

2022



ENCUENTRO de Investigadores Becarios y Tesisistas

DE LA PATAGONIA AUSTRAL

LIBRO DE ARTÍCULOS CORTOS

ISBN 978-987-48866-1-3

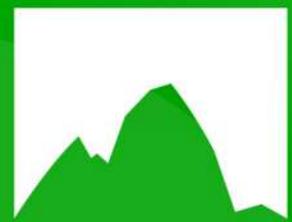


SeCyT

SECRETARÍA DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA UNPA

SECYT.UNPA@GMAIL.COM

GESTION_INVESTIGACION@UNPA.EDU.AR



UNPA

Universidad Nacional
de la Patagonia Austral



**VII ENCUENTRO DE INVESTIGADORES,
BECARIOS Y TESISITAS
DE LA PATAGONIA AUSTRAL**

Puerto San Julián, Santa Cruz

24 al 26 de octubre de 2022

Universidad Nacional de la Patagonia Austral

7° Encuentro de Investigadores, Becarios y Tesistas de la Patagonia Austral:
Libro de artículos cortos / 1a ed. - Río Gallegos: Universidad Nacional de la
Patagonia Austral, 2023.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-48866-1-3

1. Investigación de Campo. 2. Desarrollo Tecnológico. 3. Patagonia.

CDD 378.007

CONTRIBUCIONES DE LOS MICROORGANISMOS DEL SUELO AL CICLO DEL CARBONO Y SUS RESPUESTAS A LOS CAMBIOS DE PRECIPITACIÓN EN LOS PASTIZALES DEL SUR DE SANTA CRUZ

Santiago Toledo^{bc}, Verónica Gargaglione^{abc}, Pablo Peri^{abc}

ICASUR/UARG/UNPA^a
CONICET^b
INTA^c

INTRODUCCIÓN

El microbioma del suelo es importante para el funcionamiento de los procesos que ocurren en los ecosistemas al estar involucrados en los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes, mineralización de la materia orgánica y la formación de agregados y humus del suelo (Singh y Gupta, 2018). Según Six et al. (2006) en el ambiente edáfico, los microorganismos son claves en el recambio de carbono (C) del suelo a través de los procesos de absorción de nutrientes, crecimiento microbiano, formación de biomasa, liberación de nutrientes lábiles, y desprendimiento de CO₂ producto de la actividad microbiana del suelo (Liang et al., 2011, 2017, Kheirfam, 2020). Los ecosistemas áridos/semiáridos ocupan el 40 % de la superficie terrestre (Maestre et al., 2021), generan aproximadamente el 35 % de la productividad primaria neta (Lal, 2004), almacenan entre el 28 y el 37 % de las reservas de carbono de los ecosistemas terrestres (Prävālie, 2016) y desempeñan un papel fundamental en la regulación de los ciclos del agua y los nutrientes del suelo (Lal, 2004). Los cambios en los patrones de las precipitaciones, con aumentos en las frecuencias de eventos climáticos extremos, como sequías y precipitaciones superiores a las medias regionales determina que los ecosistemas de tierras secas sean más vulnerables al cambio climático, lo que puede incrementar la degradación de la tierra bajo una aridez creciente y generar grandes impactos en los ecosistemas y en sus interacciones ecológicas (Wang et al., 2012; Lin et al., 2015). La importancia de las múltiples funciones y servicios ecosistémicos (Maestre et al., 2021; Peri et al. 2021), y las características intrínsecas tanto de escases de agua y nutrientes del suelo de los ecosistemas semiáridos, han permitido profundizar en el conocimiento de la ecología sobre los factores del cambio global (Knapp et al., 2017; Peri et al., 2018). Asimismo comprender las respuestas de estos biomas a las modificaciones en los patrones de precipitación sobre el componente microbiano del suelo sigue siendo un desafío de vital importancia para proyectar las consecuencias sobre las funciones del ecosistema (Geng et al., 2015; Ren et al., 2017). A pesar de su pequeño tamaño, los microorganismos brindan varios servicios ecosistémicos de regulación y soporte como el crecimiento de las plantas, fertilidad del suelo y

ciclos de los nutrientes y agua, y fundamentalmente determinan los flujos de CO₂ a la atmósfera y con ello la retroalimentación al cambio climático (Bardgett et al., 2008; Liu et al., 2009). En este sentido, el avance del conocimiento en ecología microbiana ha permitido afirmar que el depósito de carbono orgánico del suelo depende de la participación microbiana, ya que son consecuencias del crecimiento y deposición de la necromasa microbiana (Benner, 2011; Liang et al., 2017), mientras que la actividad microbiana constituye la segunda vía más grande de intercambio de C entre la atmósfera y los ecosistemas terrestres (Bardgett et al., 2008; Miltner et al., 2012, Zhao et al., 2016). Por lo tanto, los microorganismos contribuyen a incorporar y estabilizar las reservas de carbono del suelo a largo plazo y mediar como buffer del componente vivo del suelo para amortiguar los efectos del cambio climático a nivel global (Xu et al., 2013; Liang et al., 2017; He et al., 2020). Aunque varios estudios han evaluado los impactos del cambio climático (variación de la intensidad y patrones de precipitación), sobre los microorganismos del ambiente edáfico (Bardgett et al., 2008; Liu et al., 2009), los resultados varían considerablemente entre ambientes y ecosistemas. Mientras que algunos estudios reportan que mejores condiciones de humedad del suelo incrementaron la biomasa, actividad microbiana y diversidad de microorganismos (Liu et al., 2009; Benner, 2011; Liang et al., 2017), otros estudios determinaron una reducción o una respuesta neutral de la biomasa y actividad microbiana del suelo (Jensen et al., 2003; Ren et al., 2017). Por lo tanto, es importante conocer si la creciente severidad de los eventos de sequía o lluvias anormales podría afectar la biomasa microbiana o actividad en los suelos de los ecosistemas semiáridos australes que en la actualidad han sido poco estudiados (Toledo et al., 2021). En este contexto, el objetivo del presente estudio fue analizar experimentalmente la influencia que tendrán los escenarios de variaciones de la precipitación (sequía y mayor precipitación) en pastizales representativos de los ecosistemas semiáridos australes sobre el carbono de la biomasa microbiana (CBM), respiración biológica del suelo (RBS), los coeficientes metabólicos microbianos y en las estimaciones de secuestro y flujos de CO₂ por vía microbiana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio y características

Para evaluar el efecto de los cambios de la precipitación sobre la comunidad microbiana del suelo se tomaron muestras de los experimentos enmarcados dentro de las parcelas permanentes de la Red Internacional "DroughtNet" (<http://wp.natsci.colostate.edu/droughtnet/>; Knapp et al. 2017). El estudio se realizó en el campo experimental Potrok Aike de la EEA-INTA Santa Cruz (51° 56' 57" LS - 70° 24' 42" LO). Las parcelas fueron instaladas en el año 2015 dentro de un potrero que fue clausurado hace más de 25 años, teniendo como unidad experimental parcelas de 4 m² (2m x 2m). El diseño experimental del ensayo se corresponde a un diseño factorial en bloques con tres repeticiones. El sitio está dentro del área ecológica denominada Estepa Magallánica Seca. La temperatura media anual es de 5,9 °C y la precipitación media anual es de 220 mm. La vegetación dominante corresponde a una estepa gramínea de *Festuca gracillima* (14 %) acompañada de pastos cortos (33 %) como ser *Poa spiciformis*, *Carex andina* y *Ritidosperma virescens* y subarbustos (12%) entre ellos *Nardophyllum bryoides* y *Nassauvia aculeata* y herbáceas como *Perezia recurvata* y *Acaena poeppigiana* y arbustos aislados de *Berberis spp.* El suelo corresponde al orden Aridisol de textura franco arenoso, con valores de 23,2 g Kg⁻¹ de SOC, con un pH ligeramente ácido y contenidos de nitrógeno, fósforo y potasio del suelo de 2,8, 0,0024 y 0,278 g Kg⁻¹, respectivamente.

Ensayo de cambios de la precipitación (sequía-control-riego)

Los tratamientos del presente estudio fueron: I) **Control**: que se corresponde a la precipitación ambiental del sitio; II) **Sequía**: para generar las condiciones de sequía, se colocaron estructuras fijas que reducen en forma pasiva un porcentaje de la precipitación (-54 % con respecto al control), mediante el uso de interceptores construidos con fajas de policarbonato transparentes colocadas por encima del dosel de las plantas (1,2 m de altura). El nivel de la extremidad de la sequía fue estimado según se estableció en Yahdjian y Sala (2002), considerando los registros de largo plazo de las precipitaciones desde 1896 de Río Gallegos (lugar cercano al sitio de estudio). Las precipitaciones históricas permitieron estimar que aproximadamente el 54 % de las lluvias deberían ser interceptadas, dado que este valor simula una sequía extrema ocurrida en una serie de 100 años. III) **Riego**: el tratamiento de suplementación de precipitación se realizó a través de riegos complementarios a las precipitaciones naturales del sitio de estudio. Para ello, se aplicó una lámina de agua igual a la cantidad de precipitación retenida por las estructuras de interceptación (+54 % del control) en un total de 6 riegos programados durante la

temporada de crecimiento de primavera-verano (septiembre-marzo).

Determinación de las variables de Microbiología del suelo

La determinación de los impactos de los cambios de la precipitación sobre la comunidad de microorganismos en los pastizales semiáridos australes fue evaluada luego de los 4 años de impuestos los tratamientos, que se corresponden al año 2019. Los muestreos de suelo se realizaron al finalizar la estación de crecimiento de las plantas (marzo). Para ello, se tomaron nueve muestras compuestas de suelo por tratamiento (n = 3 muestras x 3 parcelas) de los primeros 5 cm de profundidad. Las muestras fueron colocadas en una bolsa y fueron llevadas al laboratorio, donde fueron tamizadas, acondicionadas.

Carbono de la biomasa microbiana (CBM): La estimación se realizó mediante el método de fumigación-extracción (Vance et al., 1987). La conversión de C de la biomasa microbiana se realizó mediante la fórmula: C en biomasa microbiana = (Cf - Cnf) / KEC; Donde: Cf = Carbono en el extracto fumigado; Cnf = Carbono en el extracto no fumigado; KEC = constante de eficiencia de la fumigación = 0,45 (Joergensen, 1996). **Respiración biológica del suelo (RBS)**: La medición de CO₂ respirado se realizó a través de la técnica de incubación aeróbica en condiciones óptimas de humedad y temperatura (Robertson et al., 1999). La trampa de hidróxido de sodio fue muestreada a los 1,7, 14 y 21 días. En cada una de estas fechas se determinó el contenido de C-CO₂ en la trampa por medio de una titulación inversa con ácido clorhídrico 0,1M, utilizando cloruro de bario para precipitar el CO₂ y un indicador colorimétrico como la fenolftaleína. **El coeficiente metabólico microbiano (qCO₂)** se determinó como la relación entre el RBS y el CBM (Anderson y Domsch, 1990).

Estimaciones del secuestro y emisiones de CO₂ de los microorganismos

Utilizando la cuantificación de CBM de los suelos de nuestro ensayo se determinó el secuestro de carbono de la biomasa microbiana aplicando la Ecuación 1 (Kheirfam, 2020). $SC_{mic} = CBM * Da * Profundidad$ (donde SC es la cantidad de carbono secuestrado (g m⁻²), CBM es la biomasa microbiana (g Kg⁻¹ suelo), Da es la densidad aparente de suelo (1,12 Tn m⁻³) a una profundidad de muestreo del suelo de 0,05 m).

Posteriormente con la Ecuación 2 se procedió a estimar el potencial que tiene la biomasa microbiana de reducir CO₂ de la atmósfera (Washbourne et al., 2015). $R_{mic}CO_2 = SC_{mic} * 13.67$ (donde $R_{mic}CO_2$ es la cantidad potencial de CO₂ reducida de la atmósfera (g m⁻²), SC es la cantidad de C secuestrado (g m⁻²), y el número constante 13.67 se deduce de la masa molar de CO₂ (un átomo de carbono y dos átomos de oxígeno = $[1 \times 12.0107 \text{ g mol}^{-1}] + [2 \times 15.9994 \text{ g mol}^{-1}] = 44.0095 \text{ g mol}^{-1}$). Por lo tanto,

1 g de C en CO₂ en el suelo equivale a ~ 3.67 g CO₂ removido de la atmósfera (= 44/12; Washbourne et al., 2015)).

Adicionalmente, se estimó en base a la RBS la emisión de CO₂ producto de la respiración heterotrófica microbiana con la Ecuación 3. $E_{micCO_2} = (RBS * Da * Profundidad) * 365$ (donde E_{micCO_2} es la emisión de CO₂ a la atmósfera (g m⁻² año⁻¹), RBS es la respiración biológica del suelo (g CO₂ Kg⁻¹ suelo d⁻¹), Da es la densidad aparente de suelo (1,12 Tn m⁻³) a una profundidad del suelo de 0,05 m. La E_{micCO_2} fue expresada anualmente multiplicando para ello por 365 días).

Análisis estadísticos: Los datos fueron analizados utilizando el software INFOSTAT. Los datos CBM, RBS, SC, R_{micCO_2} y E_{micCO_2} fueron analizados por medio de ANOVA one-way, utilizando como factores los tratamientos de variación de la precipitación con sus 3 niveles (Sequía, Control y Riego). Las diferencias

significativas entre medias fueron separadas con el test de Tukey con un nivel de significancia de $p < 0,05$.

RESULTADOS

Los resultados determinaron un efecto significativo ($p < 0.05$) del nivel de precipitación sobre el CBM, qCO_2 , SC y R_{micCO_2} que varió en función de los tratamientos (Fig. 1). Se detectó un incremento del 14 % en el CBM, SC y R_{micCO_2} en el tratamiento riego comparado al control y sequía (Fig. 1 A, D y E). En cambio, cuando consideramos la respuesta del coeficiente qCO_2 , el tratamiento control, presentó significativamente mayores valores respecto al tratamiento de riego, representando un incremento del 4 % y 12 % comparado a la sequía y riego, respectivamente (Fig. 1 C). Por el contrario, la RBS y E_{micCO_2} no difirieron entre los tratamientos (Fig. 1 B y F).

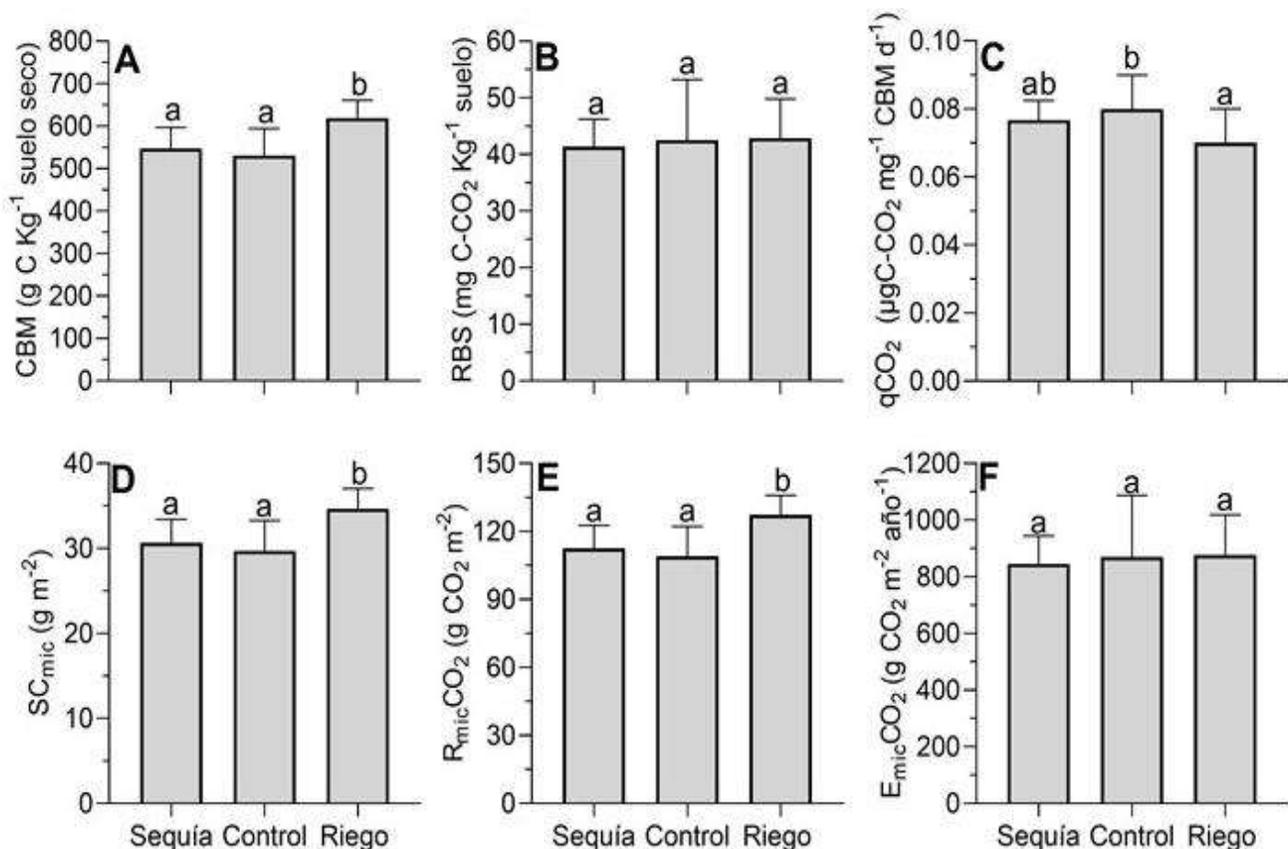


Figura 1. Variables microbiana del suelo representada por el A) carbono de la biomasa microbiana (CMB), B) respiración biológica del suelo (RBS), C) coeficiente metabólico microbiano (qCO_2), D) Secuestro de carbono microbiano (SC_{mic}), E) reducción potencial de CO₂ de la atmósfera por el CBM (R_{micCO_2}) y (F) emisión de CO₂ a la atmósfera producto de la respiración heterotrófica microbiana (E_{micCO_2}) en los ecosistemas Australes de la Patagonia comparando los tratamientos de sequía, control y riego. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos evaluados.

DISCUSIÓN

Las comunidades microbianas responden a través de la resistencia o resiliencia de los microorganismos frente a un estrés ambiental (Allison y Martiny, 2008). En nuestro estudio, luego de cuatro años, se observó que el tratamiento de sequía no determinó un cambio en el CBM comparado a la precipitación ambiental natural (control). De igual manera, esto ha sido informado en otro estudio quienes determinaron que a nivel global no hubo una respuesta consistente del efecto de la sequía sobre la biomasa microbiana, la cual dependía del tipo de bioma y de la precipitación media anual de cada sitio (Ren et al., 2017). Según, Geng et al. (2015) al evaluar un gradiente experimental de sequía y sus impactos sobre el CBM, encontraron que en el suelo existe un umbral de sequía definido por un contenido de humedad de cada suelo donde las comunidades de microorganismos no se ven afectadas, dado que hay una adaptación a la disminución de la precipitación. Por lo tanto, nuestros resultados supondrían que hay una amplitud ecológica de microorganismos adaptados al estrés hídrico característicos de estos ambientes, y que a su vez, nuestro tratamiento de sequía podría plantearse como un estrés moderado que permite la recuperación de la biota edáfica y su mantenimiento en el bioma del suelo (Hueso et al., 2011). No obstante, el aumento de la precipitación efectiva del 54 % (aplicado en el tratamiento de riego), logró incrementar significativamente el CBM. Ren et al. (2017) determinaron en un meta-análisis que aumentos de las precipitaciones mejoraron el CBM en suelos de biomas de pastizales y arbustales que tenían una precipitación media anual inferior a 400 mm, atribuidos por una mejor difusión de sustratos disponibles y una mayor rotación de la necromasa microbiana que luego son utilizados para el crecimiento de los microorganismos vivos (Liang et al., 2019). En forma similar Zhao et al. (2016) informaron que los tratamientos de manipulación de la precipitación a través de riego estimularon un mayor CBM. Esto sugiere que la disponibilidad de agua es un factor abiótico importante que regula el crecimiento de las comunidades microbianas del suelo (Liu et al., 2009; Toledo et al., 2021). Nuestros resultados permiten confirmar lo demostrado por Ren et al. (2017), quienes plantean que las respuestas positivas del CBM a los incrementos de la precipitación son más sinérgicas en ecosistemas áridos-semiáridos como el nuestro, que presenta una precipitación inferior a los 300 mm anuales. En contraste, nuestros resultados no mostraron un efecto de la precipitación efectiva sobre la RBS. Moinet et al. (2016) determinó que la respiración heterotrófica (microbiana) es poco afectada por los cambios en el contenido de humedad del suelo, ya que depende principalmente de la disponibilidad de sustrato que presentan los suelos (C lábiles) y la accesibilidad de los microorganismos para para la obtención de energía y alimento. Por otro lado, en

nuestro estudio encontramos que el incremento de la precipitación efectiva en el tratamiento de riego condujo a una mayor eficiencia metabólica de la comunidad microbiana del suelo y más precisamente a una mejor tasa de respiración por unidad de CBM. Nuestros resultados, describen que las diferencias estuvieron dadas en el CMB, demostrando que una RBS similar puede ser mantenida por diferentes biomasa de microorganismos. De esta manera, podríamos suponer que, en los tratamientos control y sequía (con mayor qCO_2), los microorganismos alteraron su asignación de recursos del crecimiento a las vías de latencia para permanecer activos en el suelo (Jensen et al., 2003). En nuestro estudio las estimaciones del secuestro de carbono en la biomasa de la comunidad microbiana arrojaron valores entre 29 y 35 g C m⁻². Estos valores están dentro de los rangos informados en estudios previos que utilizaron 1323 (He et al., 2020) y 3422 (Xu et al., 2013) sitios abarcando múltiples biomas a nivel global. La importancia del carbono absorbido en la biomasa microbiana (SCmic) como una de las vías principales para la acumulación de C en el suelo a largo plazo fue confirmado en otros estudios (Miltner et al., 2012; Toledo et al., 2021), dado que esta fracción permite la estabilización del SOC por vía microbiana tanto directa como indirectamente. En el marco de reducir el CO₂ atmosférico para minimizar los impactos del cambio climático en los sistemas productivos (Wang et al., 2012; Lin et al., 2015), la estimación del CO₂ potencialmente removido de la atmósfera por la comunidad microbiana del suelo (RmicCO₂) en la capa superficial (5 cm) en nuestro estudio mostró que los microorganismos pueden retener entre 109 y 127 g CO₂ m⁻², con valores más elevados para el tratamiento riego. Estas variables (SCmic; RmicCO₂) estrechamente asociadas permiten concluir que el aumento de las reservas de C del suelo microbiano en los ecosistemas de tierras secas (áridos/semiáridos) frente a los escenarios de mayor precipitación efectiva repercutirá en una reducción de los niveles de CO₂ atmosférico si se extrapolara a escalas mayores dado que las tierras secas comprenden ~ 40 % de las superficies terrestres (Benner, 2011; Kheirfam, 2020). Sin embargo, los microorganismos también realizan un proceso inverso de liberación de CO₂ a través de su respiración (Rui et al., 2016). En este estudio se pudo estimar la emisión del CO₂ a la atmósfera por la comunidad microbiana del suelo (EmicCO₂), la cual no se vio afectada por los cambios en la precipitación incidente, con valores medios que fluctuaron entre 854 y 876 g CO₂ m⁻² año⁻¹. Esto contrasta con la relación entre EmicCO₂ y la humedad del suelo informada previamente en otro estudio (Wu et al., 2011) y con investigaciones en otros tipos de ecosistemas más ricos en C, donde se ha demostrado que la emisión de CO₂ tiene una relación directa y positiva con los incrementos de humedad de suelos (Borken et al., 2003).

CONCLUSIÓN

La sequía no varió los atributos de la comunidad microbiana y las estimaciones de secuestro y flujos de CO₂ comparado a la precipitación normal del sitio (control), lo que hace suponer que existe una adaptación de los microorganismos a la sequía para estos ambientes. El microbioma podría mantener el funcionamiento del suelo a pesar de recibir una menor precipitación en estos ecosistemas australes. Sin embargo, es importante resaltar que el carbono de la biomasa microbiana aumentó con una mayor precipitación, confirmando que la disponibilidad de agua en el suelo es un factor abiótico importante que impulsaría un mayor crecimiento de las comunidades microbianas en estos ecosistemas. En este contexto, los valores bajos de qCO₂ en el tratamiento riego demuestran una mayor eficiencia de los microorganismos en la utilización de C, lo que en el largo plazo podría conducir a un mayor secuestro de C por vía microbiana y una disminución del potencial de emisiones de CO₂ a la atmósfera para estas regiones australes. Por último, si bien muchos estudios sustentan las funciones y contribuciones que hacen los microorganismos del suelo en el C global para amortiguar el cambio climático en los biomas del mundo, el presente estudio cuantifica por primera vez los aportes de la comunidad microbiana al stock del C del suelo y los flujos de CO₂ hacia la atmósfera en pastizales semiáridos australes.

BIBLIOGRAFÍA

- Allison, S.D., Martiny, J.B. (2008). Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11512-11519. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801925105>.
- Anderson, T.H., Domsch, K.H. (1990). Application of eco-physiological quotients (qCO₂ and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. *Soil Biol. Biochem.* 22 (2): 251-255.
- Bardgett, R. D., Freeman, C., Ostle, N. J. (2008). Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *The ISME journal*, 2(8), 805-814. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.58>.
- Benner, R. (2011). Biosequestration of carbon by heterotrophic microorganisms. *Nature Reviews Microbiology*, 9(1), 75-75.
- Borken, W., Davidson, E. A., Savage, K., Gaudinski, J., Trumbore, S. E. (2003). Drying and wetting effects on carbon dioxide release from organic horizons. *Soil Science Society of America Journal*, 67(6), 1888-1896.
- Geng, S. M., Yan, D. H., Zhang, T. X., Weng, B. S., Zhang, Z. B., Qin, T. L. (2015). Effects of drought stress on agriculture soil. *Natural Hazards*, 75(2), 1997-2011. DOI 10.1007/s11069-014-1409-8.
- He, L., Rodrigues, J. L. M., Soudzilovskaia, N. A., Barceló, M., Olsson, P. A., Song, C., Xu, X. (2020). Global biogeography of fungal and bacterial biomass carbon in topsoil. *Soil Biology and Biochemistry*, 151, 108024.
- Hueso, S., Hernández, T., García, C. (2011). Resistance and resilience of the soil microbial biomass to severe drought in semiarid soils: The importance of organic amendments. *Applied Soil Ecology*, 50, 27-36.
- Jensen, K. D., Beier, C., Michelsen, A., Emmett, B. A. (2003). Effects of experimental drought on microbial processes in two temperate heathlands at contrasting water conditions. *Applied Soil Ecology*. 24(2): 165-176.
- Joergensen, R. G. (1996). The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the kEC value. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(1), 25-31. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(95\)00102-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(95)00102-6).
- Kheirfam, H. (2020). Increasing soil potential for carbon sequestration using microbes from biological soil crusts. *Journal of Arid Environments*, 172, 104022. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104022>.
- Knapp, A.K., Avolio, M.L., Beier, C., Carroll, C.J.W., Collins, S.L., Dukes, J.S., Fraser, L.H., Griffin-Nolan, R.J., Hoover, D.L., Jentsch, A., Loik, M.E., Phillips, R.P., Post, A.K., Sala, O.E., Slette, I.J., Yahdjian, L., Smith, M.D. (2017). Pushing precipitation to the extremes in distributed experiments: recommendations for simulating wet and dry years. *Glob. Chang. Biol.* 23, 1774-1782. <https://doi.org/10.1111/gcb.13504>
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *science*, 304(5677), 1623-1627.
- 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>.
- Liang, C., Cheng, G., Wixon, D. L., Balser, T. C. (2011). An Absorbing Markov Chain approach to understanding the microbial role in soil carbon stabilization. *Biogeochemistry*, 106(3), 303-309. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9525-3>.

- Lin, L., Gettelman, A., Feng, S., Fu, Q. (2015). Simulated climatology and evolution of aridity in the 21st century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 120(12), 5795-5815. <https://doi.org/10.1002/2014JD022912>.
- Liu, W., Zhang, Z. H. E., Wan, S. (2009). Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 15(1), 184-195.
- Maestre, F. T., Benito, B. M., Berdugo, M., Concostrina-Zubiri, L., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Soliveres, S. (2021). Biogeography of global drylands. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.17395>.
- Miltner, A., Bombach, P., Schmidt-Brücken, B., Kästner, M. (2012). SOM genesis: microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111(1), 41-55. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9658-z>.
- Moinet, G. Y., Cieraad, E., Hunt, J. E., Fraser, A., Turnbull, M. H., Whitehead, D. (2016). Soil heterotrophic respiration is insensitive to changes in soil water content but related to microbial access to organic matter. *Geoderma*, 274, 68-78.
- Peri, P.L., Martínez Pastur, G., Nahuelhual, L. (2021). *Ecosystem Services in Patagonia: A Multi-Criteria Approach for an Integrated Assessment*, 501 pp. Springer Nature: Natural and Social Sciences of Patagonia, Switzerland.
- Peri, P. L., Rosas, Y. M., Ladd, B., Toledo, S., Lasagno, R. G., Martínez, G. (2018). Modelling soil carbon content in South Patagonia and evaluating changes according to climate, vegetation, desertification and grazing. *Sustainability*, 10(2), 438.
- Právělie, R. (2016). Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews*, 161, 259-278.
- Ren, C., Zhao, F., Shi, Z., Chen, J., Han, X., Yang, G., Ren, G. (2017). Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 1-10.
- Robertson, G. P., Wedin, D., Groffmann, P. M., Blair, J. M., Holland, E. A., Nadelhoffer, K. J., Harris, D. (1999). Soil carbon and nitrogen availability: nitrogen mineralization, nitrification, and soil respiration potentials. In *Standard soil methods for long-term ecological research* (pp. 258-271).
- Rui, Y., Murphy, D., Wang, X. (2016). Microbial respiration, but not biomass, responded linearly to increasing light fraction organic matter input: Consequences for carbon sequestration. *Sci Rep* 6, 35496. <https://doi.org/10.1038/srep35496>.
- Singh, J. S., Gupta, V. K. (2018). Soil microbial biomass: a key soil driver in management of ecosystem functioning. *Science of the Total Environment*, 634, 497-500. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.373>.
- 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>.
- Sponseller, R. A. (2007). Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 13(2), 426-436. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01307.x>.
- Toledo, S., Peri, P. L., Correa, O.S., Gargaglione, V., Gonzalez-Polo, M. (2021). Soil microbial communities respond to an environmental gradient of grazing intensity in south patagonia argentina. *Journal of Arid Environments*, 184, 104300.
- Vance, E. D., Brookes, P. C., Jenkinson, D. S. (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil biology and Biochemistry*, 19(6), 703-707. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(87\)90052-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90052-6).
- Wang, L., d'Odorico, P., Evans, J. P., Eldridge, D. J., McCabe, M. F., Caylor, K. K., King, E. G. (2012). Dryland ecohydrology and climate change: critical issues and technical advances. *Hydrology and Earth System Sciences*, 16(8), 2585-2603.
- Washbourne, C. L., Lopez-Capel, E., Renforth, P., Ascough, P. L., Manning, D. A. (2015). Rapid removal of atmospheric CO₂ by urban soils. *Environmental science & technology*, 49(9), 5434-5440. <https://doi.org/10.1021/es505476d>.
- Wu, Z., Dijkstra, P., Koch, G. W., Peñuelas, J., Hungate, B. A. (2011). Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 17(2), 927-942.
- Xu, X., Thornton, P. E., Post, W. M. (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 737-749. <https://doi.org/10.1111/geb.12029>.
- Yahdjian, L., Sala, O. (2002). A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia* 133, 95-101.
- Zhao, C., Miao, Y., Yu, C., Zhu, L., Wang, F., Jiang, L., Wan, S. (2016). Soil microbial community composition and respiration along an experimental precipitation gradient in a semiarid steppe. *Scientific reports*, 6(1), 1-9.