey, A., Ochoa, V., Gozalo, B., García-Huss, L., & Maestre, F. T. (2021). Litter decomposition rates of biocrust-forming lichens are similar to those of vascular plants and are affected by warming. *Ecosystems*, 1–14.
- Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J. J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehman, A., Rillig, M. C., Solé, R. V., & Maestre, F. T. (2020). Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, 367(6479), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T., & Eldridge, D. J. (2018). Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant and Soil*, 429(1–2), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>

### CAPÍTULO 3

- Bradford, M. A., Keiser, A. D., Davies, C. A., Mersmann, C. A., Strickland, M. S. (2013). Empirical evidence that soil carbon formation from plant inputs is positively related to microbial growth. *Biogeochemistry*, 113(1–3): 271–281.
- Cano-Díaz, C., Mateo, P., Muñoz-Martín, M. Á., & Maestre, F. T. (2018). Diversity of biocrust-forming cyanobacteria in a semiarid gypsiferous site from Central Spain. *Journal of Arid Environments*, 151, 83–89. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.11.008>
- Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Rey, A., Soliveres, S., & García-Palacios, P. (2011). Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem. *Ecosystems*, 14(5), 835–847. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9449-3>
- Chamizo, S., Belnap, J., Eldridge, D., Cantón, Y., & Issa, O. M. (2016). The role of biocrusts in arid land hydrology. Weber B, Büdel B, Belnap J, (Eds.) in *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. (p21–346). Springer International Publishing.
- Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Moro, M. J., & Cantón, Y. (2021). Non-rainfall water inputs: A key water source for biocrust carbon fixation. *Science of The Total Environment*, 792, 148299.
- Cherlet, M., Hutchinson, C., Reynolds, J., Hill, J., Sommer, S., & Maltitz, G. (2018). *World atlas of desertification*. Luxembourg, UK: Publication Office of the European Union.
- Conant, R. T., Ryan, M. G., Ågren, G. I., Birge, H. E., Davidson, E. A., Eliasson, P. E., Evans, S. E., Frey, S. D., Giardina, C. P., Hopkins, F. M., Hyvönen, R., Kirschbaum, M. U. F., Lavelle, J. M., Leifeld, J., Parton, W. J., Megan Steinweg, J., Wallenstein, M. D., Martin Wetterstedt, J. Å., & Bradford, M. A. (2011). Temperature and soil organic matter decomposition rates – synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology*, 17(11), 3392–3404. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2011.02496.X>
- Concostrina-Zubiri, L., Valencia, E., Ochoa, V., Gozalo, B., Mendoza, B. J., & Maestre, F. T. (2021). Species-specific effects of biocrust-forming lichens on soil properties under simulated climate change are driven by functional traits. In *New Phytologist*, 230(1): 101-115. <https://doi.org/10.1111/nph.17143>
- Cotrufo, M. F., Lavelle, J. M. (2022). Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. *Advances in Agronomy*, 172: 1–66.
- Cotrufo MF, Ranalli MG, Haddix M L, Six J, Lugato E. 2019. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience* 1–6.

### CAPÍTULO 3

- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K., Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19(4): 988–995.
- Crowther, T. W., O Todd-brown, K. E., Rowe, W., Wieder, W. R., Carey, J., Snoek, L., Fang, S., Zhou, G., Allison, S., Blair, J., Bridgham, S., Burton, A. J., Carrillo, Y., Reich, P., Clark, J. S., Classen, A. T., Dijkstra, F. A., Emmett, A., Frey, S., ... & Bradford, A. (2016). Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 540. <https://doi.org/10.1038/nature20150>
- Dacal, M., Asensio, S., García-palacios, P., Concha, D.-C., Gozalo, B., Ochoa, V., & Maestre, F. T. (2020). Contrasting mechanisms underlie short- and longer-term soil respiration responses to experimental warming in a dryland ecosystem. *Global Change Biology*, 26(9), 5254–5266. <https://doi.org/10.1111/gcb.15209>
- Darrouzet-Nardi, A., Reed, S. C., Grote, E. E., & Belnap, J. (2015). Observations of net soil exchange of CO<sub>2</sub> in a dryland show experimental warming increases carbon losses in biocrust soils. *Biogeochemistry*, 126(3), 363–378. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0163-7>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- De Castro, M., Martín-Vide, J., & Alonso, S. (2005). *El clima de España: pasado, presente y escenarios de clima para el siglo XXI*.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Reich, P. B., Trivedi, P., Osanai, Y., Liu, Y. R., Hamonts, K., Jeffries, T. C., & Singh, B. K. (2016). Carbon content and climate variability drive global soil bacterial diversity patterns. *Ecological Monographs*, 86(3), 373–380. <https://doi.org/10.1002/ecm.1216/supinfo>
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 5(7), 459–462. <https://doi.org/10.1038/ngeo1486>
- Escolar, C., Maestre, F. T., & Rey, A. (2015). Biocrusts modulate warming and rainfall exclusion effects on soil respiration in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 80, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.019>
- Escolar, C., Martínez, I., Bowker, M. A., & Maestre, F. T. (2012). Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: Implications for ecosystem structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1606), 3087–3099. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0344>



### CAPÍTULO 3

- FAO & ITPS. (2015). Status of the world's soil resources Rome: s.n.
- Feng, S., & Fu, Q. (2013). Expansion of global drylands under a warming climate. *Atmospheric Chemistry and Physics*, *13*, 14637–14665. <https://doi.org/10.5194/acpd-13-14637-2013>
- Ferrenberg, S., Reed, S. C., Belnap, J., & Schlesinger, W. H. (2015). Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(39), 12116–12121. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509150112>
- Finger-Higgins, R., Duniway, M. C., Fick, S., Geiger, E.L., Hoover, D. L., Pfennigwerth, A. A., Van Scoyoc, M. W., & Belnap, J. (2022). Decline in biological soil crust N-fixing lichens linked to increasing summertime temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(16).
- García-Palacios, P., Gross, N., Gaitán, J., & Maestre, F. T. (2018). Climate mediates the biodiversity–ecosystem stability relationship globally. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(33), 8400–8405. <https://doi.org/10.1073/pnas.1800425115>
- Golchin, A., Oades, J. M., Skjemstad, J. O., & Clarke, P. (1994). Study of Free and Occluded Particulate Organic Matter in Soils by Solid state <sup>13</sup>C NMR Spectroscopy and Scanning Electron Microscopy. *Soil Research*, *32*(2), 285–309.
- Groffman, P. M., Driscoll, C. T., Fahey, T. J., Hardy, J. P., Fitzhugh, R. D., & Tierney, G. L. (2001). Colder soils in a warmer world: A snow manipulation study in a northern hardwood forest ecosystem. *Biogeochemistry*, *56*(2), 135–150. <https://doi.org/10.1023/A:1013039830323>
- Harris, D., Horwath, W. R., & Kessel, C. van. (2001). Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or CARBON-13 isotopic analysis. *Soil Science Society of America Journal*, *65*(6), 1853–1856. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2001.1853>
- He, N., Chen, Q., Han, X., Yu, G., & Li, L. (2012). Warming and increased precipitation individually influence soil carbon sequestration of Inner Mongolian grasslands, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *158*, 184–191.
- Huang, J., Yu, H., Guan, X., & Wang, G. (2016). Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change*, *6*(2), 166–171. <https://doi.org/10.1038/nclimate2837>

### CAPÍTULO 3

- IUSS Working Group WRB (2014). World Reference Base for Soil Resources 2014. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No 106, Rome: FAO.
- Kleber, M., Eusterhues, K., Keiluweit, M., Mikutta, C., Mikutta, R., & Nico, P.S. (2015). Mineral–Organic Associations: Formation, Properties, and Relevance in Soil Environments. *Advances in Agronomy*, 130: 1–140.
- Kleber, M., Bourg, I. C., Coward, E. K., & Hansel, C. M. (2021). Dynamic interactions at the mineral–organic matter interface. *Nature Reviews Earth & Environment*, 0123456789, 1–19. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00162-y>
- Knicker, H. (2011). Solid state CPMAS <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N NMR spectroscopy in organic geochemistry and how spin dynamics can either aggravate or improve spectra interpretation. *Organic Geochemistry*, 42: 867–890.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2015). Package 'lmerTest'. *R package version*. 2(0), 734. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Ladrón de Guevara, M., Gozalo, B., Raggio, J., Lafuente, A., Prieto, M., & Maestre, F. T. (2018). Warming reduces the cover, richness and evenness of lichen-dominated biocrusts but promotes moss growth: insights from an 8 yr experiment. *New Phytologist*, 220(3), 811–823. <https://doi.org/10.1111/nph.15000>
- Lafuente, A., Berdugo, M., Gozalo, B., Maestre, F. T. (2018). Simulated climate change affects how biocrusts modulate water gains and desiccation dynamics after rainfall events. *Ecohydrology*, 11(6): e1935
- Lavallee, J. M., Soong, J. L., & Cotrufo, M. F. (2020). Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral - associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 26(1), 261–273. <https://doi.org/10.1111/gcb.14859>
- Lehmann, A., Zheng, W., & Rillig, M. C. (2017). Soil biota contributions to soil aggregation. *Nature Ecology & Evolution*, 1(12), 1828–1835. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0344-y>
- Liang C, Amelung W, Lehmann J, & Kästner M. 2019. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Global Change Biology*, 25(11): 3578–3590.
- Link, S. O., Smith, J. L., Halvorson, J. J., & Bolton Jr, H. (2003). A reciprocal transplant experiment within a climatic gradient in a semiarid shrub-steppe ecosystem: effects on bunchgrass growth and reproduction, soil carbon, and soil nitrogen. *Global Change Biology*, 9(7), 1097–1105.

### CAPÍTULO 3

- Lüdemann, H. D., & Nimz, H. (1973). Carbon-13 nuclear magnetic resonance spectra of lignins. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 52(4), 1162–1169. [https://doi.org/10.1016/0006-291X\(73\)90622-0](https://doi.org/10.1016/0006-291X(73)90622-0)
- Maestre, F. T., Benito, B. M., Berdugo, M., Concostrina-Zubiri, L., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Guirado, E., Gross, N., Kéfi, S., Le Bagousse-Pinguet, Y., Ochoa-Hueso, R., & Soliveres, S. (2021). Biogeography of global drylands. *New Phytologist*, 231(2), 540–558. <https://doi.org/10.1111/nph.17395>
- Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Jeffries, T. C., Eldridge, D. J., Ochoa, V., Gozalo, B., Quero, J. L., García-Gómez, M., Gallardo, A., Ulrich, W., Bowker, M. A., Arredondo, T., Barraza-Zepeda, C., Bran, D., Florentino, A., Gaitán, J., Gutiérrez, J. R., Huber-Sannwald, E., Jankju, M., ... & Singh, B. K. (2015). Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51), 201516684. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516684112>
- Maestre, F. T., Escolar, C., Ladrón de Guevara, M., Quero, J. L., Lázaro, R., Delgado-Baquerizo, M., Ochoa, V., Berdugo, M., Gozalo, B., & Gallardo, A. (2013). Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 19(12), 3835–3847. <https://doi.org/10.1111/gcb.12306>
- Mager, D. M., & Thomas, A. D. (2011). Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: A review of their role in dryland soil processes. *Journal of Arid Environments*, 75(2), 91–97.
- Miralles, I., Trasar-Cepeda, C., Leirós, M. C., & Gil-Sotres, F. (2013). Labile carbon in biological soil crust in the Tabernas desert, SE Spain. *Soil Biology and Biochemistry*, 58, 1–8.
- Pedersen, T. L. (2020). Patchwork: The Composer of Plots.
- Plaza, C., Gascó, G., Méndez, A. M., Zaccone, C., & Maestre, F. T. (2018). Chapter 2 – Soil Organic Matter in Dryland Ecosystems. In *The Future of Soil Carbon* (Vol. 65). p39-70.. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811687-6.00002-X>
- Poeplau, C., Don, A., Six, J., Kaiser, M., Benbi, D., Chenu, C., Cotrufo, M. F., Derrien, D., Gioacchini, P., Grand, S., Gregorich, E., Griepentrog, M., Gunina, A., Haddix, M., Kuzyakov, Y., Kühnel, A., Macdonald, L. M., Soong, J., Trigalet, S., ... & Nieder, R. (2018). Isolating organic carbon fractions with varying turnover rates in temperate agricultural soils – A comprehensive method comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, 10–26. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.06.025>

### CAPÍTULO 3

- Puigdefabregas, J., Sole, A., Gutierrez, L., Del Barrio, G., & Boer, M. (1999). Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in Southeast Spain. *Earth-Science Reviews*, 48(1–2): 39–70.
- Puissant, J., Mills, R. T. E., Robroek, B. J. M., Gavazov, K., Perrette, Y., De Danieli, S., Spiegelberger, T., Buttler, A., Brun, J. J., & Cécillon, L. (2017). Climate change effects on the stability and chemistry of soil organic carbon pools in a subalpine grassland. *Biogeochemistry*, 132(1–2), 123–139. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0291-8>
- R Core Team . (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reed, S. C., Delgado-Baquerizo, M., & Ferrenberg, S. (2019). Biocrust science and global change. *New Phytologist*, 223(3): 1047-1051.
- Rillig, M. C., Wright, S. F., Shaw, M. R., & Field, C. B. (2002). Artificial climate warming positively affects arbuscular mycorrhizae but decreases soil aggregate water stability in an annual grassland. *Oikos*, 97(1), 52–58. <https://doi.org/10.1034/J.1600-0706.2002.970105.X>
- Rodriguez-Caballero, E., Belnap, J., Büdel, B., Crutzen, P. J., Andreae, M. O., Pöschl, U., & Weber, B. (2018). Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, 11(3), 185–189. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0072-1>
- Safriel U, Adeel Z, Niemeijer D, Puigdefabregas J, White R, Lal R, Winslow M, Ziedler J, Prince S, Archer E, King C, Shapiro B, Wessels K, Nielsen TT, Portnov B, Reshef I, Thornell J, Lachman E, McNab D. 2005. Dryland systems. Hassan R, Scholes R, Ash N, (Eds). In *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends.: Findings of the Condition and Trends Working Group*.(pp. 623-662.) Island Press
- Schnecker, J., Borken, W., Schindlbacher, A., & Wanek, W. (2016). Little effects on soil organic matter chemistry of density fractions after seven years of forest soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 300–307. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.003>
- Song, B., Niu, S., Zhang, Z., Yang, H., Li, L., & Wan, S. (2012). Light and heavy fractions of soil organic matter in response to climate warming and increased precipitation in a temperate steppe. *PloS One*, 7(3), e33217.
- Thevenot, M., Dignac, M. F., & Rumpel, C. (2010). Fate of lignins in soils: a review. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(8), 1200–1211.

### CAPÍTULO 3

- Thomas, A. D. (2012). Impact of grazing intensity on seasonal variations in soil organic carbon and soil CO<sub>2</sub> efflux in two semiarid grasslands in southern Botswana. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1606): 3076-3086.
- Wander, F. (2004). Chapter 3: Soil Organic Matter Fractions and Their Relevance to Soil Function. Magdoff B, Weil RR, (Eds.) in. *Soil Organic Matter in Sustainable Agriculture*. (1st Edition). ImprintCRC Press..
- Wang Y, Li X, Wu X, Hong Y, Wang T, Zuo F, Zhang J, & Yang X. (2021). Divergent effects of biological soil crusts on soil respiration between bare patches and shrub patches under simulated rainfall in a desert ecosystem in Northwest China. *Soil and Tillage Research* 214, 105185.
- Wickham, H., Bryan, J., Kalicinski, M., Valery, K., Leitiene, C., Colbert, B., Hoerl, D., Miller, E., & Bryan, M. J. (2019). Package “readxl.”
- Wickham, H. (2017). The tidyverse. R package ver. 1(1): 836.
- Wood, S. A., Sokol, N., Bell, C. W., Bradford, M. A., Naeem, S., Wallenstein, M. D., Palm, C. A. (2016). Opposing effects of different soil organic matter fractions on crop yields. *Ecological Applications*, 26(7): 2072–2085.
- Xu, H., Zhang, Y., Shao, X., & Liu, N. (2021). Soil nitrogen and climate drive the positive effect of biological soil crusts on soil organic carbon sequestration in drylands: A Meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 803, 150030. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150030>
- Yahdjian, L., & Sala, O. E. (2002). A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*, 133(2), 95–101. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1024-3>

## CAPÍTULO 3

### Suplemmentary material

**Supplementary table 1.** Linear mixed effect model for soil organic C after 9 years.

	Estimate	std error	t-value	p-value
Intercept	10.70	3.63	2.95	<b>0.0060</b>
RE	3.90	5.14	0.76	0.4536
WA	14.19	5.14	2.76	<b>0.0094</b>
RE+WA	17.00	5.14	3.31	<b>0.0023</b>
HIBC	12.45	5.14	2.42	<b>0.0212</b>
RE:HIBC	-9.83	7.26	-1.35	0.1854
WA:HIBC	-16.31	7.26	-2.25	<b>0.0318</b>
RE+WA:HIBC	-14.09	7.26	-1.94	<b>0.0614</b>

Standard error (std error), rainfall exclusion (RE), warming (WA), and the combination of both (RE+WA), high initial biocrust cover (HIBC). Significant values are highlighted in bold.

### CAPÍTULO 3



**Extended data figure 1.** Detailed view of an experimental plot with an open top chamber (OTC, b), a plot with a rainfall shelter (d) and, two plots with an OTC and a rainfall shelter (a and c). Methacrylate grooves are connected to plastic bottles that accumulate the excluded water.







# DISCUSIÓN GENERAL



## DISCUSIÓN GENERAL

Los trabajos presentados en esta tesis doctoral constituyen un avance en el conocimiento del efecto de factores del cambio global, como lo son el cambio climático o el aumento de presión por pastoreo, sobre los contenidos de C orgánico almacenado en el suelo de las zonas áridas. Además, se ha evaluado esta respuesta no solo en suelo desnudo sino en suelo cubierto por vegetación y comunidades de costra biológica. La investigación realizada se centra principalmente en un estudio observacional a escala global que cubre un amplio gradiente de aridez y distintas intensidades de pastoreo (capítulos 1 y 2), que es complementado con un experimento manipulativo de campo de cambio climático (capítulo 3). Nuestra investigación ha revelado que el papel de los minerales en la estabilización del C en el suelo en los ecosistemas áridos podría ser menos eficiente de lo que se creía. Sorprendentemente, la fracción del C orgánico del suelo asociada a minerales (COAM), que es la predominante en estos sistemas, y la particulada (COP), responden de manera similar a las variables climáticas, edáficas y de vegetación evaluadas. Por otro lado, tanto la vegetación como la costra biológica aumentan los contenidos de COS a escala global, aunque ambas tienen un efecto muy limitado en cuanto a la modulación del efecto del clima y el pastoreo sobre estos contenidos. Por su parte, el estudio experimental revela que los aportes de C relacionados con la muerte de los componentes de la costra biológica y su posterior incorporación al suelo están asociados a una mayor contribución de los carbohidratos en relación a los compuestos aromáticos lo que, unido a la disminución de la cobertura de costra por el cambio climático, pone de manifiesto la vulnerabilidad de estas comunidades a la hora de proteger el suelo y contribuir al ciclo del C.

### Factores bióticos y abióticos que modulan los contenidos de C del suelo en las zonas áridas

Los hallazgos presentados en esta tesis proporcionan información empírica sobre los contenidos de C orgánico de los suelos de los ecosistemas áridos del planeta, en los que encontramos un mayor contenido de COAM que de COP. Esto podría deberse a que cuando la fotosíntesis de las plantas está más limitada que las actividades microbianas, los aportes de C limitan los ciclos de C y N. En este tipo de ecosistemas, los microorganismos procesan los pequeños aportes de plantas disponibles, resultando en contenidos bajos de C en el suelo con relativamente elevadas concentraciones de COAM, que dependen de la habilidad de los minerales del suelo para la estabilización

## DISCUSIÓN GENERAL

de los productos microbianos (Cotrufo & Lavelle, 2022). Las altas temperaturas inhibirían la descomposición del COAM mediante la supresión del crecimiento de hongos y la respiración del suelo, aumentando el contenido de COAM (Bai et al., 2020).

Los resultados de la investigación realizada muestran que la magnitud y el signo de la respuesta del COAM y el COP a las variables climáticas, de vegetación y edáficas evaluadas es similar (capítulo 1); siendo las variables edáficas y climáticas las que tienen un efecto mayor. La influencia del clima como modulador esencial de los contenidos de COS podría deberse a los limitados aportes y salidas de C que encontramos en ecosistemas áridos (Cotrufo et al., 2022). Centrándonos en las variables climáticas, que son las que están variando directamente como consecuencia del cambio climático, observamos que el COAM es sensible a los cambios de temperatura en y que decrece de igual manera que el COP a medida que la temperatura es más elevada. Y no solo esto, sino que ambas fracciones disminuyen a medida que lo hacen las precipitaciones, por lo que los lugares en los que confluyen altas temperaturas y bajas precipitaciones serían especialmente vulnerables a las pérdidas de C. Nuestros resultados son inesperados ya que los diferentes mecanismos de estabilización de las fracciones analizadas no nos harían esperar que el efecto de los factores tanto bióticos como abióticos fuera diferente, con una mayor respuesta para el COP que para el COAM. Concretamente, trabajos previos han descrito una mayor sensibilidad en la fracción de C no asociada a minerales a cambios de humedad, temperatura o especies de plantas (Neff et al., 2002) en comparación con el MOAC. Además, otros estudios han observado que ninguna de las fracciones responde al tratamiento de calentamiento (Schnecker et al., 2016) o que cabría esperar que las pérdidas de C de la fracción de COAM sean menores que las del COP (Sjögersten & Wookey, 2016), cuya disminución en función del aumento de temperatura estaría asociado a pérdidas de C del suelo en ecosistemas semiáridos (Link et al., 2003). La disminución del COP asociado al calentamiento ha sido descrita recientemente en un meta-análisis en el que se incluyen diferentes tipos de ecosistemas (Rocci et al., 2021).

Una posible explicación que podría estar detrás de que el aumento de temperatura y la disminución de las precipitaciones afecten negativamente tanto al COP como al COAM es, por un lado, que la protección física por oclusión que se ofrece al COP muy fino fuera igual de fuerte que la ofrecida por los enlaces químicos órgano-minerales (Angst et al., 2017) y, por otro lado, que el calentamiento acelere la mineralización del COAM (Lugato et al., 2021). Esto es preocupante ya que tanto el

## DISCUSIÓN GENERAL

aumento de temperaturas como la alteración en el régimen de precipitaciones está aumentando la frecuencia y severidad de las sequías a lo largo de muchas zonas áridas globales (Huang et al., 2017b; Schumacher et al., 2022). Ello podría implicar una pérdida también del C asociado a minerales. El efecto conjunto de la pérdida de COP y COAM es la pérdida de nutrientes para el crecimiento de las plantas, lo que afectará al funcionamiento de los ecosistemas (Link et al., 2003). Consecuentemente, nuestros resultados indican que los minerales ofrecen una protección limitada frente al cambio climático para el COS que hay almacenado en las zonas áridas, lo que podría suponer que se está sobreestimando la función de los minerales a la hora de prolongar la persistencia del C, al menos en estos ecosistemas. Una mayor vulnerabilidad podría traducirse en una menor retención del C en el suelo, que generalmente actúa como sumidero y, por tanto, una mayor liberación de C a la atmósfera en forma de CO<sub>2</sub>. Esto es crítico a la hora de evaluar los mecanismos de retroalimentación entre el ciclo del C terrestre y el cambio climático; incluso cambios pequeños en los contenidos de C del suelo podrían tener un gran impacto en las concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosféricas (García-Palacios et al., 2021; Muñoz-Rojas et al., 2013).

### El papel de la costra biológica en el ciclo del C en las zonas áridas y respuesta al cambio climático

Los resultados obtenidos muestran que las comunidades de costra biológica aumentan los contenidos de C del suelo en comparación con el suelo desnudo en los ecosistemas áridos a escala global (capítulo 2, Díaz-Martínez et al., 2022). Este resultado es esperable ya que se ha visto que la costra biológica aporta C incluso en etapas tempranas (Mager, 2010), cuando los polímeros extracelulares, que actúan como agentes cementadores (Hu et al., 2002; Van Ancker et al., 1985), previenen de que los primeros milímetros del suelo se erosionen. Después de esta primera etapa, la costra biológica sigue aportando C al suelo ya sea a través de las secreciones o mediante la descomposición e integración de sus componentes cuando se mueren (Berdugo et al., 2021); los carbohidratos, exopolisacáridos, polifenoles, sacarosa o glucosa se encuentran entre los componentes orgánicos lábiles que enriquecen el suelo gracias a estas comunidades (Mager & Thomas, 2011; Miralles et al., 2013). Sin embargo, estos aportes derivados de la presencia de la costra biológica podrían verse afectados por el efecto que tiene el cambio climático sobre estas comunidades.

## DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados presentados en esta tesis doctoral muestran que, a lo largo del tiempo y en condiciones experimentales de cambio climático (aumento de temperatura y disminución de las precipitaciones), la cobertura de costra biológica tiende a reducirse o mantenerse en unos valores bajos (cuando inicialmente había alta o baja cobertura de costra biológica, respectivamente; capítulo 3). Posiblemente, lo que está ocurriendo es que el cambio climático disminuye el rocío (Baldauf et al., 2021; Ladrón de Guevara et al., 2014, 2018; Lafuente et al., 2018), por lo que las áreas con mayor cobertura de costra biológica presentan mayor competición por los recursos hídricos. Como resultado, se produce una reducción en la cobertura de costra que permite la supervivencia de una comunidad de costra biológica viable. Sin embargo, en áreas que inicialmente tenían poca cobertura sí que se observa un crecimiento de la cobertura en ausencia de calentamiento. Por lo que la escasez hídrica asociada al calentamiento resulta en una reducción de la cobertura, siendo especialmente evidente en áreas con mayor cobertura al haber mayor competitividad por los recursos hídricos. Consecuentemente, nuestros resultados sugieren que el calentamiento producido por el cambio climático limitaría la superficie de costra viable. Esto es preocupante y concuerda con trabajos en los que se ha visto que el efecto de las temperaturas elevadas sobre la costra biológica puede ser tan dañino como las alteraciones físicas (Ferrenberg et al., 2015; Finger-Higgins et al., 2022). De hecho, Finger-Higgins et al. (2022) vieron que, a lo largo del tiempo, la cobertura de costra llegaba a tener una composición y reducirse hasta unos valores similares a los de zonas adyacentes pastoreadas (Miller et al., 2011) como consecuencia del efecto del aumento de temperatura.

Paralelamente, los resultados del muestro global muestran que la cobertura de costra aumenta ligeramente a lo largo del gradiente espacial de temperatura, con coberturas de costra biológica mayores en zonas con temperaturas más altas (capítulo 2, Díaz-Martínez et al., 2022). Esto responde a estudios previos que señalan que la costra está expandiéndose al haber más superficie disponible en zonas donde la vegetación vascular encuentra límites fisiológicos para su crecimiento (Delgado-Baquerizo et al., 2017). Las diferencias del efecto de una mayor temperatura sobre la cobertura de costra biológica halladas en el estudio observacional global (capítulo 2; Díaz-Martínez et al., 2022) frente al experimento local de cambio climático (capítulo 3) pueden deberse a que, en este último, el aumento de temperatura conlleva una disminución de la humedad del suelo, mientras que esta falta de humedad no tiene por qué coexistir en zonas con altas temperaturas a escala global, como se refleja en lugares como en Bani (Níger,

## DISCUSIÓN GENERAL

29°C de temperatura media con 446 mm de precipitaciones medias), Barra (Brasil, 25°C de temperatura media y 882 mm de precipitaciones medias) o el desierto de Namibia (22°C de temperatura media y 485 mm de precipitaciones medias). Más allá de la cobertura de suelo ocupada por la costra biológica, el cambio climático afecta a la composición de estas comunidades, lo que determina, a su vez, los contenidos de C fijados; el potencial para fijar C varía en orden creciente en función de los organismos que componen la costra biológica: algas, musgos, líquenes y costras mixtas (Xu et al., 2021). El análisis del COS ligado a la presencia de costra biológica realizado en esta tesis muestra que la contribución de la costra biológica podría modular el efecto del cambio climático sobre el COS a escala local (capítulo 3) aunque no es tan efectiva como cabría esperar a escala global (capítulo 2; Díaz-Martínez et al., 2022). Bajo condiciones experimentales de aumento de temperatura (por OTCs), observamos que en zonas donde la cobertura de costra biológica es elevada ni se aumenta ni se disminuyen los contenidos de COS. Es decir, la costra modula el efecto del cambio climático sobre los contenidos de COS ya que no se observan una disminución de C bajo este escenario, aunque tampoco un aumento, lo que significa que los restos de costra biológica que se incorporan al suelo son respirados por los microorganismos (capítulo 3). En las zonas donde la cobertura de costra biológica es menor, sí que se observa un aumento en los contenidos de COS (capítulo 3), que podrían ser el resultado de la incorporación de la costra biológica muerta al suelo y una menor respiración por parte de los microorganismos del suelo en comparación con zonas en las que la cobertura es alta (Dacal et al., 2020).

Nuestros resultados muestran que a escala global la costra biológica no es capaz de compensar el efecto negativo del incremento de temperatura y la disminución de las precipitaciones en los contenidos de COS, COP y COAM en los ecosistemas áridos (capítulo 2; Díaz-Martínez et al., 2022). Se ha descrito que las comunidades de costra biológica mitigan el efecto del calentamiento sobre elementos que influyen en el COS como lo son la multifuncionalidad ecosistémica (Delgado-Baquerizo et al., 2016) o las comunidades de microorganismos del suelo (Delgado-Baquerizo et al., 2018). Incluso hemos visto que a escala local la costra biológica podría amortiguar los efectos del cambio climático sobre los contenidos de COS (capítulo 2, Díaz-Martínez et al., 2022). La diferencia entre el estudio observacional global y el estudio del experimento de cambio climático local podría deberse a que en el último posiblemente haya habido respuestas de adaptación o plasticidad por parte de los microorganismos; lo que no

## DISCUSIÓN GENERAL

habría ocurrido en el estudio observacional al trabajar con gradientes ambientales naturales de temperatura y precipitación, ya que las poblaciones posiblemente ya se hayan adaptado a las condiciones locales (Dacal et al., 2019). Consecuentemente, nuestros resultados pueden atribuirse a que la composición de la comunidad de costra biológica y, por tanto, el C fijado, varía en función de las condiciones climáticas (Belnap et al., 2016), lo que dificulta que encontremos un efecto amortiguador lo suficientemente fuerte como para compensar el efecto de las altas temperaturas y bajas precipitaciones sobre el COS. De hecho, en las regiones hiperáridas la costra solo está formada por componentes microbianos de baja biomasa (p. ej. cianobacterias, bacterias y hongos; Weber et al., 2022). Las zonas áridas suelen estar formadas por costras dominadas por cianobacterias con musgos y líquenes de manera subdominante (Kidron et al., 2010; Pietrasiak et al., 2011). A medida que la aridez decrece, los cianolíquenes, seguidos por los líquenes, adquieren mayor presencia (Galun et al., 1982), dando lugar, finalmente, a la presencia de líquenes y hepáticas, cuyos requerimientos hídricos son mayores y cuya contribución al COS también es superior (Belnap et al., 2016).

Paralelamente, el experimento de simulación de cambio climático muestra que los aportes de C ligados a la costra biológica están, principalmente, en el COP (capítulo 3). El COP es la fracción que más responde a las alteraciones (Poeplau et al., 2018), por lo que es esperable que el efecto de las variaciones climáticas se refleje particularmente en esta fracción. Nuestros resultados sugieren también que los restos de costra biológica que mueren con el calentamiento son incorporados al suelo. De entre los compuestos aportados por la costra, los análisis realizados reflejan una mayor contribución de los carbohidratos en relación a los compuestos aromáticos en los contenidos de COP (capítulo 3). Pese a que en otros trabajos se ha visto que la mortalidad y descomposición de líquenes con el calentamiento podría aumentar la ganancia de C a partir de compuestos recalcitrantes de C (Maestre et al., 2013; Stark et al., 2007), podría ser que estos compuestos estuvieran en el COAM, que no ha sido analizado en nuestro trabajo. Por ello, análisis adicionales sobre la composición molecular de la fracción de COAM serían necesarios para poder dilucidar los procesos que están ocurriendo como respuesta al calentamiento y poder predecir la vulnerabilidad de estos compuestos al cambio climático.

Para resumir, hasta la fecha se ha depositado cierta confianza en el papel de la costra biológica como un impulsor clave en el ciclo del C en las zonas áridas (Concostrina-Zubiriet al., 2021; Delgado-Baquerizo et al., 2016). Sin embargo, nuestros



## DISCUSIÓN GENERAL

resultados muestran que, si bien la costra aumenta los contenidos de COS respecto a suelo desnudo en los ecosistemas áridos, el cambio climático hace que esta ganancia de C se reduzca; en consonancia con evidencia científica que muestra que a temperaturas elevadas el intercambio neto de C de las especies de líquenes podría incluso ser negativo, lo que llevaría a pérdidas de C o inanición (Ferrenberg et al., 2015; Grote et al., 2010; Lange et al., 1998). Además, el calentamiento que ya hemos experimentado como consecuencia del cambio climático podría haber tenido un efecto irreversible sobre las comunidades de costra, que podrían haber alcanzado un punto de inflexión vital, lo que contribuiría a desmentir décadas de protección a las alteraciones que han sido atribuidas a la presencia de la costra biológica hasta la fecha (Finger-Higgins et al., 2022).

### *Efectos de la costra biológica y la vegetación en los contenidos de C del suelo*

Nuestros resultados muestran que la vegetación tiene una mayor contribución a los contenidos de COS en comparación con la costra biológica, como cabría esperar ya que la biomasa de la vegetación es mayor y lo que aporta procede tanto de la hojarasca como de las raíces. Además, a diferencia de lo que ocurre con la costra biológica, hemos observado que la vegetación sí que podría parcialmente compensar el efecto negativo del aumento de temperatura sobre el contenido de COS, si bien no sería capaz de compensar el efecto negativo de la disminución de las precipitaciones, tal y como le ocurre a la costra biológica. Esto nos indica que el agua es un factor más limitante que la temperatura para el desarrollo tanto de la vegetación como de la costra biológica en las zonas áridas (Berdugo et al., 2020). A pesar de que nuestros resultados reflejan que la vegetación tiene una mayor contribución al COS que las comunidades de costra, a escala ecosistémica la contribución al COS podría depender cada vez más de los aportes de la costra biológica a medida que aumenta la aridez debido al cambio climático. Esto se debe a que el aumento de temperatura y la alteración en las precipitaciones están aumentando la frecuencia y severidad de sequías (Berdugo et al., 2020; Huang et al., 2017b), produciendo un decline de la vegetación vascular y una mayor superficie libre para la colonización de costra biológica (Delgado-Baquerizo et al., 2016) que puede llegar a cubrir hasta el 100 % del suelo desnudo en regiones áridas y semiáridas (Bowker et al., 2018; Ferrenberg et al., 2017).

## DISCUSIÓN GENERAL

### Efecto del pastoreo sobre los contenidos de C del suelo en las zonas áridas

En esta tesis se evalúa el impacto de tres intensidades de pastoreo (baja, media y alta) sobre el COS, COP y COAM. A pesar de que este estudio cumple con los requerimientos previamente sugeridos (Hewins et al., 2018) como tener un alto número de réplicas o usar un método uniforme para evaluar la respuesta del COS al pastoreo mediante una estrategia de muestreo consistente, no hemos detectado un efecto directo significativo del pastoreo sobre el COS en las zonas áridas del planeta. Hasta la fecha, estudios previos señalaban que el efecto del pastoreo sobre los stocks de C varía desde muy negativo (Golluscio et al., 2009) hasta muy positivo (Pei et al., 2008), aunque podrían ajustarse a una curva en la que habría ganancias de COS en intensidades de pastoreo bajas o moderadas (FAO, 2019). Tampoco hemos encontrado un efecto del pastoreo sobre la distribución del C en sus fracciones (COP y COAM), lo que está en consonancia con resultados previos (Hewins et al., 2018), aunque la literatura que evalúa el efecto del pastoreo en las distintas fracciones de COS es muy escasa.

La ausencia de un efecto significativo del pastoreo podría deberse, por un lado, a que su efecto en los contenidos de C depende del sitio (FAO, 2019), lo que hace que al trabajar con sitios geográficamente dispersos las sumas de los efectos se contrarresten; y, por otro lado, a que hay variables que son cuantitativamente más influyentes a la hora de determinar las concentraciones de COS, como el clima, que modula la productividad primaria de las plantas (Hewins et al., 2018) o las variables edáficas (capítulo 1), por lo que el efecto del pastoreo quedaría enmascarado. Esto está en línea con trabajos previos en los que se ha descrito que los ecosistemas cuyos aportes y salidas de C son limitados el clima es el principal agente modulador del COS (Cotrufo & Lavelle, 2022). Sin embargo, sabemos que el pastoreo influye en variables que modulan los contenidos de COS, como la vegetación y los contenidos de metales como el Fe y el Al, por lo que su efecto podría ser indirecto (Maestre et al., 2022b). Al respecto, nuestros resultados muestran que el aumento de la presión de pastoreo disminuye los contenidos de COS en suelos con vegetación respecto a suelo desnudo, lo que podría deberse a que el pastoreo reduce la cantidad de aporte de origen vegetal al suelo debido a la herbivoría. Además, las pisadas hacen que aumente la respiración de las bacterias heterotróficas, disminuyendo el COS (Yang et al., 2020), al igual que aumentan la compactación del suelo, reduciendo la infiltración del agua y su disponibilidad para las plantas. A pesar de que se ha sugerido que el pastoreo cambia los patrones de distribución del C,

## DISCUSIÓN GENERAL

umentando la biomasa de las raíces, lo que podría parcialmente contrarrestar las pérdidas de COS en ecosistemas áridos (Piñeiro et al., 2010), nuestros resultados muestran que este efecto no es suficiente para contrarrestar el efecto negativo cuando el pastoreo es alto. Paralelamente, hemos encontrado que el aumento de presión de pastoreo no afecta a los contenidos de COS en áreas cubiertas por costra. Esto resulta sorprendente ya que las pisadas producen el enterramiento de la costra, lo que afecta a los contenidos de materia orgánica del suelo al reducir la cobertura, la biomasa y la diversidad de la costra biológica (Thomas, 2012; Warren & Eldridge, 2001). El pisoteo, a su vez, afecta negativamente a los polisacáridos extracelulares producidos por la costra biológica e involucrados en la retención de nutrientes en el suelo, disminuyendo la estabilidad de los agregados y afectando a su desarrollo y funcionamiento (Mager & Thomas, 2011). De esta manera se favorecería la escorrentía, erosión y las pérdidas de materia orgánica del suelo (Eldridge et al., 2016; Piñeiro et al., 2010).

Para resumir, en las zonas áridas el pastoreo tendría un efecto menos influyente sobre los contenidos de C del suelo que otras variables, como las climáticas o edáficas. Sin embargo, su efecto sobre los contenidos de C podría ser indirecto a través de la vegetación o del suelo, de hecho, los contenidos de C ligados a la vegetación son disminuidos en comparación con el suelo desnudo a medida que aumenta la presión por pastoreo. Un factor importante que debemos tener en cuenta es que, a escala local, la intensidad de pastoreo puede variar mucho más de lo que podría hacerlo el clima, como respuesta de las fluctuaciones asociadas al cambio climático, ya que podemos inferir directamente sobre la intensidad mediante el manejo de pastoreo. Consecuentemente, su efecto debe ser considerado a la hora de preservar los contenidos de C del suelo, especialmente si tenemos en cuenta que la presión por pastoreo se espera que aumente considerablemente para el año 2050 (FAO, 2017).

### Importancia, implicaciones y limitaciones de los resultados obtenidos en esta tesis

El cambio climático y el pastoreo del ganado son dos de los agentes de cambio global más importantes que afectan al funcionamiento de los ecosistemas áridos (Maestre et al., 2016). Por ello, la base de datos global utilizada en esta tesis (Maestre et al. 2022a, 2022b), que es la más reciente y completa a esta escala sobre las zonas áridas realizada hasta la fecha, contribuye a entender mejor la incertidumbre relativa al afecto de estos agentes de cambio global sobre los contenidos de COS en estos ecosistemas que,

## DISCUSIÓN GENERAL

además, se espera que sigan expandiéndose a nivel global debido al cambio climático (Feng & Fu, 2013; Huang et al., 2017b).

Para limitar el calentamiento global provocado por el ser humano se requiere limitar las emisiones de CO<sub>2</sub> acumuladas, alcanzando al menos cero emisiones netas de CO<sub>2</sub>, además de otras reducciones de GEI (IPCC, 2021). Para ello, es importante que el C que se encuentra almacenado en el suelo en las zonas áridas no sea liberado a la atmosfera. Sin embargo, esta tesis aporta evidencias de que en los lugares donde hay altas temperaturas y bajas precipitaciones los contenidos de C del suelo son más bajos, por lo que si esto que ocurre a lo largo del espacio geográfico también se da con el cambio climático, se podría liberar C que hay almacenado en el suelo de las zonas áridas, por lo que los niveles de CO<sub>2</sub> atmosféricos aumentarían consecuentemente. Igualmente, los resultados deben ser contrastados a lo largo del tiempo porque la respuesta al cambio climático posiblemente implique adaptación o plasticidad que no es tenida en cuenta cuando se trabaja sobre gradientes ambientales naturales ya que las poblaciones posiblemente ya se hayan adaptado a las condiciones locales (Dacal et al., 2019). Además, nuestros resultados muestran que la respuesta al clima de la fracción del COAM, a pesar de estar más protegido frente a la descomposición, es similar a la del COP, por lo que la eficacia de los minerales en la estabilización del COS podría ser limitada en los ecosistemas áridos. Estos resultados, junto a otros que muestran que una gran fracción del COS fluctúa a escala intra-anual (Waring et al., 2021), ponen en entredicho la idea de estabilidad o persistencia del C en el suelo en los ecosistemas áridos, lo que implicaría una menor eficacia del suelo como sumidero de C y un posible aumento de la pérdida de COS. Esto resulta preocupante ya que muchos de los cambios pasados y futuros que se han producido debido a los GEI son irreversibles en un periodo de siglos y milenios (IPCC, 2021), por lo que cabría esperar que los cambios ligados al aumento de temperatura y los cambios en los patrones de precipitación sobre los contenidos del COS de las zonas áridas también lo fueran.

Finalmente, a pesar de usar una base de datos global extensa de las zonas áridas del planeta, los datos disponibles del suelo en áreas con cobertura de costra biológica son más limitados, por lo que hay zonas que están menos representadas en lo relativo a estos resultados. El esfuerzo futuro debería dirigirse a muestrear más ampliamente las áreas con costra biológica distribuidas a lo largo de los ecosistemas áridos para poder reflejar con mayor precisión las condiciones en las que se encuentran estas comunidades y su efecto en los contenidos del COS, así como su posible efecto modulador de los

## DISCUSIÓN GENERAL

efectos del cambio climático y del pastoreo. Paralelamente, el decrecimiento de la resiliencia de la costra biológica a tendencias de calentamiento y sequía regionales indica que estas comunidades cruciales en las zonas áridas podrían ser más susceptibles al cambio climático de lo que se creía, por lo que sería necesario continuar monitorizándolas y protegiéndolas (Finger-Higgins et al., 2022). Avanzar en esta dirección es crítico para poder entender mejor la vulnerabilidad de los ecosistemas áridos a la desertificación y al cambio global, y para poder implementar prácticas de manejo exitosas que ayuden a prevenir y mitigar su impacto.





# CONCLUSIONES





## CONCLUSIONES

En base a los resultados obtenidos en esta tesis doctoral se pueden extraer las siguientes conclusiones:

1. El C orgánico del suelo de las zonas áridas a escala global se encuentra en su mayoría en la fracción del suelo asociada a minerales (COAM), que dificulta el acceso de los microorganismos a la materia orgánica y, por tanto, tradicionalmente se ha vinculado con una menor vulnerabilidad que la fracción particulada (COP) al estar protegida frente a la descomposición microbiana.
2. La respuesta del COAM y el COP frente a las variables climáticas, edáficas y de vegetación es muy parecida. El COAM disminuye de manera similar a como lo hace el COP al aumentar la temperatura a lo largo del gradiente espacial estudiado. Debido a ello, los lugares en los que coexisten altas temperaturas con bajas precipitaciones son especialmente vulnerables a las pérdidas de C.
3. A escala global, los principales determinantes de los contenidos de C en el suelo son el clima y las variables edáficas. El efecto directo del pastoreo resulta menos evidente en comparación con estas variables, aunque también debe ser considerado, pues tendría un efecto indirecto a través de variables relacionadas con la vegetación o las propiedades del suelo.
4. Los minerales ofrecen una protección limitada frente al cambio climático para el COS que hay almacenado en las zonas áridas. Nuestros resultados sugieren que las pérdidas de C están conducidas por el calentamiento inducido por el cambio climático, por lo que las pérdidas de COS asociadas hasta la fecha al aumento de aridez podrían haber estado subestimadas. También indican que la asociación con minerales podría no ser tan determinante a la hora de proteger el COS, como se ha pensado hasta ahora.
5. Las comunidades de costra biológica aumentan los contenidos de COS, COP y COAM en comparación con suelo desnudo, aunque el aumento es menor en comparación con el que produce la vegetación. Además, la vegetación modula parcialmente el efecto del aumento de temperatura sobre el COS, mientras que la costra no es capaz de hacerlo. Paralelamente, ni la costra ni la vegetación son capaces de compensar el efecto negativo que producen las bajas precipitaciones sobre los contenidos de COS en los ecosistemas áridos.
6. En condiciones locales simuladas de calentamiento y exclusión de lluvia, la cobertura de costra disminuye y el suelo recibe nuevos aportes de C al

## CONCLUSIONES

incorporarse la biomasa muerta. Sin embargo, el C ganado pertenece al COP y está constituido principalmente por carbohidratos, lo que implicaría que el aumento de C podría ser transitorio.

## REFERENCIAS

### Referencias

- Abdalla, M., Hastings, A., Chadwick, D. R., Jones, D. L., Evans, C. D., Jones, M. B., Rees, R. M., & Smith, P. (2018). Critical review of the impacts of grazing intensity on soil organic carbon storage and other soil quality indicators in extensively managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 253, 62–81. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.023>
- Ahlström, A., Raupach, M. R., Schurgers, G., Smith, B., Arneth, A., Jung, M., Reichstein, M., Canadell, J. G., Friedlingstein, P., Jain, A. K., Kato, E., Poulter, B., Sitch, S., Stocker, B. D., Viovy, N., Wang, Y. P., Wiltshire, A., Zaehle, S., & Zeng, N. (2015). The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO<sub>2</sub> sink. *Science*, 348(6237), 895–899. [https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAA1668/SUPPL\\_FILE/AHLSTROM.SM.PDF](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAA1668/SUPPL_FILE/AHLSTROM.SM.PDF)
- Amelung, W., Zech, W., Zhang, X., Follett, R. F., Tiessen, H., Knox, E., & Flach, K.-W. (1998). Carbon, Nitrogen, and Sulfur Pools in Particle-Size Fractions as Influenced by Climate. *Soil Science Society of America Journal*, 62(1), 172–181. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ1998.03615995006200010023X>
- Amundson, R., Berhe, A., Hopmans, J. W., Berhe, A. A., Olson, C., Sztein, A. E., & Sparks, D. L. (2015). Soil and human security in the 21st century. *Science*, 348(6235). <https://doi.org/10.1126/science.1261071>
- Anderson, J. P. E., & Domsch, K. H. (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 10, 215–221. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90099-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8)
- Angst, G., Mueller, K. E., Kögel-Knabner, I., Freeman, K. H., & Mueller, C. W. (2017). Aggregation controls the stability of lignin and lipids in clay-sized particulate and mineral associated organic matter. *Biogeochemistry*, 132(3), 307–324. <https://doi.org/10.1007/S10533-017-0304-2/TABLES/3>
- Asseng, S., & Pannell, D. J. (2013). Adapting dryland agriculture to climate change: Farming implications and research and development needs in Western Australia. *Climatic Change*, 118(2), 167–181. <https://doi.org/10.1007/S10584-012-0623-1/FIGURES/6>
- Bai, S. G., Jiao, Y., Yang, W. Z., Gu, P., Yang, J., & Liu, L. J. (2017). Review of progress in soil inorganic carbon research. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 100(1), 012129. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/100/1/012129>
- Bai, T., Wang, P., Hall, S. J., Wang, F., Ye, C., Li, Z., Li, S., Zhou, L., Qiu, Y., Guo, J., Guo, H., Wang, Y., & Hu, S. (2020). Interactive global change factors mitigate soil aggregation and carbon change in a semi-arid grassland. *Global Change*

## REFERENCIAS

- Biology*, 26(9), 5320–5332. <https://doi.org/10.1111/gcb.15220>
- Bai, Y., & Cotrufo, M. F. (2022). Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *Science*, 377(6606), 603–608. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABO2380>
- Baisden, W. T., Amundson, R., Cook, A. C., & Brenner, D. L. (2002). Turnover and storage of C and N in five density fractions from California annual grassland surface soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 64-1-64–16. <https://doi.org/10.1029/2001GB001822>
- Baldauf, S., Porada, P., Raggio, J., Maestre, F. T., & Tietjen, B. (2021). Relative humidity predominantly determines long-term biocrust-forming lichen cover in drylands under climate change. *Journal of Ecology*, 109(3), 1370–1385. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13563>
- Barger, N. N., Weber, B., Garcia-Pichel, F., Zaady, E., & Belnap, J. (2016). Patterns and Controls on Nitrogen Cycling of Biological Soil Crusts. In *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands* (pp. 257–285). Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_14)
- Belnap, J., & Eldridge, D. (2001). Disturbance and Recovery of Biological Soil Crusts. In *Biological soil crusts: structure, function, and management* (pp. 363–383). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8\\_27](https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_27)
- Belnap, J., & Lange, O. (2003). *Biological soil crusts: structure, function, and management*, (2nd ed , vol 150) Ecological studies. Springer, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8>
- Belnap, J., Weber, B., & Büdel, B. (2016). Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. In *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands* (pp. 3–13). In Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_1)
- Benbi, D. K., Boparai, A. K., & Brar, K. (2014). Decomposition of particulate organic matter is more sensitive to temperature than the mineral associated organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 183–192. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2013.12.032>
- Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J. J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehman, A., Rillig, M. C., Solé, R. V., & Maestre, F. T. (2020). Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, 367(6479), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.aay5958>
- Berdugo, M., Kéfi, S., Soliveres, S., & Maestre, F. T. (2017). Plant spatial patterns identify alternative ecosystem multifunctionality states in global drylands. *Nature Ecology & Evolution*, 1(2), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41559-016->

## REFERENCIAS

0003

- Berdugo, M., Mendoza-Aguilar, D. O., Rey, A., Ochoa, V., Gozalo, B., García-Huss, L., & Maestre, F. T. (2021). Litter decomposition rates of biocrust-forming lichens are similar to those of vascular plants and are affected by warming. *Ecosystems*, 1–14. <https://doi.org/10.1101/2020.04.09.019695>
- Bernoux, M., & Chevallier, T. (2014). Carbon in dryland soils. Multiple essential functions. *Les Dossiers Thématiques Du CSFD*. France10, 40.
- Beymer, R. J., & Klopatek, J. M. (1992). Effects of Grazing on Cryptogamic Crusts in Pinyon-juniper Woodlands in Grand Canyon National Park. *American Midland Naturalist*, 127(1), 139. <https://doi.org/10.2307/2426329>
- Biederman, J. A., Scott, R. L., Bell, T. W., Bowling, D. R., Dore, S., Garatuza-Payan, J., Kolb, T. E., Krishnan, P., Krofcheck, D. J., Litvak, M. E., Maurer, G. E., Meyers, T. P., Oechel, W. C., Papuga, S. A., Ponce-Campos, G. E., Rodriguez, J. C., Smith, W. K., Vargas, R., Watts, C. J., ... & Goulden, M. L. (2017). CO<sub>2</sub> exchange and evapotranspiration across dryland ecosystems of southwestern North America. *Global Change Biology*, 23(10), 4204–4221. <https://doi.org/10.1111/GCB.13686>
- Bimüller, C., Kreyling, O., Kölbl, A., von Lützw, M., & Kögel-Knabner, I. (2016). Carbon and nitrogen mineralization in hierarchically structured aggregates of different size. *Soil and Tillage Research*, 160, 23–33. <https://doi.org/10.1016/J.STILL.2015.12.011>
- Bot, A., & Benites, J. (2005). *The importance of soil organic matter: Key to drought-resistant soil and sustained food production* (No. 80). Food & Agriculture Org. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-011470-5.50007-1>
- Bowker, M. A., Belnap, J., Davidson, D. W., & Phillips, S. L. (2005). Evidence for micronutrient limitation of biological soil crusts: Importance to arid-lands restoration. *Ecological Applications*, 15(6), 1941–1951. <https://doi.org/10.1890/04-1959>
- Bowker, M. A., Maestre, F. T., Eldridge, D., Belnap, J., Castillo-Monroy, A., Escolar, C., & Soliveres, S. (2014). Biological soil crusts (biocrusts) as a model system in community, landscape and ecosystem ecology. *Biodiversity and Conservation*, 23(7), 1619–1637. <https://doi.org/10.1007/S10531-014-0658-X/FIGURES/6>
- Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T., & Eldridge, D. J. (2018). Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant and Soil*, 429(1–2), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>
- Bowker, M. A., Maestre, F. T., & Mau, R. L. (2013). Diversity and patch-size

## REFERENCIAS

- distributions of biological soil crusts regulate dryland ecosystem multifunctionality. *Ecosystems*, 16(6), 923-933. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9644-5>
- Bremer, D. J., Ham, J. M., Owensby, C. E., & Knapp, A. K. (1998). Responses of Soil Respiration to Clipping and Grazing in a Tallgrass Prairie. *Journal of Environmental Quality*, 27(6), 1539–1548. <https://doi.org/10.2134/JEQ1998.00472425002700060034X>
- Brevik, E. C. (2012). Soils and Climate Change: Gas Fluxes and Soil Processes. *Soil Horizons*, 53(4), 12–23. <https://doi.org/10.2136/SH12-04-0012>
- Briggs, A., & Morgan, J. (2008). Morphological diversity and abundance of biological soil crusts differ in relation to landscape setting and vegetation type. *Australian Journal of Botany*, 53(6), 246–253. <https://doi.org/10.1071/bt07194>
- Byrnes, R. C., Núñez, J., Arenas, L., Rao, I., Trujillo, C., Alvarez, C., Arango, J., Rasche, F., & Chirinda, N. (2017). Biological nitrification inhibition by *Brachiaria* grasses mitigates soil nitrous oxide emissions from bovine urine patches. *Soil Biology and Biochemistry*, 107, 156–163. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2016.12.029>
- Cambardella, C. A., & Elliott, E. T. (1992). Particulate Soil Organic-Matter Changes across a Grassland Cultivation Sequence. *Soil Science Society of America Journal*, 56(3), 777–783. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ1992.03615995005600030017X>
- Canarini, A., Carrillo, Y., Mariotte, P., Ingram, L., & Dijkstra, F. A. (2016). Soil microbial community resistance to drought and links to C stabilization in an Australian grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 171–180. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2016.08.024>
- Cantón, Y., Román, J. R., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., & Moro, M. J. (2014). Dynamics of organic carbon losses by water erosion after biocrust removal. *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, 62(4), 258–268. <https://doi.org/10.2478/johh-2014-0033>
- Cao, J., Yeh, E. T., Holden, N. M., Yang, Y., & Du, G. (2013). The effects of enclosures and land-use contracts on rangeland degradation on the Qinghai–Tibetan plateau. *Journal of Arid Environments*, 97, 3–8. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2013.05.002>
- Castellano, M. J., Mueller, K. E., Olk, D. C., Sawyer, J. E., & Six, J. (2015). Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. *Global Change Biology*, 21(9), 3200–3209. <https://doi.org/10.1111/GCB.12982>

## REFERENCIAS

- Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Rey, A., Soliveres, S., & García-Palacios, P. (2011). Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem. *Ecosystems*, *14*(5), 835–847. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9449-3>
- Chamizo, S., Belnap, J., Eldridge, D., Cantón, Y., & Issa, O. M. (2016). The role of biocrusts in arid land hydrology. Weber B, Büdel B, Belnap J, (Eds.).in *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. (p21–346). Springer International Publishing.
- Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Román, J. R., & Cantón, Y. (2017). Effects of biocrust on soil erosion and organic carbon losses under natural rainfall. *Catena*, *148*, 117-125. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.06.017>
- Chen, N., Yu, K., Jia, R., Teng, J., & Zhao, C. (2020). Biocrust as one of multiple stable states in global drylands. *Science Advances*, *6*(39). [https://doi.org/10.1126/SCIADV.AAY3763/SUPPL\\_FILE/AAY3763\\_SM.PDF](https://doi.org/10.1126/SCIADV.AAY3763/SUPPL_FILE/AAY3763_SM.PDF)
- Chen, W., Huang, D., Liu, N., Zhang, Y., Badgery, W. B., Wang, X., & Shen, Y. (2015). Improved grazing management may increase soil carbon sequestration in temperate steppe. *Scientific Reports*, *5*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/srep10892>
- Ciais, P., Bombelli, A., Williams, M., Piao, S. L., Chave, J., Ryan, C. M., ... & Valentini, R. (2011). The carbon balance of Africa: synthesis of recent research studies. *Philosophical transactions of the royal society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, *369*(1943), 2038-2057. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0328>
- Coe, K. K., Belnap, J., & Sparks, J. P. (2012). Precipitation-driven carbon balance controls survivorship of desert biocrust mosses. *Ecology*, *93*(7), 1626–1636. <https://doi.org/10.1890/11-2247.1>
- Coe, K. K., Sparks, J. P., & Belnap, J. (2014). Physiological ecology of dryland biocrust mosses. In *Photosynthesis in bryophytes and early land plants* (pp. 291-308). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-6988-5\\_16](https://doi.org/10.1007/978-94-007-6988-5_16)
- Conant, R. (2010). *Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems*. FAO. <https://www.fao.org/3/i1399e/i1399e.pdf>
- Conant, R. T., & Paustian, K. (2002). Potential soil carbon sequestration in overgrazed grassland ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, *16*(4), 90–91. <https://doi.org/10.1029/2001GB001661>
- Conant, R. T., Cerri, C. E. P., Osborne, B. B., & Paustian, K. (2017). Grassland management impacts on soil carbon stocks: a new synthesis. *Ecological Applications*, *27*(2), 662–668. <https://doi.org/10.1002/EAP.1473>

## REFERENCIAS

- Conant, R. T., Ryan, M. G., Ågren, G. I., Birge, H. E., Davidson, E. A., Eliasson, P. E., ... & Bradford, M. A. (2011). Temperature and soil organic matter decomposition rates—synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology*, *17*(11), 3392-3404. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2011.02496.X>
- Concostrina-Zubiri, L., Huber-Sannwald, E., Martínez, I., Flores Flores, J. L., & Escudero, A. (2013). Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, *64*, 28–36. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.03.029>
- Concostrina-Zubiri, L., Valencia, E., Ochoa, V., Gozalo, B., Mendoza, B. J., & Maestre, F. T. (2021). Species-specific effects of biocrust-forming lichens on soil properties under simulated climate change are driven by functional traits. In *New Phytologist* (Vol. 230, Issue 1). <https://doi.org/10.1111/nph.17143>
- Cotrufo, M F., Soong, J. L., Horton, A. J., Campbell, E. E., Haddix, M. L., Wall, D. H., & Parton, W. J. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature*, *8*, 776–779. <https://doi.org/10.1038/NCEO2520>
- Cotrufo, M. F., & Lavalley, J. M. (2022). Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. *Advances in Agronomy*, *172*, 1–66. <https://doi.org/10.1016/BS.AGRON.2021.11.002>
- Cotrufo, M. F., & Lavalley, J. M. (2022). Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. *Advances in Agronomy*, 1–66. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2021.11.002>
- Cotrufo, M. F., Haddix, M. L., Kroeger, M. E., & Stewart, C. E. (2022). The role of plant input physical-chemical properties, and microbial and soil chemical diversity on the formation of particulate and mineral-associated organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, *168*, 108648. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2022.108648>
- Cotrufo, M. F., Lavalley, J. M., Zhang, Y., Hansen, P. M., Paustian, K. H., Schipanski, M., & Wallenstein, M. D. (2021). In -N-O ut: A hierarchical framework to understand and predict soil carbon storage and nitrogen recycling. *Global Change Biology*, *27*(19), 4465–4468. <https://doi.org/10.1111/GCB.15782>
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, *19*(4), 988–995. <https://doi.org/10.1111/GCB.12113>



## REFERENCIAS

- Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F. I., Prentice, I. C., Betts, R. A., Brovkin, V., Cox, P. M., Fisher, V., Foley, J. A., Friend, A. D., Kucharik, C., Lomas, M. R., Ramankutty, N., Sitch, S., Smith, B., White, A., & Young-Molling, C. (2001). Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7(4), 357–373. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2486.2001.00383.X>
- D’Odorico, P., Bhattachan, A., Davis, K. F., Ravi, S. & Runyan, C. W. (2013). Global desertification: drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources*, 51, 326–344. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2012.01.013>
- Dacal, M., Asensio, S., García-Palacios, P., Concha, D.-C., Gozalo, B., Ochoa, V., & Maestre, F. T. (2020). Contrasting mechanisms underlie short- and longer-term soil respiration responses to experimental warming in a dryland ecosystem. *Global Change Biology*, 26(9), 5254–5266. <https://doi.org/10.1111/gcb.15209>
- Dacal, M., Bradford, M. A., Plaza, C., Maestre, F. T., & García-Palacios, P. (2019). Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands. *Nature ecology & evolution*, 3(2), 232–238. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0770-5>
- Darke, A. K., & Walbridge, M. R. (1994). Estimating non-crystalline and crystalline aluminum and iron by selective dissolution in a riparian forest soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 25(11–12), 2089–2101. <https://doi.org/10.1080/00103629409369174>
- Darrouzet-Nardi, A., Reed, S. C., Grote, E. E., & Belnap, J. (2015). Observations of net soil exchange of CO<sub>2</sub> in a dryland show experimental warming increases carbon losses in biocrust soils. *Biogeochemistry*, 126(3), 363–378. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0163-7>
- Darrouzet-Nardi, A., Reed, S. C., Grote, E. E., & Belnap, J. (2018). Patterns of longer-term climate change effects on CO<sub>2</sub> efflux from biocrusted soils differ from those observed in the short term. *Biogeosciences*, 15(14), 4561–4573. <https://doi.org/10.5194/BG-15-4561-2018>
- Daryanto, S., & Eldridge, D. J. (2010). Plant and soil surface responses to a combination of shrub removal and grazing in a shrub-encroached woodland. *Journal of Environmental Management*, 91(12), 2639–2648. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2010.07.038>
- Daryanto, S., Eldridge, D. J., & Throop, H. L. (2013). Managing semi-arid woodlands for carbon storage: Grazing and shrub effects on above- and belowground carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 169, 1–11. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2013.02.001>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon

## REFERENCIAS

- decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Davies, J., Poulsen, L., Schulte-Herbreuggen, B., Mackinnon, K., Crawhall, N. H., Dudley, N., & Smith, J., (2012). Conserving dryland biodiversity. In *Biodiversity* (Vol. 15, Issues 2–3). <https://doi.org/10.1080/14888386.2014.942752>
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C., & Bardgett, R. D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11(5), 516–531. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2008.01164.X>
- del Prado, R., & Sancho, L. G. (2007). Dew as a key factor for the distribution pattern of the lichen species *Teloschistes lacunosus* in the Tabernas Desert (Spain). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(5), 417–428. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2006.07.007>
- Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Maestre, F. T., Karunaratne, S. B., Trivedi, P., Reich, P. B., & Singh, B. K. (2017). Climate legacies drive global soil carbon stocks in terrestrial ecosystems. *Science Advances*, 3(4), e1602008. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602008>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Jeffries, T. C., & Singh, B. K. (2018). Biocrust-forming mosses mitigate the impact of aridity on soil microbial communities in drylands: observational evidence from three continents. *New Phytologist*, 220, 824–835. <https://doi.org/10.1111/nph.15120>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Ochoa, V., Gozalo, B., Berdugo, M., Val, J., & Singh, B. K. (2016). Biocrust-forming mosses mitigate the negative impacts of increasing aridity on ecosystem multifunctionality in drylands. *New Phytologist*, 209(4), 1540–1552. <https://doi.org/10.1111/nph.13688>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Escolar, C., Gallardo, A., Ochoa, V., Gozalo, B., & Prado-Comesaña, A. (2014). Direct and indirect impacts of climate change on microbial and biocrust communities alter the resistance of the N cycle in a semiarid grassland. *Journal of Ecology*, 102(6), 1592–1605. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12303>
- Deng, Y., & Dixon, J. B. (2002). Soil Organic Matter and Organic-Mineral Interactions. In S. D. Dixon JB (Ed.), *Soil Mineralogy with Environmental Applications* (pp. 69–108). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.2136/SSSABOOKSER7.C3>
- Derner, J. D., Augustine, D. J., & Frank, D. A. (2019). Does Grazing Matter for Soil Organic Carbon Sequestration in the Western North American Great Plains? *Ecosystems*, 22(5), 1088–1094. <https://doi.org/10.1007/S10021-018-0324-3/FIGURES/1>

## REFERENCIAS

- Derner, J. D., Boutton, T. W., & Briske, D. D. (2006). Grazing and ecosystem carbon storage in the North American Great Plains. *Plant and Soil*, 280(1–2), 77–90. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2554-3>
- Díaz-Martínez, P., Panettieri, M., García-Palacios, P., Moreno, E., Plaza, C., & Maestre, F. T. (2022). Biocrusts Modulate Climate Change Effects on Soil Organic Carbon Pools: Insights From a 9-Year Experiment. *Ecosystems*, 1–12. <https://doi.org/10.1007/S10021-022-00779-0>
- Doetterl, S., Stevens, A., Six, J., Merckx, R., Van Oost, K., Casanova Pinto, M., Casanova-Katny, A., Muñoz, C., Boudin, M., Zagal Venegas, E., & Boeckx, P. (2015). Soil carbon storage controlled by interactions between geochemistry and climate. *Nature Geoscience*, 8(10), 780–783. <https://doi.org/10.1038/ngeo2516>
- Douglas, L. (1989). Vermiculites. In J. Dixon, S. Weed, & R. Dinauer (Eds.), *Minerals in soil environments. vol no 1* (pp. 635–674). Soil Science Society of America. <https://doi.org/10.2136/sssabookser1.2ed.c13>
- Eichberg, C., Storm, C., & Schwabe, A. (2007). Endozoochorous dispersal, seedling emergence and fruiting success in disturbed and undisturbed successional stages of sheep-grazed inland sand ecosystems. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202(1), 3–26. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2006.01.004>
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl, U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 5(7), 459–462. <https://doi.org/10.1038/ngeo1486>
- Eldridge, D. J., & Delgado-Baquerizo, M. (2017). Continental-scale Impacts of Livestock Grazing on Ecosystem Supporting and Regulating Services. *Land Degradation and Development*, 28(4), 1473–1481. <https://doi.org/10.1002/ldr.2668>
- Eldridge, D. J., & Greene, R. S. B. (1994). Microbiotic soil crusts - a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Soil Research*, 32(3), 389–415. <https://doi.org/10.1071/SR9940389>
- Eldridge, D. J., Poore, A. G. B., Ruiz-Colmenero, M., Letnic, M., & Soliveres, S. (2016). Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications*, 26(4), 1273–1283. <https://doi.org/10.1890/15-1234>
- Eldridge, D. J., Semple, W. S., & Koen, T. B. (2000). Dynamics of cryptogamic soil crusts in a derived grassland in south-eastern Australia. *Austral Ecology*, 25(3), 232–240. <https://doi.org/10.1046/J.1442-9993.2000.01023.X>

## REFERENCIAS

- Eldridge, D. J., Zaady, E., & Shachak, M. (2002). Microphytic crusts, shrub patches and water harvesting in the Negev Desert: The Shikim system. *Landscape Ecology*, 17(6), 587–597. <https://doi.org/10.1023/A:1021575503284>
- Eldridge, D., Freudenberger, D., & Koen, K. (2006). Diversity and abundance of biological soil crust taxa in relation to fine and coarse-scale disturbances in a grassy eucalypt woodland in eastern Australia. *Plant and Soil*, 281(1–2), 255–268. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-4436-0>
- Escolar, C., Martínez, I., Bowker, M. A., & Maestre, F. T. (2012). Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: Implications for ecosystem structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1606), 3087–3099. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0344>
- FAO, IFAD, & WFP. (2015). The state of food insecurity in the world 2015. Meeting the 2015 international hunger targets: Taking stock of uneven progress. FAO, Rome. <https://doi.org/10.3945/an.115.009936>
- FAO. (2004). Carbon Sequestration in Dryland Soils. *World Soil Resources Reports*. <http://www.fao.org>
- FAO. (2017). Livestock and the environment. <https://www.fao.org/livestock-environment/en/>
- FAO. (2019). Measuring and modelling soil carbon stocks and stock changes in livestock production systems. Guidelines for assessment (Version 1). <http://www.fao.org/3/I9693EN/i9693en.pdf>
- FAO. (2007). USS Working Group WRB. World reference base for soil resources 2006. World Soil Resources Reports.
- Fensham, R. J., Fairfax, R. J., & Dwyer, J. M. (2010). Vegetation responses to the first 20 years of cattle grazing in an Australian desert. *Ecology*, 91(3), 681–692. <https://doi.org/10.1890/08-2356.1>
- Ferrenberg, S., Reed, S. C., Belnap, J., & Schlesinger, W. H. (2015). Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(39), 12116–12121. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509150112>
- Ferrenberg, S., Tucker, C. L., & Reed, S. C. (2017). Biological soil crusts: diminutive communities of potential global importance. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(3), 160–167. <https://doi.org/10.1002/FEE.1469>
- Fick, S., & Hijmans, R. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12),

## REFERENCIAS

4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

- Finger-Higgins, R., Duniway, M. C., Fick, S., Geiger, E. L., Hoover, D. L., Pfennigwerth, A. A., Van Scoyoc, M. W., & Belnap, J. (2022). Decline in biological soil crust N-fixing lichens linked to increasing summertime temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(16). <https://doi.org/10.1073/PNAS.2120975119>
- Fleischner, T. L. (1994). Ecological Costs of Livestock Grazing in Western North America. *Conservation Biology*, *8*(3), 629–644. <https://doi.org/10.1046/J.1523-1739.1994.08030629.X>
- Frank, D. A., Kuns, M. M., & Guido, D. R. (2002). Consumer control of grassland plant production. *Reports Ecology*, *83*(3), 602–606. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Gaitán, J. J., Maestre, F. T., Bran, D. E., Buono, G. G., Dougill, A. J., García Martínez, G., Ferrante, D., Guuroh, R. T., Linstädter, A., Massara, V., Thomas, A. D., & Oliva, G. E. (2019). Biotic and Abiotic Drivers of Topsoil Organic Carbon Concentration in Drylands Have Similar Effects at Regional and Global Scales. *Ecosystems*, *22*(7), 1445–1456. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00348-y>
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., ... & Maestre, F. T. (2018). Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in Patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, *29*(2), 210–218. <https://doi.org/10.1002/ldr.2694>
- Galun, M., Bubrick, P., & Garty, J. (1982). Structural and metabolic diversity of two desert-lichen populations. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, *53*, 321–324.
- Ganjugunte, G. K., Vance, G. F., Preston, C. M., Schuman, G. E., Ingram, L. J., Stahl, P. D., & Welker, J. M. (2005). Soil Organic Carbon Composition in a Northern Mixed-Grass Prairie. *Soil Science Society of America Journal*, *69*(6), 1746–1756. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2005.0020>
- García-Palacios, P., Crowther, T. W., Dacal, M., Hartley, I. P., Reinsch, S., Rinnan, R., Rousk, J., van den Hoogen, J., Ye, J. S., & Bradford, M. A. (2021). Evidence for large microbial-mediated losses of soil carbon under anthropogenic warming. *Nature Reviews Earth and Environment*, *2*(7), 507–517. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00178-4>
- Gaudinski, J., Trumbore, S., Davidson, E., & Zheng, S. (2000). Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry*, *51*(1), 33–69. <https://doi.org/10.1023/A:1006301010014>

## REFERENCIAS

- Glenday, J. (2008). Carbon storage and emissions offset potential in an African dry forest, the Arabuko-Sokoke Forest, Kenya. *Environmental Monitoring and Assessment*, 142(1), 85–95. <https://doi.org/10.1007/S10661-007-9910-0>
- Golchin, A., Oades, J. M., Skjemstad, J. O., & Clarke, P. (1994). Study of Free and Occluded Particulate Organic Matter in Soils by Solid state  $^{13}\text{C}$  NMR Spectroscopy and Scanning Electron Microscopy. *Soil Research*, 32(2), 285–309.
- Golluscio, R. A., Austin, A. T., García Martínez, G. C., Gonzalez-Polo, M., Sala, O. E., & Jackson, R. B. (2009). Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the patagonian steppe: Combination of direct and indirect effects. *Ecosystems*, 12(4), 686–697. <https://doi.org/10.1007/S10021-009-9252-6/TABLES/3>
- Golodets, C., & Boeken, B. (2006). Moderate sheep grazing in semiarid shrubland alters small-scale soil surface structure and patch properties. *Catena*, 65(3), 285–291. <https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2005.12.005>
- Gray, D. W., Lewis, L. A., & Cardon, Z. G. (2007). Photosynthetic recovery following desiccation of desert green algae (Chlorophyta) and their aquatic relatives. *Plant, Cell & Environment*, 30(10), 1240–1255. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2007.01704.X>
- Groisman, P. Y., Karl, T. R., Easterling, D. R., Knight, R. W., Jamason, P. F., Hennessey, K. J., Suppiah, R., Page, C. M., Wibig, J., Fortuniak, K., Razuvaev, V. N., Douglas, A., Førland, E., & Zhai, P. M. (1999). Changes in the Probability of Heavy Precipitation: Important Indicators of Climatic Change. *Climatic Change*, 42(1), 243–283. <https://doi.org/10.1023/A:1005432803188>
- Grote, E. E., Belnap, J., Housman, D. C., & Sparks, J. P. (2010). Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: Implications for global change. *Global Change Biology*, 16(10), 2763–2774. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02201.x>
- Harel, Y., Ohad, I., & Kaplan, A. (2004). Activation of photosynthesis and resistance to photoinhibition in cyanobacteria within biological desert crust. *Plant Physiology*, 136(2), 3070–3079.
- Harper, K. T., & Marble, J. R. (1988). A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands. In *Vegetation science applications for rangeland analysis and management* (pp. 135-169). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-3085-8\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-009-3085-8_7)
- Harris, D., Horwath, W. R., & Kessel, C. van. (2001). Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or CARBON-13 isotopic analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 65(6), 1853–1856. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2001.1853>

## REFERENCIAS

- Havstad, K. M., Peters, D. P. C., Skaggs, R., Brown, J., Bestelmeyer, B., Fredrickson, E., Herrick, J., & Wright, J. (2007). Ecological services to and from rangelands of the United States. *Ecological Economics*, 64(2), 261–268. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLECON.2007.08.005>
- Hewins, D. B., Lyseng, M. P., Schoderbek, D. F., Alexander, M., Willms, W. D., Carlyle, C. N., Chang, S. X., & Bork, E. W. (2018). Grazing and climate effects on soil organic carbon concentration and particle-size association in northern grasslands. *Scientific Reports*, 8(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19785-1>
- Hodgins, I. W., & Rogers, R. W. (1997). Correlations of stocking with the cryptogamic soil crust of a semi-arid rangeland in southwest Queensland. *Australian Journal of Ecology*, 22(4), 425–431. <https://doi.org/10.1111/J.1442-9993.1997.TB00693.X>
- Holland, E. A., Parton, W. J., Detling, J. K., & Coppock, D. L. (1992). Physiological Responses of Plant Populations to Herbivory and Their Consequences for Ecosystem Nutrient Flow. *Journal of Environmental Quality*, 140(4), 685–706. <https://doi.org/10.1086/285435>
- Holt, J. A. (1997). Grazing pressure and soil carbon, microbial biomass and enzyme activities in semi-arid northeastern Australia. *Applied Soil Ecology*, 5(2), 143–149. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(96\)00145-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(96)00145-X)
- Hu, C., Liu, Y., Song, L., & Zhang, D. (2002). Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands. *Journal of Applied Phycology*, 14(4), 281–292. <https://doi.org/10.1023/A:1021128530086>
- Hu, R., Wang, X. P., Pan, Y. X., Zhang, Y. F., & Zhang, H. (2014). The response mechanisms of soil N mineralization under biological soil crusts to temperature and moisture in temperate desert regions. *European Journal of Soil Biology*, 62, 66–73. <https://doi.org/10.1016/J.EJSOBI.2014.02.008>
- Hu, R., Wang, X. P., Pan, Y. X., Zhang, Y. F., Zhang, H., & Chen, N. (2015). Seasonal variation of net N mineralization under different biological soil crusts in Tengger Desert, North China. *Catena*, 127, 9-16. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.12.012>
- Huajie, L., Han, X., Linghao, L., Huang, J., Liu, H., & Li, X. (2009). Grazing Density Effects on Cover, Species Composition, and Nitrogen Fixation of Biological Soil Crust in an Inner Mongolia Steppe. *Rangeland Ecology & Management*, 62(4), 321–327. <https://doi.org/10.2111/08-179.1>
- Huang, J., Guan, X., & Ji, F. (2012). Enhanced cold-season warming in semi-arid regions. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 12(12), 5391–5398. <https://doi.org/10.5194/ACP-12-5391-2012>

## REFERENCIAS

- Huang, J., Li, Y., Fu, C., Chen, F., Fu, Q., Dai, A., Shinoda, M., Ma, Z., Guo, W., Li, Z., Zhang, L., Liu, Y., Yu, H., He, Y., Xie, Y., Guan, X., Ji, M., Lin, L., Wang, S., ... Wang, G. (2017b). Dryland climate change: Recent progress and challenges. *Reviews of Geophysics*, 55(3), 719–778. <https://doi.org/10.1002/2016RG000550>
- Huang, J., Yu, H., Dai, A., Wei, Y., & Kang, L. (2017a). Drylands face potential threat under 2°C global warming target. *Nature Climate Change*, 7(6), 417–422. <https://doi.org/10.1038/nclimate3275>
- Huang, J., Yu, H., Guan, X., Wang, G., & Guo, R. (2016). Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change*, 6(2), 166–171. <https://doi.org/10.1038/nclimate2837>
- Huntington, T. G. (2006). Evidence for intensification of the global water cycle: Review and synthesis. *Journal of Hydrology*, 319(1–4), 83–95. <https://doi.org/10.1016/J.JHYDROL.2005.07.003>
- IPCC. (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauze (V. B. and P. M. M. [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia (ed.))].
- IPCC, (2022). *Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change, Sixth Assessment Report of the IPCC*. doi:10.1201/9781003264705-7
- IPCC, (2021): Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 3–32, doi:10.1017/9781009157896.001.
- Jastrow, J. D., Amonette, J. E., Bailey, V. L., Jastrow, J. D., Amonette, J. E., & Bailey, V. L. (2006). Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Climatic Change*, 80(1), 5–23. <https://doi.org/10.1007/S10584-006-9178-3>
- Jawuoro, S. O., Koech, O. K., Karuku, G. N., & Mbau, J. S. (2017). Plant species composition and diversity depending on piospheres and seasonality in the southern rangelands of Kenya. *Ecological Processes*, 6(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/S13717-017-0083-7/TABLES/3>
- Jenny, H., (1941). *Factors of Soil Formation*. McGraw-Hill, New York, NY.



## REFERENCIAS

- Ji, F., Wu, Z., Huang, J., & Chassignet, E. P. (2014). Evolution of land surface air temperature trend. *Nature Climate Change*, 4(6), 462–466. <https://doi.org/10.1038/nclimate2223>
- Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological applications*, 10(2), 423-436. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0423:tvdoso\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0423:tvdoso]2.0.co;2)
- Kahle, M., & Jahn, R. (2002). Carbon storage in loess derived surface soils from Central Germany: Influence of mineral phase variables - Wiley Online Library. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165(2), 141-149. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200204\)165:2<141::aid-jpln141>3.0.co;2-x](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200204)165:2<141::aid-jpln141>3.0.co;2-x)
- Kallenbach, C. M., Frey, S. D., & Grandy, A. S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 7(1), 13630. <https://doi.org/10.1038/ncomms13630>
- Kane, D., & Solutions, L. L. (2015). Carbon sequestration potential on agricultural lands: a review of current science and available practices. National Sustainable Agriculture Coalition Breakthrough Strategies and Solutions, LLC, 1–32. [https://doi.org/10.1007/978-981-19-6179-3\\_9](https://doi.org/10.1007/978-981-19-6179-3_9)
- Karl, T. R., Knight, R. W., & Plummer, N. (1995). Trends in high-frequency climate variability in the twentieth century. *Nature*, 377(6546), 217–220. <https://doi.org/10.1038/377217a0>
- Keiluweit, M., Nico, P. S., Kleber, M., & Fendorf, S. (2016). Are oxygen limitations under recognized regulators of organic carbon turnover in upland soils? *Biogeochemistry* 2016 127:2, 127(2), 157–171. <https://doi.org/10.1007/S10533-015-0180-6>
- Kettler, T. A., Doran, J. W., & Gilbert, T. L. (2001). Simplified Method for Soil Particle-Size Determination to Accompany Soil-Quality Analyses. *Soil Science Society of America Journal*, 65(3), 849–852. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2001.653849X>
- Kidron, G., Vonshak, A., Dor, I., Barinova, S., & Abeliovich, A. (2010). Properties and spatial distribution of microbiotic crusts in the Negev Desert, Israel. *Catena*, 82(2), 92–101. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.05.006>
- Kittrick, J. A. (1971). Montmorillonite Equilibria and the Weathering Environment. *Soil Science Society of America Journal*, 35(5), 815–820. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ1971.03615995003500050049X>
- Kleber, M., Bourg, I. C., Coward, E. K., & Hansel, C. M. (2021). Dynamic interactions at the mineral–organic matter interface. *Nature Reviews Earth & Environment*, 0123456789, 1–19. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00162-y>

## REFERENCIAS

- Kumar, K. S. K., & Parikh, J. (2001). Indian agriculture and climate sensitivity. *Global Environmental Change*, *11*(2), 147–154. [https://doi.org/10.1016/S0959-3780\(01\)00004-8](https://doi.org/10.1016/S0959-3780(01)00004-8)
- Laban, P., Metternicht, G., & Davies, J. (2018). Soil biodiversity and soil organic carbon: keeping drylands alive. *Gland, Switzerland: IUCN*, *10*. <https://doi.org/10.2305/iucn.ch.2018.03.en>
- Ladrón de Guevara, M., Gozalo, B., Raggio, J., Lafuente, A., Prieto, M., & Maestre, F. T. (2018). Warming reduces the cover, richness and evenness of lichen-dominated biocrusts but promotes moss growth: insights from an 8 yr experiment. *New Phytologist*, *220*(3), 811–823. <https://doi.org/10.1111/nph.15000>
- Ladrón De Guevara, M., Lázaro, R., Quero, J. L., Ochoa, V., Gozalo, B., Berdugo, M., Uclés, O., Escolar, C., Maestre, F. T., Quero, J. L., Ochoa, V., Gozalo, Á. B., Berdugo, Á. M., Escolar, Á. C., & Maestre, Á. F. T. (2014). Simulated climate change reduced the capacity of lichen-dominated biocrusts to act as carbon sinks in two semi-arid Mediterranean ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, *23*(7), 1787–1807. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0681-y>
- Lafuente, A., Berdugo, M., Gozalo, B., & Maestre, F. T. (2018). Simulated climate change affects how biocrusts modulate water gains and desiccation dynamics after rainfall events. *Ecohydrology*, *May 2017*, 1–10. <https://doi.org/10.1002/eco.1935>
- Lai, L., & Kumar, S. (2020). A global meta-analysis of livestock grazing impacts on soil properties. *PloS One*, *15*(8), e0236638. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236638>
- Lal, R. (2004). Carbon Sequestration in Dryland Ecosystems. *Environmental Management*, *33*(4), 528–544. <https://doi.org/10.1007/s00267-003-9110-9>
- Lal, R. (2019). Carbon Cycling in Global Drylands. *Current Climate Change Reports*, *5*(3), 221–232. <https://doi.org/10.1007/S40641-019-00132-Z/TABLES/3>
- Lange, O. L., Belnap, J., & Reichenberger, H. (1998). Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO<sub>2</sub> exchange. *Functional Ecology*, *12*(2), 195–202. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2435.1998.00192.X>
- Lavallee, J. M., Soong, J. L., & Cotrufo, M. F. (2020). Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral - associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, *26*(1), 261–273. <https://doi.org/10.1111/gcb.14859>

## REFERENCIAS

- Le Houérou, H. N. (1996). Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments*, 34(2), 133–185. <https://doi.org/10.1006/JARE.1996.0099>
- Le Quéré, C., Andrew, R. M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Pongratz, J., Manning, A. C., ... & Zhu, D. (2018). Global carbon budget 2017. *Earth System Science Data*, 10(1), 405–448. <https://doi.org/10.5194/essd-10-1551-2018>
- Le Quéré, C., Andrew, R. M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Pongratz, J., Manning, A. C., Ivar Korsbakken, J., Peters, G. P., Canadell, J. G., Jackson, R. B., Boden, T. A., Tans, P. P., Andrews, O. D., Arora, V. K., Bakker, D. C. E., Barbero, L., Becker, M., Betts, R. A., Bopp, L., ... Zhu, D. (2018). Global Carbon Budget 2017. *Earth System Science Data*, 10(1), 405–448. <https://doi.org/10.5194/ESSD-10-405-2018>
- Lefèvre, C., Rekik, F., Alcantara, V., & Wiese, L. (2017). *Soil organic carbon: the hidden potential*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528, 60–68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Lehmann, J., Hansel, C. M., Kaiser, C., Kleber, M., Maher, K., Manzoni, S., Nunan, N., Reichstein, M., Schimel, J. P., Torn, M. S., Wieder, W. R., & Kögel-Knabner, I. (2020). Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. *Nature Geoscience*, 13(8), 529–534. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0612-3>
- Levy, E. B., & Madden, E. A. (1933). The point method for pasture analysis. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 46(912), 267–279.
- Li, W., Huang, H. Z., Zhang, Z. N., & Wu, G. L. (2011). Effects of grazing on the soil properties and C and N storage in relation to biomass allocation in an alpine meadow. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 11(4), 27–39. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162011000400003>
- Liang, C., Schimel, J. P., & Jastrow, J. D. (2017). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2(8), 1–6. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.105>
- Likens, G. E., Driscoll, C. T., Buso, D. C., Siccama, T. G., Johnson, C. E., Lovett, G. M., Fahey, T. J., Reiners, W. A., Ryan, D. F., Martin, C. W., & Bailey, S. W. (1998). The biogeochemistry of calcium at Hubbard Brook. *Biogeochemistry*, 41(2), 89–173. <https://doi.org/10.1023/A:1005984620681>
- Link, S. O., Smith, J. L., Halvorson, J. J., & Bolton Jr, H. (2003). A reciprocal transplant experiment within a climatic gradient in a semiarid shrub-steppe ecosystem: effects on bunchgrass growth and reproduction, soil carbon, and soil

## REFERENCIAS

- nitrogen. *Global Change Biology*, 9(7), 1097–1105.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00647.x>
- Ludwig, J. A., Wilcox, B. P., Breshears, D. D., Tongway, D. J., & Imeson, A. C. (2005). Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*, 86(2), 288–297.  
<https://doi.org/10.1890/03-0569>
- Lugato, E., Lavallee, J. M., Haddix, M. L., Panagos, P., & Cotrufo, M. F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter. *Nature Geoscience*, 14(5), 295–300. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00744-x>
- Lützw, M. V., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., & Flessa, H. (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions - A review. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 426–445.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Maestre, F. T., D. J. Eldridge, N. Gross, Y. Le Bagousse-Pinguet, H. Saiz, B. Gozalo, V. Ochoa & J. J. Gaitán. (2022a). The BIODESERT survey: Assessing the impacts of grazing on the structure and functioning of global drylands. *Web Ecology*, 22, 75–96. doi: 10.5194/we-22-75-2022.
- Maestre, F. T., Salguero-Gómez, R., & Quero, J. L. (2012a). It is getting hotter in here: Determining and projecting the impacts of global environmental change on drylands. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1606), 3062–3075. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0323>
- Maestre, F. (2003). Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *The Lichenologist*, 35(1), 71–81.  
<https://doi.org/10.1006/lich.2002.0425>
- Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Gross, N., Le Bagousse-pinguet, Y., Saiz, H., Gozalo, B., Ochoa, V., Gaitán, J. J., (2022). *The BIODESERT survey: Assessing the impacts of grazing on the structure and functioning of global drylands. Web Ecology* 22, 75–96. <https://doi.org/10.5194/we-22-75-2022>
- Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Soliveres, S., Kéfi, S., Delgado-Baquerizo, M., Bowker, M. A., García-Palacios, P., Gaitán, J., Gallardo, A., Lázaro, R., & Berdugo, M. (2016). Structure and Functioning of Dryland Ecosystems in a Changing World. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), 215–237.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032311>
- Maestre, F. T., Escolar, C., Ladrón de Guevara, M., Quero, J. L., Lázaro, R., Delgado-Baquerizo, M., Ochoa, V., Berdugo, M., Gozalo, B., & Gallardo, A. (2013). Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 19(12), 3835–3847.

## REFERENCIAS

<https://doi.org/10.1111/gcb.12306>

- Maestre, F. T., Quero, J. L., Gotelli, N. J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., García-Gómez, M., Bowker, M., Soliveres, S., Escolar, C., García-Palacios, P., Berdugo, M., Valencia, E., Gozalo, B., Gallardo, A., Aguilera, L., Arredondo, T., Blones, J., Boeken, B., ... Zaady, E. (2012b). Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, *335*(6065), 214–218. [https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1215442/SUPPL\\_FILE/MAESTRE.SOM.PDF](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1215442/SUPPL_FILE/MAESTRE.SOM.PDF)
- Maestre, F. T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Saiz, H., Berdugo, M., Gozalo, B., Ochoa, V., Guirado, E., García-Gómez, M., Valencia, E., Gaitán, J., Asensio, S., Mendoza, B. J., Plaza, C., Díaz-Martínez, P., Rey, A., Hu, H. W., He, J. Z., ... Gross, N. (2022b). Grazing and ecosystem service delivery in global drylands. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.abq4062>.
- Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Jeffries, T. C., Eldridge, D. J., Ochoa, V., Gozalo, B., Quero, J. L., García-Gómez, M., Gallardo, A., Ulrich, W., Bowker, M. A., Arredondo, T., Barraza-Zepeda, C., Bran, D., Florentino, A., Gaitán, J., Gutiérrez, J. R., Huber-Sannwald, E., Jankju, M., ... Singh, B. K. (2015). Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(51), 201516684. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516684112>
- Mager, D. M. (2010). Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(2), 313–318. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.009>
- Mager, D. M., & Thomas, A. D. (2011). Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: A review of their role in dryland soil processes. *Journal of Arid Environments*, *75*(2), 91–97.
- Maphangwa, K. W., Musil, C. F., Raitt, L., & Zedda, L. (2012). Experimental climate warming decreases photosynthetic efficiency of lichens in an arid South African ecosystem. *Oecologia*, *169*(1), 257–268. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2184-9>
- Mcsherry, M. E., & Ritchie, M. E. (2013). Effects of grazing on grassland soil carbon: A global review. *Global Change Biology*, *19*(5), 1347–1357. <https://doi.org/10.1111/gcb.12144>
- MEA, (2005). Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being. Desertification Synthesis, Encyclopedia of the Anthropocene. Washington, DC. doi:10.1016/B978-0-12-809665-9.09206-5
- Mehrabi, Z., Gill, M., Wijk, M. van, Herrero, M., & Ramankutty, N. (2020). Livestock

## REFERENCIAS

- policy for sustainable development. *Nature Food*, 1(3), 160–165. <https://doi.org/10.1038/s43016-020-0042-9>
- Middleton, N., Stringer, L., Goudie, A., & Thomas, D. (2011). The forgotten billion: MDG achievement in the drylands. In *United Nations Convention to Combat Desertification*, Bonn. NY: UNDP-UNCCD.
- Mikutta, R., Mikutta, C., Kalbitz, K., Scheel, T., Kaiser, K., & Jahn, R. (2007). Biodegradation of forest floor organic matter bound to minerals via different binding mechanisms. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 71(10), 2569–2590. <https://doi.org/10.1016/J.GCA.2007.03.002>
- Miller, M. E., Belote, R. T., Bowker, M. A., & Garman, S. L. (2011). Alternative states of a semiarid grassland ecosystem: implications for ecosystem services. *Ecosphere*, 2(5), 1–18. <https://doi.org/10.1890/ES11-00027.1>
- Min, S. K., Zhang, X., Zwiers, F. W., & Hegerl, G. C. (2011). Human contribution to more-intense precipitation extremes. *Nature*, 470(7334), 378–381. <https://doi.org/10.1038/nature09763>
- Miralles, I., Trasar-Cepeda, C., Leirós, M. C., & Gil-Sotres, F. (2013). Labile carbon in biological soil crust in the Tabernas desert, SE Spain. *Soil Biology and Biochemistry*, 58, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.010>
- Morgan, J. A., Parton, W., Derner, J. D., Gilmanov, T. G., & Smith, D. P. (2016). Importance of Early Season Conditions and Grazing on Carbon Dioxide Fluxes in Colorado Shortgrass Steppe. *Rangeland Ecology & Management*, 69(5), 342–350. <https://doi.org/10.1016/J.RAMA.2016.05.002>
- Mouvenchery, Y. K., Kučerík, J., Diehl, D., & Schaumann, G. E. (2012). Cation-mediated cross-linking in natural organic matter: A review. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 11(1), 41–54. <https://doi.org/10.1007/S11157-011-9258-3>
- Muneer, M., & Oades, J. M. (1989). The role of Ca-organic interactions in soil aggregate stability .III. Mechanisms and models. *Soil Research*, 27(2), 411–423. <https://doi.org/10.1071/SR9890411>
- Muñoz-Rojas, M., Jordán, A., Zavala, L. M., González-Peñaloza, F. A., De La Rosa, D., Pino-Mejias, R., & Anaya-Romero, M. (2013). Modelling soil organic carbon stocks in global change scenarios: a CarboSOIL application. *Biogeosciences*, 10(12), 8253–8268. <https://doi.org/10.5194/bg-10-8253-2013>
- Nachtergaele, F., Petri, M., & Biancalani, R. (2011). Land degradation. *SOLAW background thematic report*, 3.
- Neff, J. C., Townsend, A. R., Gleixner, G., Lehman, S. J., Turnbull, J., & Bowman, W.

## REFERENCIAS

- D. (2002). Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature*, 419(6910), 915–917. <https://doi.org/10.1038/nature01136>
- Nicholson, S. E. (2011). *Dryland Climatology*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Nordborg, M. (2016). Holistic management - a critical review of Allan Savory's grazing method. *SLU/EPOK – Centre for Organic Food & Farming & Chalmers. Uppsala.*, June, 1–46.
- Oades, J. M. (1988). The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry*, 5(1), 35–70. <https://doi.org/10.1007/BF02180317>
- Oenema, O., Velthof, G. L., Yamulki, S., & Jarvis, S. C. (1997). Nitrous oxide emissions from grazed grassland. *Soil Use and Management*, 13(4), 288–295. <https://doi.org/10.1111/J.1475-2743.1997.TB00600.X>
- Pachauri, R. K., Allen, M. R., Barros, V. R., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., Church, J. A., Clarke, L., Dahe, Q., Dasgupta, P., Dubash, N. K., Edenhofer, O., Elgizouli, I., Field, C. B., Forster, P., Friedlingstein, P., Fuglestvedt, J., Gomez-Echeverri, L., Hallegatte, S., ..., & van Ypserle, J. P. (2014). *Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (R. K. Pachauri & L. Meyer (eds.)). IPCC.
- Pake, C. E., & Venable, D. L. (1996). Seed Banks in Desert Annuals: Implications for Persistence and Coexistence in Variable Environments. *Ecology*, 77, 1427–1435.
- Parfitt, R. L., & Childs, C. W. (1988). Estimation of forms of Fe and Al: A review, and analysis of contrasting soils by dissolution and moessbauer methods. *Australian Journal of Soil Research*, 26(1), 121–144. <https://doi.org/10.1071/SR9880121>
- Paul, E. (2014). *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. Academic Press.. <https://doi.org/10.2307/2265540>
- Paul, E. A. (2016). The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, 109–126. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2016.04.001>
- Pei, S., Fu, H., & Wan, C. (2008). Changes in soil properties and vegetation following enclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 124(1–2), 33–39. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.08.008>
- Pereira, P., Bogunovic, I., Muñoz-Rojas, M., & Brevik, E. C. (2018). Soil ecosystem services, sustainability, valuation and management. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 5, 7–13.

## REFERENCIAS

<https://doi.org/10.1016/j.coesh.2017.12.003>

- Pietrasiak, N., Johansen, J. R., & Drenovsky, R. E. (2011). Geologic composition influences distribution of microbiotic crusts in the Mojave and Colorado Deserts at the regional scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(5), 967–974. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.012>
- Pineiro, G., Paruelo, J. M., Jobbágy, E. G., Jackson, R. B., & Oesterheld, M. (2009). Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exclosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2). <https://doi.org/10.1029/2007GB003168>
- Pintado, A., Sancho, L. G., Blanquer, J. M., Green, T. G. A., & Lázaro, R. (2010). Microclimatic factors and photosynthetic activity of crustose lichens from the semiarid southeast of Spain: long-term measurements for *Diploschistes diacapsis*. *Bibliotheca Lichenologica*, 105, 211–224.
- Pintado, A., Sancho, L. G., Green, T. G. A., Blanquer, J. M., & Lázaro, R. (2005). Functional ecology of the biological soil crust in semiarid SE Spain: sun and shade populations of *Diploschistes diacapsis* (Ach.) Lumbsch. *The Lichenologist*, 37(5), 425–432. <https://doi.org/10.1017/S0024282905015021>
- Piñeiro, G., Paruelo, J. M., Oesterheld, M., & Jobbágy, E. G. (2010). Pathways of Grazing Effects on Soil Organic Carbon and Nitrogen. *Rangeland Ecology & Management*, 63(1), 109–119. <https://doi.org/10.2111/08-255.1>
- Plaza, C., Gascó, G., Méndez, A. M., Zaccone, C., & Maestre, F. T. (2018). Chapter 2 – Soil Organic Matter in Dryland Ecosystems. In *The Future of Soil Carbon* (Vol. 65). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811687-6.00002-X>
- Plaza, C., Zaccone, C., Sawicka, K., Méndez, A. M., Tarquis, A., Gascó, G., & ...Maestre, F. T. (2018b). Soil resources and element stocks in drylands to face global issues. *Scientific Reports*, 8(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32229-0>
- Plaza, C., Gascó, G., Méndez, A. M., Zaccone, C., & Maestre, F. T. (2018a). Chapter 2 – Soil Organic Matter in Dryland Ecosystems. In *The Future of Soil Carbon* (Vol. 65). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811687-6.00002-X>
- Poeplau, C., Don, A., Six, J., Kaiser, M., Benbi, D., Chenu, C., Cotrufo, M. F., Derrien, D., Gioacchini, P., Grand, S., Gregorich, E., Griepentrog, M., Gunina, A., Haddix, M., Kuzyakov, Y., Kühnel, A., Macdonald, L. M., Soong, J., Trigalet, S., ... Nieder, R. (2018). Isolating organic carbon fractions with varying turnover rates in temperate agricultural soils – A comprehensive method comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, 10–26. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.06.025>



## REFERENCIAS

- Poirier, N., Sohi, S. P., Gaunt, J. L., Mahieu, N., Randall, E. W., Powlson, D. S., & Evershed, R. P. (2005). The chemical composition of measurable soil organic matter pools. *Organic Geochemistry*, 36(8), 1174–1189. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2005.03.005>
- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R. B., Andela, N., & Bi, J., ... & van der Werf, G. R. (2014). Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature*, 509(7502), 600–603. <https://doi.org/10.1038/nature13376>
- Pratt, D. J., Gwynne, M. D., Blackie, J. R., Bogdan, A. V., & Bredon, R. M. (1977). Rangeland management and ecology in East Africa.
- Prävälje, R. (2016). Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews*, 161, 259–278. <https://doi.org/10.1016/J.EARSCIREV.2016.08.003>
- Prescott, C. E., & Vesterdal, L. (2021). Decomposition and transformations along the continuum from litter to soil organic matter in forest soils. *Forest Ecology and Management*, 498, 119522. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119522>
- Pringle, H. J. R., & Landsberg, J. (2004). Predicting the distribution of livestock grazing pressure in rangelands. *Austral Ecology*, 29(1), 31–39. <https://doi.org/10.1111/J.1442-9993.2004.01363.X>
- Qiu, L., Wei, X., Zhang, X., & Cheng, J. (2013). Ecosystem Carbon and Nitrogen Accumulation after Grazing Exclusion in Semiarid Grassland. *PLOS ONE*, 8(1), e55433. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0055433>
- Rasmussen, C., Heckman, K., Wieder, W. R., Keiluweit, M., Lawrence, C. R., Berhe, A. A., Blankinship, J. C., Crow, S. E., Druhan, J. L., Hicks Pries, C. E., Marin-Spiotta, E., Plante, A. F., Schädel, C., Schimel, J. P., Sierra, C. A., Thompson, A., & Wagai, R. (2018). Beyond clay: towards an improved set of variables for predicting soil organic matter content. *Biogeochemistry*, 137(3), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0424-3>
- Reeder, J. D., & Schuman, G. E. (2002). Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental pollution*, 116(3), 457–463. [https://doi.org/10.1016/s0269-7491\(01\)00223-8](https://doi.org/10.1016/s0269-7491(01)00223-8)
- Reszkowska, A., Krümmelbein, J., Zhao, Y., Peth, S., Horn, R., & Gan, L. (2011). Influence of grazing on hydraulic and mechanical properties of semiarid steppe soils under different vegetation type in Inner Mongolia, China. *Plant Soil*, 340, 59–72. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0405-3>
- Reynolds, J. F., Stafford Smith, D. M., Lambin, E. F., Turner, B. L., Mortimore, M.,

## REFERENCIAS

- Batterbury, S. P. J., Downing, T. E., Dowlatabadi, H., Fernández, R. J., Herrick, J. E., Huber-Sannwald, E., Jiang, H., Leemans, R., Lynam, T., Maestre, F. T., Ayarza, M., & Walker, B. (2007). Ecology: Global desertification: Building a science for dryland development. *Science*, *316*(5826), 847–851. <https://doi.org/10.1126/science.1131634>
- Rimmer, D. L., & Greenland, D. J. (1976). Effects of calcium carbonate on the swelling behaviour of a soil clay. *Journal of Soil Science*, *27*(2), 129–139. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2389.1976.TB01983.X>
- Rocci, K. S., Lavallee, J. M., Stewart, C. E., & Cotrufo, M. F. (2021). Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: A meta-analysis. *Science of The Total Environment*, *793*, 148569. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148569>
- Rodriguez-Caballero, E., Belnap, J., Büdel, B., Crutzen, P. J., Andreae, M. O., Pöschl, U., & Weber, B. (2018). Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, *11*(3), 185–189. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0072-1>
- Root, H. T., & McCune, B. (2012). Regional patterns of biological soil crust lichen species composition related to vegetation, soils, and climate in Oregon, USA. *Journal of Arid Environments*, *79*, 93–100. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2011.11.017>
- Rousk, J., Smith, A. R., & Jones, D. L. (2013). Investigating the long-term legacy of drought and warming on the soil microbial community across five European shrubland ecosystems. *Global Change Biology*, *19*(12), 3872–3884. <https://doi.org/10.1111/GCB.12338>
- Roy, S., & Bagchi, S. (2022). Large Mammalian Herbivores and the Paradox of Soil Carbon in Grazing Ecosystems: Role of Microbial Decomposers and Their Enzymes. *Ecosystems*, *25*(4), 976–988. <https://doi.org/10.1007/S10021-021-00696-8/FIGURES/5>
- Safriel, U., Adeel, Z., Niemeijer, D., Puigdefabregas, J., White, R., Lal, R., Winslow, M., Ziedler, J., Prince, S., Archer, E., King, C., Shapiro, B., Wessels, K., Nielsen, T. T., Portnov, B., Reshef, I., Thornell, J., Lachman, E., & McNab, D. (2005). Dryland systems. In G. Balint, B. Antala, C. Carty, J.-M. A. Mabieme, I. B. Amar, & A. Kaplanova (Eds.), *Physical Education and Sport for Children and Youth with Special Needs Researches – Best Practices – Situation* (pp. 623–662). Island Press. <https://doi.org/10.2/JQUERY.MIN.JS>
- Sancho, L. G., Belnap, J., Colesie, C., Raggio, J., & Weber, B. (2016). Carbon Budgets of Biological Soil Crusts at Micro-, Meso-, and Global Scales. In *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands* (pp. 287–304). Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_15)

## REFERENCIAS

- Savadogo, P., Sawadogo, L., & Tiveau, D. (2007). Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1–4), 80–92. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2006.05.002>
- Scheu, S. (1992). Automated measurement of the respiratory response of soil microcompartments: Active microbial biomass in earthworm faeces. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(11), 1113–1118. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90061-2](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90061-2)
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schmidt, M. W., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., ... & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schnecker, J., Borken, W., Schindlbacher, A., & Wanek, W. (2016). Little effects on soil organic matter chemistry of density fractions after seven years of forest soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 300–307. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.003>
- Schulze, K., Borken, W., Wuhr, J., & Matzner, E. (2009). Stock, turnover time and accumulation of organic matter in bulk and density fractions of a Podzol soil. *European Journal of Soil Science*, 60(4), 567–577. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2009.01134.x>
- Schumacher, D. L., Keune, J., Dirmeyer, P., & Miralles, D. G. (2022). Drought self-propagation in drylands due to land–atmosphere feedbacks. *Nature Geoscience*, 15(4), 262–268. <https://doi.org/10.1038/s41561-022-00912-7>
- Schuman, G. E., Reeder, J. D., Manley, J. T., Hart, R. H., & Manley, W. A. (1999). Impact of grazing management on the carbon and nitrogen balance of a mixed-grass rangeland. *Ecological Applications*, 9, 65–71.
- Serrano-Ortiz, P., Sánchez-Cañete, E. P., & Oyonarte, C. (2012). The carbon cycle in drylands. *Recarbonization of the Biosphere: Ecosystems and the Global Carbon Cycle*, 347–368. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-4159-1\\_15/TABLES/2](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4159-1_15/TABLES/2)
- Shrestha, G., & Stahl, P. D. (2008). Carbon accumulation and storage in semi-arid sagebrush steppe: Effects of long-term grazing exclusion. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 125(1–4), 173–181. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2007.12.007>

## REFERENCIAS

- Silveira, M. L., Xu, S., Adewopo, J., Franzluebbbers, A. J., & Buonadio, G. (2014). Grazing land intensification effects on soil C dynamics in aggregate size fractions of a Spodosol. *Geoderma*, 230–231, 185–193. <https://doi.org/10.1016/J.GEODERMA.2014.04.012>
- Sitters, J., Kimuyu, D. M., Young, T. P., Claeys, P., & Olde Venterink, H. (2020). Negative effects of cattle on soil carbon and nutrient pools reversed by megaherbivores. *Nature Sustainability*, 3(5), 360–366. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0490-0>
- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002). Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241(2), 155–176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- Six, J., Frey, S. D., Thiet, R. K., & Batten, K. M. (2006). Bacterial and Fungal Contributions to Carbon Sequestration in Agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 70(2), 555–569. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2004.0347>
- Sjögersten, S., & Wookey, P. A. (2016). The Impact of Climate Change on Ecosystem Carbon Dynamics at the Scandinavian Mountain Birch Forest–Tundra Heath Ecotone. *Ambio*, 38(1), 2–10. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-38.1.2>
- Smith, D., Cannon, W. F., Woodruff, L. G., Solano, F., & Ellefsen, E. K. (2014). Geochemical and mineralogical maps for soils of the conterminous United States. In: *U.S. Geological Survey* (p. 386).
- Smith, D. B. C., Woodruff, W. F., Solano, L. G., Ellefsen, F., & Karl, J. (2014). Geochemical and mineralogical maps for soils of the conterminous United States.
- Smith, K. R., & Waring, B. G. (2019). Broad-scale patterns of soil carbon (C) pools and fluxes across semiarid ecosystems are linked to climate and soil texture. *Ecosystems*, 22(4), 742–753. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0299-0>
- Smith, P., Martino, D., Cai, Z., Gwary, D., Janzen, H., Kumar, P., McCarl, B., Ogle, S., O'Mara, F., Rice, C., Scholes, B., Sirotenko, O., Howden, M., McAllister, T., Pan, G., Romanenkov, V., Schneider, U., Towprayoon, S., Wattenbach, M., & Smith, J. (2008). Greenhouse gas mitigation in agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 789–813. <https://doi.org/10.1098/RSTB.2007.2184>
- Sokol, N., & Bradford, M. A. (2019). Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input. *Nature Geoscience*, 12(1), 46–53. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0258-6>
- Sollins, P., Homann, P., & Caldwell, B. A. (1996). Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma*, 74(1–2), 65–105.

## REFERENCIAS

[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(96\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(96)00036-5)

- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Averyt, K., & Marquis, M. (Eds.). (2007). *Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC* (Vol. 4). Cambridge university press.
- Soong, J. L., Castanha, C., Hicks Pries, C. E., Ofiti, N., Porras, R. C., Riley, W. J., Schmidt, M. W. I., & Torn, M. S. (2021). Five years of whole-soil warming led to loss of subsoil carbon stocks and increased CO<sub>2</sub> efflux. *Science Advances*, 7(21).  
[https://doi.org/10.1126/SCIADV.ABD1343/SUPPL\\_FILE/SCIADV.ABD1343\\_SM.PDF](https://doi.org/10.1126/SCIADV.ABD1343/SUPPL_FILE/SCIADV.ABD1343_SM.PDF)
- Sparks, D. L., Page, A. L., Helmke, P. A., Loeppert, R. H., Soltanpour, P. N., Tabatabai, M. A., Johnston, C. T., & Sumner, M. E. Sparks, D. L., Page, A. L., Helmke, P. A., Loeppert, R. H., Soltanpour, P. N., Tabatabai, M. A., Johnston, C. T., & Sumner, M. E. (Eds. . (1996). *Methods of Soil Analysis, part 3: chemical methods*. (D. L. Sparks, A. L. Page, P. A. Helmke, R. H. Loeppert, P. N. Soltanpour, M. A. Tabatabai, C. T. Johnston, & M. E. Sumner (Eds.)). Soil Science Society of America, American Society of Agronomy.  
<https://doi.org/10.2136/SSSABOOKSER5.3>
- Stark, S., Kytöviita, M. M., & Neumann, A. B. (2007). The phenolic compounds in *Cladonia* lichens are not antimicrobial in soils. *Oecologia*, 152(2), 299–306.  
<https://doi.org/10.1007/S00442-006-0644-4>
- Steven, B. (2017). 1. An introduction to arid soils and their biology. *The Biology of Arid Soils, 1*, 1–14. <https://doi.org/10.1515/9783110419047-001>
- Thomas, A. D. (2012). Impact of grazing intensity on seasonal variations in soil organic carbon and soil CO<sub>2</sub> efflux in two semiarid grasslands in southern Botswana. *Royalsocietypublishing.Org*, 367(1606), 3076–3086.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0102>
- Thomas, A., & Dougill, A. (2007). Spatial and temporal distribution of cyanobacterial soil crusts in the Kalahari: implications for soil surface properties. *Geomorphology*, 85(1), 17–29. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.03.029>
- Tisdall, J. M., & Oades, J. M. (1982). Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of soil science*, 33(2), 141-163.
- Trabucco, A., & Zomer, R. J. (n.d.). *Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration (ET<sub>0</sub>) Climate Database v2*. figshare. 2019. Retrieved March 25, 2022, from [https://figshare.com/articles/dataset/Global\\_Aridity\\_Index\\_and\\_Potential\\_Evap\\_otrospranspiration\\_ET0\\_Climate\\_Database\\_v2/7504448/3](https://figshare.com/articles/dataset/Global_Aridity_Index_and_Potential_Evap_otrospranspiration_ET0_Climate_Database_v2/7504448/3)

## REFERENCIAS

- UN-EMG. (2011) *Global Drylands: A UN System-Wide Response*. United Nations Environment World Conservation Monitoring Centre, Cambridge.
- UNEP. (1997). *World atlas of desertification* (E. Arnold (Ed.); 2nd ed.). <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB1997034137>
- Van Ancker, J. A. M. D., Jungerius, P. D., & Mur, L. R. (1985). The role of algae in the stabilization of coastal dune blowouts. *Earth Surface Processes and Landforms*, 10(2), 189–192. <https://doi.org/10.1002/ESP.3290100210>
- Veste, M., Littmann, T., Friedrich, H., & Breckle, S. (2001). Microclimatic boundary conditions for activity of soil lichen crusts in sand dunes of the north-western Negev desert, Israel. *Flora*, 196(6), 465–474. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0367253017300889>
- von Fromm, S., Hoyt, A., Acquah, G., Aynekulu, E., Berhe, A. A., Haefele, S., Lange, M., McGrath, S., Shepherd, K., Sila, A., Six, J., Towett, E., Trumbore, S., Vågen, T.-G., Weullow, E., Winowiecki, L., & Doetterl, S. (2021). Continental-scale controls on soil organic carbon across sub-Saharan Africa. *SOIL*, 7(1), 305–332. <https://doi.org/10.5194/soil-2020-69>
- von Fromm, S., Hoyt, A., Acquah, G., Aynekulu, E., Berhe, A. A., Haefele, S., Lange, M., McGrath, S., Shepherd, K., Sila, A., Six, J., Towett, E., Trumbore, S., Vågen, T.-G., Weullow, E., Winowiecki, L., & Doetterl, S. (2021). Continental-scale controls on soil organic carbon across sub-Saharan Africa. *Soil*, 7(1), 305–332. <https://doi.org/10.5194/soil-2020-69>
- Von Lützow, Margit, Kögel-Knabner, I., Ludwig, B., Matzner, E., Flessa, H., Ekschmitt, K., Guggenberger, G., Marschner, B., & Kalbitz, K. (2008). Stabilization mechanisms of organic matter in four temperate soils: Development and application of a conceptual model. *European Journal of Soil Science*, 171(1), 111–124. <https://doi.org/10.1002/JPLN.200700047>
- Walther, G. R. (2010). Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2019–2024. <https://doi.org/10.1098/RSTB.2010.0021>
- Waring, B. G., Smith, K. R., Grote, E. E., Reibold, R., Tucker, C. L., Reed, S. C., & Howell, A. (2021). Climatic Controls on Soil Carbon Accumulation and Loss in a Dryland Ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 126(12), e2021JG006492. <https://doi.org/10.1029/2021JG006492>
- Warren, S. D., & Eldridge, D. J. (2001). Biological Soil Crusts and Livestock in Arid Ecosystems: Are They Compatible? In J Belnap & O. Lange (Eds.), *Biological soil crusts: structure, manage and function, vol 150. Ecological studies*. Springer (pp. 401–415). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_29)

## REFERENCIAS

- Weber, Bettina, Belnap, J., Büdel, B., Antoninka, A. J., Barger, N. N., Chaudhary, V. B., Darrouzet-Nardi, A., Eldridge, D. J., Faist, A. M., Ferrenberg, S., Havrilla, C. A., Huber-Sannwald, E., Malam Issa, O., Maestre, F. T., Reed, S. C., Rodriguez-Caballero, E., Tucker, C., Young, K. E., Zhang, Y., ... Bowker, M. A. (2022). What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/BRV.12862>
- West, N. E. (1990). Structure and Function of Microphytic Soil Crusts in Wildland Ecosystems of Arid to Semi-arid Regions. *Advances in Ecological Research*, 20(C), 179–223. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60055-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60055-0)
- White, P. S., & Pickett, S. T. A. (1985). Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, 3–13. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50006-X>
- White, R. P., & Nackoney, J. (2003). Drylands, people, and ecosystem goods and services. *World Resources Institute*
- Whitford, W. G. (2002). *Ecology of Desert Systems*. Academic Press.
- Wiesmeier, M., Barthold, F., Blank, B., & Kögel-Knabner, I. (2011). Digital mapping of soil organic matter stocks using Random Forest modeling in a semi-arid steppe ecosystem. *Plant and Soil*, 340(1), 7–24. <https://doi.org/10.1007/S11104-010-0425-Z/TABLES/5>
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützwow, M., Marin-Spiotta, E., van Wesemael, B., Rabot, E., Ließ, M., Garcia-Franco, N., Wollschläger, U., Vogel, H. J., & Kögel-Knabner, I. (2019). Soil organic carbon storage as a key function of soils - A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333(November 2017), 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Wilson, C. H., Strickland, M. S., Hutchings, J. A., Bianchi, T. S., & Flory, S. L. (2018). Grazing enhances belowground carbon allocation, microbial biomass, and soil carbon in a subtropical grassland. *Global Change Biology*, 24(7), 2997–3009. <https://doi.org/10.1111/GCB.14070>
- Witt, G. B., Noël, M. V., Bird, M. I., Beeton, R. J. S., & Menzies, N. W. (2011). Carbon sequestration and biodiversity restoration potential of semi-arid mulga lands of Australia interpreted from long-term grazing exclosures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141(1–2), 108–118. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2011.02.020>
- Wohlfahrt, G., Fenstermaker, L. F., & Arnone Iii, J. A. (2008). Large annual net ecosystem CO<sub>2</sub> uptake of a Mojave Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 14(7), 1475–1487. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2008.01593.X>

## REFERENCIAS

- Xu, H., Zhang, Y., Shao, X., & Liu, N. (2021). Soil nitrogen and climate drive the positive effect of biological soil crusts on soil organic carbon sequestration in drylands: A Meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 803, 150030. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150030>
- Yang, X., Xu, M., Zhao, Y., Bao, T., Ren, W., & Shi, Y. (2020). Trampling Disturbance of Biocrust Enhances Soil Carbon Emission. *Rangeland Ecology and Management*, 73(4), 501–510. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2020.02.005>
- Zaady, E., Arbel, S., Barkai, D., & Sarig, S. (2013). Long-term impact of agricultural practices on biological soil crusts and their hydrological processes in a semiarid landscape. *Journal of Arid Environments*, 90, 5–11. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0140196312002923>
- Zhan, T., Zhang, Z., Sun, J., Liu, M., Zhang, X., Peng, F., Tsunekawa, A., Zhou, H., Gou, X., & Fu, S. (2020). Meta-analysis demonstrating that moderate grazing can improve the soil quality across China's grassland ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 147, 103438. <https://doi.org/10.1016/J.APSSOIL.2019.103438>
- Zhang, B., He, C., Burnham, M., & Zhang, L. (2016). Evaluating the coupling effects of climate aridity and vegetation restoration on soil erosion over the Loess Plateau in China. *Science of the Total Environment*, 593, 436–449. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.08.132>
- Zhang, J., Liu, G., Xu, M., Xu, M., & Yamanaka, N. (2013). Influence of vegetation factors on biological soil crust cover on rehabilitated grassland in the hilly Loess Plateau, China. *Environmental Earth Sciences*, 68(4), 1099–1105. <https://doi.org/10.1007/S12665-012-1811-Z>
- Zhang, T., Zhang, Y., Xu, M., Zhu, J., Wimberly, M. C., Yu, G., Niu, S., Xi, Y., Zhang, X., & Wang, J. (2015). Light-intensity grazing improves alpine meadow productivity and adaption to climate change on the Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 5(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep15949>
- Zhang, Y., Lavalley, J., Robertson, A., Even, R., Ogle, S., Paustian, K., & Cotrufo, M. F. (2021). Simulating measurable ecosystem carbon and nitrogen dynamics with the mechanistically-defined MEMS 2.0 model. *Biogeosciences Discussions*, 1–37. <https://doi.org/10.5194/bg-2020-493>
- Zhao, H., Guo, Y., Zhou, R., & Drake, S. (2010). Biological soil crust and surface soil properties in different vegetation types of Horqin Sand Land, China. *Catena*, 82(2), 70–76. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S034181621000055X>
- Zhao, H., Guo, Y., Zhou, R., & Drake, S. (2011). The effects of plantation development on biological soil crust and topsoil properties in a desert in northern China. *Geoderma*, 160(3–4), 367–372. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.10.005>



## REFERENCIAS

- Zhao, Y., & Xu, M. (2013). Runoff and soil loss from revegetated grasslands in the hilly Loess Plateau region, China: influence of biocrust patches and plant canopies. *Journal of Hydrologic Engineering*, 18(4), 387–393. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)HE.1943-5584.0000633](https://doi.org/10.1061/(ASCE)HE.1943-5584.0000633)
- Zhou, G., Zhou, X., He, Y., Shao, J., Hu, Z., Liu, R., Zhou, H., & Hosseinibai, S. (2017). Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 23(3), 1167–1179. <https://doi.org/10.1111/gcb.13431>
- Zinyengere, N., Crespo, O., Hachigonta, S., & Tadross, M. (2014). Local impacts of climate change and agronomic practices on dry land crops in Southern Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 197, 1–10. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2014.07.002>
- Zuo, X., Zhao, H., Zhao, X., Zhang, T., Guo, Y., Wang, S., & Drake, S. (2008). Spatial pattern and heterogeneity of soil properties in sand dunes under grazing and restoration in Horqin Sandy Land, Northern China. *Soil and Tillage Research*, 99(2), 202–212. <https://doi.org/10.1016/J.STILL.2008.02.008>



## AGRADECIMIENTOS

Aun no me creo que después de tanto tiempo esta etapa esté llegando a su fin. La tesis ha sido un viaje con muchas curvas y también con paisajes muy bonitos. Recuerdo cuando, hace poco más de cuatro años, la gente me preguntaba a qué me dedicaba, cuando yo respondía que a hacer el doctorado, esto me resultaba ajeno. Ahora, después de todo lo vivido y compartido, casi parece que el título de la tesis se ha convertido en parte de mi identidad. Durante este tiempo me han acompañado muchas personas que han hecho que no solo la tesis, sino la vida, que al final de eso se trata, sea más fácil y divertida.

Me gustaría empezar por agradecer a César, Eduardo y Fernando, mis directores de tesis, por haber confiado en mí y haberme guiado durante el camino. Si tuviera que destacar algo, sería el gran trato humano que he recibido por su parte. Gracias por escucharme, entender mis prioridades y dejarme libertad y flexibilidad. Sin duda esto ha hecho que la tesis haya sido, además de un trabajo, un regalo. Además, me gustaría agradecer particularmente a César las incalculables horas que ha pasado conmigo explicándome aspectos de estadística o debatiendo sobre los resultados, por nombrar un par de pinceladas. Sin duda, a parte de un director has sido un compañero de trabajo. Y, por supuesto, a Marcos, mi tutor, que ha contestado a todas mis dudas con una rapidez asombrosa y una paciencia infinita, sacándome de varios apuros y evitando que colapse.

También me gustaría agradecer a todas las personas que han estado compartiendo laboratorio, despacho, o miles de correos electrónicos conmigo durante este tiempo. Si hay algo que me queda claro, es que la colaboración y la ayuda son esenciales para que la tesis salga adelante sin perder la cabeza por el camino. Y, aunque evidentemente me refiero a la parte más material y logística, también hago alusión a la parte emocional. He tenido la suerte de trabajar con un equipo (tanto el Maestrelab – gracias a Victoria, Bea, Sergio, Marina, etc. – como el cada vez más numeroso Grupo de Agricultura Sostenible y Biogeoquímica del ICA – gracias a Pablo, Marcos, Ana, Giuseppe, Noelia, etc. –) maravilloso. Incluso más allá del equipo técnico, también quería agradecer a personas como Víctor, Steffano o Fátima, que han pasado por nuestros laboratorios y me han ayudado enormemente. Sin olvidarme de Nazaret, que me ha apoyado inmensamente. Finalmente, quería agradecer a Iria, la primera persona que me recibió cuando éramos cuatro en todo el departamento, y ha estado pendiente y

ayudándome en todo lo que podía y más.

Fuera del ámbito académico me gustaría agradecer a todas las personas que me han sostenido y me han ayudado a ver que la vida es, sobre todo, aquello que ocurre fuera de la pantalla del ordenador y, por tanto, de la tesis. A mi familia de sangre porque, sin duda, son la definición de apoyo incondicional, qué suerte la mía. A mi familia elegida, mis amigas de toda la vida, que son refugio y casa, y a las amigas que he ido conociendo durante esta última etapa, que me muestran que otras formas de vivir y de relacionarse son posibles. A mi compañero de camino, por todas las horas sentado a mi lado acompañándome en el silencio y, sobre todo, en las risas. Gracias a todas las personas que acompañáis, que me dais espacio para que me desahogue y suelte, que me abrazáis y me queréis como soy, con lo que traigo en cada momento. Parece que ahora, más que nunca, comienza una nueva etapa. Qué alegría sentir que estáis ahí para compartirla conmigo.

La realización de esta tesis ha sido posible gracias a la concesión de la ayuda para la formación de profesorado universitario del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte. Por otro lado, los experimentos de campo y laboratorio llevados a cabo en esta tesis han sido financiados por el ERC Grant agreements 647038 [BIODESERT]) del European Research Council, el European Union's Horizon 2020 research and innovation programme (Marie Skłodowska-Curie Grant Agreement No 654132 [VULCAN]), el Ministerio de Ciencia e Innovación de España (PID2020-116578RB-I00 [VULCOCLIM]) y la Comunidad Valenciana (CIDEAGENT/2018/041)