



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE
CIENCIAS AMBIENTALES Y BIOTECNOLOGÍA

“Evaluación experimental del efecto de la neblina sobre la estructura y composición de las
comunidades bacterianas del suelo del desierto de Atacama”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de
los requisitos para optar al Título de
Biólogo con mención en Medio Ambiente.

Erasmus Antonio Cifuentes Aliaga

Director del Seminario de Título: Fernando Alfaro Ayllon

Patrocinante: David Véliz

Septiembre, 2023

Santiago - Chile



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE CIENCIAS
AMBIENTALES Y BIOTECNOLOGÍA

Informe de Aprobación de Seminario de Título

Se informa a la Escuela de Ciencias Ambientales y Biotecnología de la Facultad de Ciencias
de la Universidad de Chile, que el Seminario de Título, presentado por

Erasmó Antonio Cifuentes Aliaga

**“Evaluación experimental del efecto de la neblina sobre la estructura y composición de las comunidades
microbianas bacterianas del suelo del desierto de Atacama”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título
de

Biólogo con Mención en Medio Ambiente

Dr. Fernando Alfaro

Director Seminario de Título:

Dr. David Véliz

Patrocinante Seminario de Título:

Comisión Revisora y Evaluadora

Dra. Julieta Orlando

Presidenta Comisión:

Dr. Carlos Manzano

Evaluador:

Santiago de Chile,

Biografía

Erasmus Antonio Cifuentes Aliaga, nacido en 1996. Criado toda su vida en Puente Alto. La Educación Básica fue realizada en La Florida en el Chilean Eagles College, edificio que será demolido para construir departamentos. Desde 2009 ingresó al Instituto Nacional donde completó su escolaridad entre paros, tomas y bandejón.

Entró a la Universidad de Chile en 2015 a Biología Ambiental, de la cual egresó durante 2020 como Licenciado en Ciencias Ambientales. Durante su paso por ella fue uno de los participantes de La Lombri organizando junto a sus compañeros el jardín nativo que existe actualmente en él.

Ha sido voluntario en la Fundación Glaciares Chilenos desde 2019 al presente en búsqueda de visibilizar, educar y proteger a los glaciares del país.



A quienes estudian para cambiarse ellos mismos

Por cambiar el mundo

Por el futuro

A quienes sufren la compresión y descompresión universitaria

Por una nota

Por un ramo

Escribo esto para agradecer a todos y todas quienes fueron parte de esta etapa, tanto en etapas iniciales como tardías, a quienes estuvieron solo un día como todos estos años.

A David, quien me dio la oportunidad de investigar siendo un pequeño estudiante recobrando la vocación por la carrera.

A Fernando, quien en plena pandemia me dio la oportunidad de trabajar con él sacándome del abismo de la incerteza posterior al egreso.

A Marlene, por su infinita paciencia y buena voluntad en el laboratorio.

A mis amigos y amigas, quienes me apoyaron ya sea con una salida en bici, un paseo al cerrito o tan solo escuchar música una tarde de verano.

A “los cabros”, quienes me daban la voluntad de levantarme todas las mañanas a ir a clases, quienes hacían todo agradable y menos tedioso.

A mis papás y mi hermana, quienes me dieron la oportunidad de estudiar y siempre me apoyaron pese a ser una elección poco convencional.

A la Coni, quien me ha acompañado en todo el proceso de tesis y la salida al mundo laboral.

Índice de Contenidos

Resumen.....	1
Introducción	5
Objetivo General.....	9
Objetivos Específicos.....	9
Materiales y métodos	10
Sitio de Estudio	10
Diseño experimental	12
Caracterización de las propiedades fisicoquímicas del suelo	15
Caracterización de la Comunidad	16
Análisis Estadístico.....	17
Resultados.....	18
Cambios en la calidad del suelo a lo largo del gradiente en el aporte de agua	18
Cambios en la estructura de la comunidad microbiana del suelo	21
Composición de las comunidades microbianas del suelo	27
Efecto de las variables ambientales sobre la composición de la comunidad	28
Discusión	29
Efectos del agua de neblina sobre las propiedades del suelo	29
Efectos del agua de neblina sobre la estructura y composición de las comunidades de costras biológicas.....	31
Conclusiones.....	39
Bibliografía.....	41
Anexos	47

Índice de Tablas

Tabla 1: Número de ASVs presentes en el Núcleo Microbiano, presentes tanto en SC, SA y SA+ y su correspondiente filo.	57
--	----

Índice de Figuras

Figura 1: Ubicación geográfica del área de estudio.....	11
Figura 2: Esquema del diseño experimental	13
Figura 3: Promedio y error estándar para pH, %Carbono y %Nitrógeno	19
Figura 4: Patrones de abundancia relativa de los filos presentes en los tres tratamientos del gradiente de neblina (SC, SA y SA+)	22
Figura 5: Cambios en la abundancia relativa (%) de los seis filos dominantes en los tres tratamientos del gradiente de neblina.....	24
Figura 6: Indicadores comunitarios: Diversidad, Riqueza y Abundancia	26
Figura 7: Cambios en los patrones de composición de las comunidades de bacterias.....	27
Figura 8: Análisis de redundancia.....	28

Lista de Abreviaturas

- **PMA:** Precipitación Media Anual
- **SC:** Suelo Control
- **SA:** Suelo con aumento del aporte de Agua
- **SA+:** Suelo con aumento del aporte de Agua extra (+)
- **rpm:** Revoluciones por minuto
- **LABASI:** Laboratorio de Biogeoquímica e Isótopos Estables Aplicados
- **ADN:** Ácido desoxiribonucleico (DNA en inglés)
- **ASV:** Variante de secuencia de amplicón (en inglés)
- **OTU:** Unidad Operativa Taxonómica (en inglés)

Resumen

En ambientes áridos el agua de fuentes alternativas a las precipitaciones es crítica para el desarrollo de seres vivos. Esta condición es muy relevante en el Desierto de Atacama al ser el más árido del planeta. En este lugar, específicamente en el Oasis de niebla Alto Patache, podemos encontrar distintos tipos de biocostras (costras biológicas del suelo) que dependen de la neblina marina. De esta forma, se busca determinar de manera experimental la importancia relativa del aporte de neblina sobre el desarrollo de las comunidades microbianas del suelo mediante la colecta de suelos con y sin biocostra bajo la influencia de exclusiones de neblina que aumentan el aporte de esta. Se establecieron tres tratamientos con distintos aportes de neblina: el Suelo Control (SC) sin exclusión de neblina, y con exclusiones (aumento de neblina), el Suelo con aporte de Agua (SA) y el Suelo con aporte de Agua extra (SA+). Se evaluaron variables fisicoquímicas del suelo y variables comunitarias mediante identificación de ASVs con el gen 16S. Así es cómo se observaron cambios en el pH, %Carbono, %Nitrógeno, y también, cambios en los patrones de estructura y composición microbiana. Se destaca una mayor diversidad microbiana asociada al aumento del ingreso de agua de neblina, siendo esta una de las mayores registradas en ambientes áridos. Se identificaron ASVs correspondientes a los filos Actinobacteria, Chloroflexi y Proteobacteria entre los más abundantes. También se observaron diferencias de hasta un 30% de las ASVs presentes en los tres tratamientos existentes, donde además se observó un núcleo microbiano de

103 ASVs que fueron encontrados en los tres tratamientos. Se observaron, además, similitudes a la dinámica de sucesión ecológica, indicadas por un aumento de la complejidad de las comunidades debido al aumento de neblina. También, se encontró una asociación significativa entre la distribución de las ASVs encontradas y el pH de los suelos. Finalmente, se dio cuenta que la biocenosis encontrada tiene similitudes con otros sitios del desierto de Atacama y, además, varias singularidades respecto al resto de comunidades microbianas de suelos áridos en el planeta.

Abstract

In arid environments water from alternative sources other than precipitation are crucial for the development of living organisms. This condition is particularly relevant in the Atacama Desert, known as the driest place on Earth. In this location, specifically within the Alto Patache Fog Oasis, various types of biocrusts (biological soil crusts) dependent on coastal fog can be found. Thus, this study aims to experimentally determine the relative importance of fog input. Three treatments with different fog inputs were established: Control Soil (SC) without fog exclusion, soil with water input (SA), and soil with extra water input (SA+).

Physicochemical soil and community variables were assessed through the identification of ASVs (Amplicon Sequence Variants) using the 16S gene. Changes in pH, %Carbon, %Nitrogen, and shifts in microbial structural and compositional patterns were observed. A higher microbial diversity was associated with increased fogwater input, representing one of the highest levels reported in arid environments. ASVs corresponding to the phyla Actinobacteria, Chloroflexi, and Proteobacteria were among the most abundant. Differences of up to 30% were noted in the ASVs present across the three treatment groups, alongside the identification of a core microbiome of 103 ASVs present in all treatments. Ecological succession dynamics were also evident, indicated by increased community complexity due to elevated fog input. Additionally, a significant association was found between the distribution of ASVs and soil pH. Finally, it was observed that the biocenosis in Alto Patache shares similarities with other sites in the Atacama Desert

and exhibits several unique features compared to other microbial communities in arid soils worldwide.

1. Introducción

El agua es el elemento esencial para todas las formas de vida y los ecosistemas que estas constituyen. Más aún, en ambientes áridos donde las precipitaciones son escasas y poco predecibles, las fuentes alternativas de agua distintas a esta, tales como la neblina, el rocío y el vapor se transforman en elementos críticos para los sistemas biológicos (Chamizo y col., 2021). De esta forma, el rocío se define como la humedad del aire condensada en forma de gotas, mientras que la neblina corresponde a cúmulos de partículas de agua suspendidas en el aire (nubes) que se encuentran en contacto con la superficie terrestre (Zúñiga & Crespo, 2021).

El Desierto de Atacama es el desierto más árido del planeta y se extiende por más de 1.000 km, entre los 19°S y 30°S. Este desierto es de gran interés para la investigación de la persistencia y desarrollo de las comunidades biológicas bajo condiciones extremas, debido a su antigüedad, hiperaridez y aislamiento (Bull y col., 2018). La precipitación media anual (PMA) en los ambientes costeros del desierto de Atacama ha sido de 0,2 mm en los últimos 30 años (Calderon y col., 2010); por lo tanto, la neblina proveniente del mar se constituye como la fuente principal de agua para las comunidades de plantas y microorganismos del suelo (García y col., 2021).

De esta forma, es que distintas formas de vida utilizan el agua proveniente de la neblina mediante la captura de esta. Ejemplos de esto son algunos Coleópteros, Arácnidos, Cactáceas y Angiospermas con distintos mecanismos de captura (Yu y col., 2022). Así

es como los seres humanos han imitado algunos de estos mecanismos como una manera costo efectiva y sustentable de obtención de agua en lugares áridos (Korkmaz & Kariper, 2020). Bajo este contexto es que en el Oasis de niebla Alto Patache se captura la neblina mediante mallas verticales para su uso en la estación de investigación, sistema que fue adaptado a pequeña escala para el aumento del aporte de agua a los suelos.

Los suelos del Desierto de Atacama, al igual que muchos otros ambientes limitados por agua, presentan amplias áreas cubiertas por consorcios microbianos denominados costras biológicas (biocostras). Estas comunidades corresponden a asociaciones íntimas de organismos que se desarrollan en la primera capa del suelo, que pueden estar constituidas por cianobacterias, algas, hongos, líquenes y briófitas (Maier y col., 2018). Estas comunidades cumplen múltiples funciones a nivel del suelo, debido a que fijan carbono, regulan el paso de recursos y energía desde y hacia el suelo, estabilizan el suelo y regulan el ciclo del agua, entre otras, ya que son sumamente multifuncionales (Mallen-Cooper y col., 2020).

Con el objetivo de identificar comunidades como las presentes en los suelos bajo las biocostras, es que en las últimas décadas se han desarrollado técnicas moleculares para identificar distintos tipos de microorganismos sin necesidad de ser cultivados. Así es que, con el uso de técnicas moleculares e informáticas, se ha estudiado el RNA ribosomal de la subunidad menor (16S), el cual ha permitido la identificación de perfiles taxonómicos de comunidades bacterianas (Hall y col., 1998; Hall & Beiko, 2018). Herramientas como la secuenciación masiva permiten evaluar la diversidad bacteriana

del suelo, incluyendo la abundancia relativa (Smets y col., 2016). Mediante el análisis de los amplicones es posible obtener las Variantes de Secuencias de Amplicón (ASVs, por su sigla en inglés) (Chiarello y col., 2022), las cuales permiten, por ejemplo, análisis ecológicos de comunidades microbianas.

La observación de las comunidades bacterianas en el tiempo se encuentra enmarcado en el estudio de una sucesión ecológica, ya que esta se define por cambios temporales en la estructura, composición y funciones ecosistémicas luego de una perturbación (Ramos & Orth, 2007), y, además, su estudio otorga oportunidades para responder asuntos sobre pérdida de biodiversidad, cambio climático, especies invasoras y restauración ecológica (Prach & Walker, 2011).

Se ha registrado así que, en sistemas limitados por agua después de perturbaciones que inducen sucesión primaria, los suelos son rápidamente colonizados por comunidades de cianobacterias, las que posteriormente dan paso a estados sucesionales más complejos, tales como líquenes y briófitas (Dojani y col., 2011). Las biocostras influyen en las condiciones fisicoquímicas del suelo, en particular el pH y la disponibilidad de nutrientes (e.g., N y P) y recursos (e.g., C, agua, etc.) (Delgado-Baquerizo y col., 2016), factores que, a medida que la sucesión procede, afectan la estructura, composición y función de las comunidades microbianas del suelo (Miralles y col., 2020). Por lo tanto, los indicadores comunitarios y la sucesión estarán fuertemente asociados con cambios en las condiciones ambientales y de la disponibilidad de recursos.

En algunos sistemas áridos, como los del desierto de Atacama, Chile (EEUU) y de

Namibia (Evans y col., 2019), la neblina de la costa puede ser un factor crítico para el desarrollo y persistencia de las comunidades microbianas del suelo, y ser el control central de los procesos de sucesión, dado que esta actúa como vector y conecta los ecosistemas atmosféricos, terrestres y marinos (Fuentes y col., 2022).

Mediante el estudio de las comunidades microbianas subyacentes a biocostras con aumento del ingreso de neblina en el contexto de una sucesión primaria, se espera que este estudio permita determinar el rol de la neblina en la estructura, composición y funcionamiento de las comunidades microbianas.

1.1. Objetivo General

Determinar experimentalmente la importancia relativa del aporte de neblina sobre el desarrollo de las comunidades microbianas del suelo en el Desierto de Atacama.

1.2. Objetivos Específicos

Determinar los efectos del aporte de neblina sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo.

Determinar los efectos del aporte de neblina sobre la composición y estructura de las comunidades microbianas del suelo.

Determinar el rol de la neblina sobre los cambios en los ecosistemas de biocostras en el desierto de Atacama.

2. Materiales y métodos

2.1. Sitio de Estudio

El Sitio de Estudio corresponde a la Estación Atacama UC Oasis Niebla Alto Patache (20° 49' S - 70° 09' O) ubicado en el desierto de Atacama, específicamente Punta Patache, comuna de Iquique, región de Tarapacá (Fig. 1). Este corresponde a un farellón costero aproximadamente a 3 km de la línea de playa con gran influencia de la neblina, localmente conocida como “camanchaca”. Este oasis de niebla se encuentra desde 600 hasta 850 m s.n.m y presenta una alta humedad relativa del aire durante la mayor parte del año, con un promedio anual de 82,5% y un promedio mensual que varía entre 73,6% y 91,3% (Cereceda y col., 2004), en gran parte determinada por el flujo de neblina desde el océano.

El clima de este lugar es típico de un ecosistema hiperárido de Desierto Costero con elevada cobertura de nubes estacionales, y su Piso Vegetacional corresponde al de Matorral desértico tropical costero de *Nolana sedifolia* / *Eulychnia iquiquensis* (Luebert & Plischoff, 2017). Presenta alta humedad relativa durante todo el año, registrándose en promedio (1997-2004) 7,8 L/m²/día de neblina, y una temperatura media anual de 12,5°C con su correspondiente oscilación de 7,7°C (Cereceda y col., 2004).

El flujo de neblina interactúa con la fisiografía del terreno, siendo esta determinada por la distancia al mar, la altitud y la pendiente (Moat y col., 2021), lo que implica que

variaciones a pequeña escala en la fisiografía del terreno pueden determinar cambios en los volúmenes de agua de neblina que llegan a la superficie, promoviendo una gran heterogeneidad de comunidades microbianas en el suelo, que van desde suelos parcialmente descubiertos dominados por comunidades de cianobacterias hasta comunidades altamente diversas de líquenes y musgos (Fuentes y col., 2022; Vargas y col., 2017).

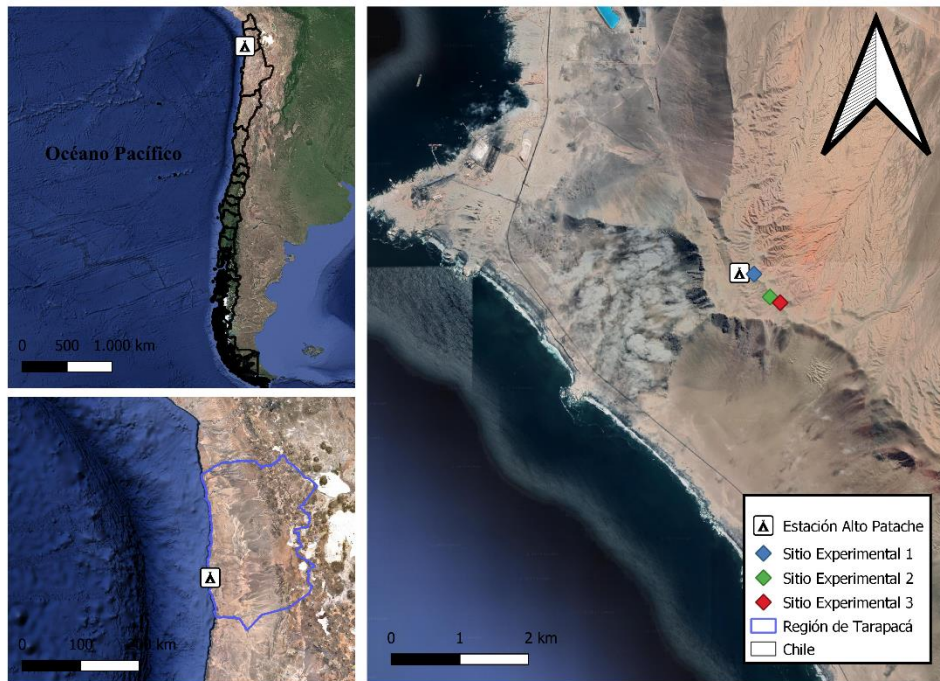


Figura 1: Ubicación geográfica del área de estudio. Se observa la topografía del lugar y su ubicación respecto a la línea de costa. Se presentan como referencia los límites de Chile continental, la Región de Tarapacá y Alto Patache. Además, se muestran los tres sitios experimentales (Sitio Experimental 1-2-3). Ver Anexo 1.

2.2. Diseño experimental

Como parte de un estudio de largo-plazo (FONDECYT-11180538), en el área de estudio se seleccionaron tres sitios de registro con condiciones fisiográficas y de exposición similares, y por lo tanto con un arribo de neblina equivalente, y que presentaran costras biológicas del suelo con similares etapas de desarrollo. En cada sitio se instalaron, durante enero 2016, tres sistemas de exclusión de neblina (Sitio Experimental 1-2-3, Fig. 1) con la finalidad de modificar el aporte de neblina en los suelos. Cada uno de estos sistemas provocan el aumento del aporte de agua en los sectores bajo y delante de él (más cercano al mar), en cambio, disminuye el aporte hacia los sectores posteriores (más lejanos al mar), recibiendo así el nombre de “exclusión” de neblina.

Cada sistema ubicado en cada Sitio Experimental consta de dos tipos de exclusión sobre suelo desnudo, un primero que actúa como un control de procesamiento (no afecta el aporte de neblina) y un segundo que aumenta experimentalmente el aporte de agua de neblina al suelo. Desde la primera exclusión se obtuvieron las muestras de Suelo Control (SC), mientras que en la segunda exclusión (Fig. 2) se incluye un factor adicional que es la distancia lineal desde la exclusión variando así el volumen de agua de neblina y el efecto sobre el desarrollo de las comunidades microbianas del suelo, obteniendo de estas las muestras de Suelo con aumento de aporte de Agua (SA), el cual se encontraba bajo la influencia de la exclusión, y las muestras de Suelo con aporte de Agua extra (SA+, ver

Anexo 2), el cual se encontraba inmediatamente bajo la exclusión. Así es como se conforma el experimento con tres réplicas y tres tratamientos, obteniendo nueve muestras de suelo distintas.

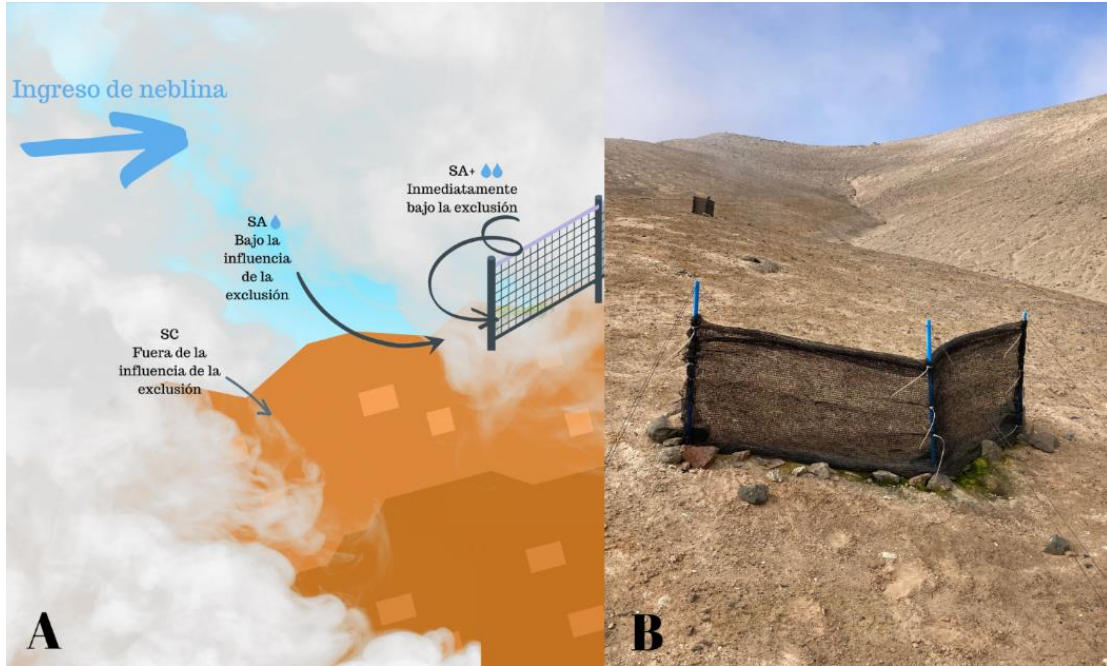


Figura 2: Esquema del diseño experimental indicando de dónde se obtuvieron las muestras (A). Fotografía de la exclusión de neblina (B).

De esta forma, se colectó una muestra de suelo de aproximadamente 300 g, junto a su cobertura cuando corresponde, de manera estéril por cada tratamiento en cada Sitio Experimental. Esta extracción de muestras fue realizada mediante testigos de 10 cm de

diámetro y 5 cm de profundidad con el uso de tapas de plomería de PVC. Dichas muestras fueron inmediatamente refrigeradas y almacenadas posteriormente a 4 °C. En el laboratorio, cada muestra se distribuyó de la siguiente manera: dos muestras de 300 mg para pruebas genéticas, dos muestras de 50 g para medición del pH y dos muestras de 2 g para mediciones de C y N, las cuales fueron obtenidas del suelo inmediatamente inferior a la biocostra en el caso de SA y SA+.

2.3. Caracterización de las propiedades fisicoquímicas del suelo

Las mediciones del pH fueron realizadas en base al Protocolo del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (Sadzawka, 1990), midiendo así el pH-CaCl₂. Se separaron cinco muestras de 20 g por cada uno de los nueve suelos que fueron pasadas por un tamiz de 2 mm. Posteriormente, se le adicionaron 50 mL de CaCl₂ 0,01 M, se taparon y se agitaron durante 2 h a 125 rpm en un agitador orbital. Para la medición de este se utilizó el pH-ímetro digital Biobase® pH210, midiendo 3 veces en cada muestra, aproximando el pH a la décima y obteniendo un promedio. Se consideró un pH estabilizado cuando durante al menos 30 segundos la variación de este fue menor a 0,1.

Por otra parte, los contenidos de C y N en los suelos fueron determinados, luego de ser secados, mediante el método de combustión rápida en el Laboratorio de Biogeoquímica e Isótopos Estables Aplicados LABASI de la Pontificia Universidad Católica de Chile.

2.4. Caracterización de la comunidad bacteriana

Para evaluar la diversidad bacteriana en cada sitio, se analizaron dos muestras de 300 mg por cada suelo. A estas, se les extrajo el ADN utilizando el DNeasy® PowerSoil® Pro Kit de QIAGEN® tal cual como lo indica su protocolo, obteniendo 100 µl de DNA por cada muestra. Posteriormente, se realizó la medición de la concentración de ADN utilizando 2 µl para medir su absorbancia a 280 nm en el instrumento TECAN Infinite® 200 Pro (Anexo 3).

A continuación, estas 18 muestras fueron procesadas con el servicio de ZymoBIOMICS® - Secuenciación Dirigida para análisis de microbiomas. Este procedimiento fue realizado para las regiones V3 y V4 del gen del RNA ribosomal 16S secuenciado mediante Illumina® MiSeq™. En el análisis bioinformático se obtuvieron las ASVs usando el modelo *DADA2 pipeline*, mientras que la asignación taxonómica fue realizada usando Uclust de Qiime v.1.9.1 con la base de datos de Zymo Research (Zymo Research, Irvine, CA).

Como producto de este servicio fueron entregados datos como una lista de la Riqueza de ASVs junto a su abundancia relativa, Abundancia absoluta medida en el número de copias del gen 16S por cada µl e Índices de diversidad de las comunidades.

2.5. Análisis Estadístico

Los datos obtenidos fueron analizados estadísticamente mediante análisis de varianza, utilizando el test de ANOVA de una vía para los datos paramétricos y Kruskal-Wallis para aquellos no paramétricos (Anexo 8). Los análisis *a posteriori* entre pares de tratamientos fueron realizados mediante la prueba de Tukey y de Dunn (Anexo 9), respectivamente. Las interacciones de las variables ambientales del suelo con los cambios en las comunidades microbianas fueron analizadas mediante Análisis de redundancia (RDA). Las diferencias de composición de ASVs entre grupos fueron analizadas mediante PERMANOVA (Anexo 10) utilizando el Índice de disimilitud Bray-Curtis como medida de distancia. Todos estos análisis fueron realizados en R 4.1.0 (R Core Team 2022).

3. Resultados

Como resultado de la intervención experimental a los suelos, se observó que dos de los tres tratamientos, al momento de ser extraídas las muestras de suelo, se encontraban cubiertos por biocostra de líquen en el caso de SA y musgo los correspondientes a SA+, mientras que SC no presentó ninguna cobertura visible.

3.1. Cambios en la calidad del suelo a lo largo del gradiente en el aporte de agua

A lo largo de los tres tratamientos con distinto aporte de agua de neblina (gradiente de neblina), se observaron cambios importantes en las propiedades del suelo, tales como el pH, que mostró valores mayores (Kruskall-Wallis Chi-squared= 39,18; $p < 0,00$) en SC (7,99) que en SA (7,35) y SA+ (6,71) (Fig. 3A). Siendo así mayor la acidez en el suelo con mayor aporte de neblina.

En el caso del porcentaje de Carbono (Fig. 3B), este también fue significativamente mayor (ANOVA $F=8,86$; $p < 0,01$) con el ingreso de neblina, obteniéndose el mínimo valor en el tratamiento SC (1,33%), seguido de SA (1,45%) y SA+ (1,63%). Observándose así 0,3% más Carbono en los suelos con mayor aporte de neblina.

En lo que respecta a la proporción de Nitrógeno (Fig. 3C), se observaron diferencias significativas entre SC (0,0185%) y SA+ (0,0223%) (Kruskall-Wallis Chi-squared=9,92;

$p < 0,05$). Además, el suelo SA (0,0180%) no presentó diferencias significativas con ninguno de los demás tratamientos.

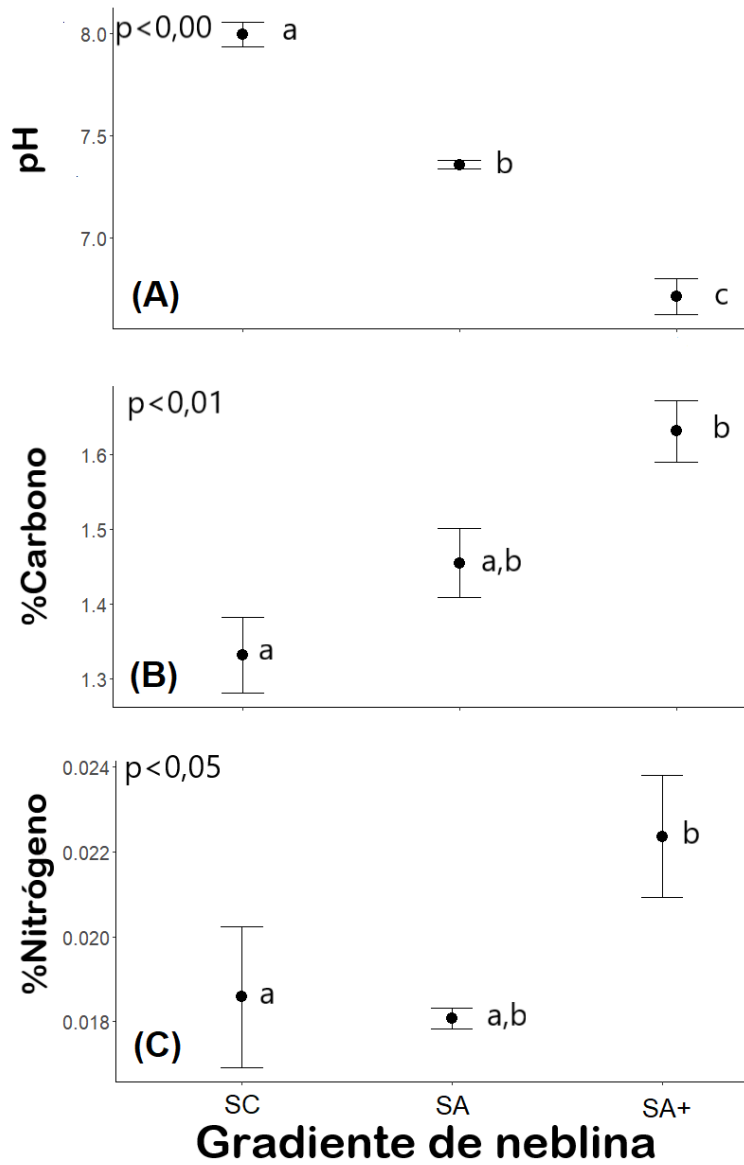


Figura 3: Promedio y error estándar para (A) pH, (B) %Carbono y (C) %Nitrógeno para los diferentes tratamientos SC (suelo control), SA (suelo con agua), SA+ (suelo con aumento extra de agua). P-valor

correspondiente al análisis de varianza, barras que comparten la misma letra minúscula (a, b, c) indica que no presentan diferencias estadísticas significativas. Ver Anexo 6.

3.2. Cambios en la estructura de la comunidad microbiana del suelo.

Del total de ASVs de bacterias registradas en el estudio, considerando las presentes en los tratamientos SC, SA y SA+ como una sola unidad, las abundancias relativas a nivel de filo son: 69,41% correspondieron al filo Actinobacteria, seguido por Chloroflexi (9,51%), Proteobacteria (7,58%), Planctomycetes (3,03%), Gemmatimonadetes (2,62%), Bacteroidetes (2,09%), Acidobacteria (0,85%), Deinococcus-Thermus (0,66%), Verrucomicrobia (0,60%), Cyanobacteria (0,50%), Armatimonadetes (0,40%), Saccharibacteria (0,17%) y otros filios cuyas abundancias fueron menores a 0,1% (sumando entre todos 2,56%).

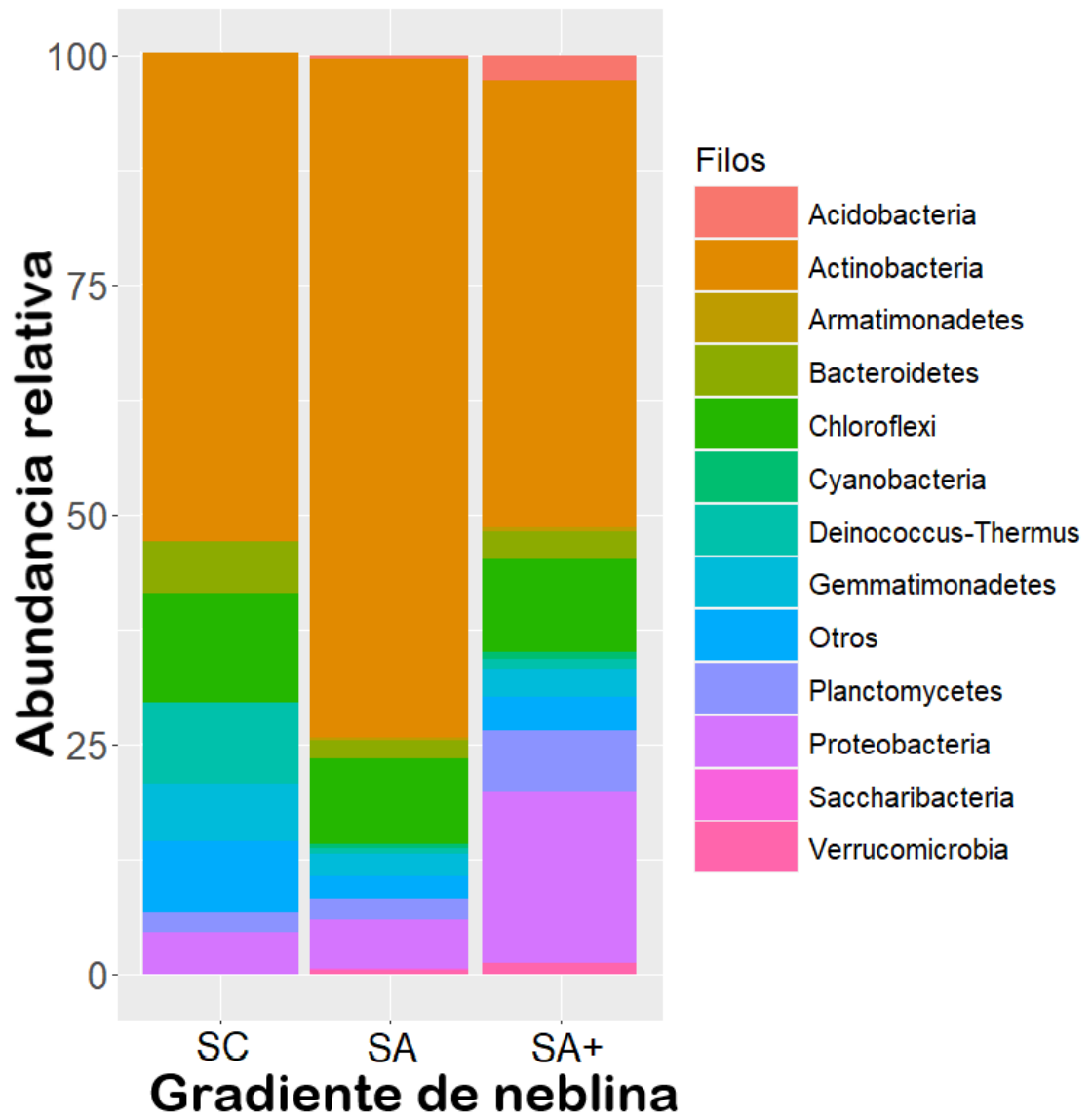


Figura 4: Abundancia relativa de los filos presentes en los tres tratamientos del gradiente de neblina (SC, SA y SA+) considerados como unidades independientes. El desglose en porcentajes se encuentra en el Anexo 4.

Respecto a la abundancia relativa de los seis filos más abundantes en los tres tratamientos, se observó una mayor abundancia significativa de Proteobacteria (Fig. 5C, Kruskal-Wallis Chi-squared=8,31; $p<0,05$) y Planctomycetes (Fig. 5D, Kruskal-Wallis Chi-squared=8,13; $p<0,05$) en las muestras con ingreso de neblina. Por el contrario, la abundancia de Bacteroidetes (Fig. 5F, Kruskal-Wallis Chi-squared=11,78; $p<0,05$) fue significativamente menor en las muestras con ingreso de neblina.

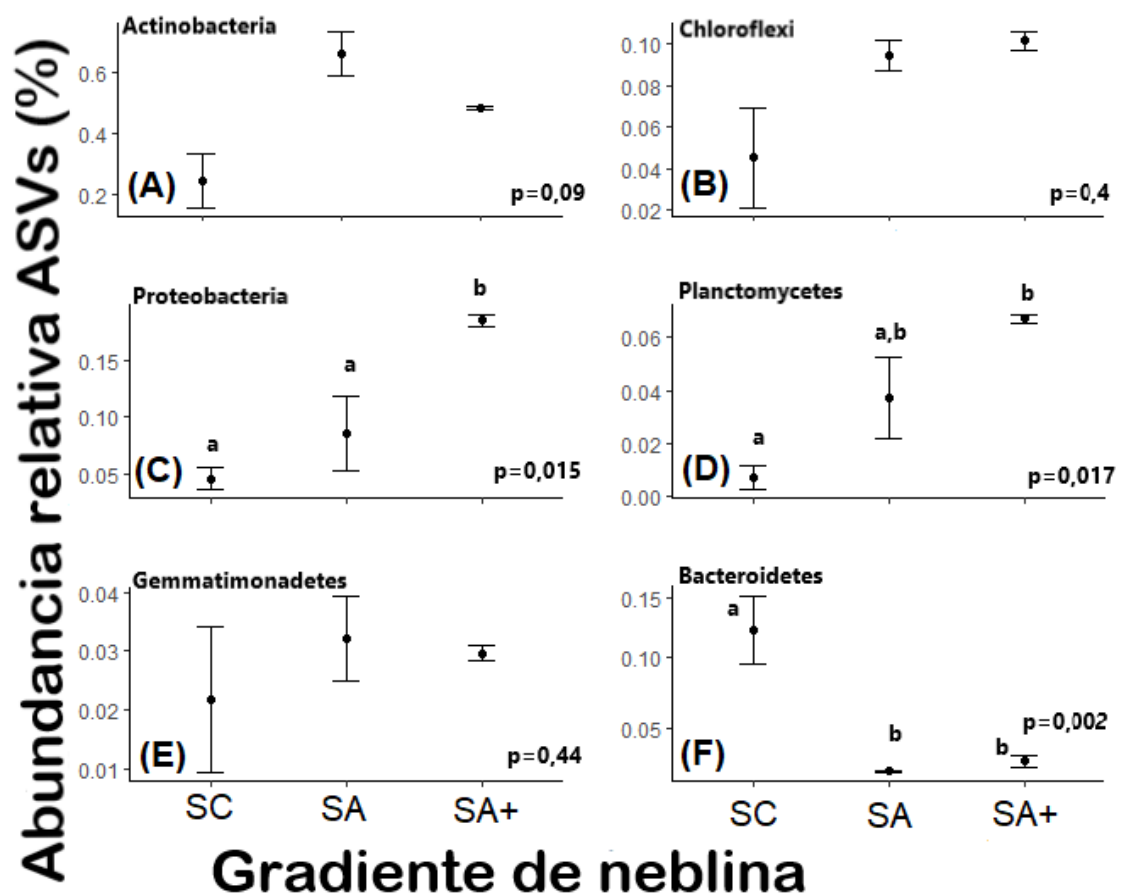


Figura 5: Cambios en la abundancia relativa (%) de los seis filos dominantes en los tres tratamientos del gradiente de neblina. Se presentan los respectivos P-valor y las letras minúsculas distintas indican diferencias entre pares en los filos con diferencias significativas. Se encuentra cada uno en su propia escala dado las diferencias en los órdenes de magnitud.

A lo largo del gradiente de aporte de agua de neblina se observó un aumento significativo en la diversidad y en la riqueza de ASVs (Fig. 6A-B). En el caso de la diversidad (Índice de Shannon, Fig. 6A) este aumentó significativamente con el ingreso de neblina, siendo los valores promedio de 6,27, 7,26 y 7,89 para SC, SA y SA+, respectivamente. Respecto a la riqueza (Número de ASVs, Fig. 6B) se encontraron diferencias significativas solamente entre los extremos del gradiente (i.e., SC y SA+), los cuales presentaron promedios de 104,5 y 352,3 ASVs, respectivamente. Finalmente, la Abundancia (Copias de 16S por μ l, Fig. 6C) presentó diferencias significativas únicamente entre las primeras dos etapas del gradiente de neblina (i.e., SC y SA), para los cuales se encontraron 148.785 y 21.380.817 copias en promedio, respectivamente. Llamativamente, el tratamiento SA+ presentó una baja Abundancia, no presentando diferencias estadísticamente significativas respecto a los otros dos tratamientos.

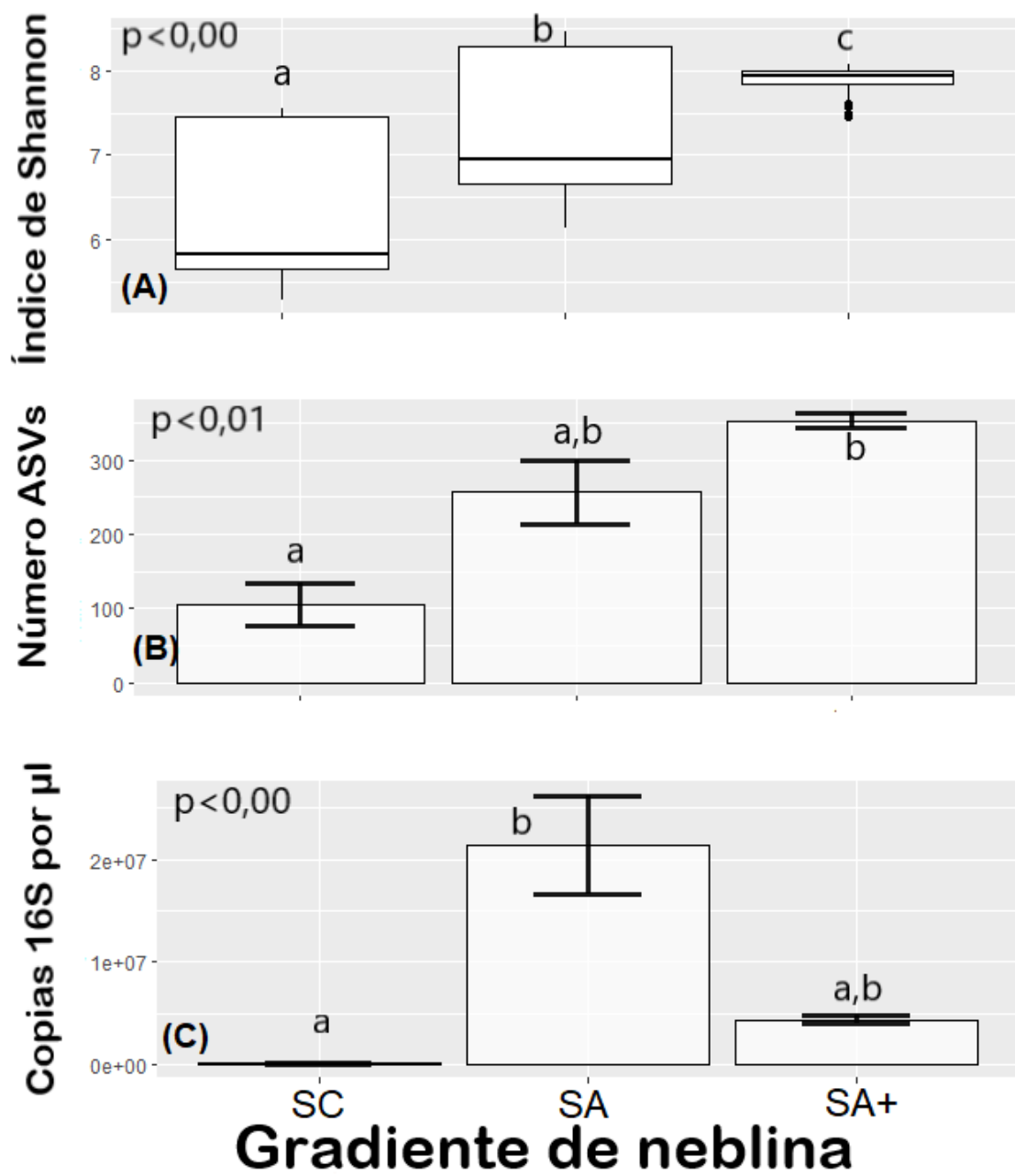


Figura 6: Indicadores comunitarios de Diversidad (A), Riqueza (B) y Abundancia (C) en cada tratamiento del Gradiente de neblina. Se presenta el p-valor de los análisis de varianza y las letras minúsculas indicando diferencias estadísticamente significativas. Ver Anexo 7.

3.3. Composición de las comunidades microbianas del suelo

En total se registraron 1.139 ASVs de Bacterias. En SC se registraron 200 ASVs exclusivos, mientras que en SA y SA+ se observaron 155 y 342, respectivamente (Fig. 7). Los tratamientos SA y SA+ fueron los que presentaron más ASVs compartidos (287). Además, 103 ASVs se compartieron entre los tres tratamientos. Estos patrones fueron significativamente distintos entre los tres tratamientos (Anexo 10).

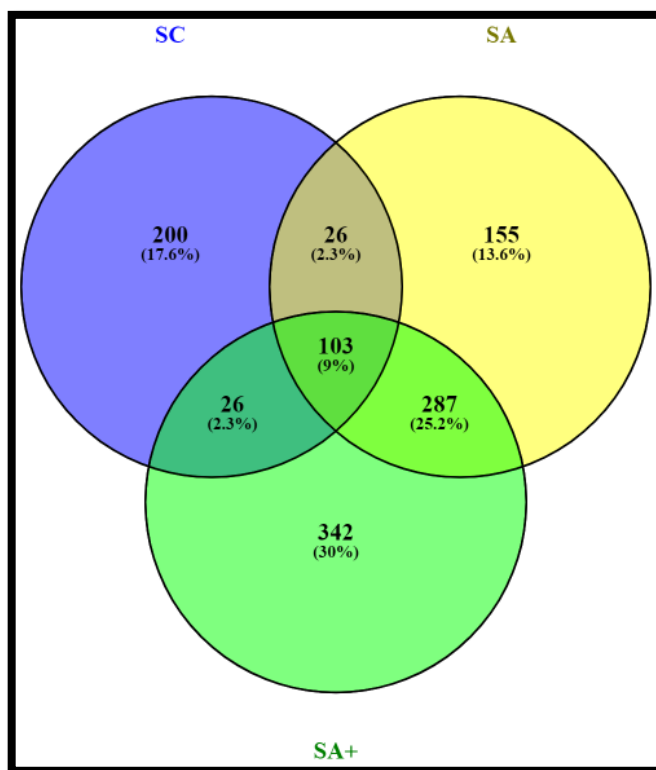


Figura 7: Diagrama de Venn de los ASVs detectados en las comunidades de bacterias del suelo en los tres tratamientos. Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las diferentes comunidades (PERMANOVA $F=5,58$; $p<0,05$).

3.4. Efecto de las variables ambientales sobre la composición de las comunidades bacterianas

El efecto de las variables fisicoquímicas sobre las ASVs encontradas en cada sitio, se evaluó con un análisis de redundancia (RDA), el cual indicó que estas explican cerca del 16% de la varianza (R^2). Además, dentro de las tres variables evaluadas (pH, %C, %N) solamente el pH tiene una influencia significativa ($p < 0,05$) como factor en la distribución de las ASVs dentro de los sitios del gradiente de neblina.

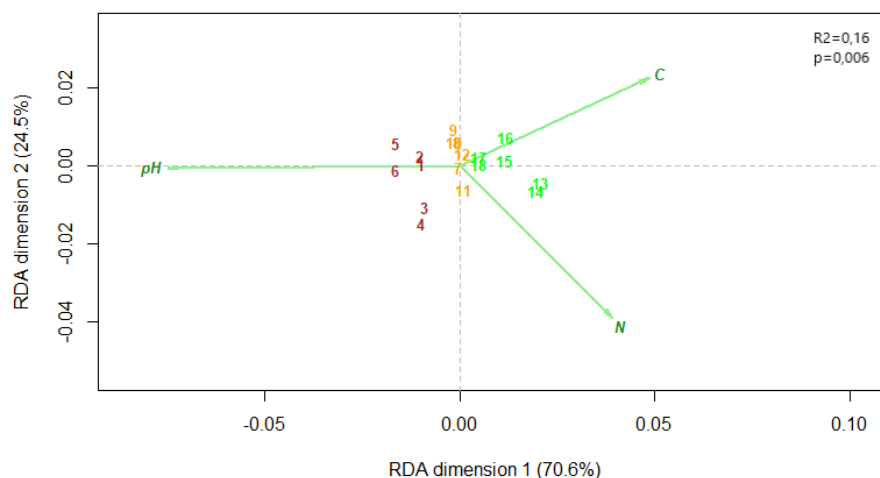


Figura 8: Análisis de redundancia. Se presentan las tres variables evaluadas junto a las 18 muestras. Muestras de SC en rojo (1-6), de SA en anaranjado (7-12) y de SA+ (13-18) en verde. Se omiten las ASVs de la gráfica. En la esquina superior derecha se indica la significancia global del modelo ($p < 0,05$) junto con la varianza explicada (R^2).

4. Discusión

4.1. Efectos del agua de neblina sobre las propiedades del suelo

Se ha registrado que la falta de agua reduce la actividad y crecimiento bacteriano, como también la mineralización de C y N, y ocurren cambios en la estructura comunitaria (Yan y col., 2015). De esta forma, se vería promovido el cambio a comunidades más ricas y diversas en los sitios con mayor aporte de agua (Fig. 6A-B). Estos cambios, serían reflejados en las propiedades de los suelos, como el pH y los nutrientes (C y N), donde la disponibilidad de estos nutrientes puede ser ampliamente influenciada por las biocostras (Evans & Ehleringer, 1993; Belnap, 2003; Castillo-Monroy y col., 2010) que proliferaron sobre los suelos experimentales.

Entre los compuestos extracelulares e intracelulares que explicarían el aumento de las cantidades de C y N en los suelos a medida que se promueve la actividad biológica (Fig. 3 B-C), encontramos compuestos nitrogenados como nitratos, amonio y aminoácidos, entre otros (Stewart, 1970; Millbank, 1982). Mientras que dentro de los compuestos ricos en C encontramos la matriz extracelular de polisacáridos (Cania y col., 2020), por como también oxalatos, polifenoles y distintos ácidos (Miralles y col., 2020).

Respecto a los cambios en el pH, este disminuye mientras los nutrientes (C y N) aumentan a medida que los suelos reciben más agua (Fig. 3). Una de las razones que explicaría la disminución de pH en los suelos, es la secreción de ácidos como metabolitos secundarios por parte de las biocostras (Miralles y col., 2020; Tian y col., 2021). Pese a esto, en un estudio de la sucesión ecológica en la provincia de Northern Cape (Sudáfrica) (Maier y col., 2018), se encontró un patrón opuesto a la variación de pH, donde este aumentó con la cobertura de musgo, la cual sería análoga al tratamiento SA+ del presente trabajo. Esta situación podría deberse a las diferencias contextuales, ya que en Sudáfrica se presenta una sucesión de largo plazo con vegetación, mientras que en Atacama existe una transición experimental con similitudes de sucesiones ecológicas en un área desprovista de vegetación. Aun así, en dicho estudio se observa un aumento en la cantidad de nutrientes en los suelos a medida que avanza el estado sucesional.

En cuanto al aumento de la cantidad de Carbono entre los suelos de SC y SA+ (Fig. 3B), es posible atribuirlo al tipo de cobertura desarrollada en este último suelo (musgo). Estos organismos, dado que fijan carbono mediante fotosíntesis, provocan un efecto sumidero (Tian y col., 2021). De esta misma manera, se ha observado tanto en el Desierto de Chihuahua como en el de Negev que las sucesiones más tempranas (como el tratamiento SC del presente estudio), presentan menores tasas de fijación de carbono que las tardías (similar al tratamiento SA+ de este trabajo) (Housman y col., 2006; Zaady y col., 2000). Por otra parte, se ha registrado que en contextos como la Tundra de Alaska (Belnap y col., 2016), los musgos realizan una productividad neta tres veces más que la de líquenes (como lo encontrado en el tratamiento SA), implicando un efecto sumidero más fuerte,

sugiriendo así por qué SA no presentó diferencias significativas, mientras que SA+ sí lo hizo, con respecto al tratamiento control SC.

Siguiendo con el cambio en el Nitrógeno, se observó el mismo patrón que en el caso del Carbono, el que probablemente se deba también al tipo de cobertura. En los campos dunares de Europa Central (Brankatschk y col., 2013) se ha registrado que los estadios sucesionales tardíos (como lo es SA+ en este trabajo), presentan nueve veces más N orgánico respecto que los suelos descubiertos con arenas móviles (como lo es SC en el presente estudio). Resultados similares se encontraron en Norte América (Belardi-Campesi y col., 2009), donde los suelos con biocostra acumularon varias veces más N que los suelos circundantes sin biocostra.

4.2. Efectos del agua de neblina sobre la estructura y composición de las comunidades de costras biológicas

Dentro de los filos hallados en los suelos de Patache, se encontraron filos que son dominantes generalmente en los distintos tipos de suelos, incluyendo áridos y sin vegetación como los de este estudio, tales como Actinobacteria, Bacteroidetes, Proteobacteria, y también, Acidobacteria y Verrucomicrobia (Fierer y col., 2012; Janssen P., 2006). Pese a esto, los últimos dos filos mencionados presentaron abundancias menores al 1%. De esta forma, entre los filos de mayor abundancia relativa

se destacó Actinobacteria, con un 69,4%, seguido por Chloroflexi (9,5%) y Proteobacteria (7,6%). Este patrón de abundancias es muy similar al encontrado por Neilson y col. (2012) en el margen hiperárido del mismo desierto de Atacama, donde estos filos presentaron en promedio una abundancia relativa de 73,5%, 11,0% y 4,3% respectivamente; además, Acidobacteria también presentó una abundancia relativa menor al 1%, sugiriendo la presencia de una comunidad distintiva característica de la región.

La alta abundancia relativa de Actinobacteria es probable que se deba a que suele ser comúnmente dominante en los suelos de ecosistemas áridos (Nielsen y col., 2012), llegando a encontrarse en un 94% de abundancia en los suelos de Yungay, Región de Antofagasta (Connon y col., 2007). Esto podría deberse al potencial que poseen los integrantes de este filo para producir compuestos de actividad antibacteriana, como el caso del género *Streptomyces*, abundante en Atacama (Mohammadipanah & Wink, 2016). Además, se ha registrado que cepas de los géneros *Nocardia*, *Microthricum* y *Streptomyces*, producen carotenoides con actividad antibacteriana (Namitha & Neqi, 2010), géneros de los cuales se identificaron representantes en los suelos del presente estudio. Esto explicaría, en parte, la dominancia de este filo en los tres tipos de suelos, donde este no varió significativamente (Fig. 5A), ya que ejercería su cualidad antimicrobiana en desmedro de la abundancia de algunas de las bacterias presentes en estos suelos.

Se encontraron también cambios en las proporciones de los filos presentes en cada uno

de los suelos (Fig. 4), reflejándose esto más específicamente en el análisis de los seis filos más abundantes, donde tres de estos presentaron cambios significativos (Proteobacteria, Planctomycetes y Bacteroidetes). Proteobacteria y Planctomycetes presentaron una mayor abundancia relativa con el aumento de ingreso de agua (Fig. 5 C-D), mientras que Bacteroidetes presentó un comportamiento opuesto (Fig. 5F). En el estudio de Maier y col., (2018), el cual fue realizado en el desierto de Cabo Norte en Sudáfrica, se evaluaron los cambios de abundancia de filos en distintas etapas de la sucesión de biocostras, encontrándose pocas similitudes con este estudio. La principal similitud es el caso de Planctomycetes, el que también presentó una tendencia de aumento de su abundancia en presencia de biocostras. Una importante diferencia sobre los demás filos, es que todos presentan cambios significativos, ya sea en aumento o disminución, demostrando que los cambios estudiados en ambos casos afectan de manera distinta a los filos.

Se ha reportado previamente que el filo Cyanobacteria suele ser común o dominante en distintas comunidades del suelo como en la Meseta Colorado (Gundlapally & Garcia-Pichel, 2006), en el desierto de Sonora (Fierer y col., 2012) y en la Meseta Loess (Xiao & Veste, 2017). Pese a esto, en este estudio este filo solamente presentó una abundancia relativa del 0,5%. Esta situación podría explicarse ya que este filo queda limitado a solo algunos milímetros bajo la superficie del suelo debido a la zona fótica (Garcia-Pichel y col., 2003). La baja abundancia de este filo nos indicaría que el muestreo de los primeros 50 mm de profundidad habría incluido una baja proporción de la zona fótica y que se presentaría una baja actividad fotosintética de parte de Cyanobacteria en esta columna

de suelo.

Respecto a los indicadores de la estructura comunitaria, podemos dar cuenta de una mayor diversidad y número de ASVs a medida que aumenta el ingreso de agua (Fig. 6A-B). Este cambio se debería al aumento de la disponibilidad de recursos que estaría promoviendo un aumento de la diversidad de las comunidades (Miralles y col., 2020). Entre los sitios donde se encuentra este mismo patrón encontramos la Meseta Loess en China (Xiao & Veste, 2017), donde se comparan los suelos con arenas móviles, arenas fijadas y cubiertos con musgo. En este caso también se observa el aumento tanto del Índice de Shannon como del número de Unidades Operativas Taxonómicas (OTUs). Por otra parte, se encuentra el caso ya mencionado de Cabo Norte en Sudáfrica (Maier y col., 2018) donde se compararon suelos desnudos y con cobertura (cianobacteria, cloroliquen y musgo), donde se detectó un aumento de la diversidad y un aumento de las especies observadas respecto al suelo desnudo.

En cuanto a las magnitudes del Índice de Shannon, encontramos que los promedios para SC, SA y SA+ fueron de 6,27, 7,26 y 7,89. Estos valores fueron más del doble que en el margen hiperárido en el desierto de Atacama (Neilson y col., 2012), el cual presentó una biocenosis similar. En el estudio de Xiao y Veste (2017) se realizó una comparación regional de distintos ecosistemas áridos, donde sus índices de Shannon varían desde 2,03 a 5,56. El único índice similar a los encontrados en este estudio corresponde al del Desierto Tabernas en España, con un índice de 7,5 (Evans y col., 2019). Es posible desprender de este indicador que, en el Oasis de niebla de Alto Patache existiría uno de

los suelos con mayor diversidad bacteriana entre los ecosistemas áridos con biocostras presentes. Esto probablemente debido al alto ingreso de agua en forma de neblina, teniendo el potencial de ingresar nuevas especies microbianas al ecosistema terrestre, y, además, sustentar las ya existentes.

Sobre la abundancia microbiana medida como las copias del gen 16S por μl (Fig. 6C), es posible observar un aumento al comparar SC y SA, y luego, una disminución en SA+. Esta disminución podría deberse a que en SA+, al recibir el mayor aporte de agua de los tres suelos, se formaron coberturas principalmente de musgo. Esta cobertura es capaz de albergar nuevas especies tanto microbianas como no microbianas, formándose nuevas tramas tróficas. Además, el musgo es capaz de mantener mayor tiempo la disponibilidad de agua, temperaturas moderadas y abundantes nutrientes, creándose un refugio microbiano (Kuske y col., 2012; Steven y col., 2013; Xiao & Veste, 2017). En el caso de Cabo Norte (Maier y col., 2028) se observó que, pese a que aumentan las copias de 16S a medida que avanza la sucesión, la razón entre el número de copias de los genes 16S:18S va disminuyendo, mostrando una mayor abundancia de 18S. En el caso de la Meseta Loess (Xiao & Veste, 2017) se observó un aumento significativo en la densidad bacteriana de los suelos con musgo respecto a los sin musgo.

En lo que respecta a los cambios en las ASVs que componen los tres tipos de suelos, las ASVs exclusivas a cada tratamiento representan un 17,6%, 13,6% y 30,0% de todas las ASVs para SC, SA y SA+, respectivamente (Fig. 7). Estos cambios estarían asociados tanto al cambio de cobertura de biocostra, ya que esta modifica el microclima, la

infiltración y la disponibilidad de agua (Delgado-Baquerizo y col., 2018), como a los cambios en las propiedades fisicoquímicas del suelo y los de la estructura comunitaria ya observados.

Son de especial interés las 103 (9%) ASVs que se encontraron presentes en los tres tratamientos. Este grupo podría considerarse el Núcleo Microbiano de los suelos de Alto Patache y podría presentar adaptabilidad a los cambios efectuados por el aumento del ingreso de neblina (Anexo 11). Existen algunas especies que podrían ser candidatas a ser parte de estas ASVs, como lo son *Nostoc microscopicum*, *Nostoc commune*, *Schizothrix calcicola*, *Scytonema myochrous* y *Microcoleus vaginatus* los cuales son especies reportadas en biocostras de los cinco continentes (Belnap y col., 2016). Pese a esto, ninguna de estas especies fue identificada como tal dentro de las ASVs encontradas en los tres tratamientos de este estudio (Anexo 5).

Entre las ASVs identificadas como especies de este Núcleo Microbiano mencionado anteriormente encontramos especies principalmente del filo Actinobacteria: *Blastococcus aggregatus*, *Geodermatophilus africanus-obscurus* (halotolerante), *Modestobacter marinus-versicolor* (psicrotolerante), *Arthrobacter parietis-subterraneus* (mesofílico), *Nocardioides aquaticus* (psicrofílico), *Nocardioides dilutus* (mesofílico), *Nocardioides lentus*, *Nocardioides mesophilus* (mesofílico), *Friedmanniella lacustris* y *Pseudonocardia saturnea*. Además, encontramos representantes del filo Deinococcus-Thermus: *Truepera radiovictrix* (termofílico) y del filo Proteobacteria: *Sphingomonas alpina*, *S. echinoides* y *S. glacialis* (psicrofílico).

Por otra parte, encontramos entre las ASVs del núcleo microbiano no identificadas como especie, actinobacterias de los géneros *Quadrisphaera*, *Marmoricola*, *Crossiella*, *Euzebya*, *Rubrobacter*, *Gaiella*, *Patulibacter* y *Solirubrobacter*. También se encontraron ASVs de los géneros *Gemmatimonas* (Gemmatimonadetes) y *Microvirga* (Proteobacteria).

En el caso de la investigación realizada por Tian y col., (2021) en el Arenal Mu Us en China, donde se compararon las OTUs de tres tratamientos de biocostras en distintas etapas de desarrollo (suelo desnudo, líquen y musgo), es posible dar cuenta mediante un diagrama de Venn (similar al de la Figura 7 del presente trabajo), que el Núcleo Microbiano es el de mayor abundancia relativa, representando un 36,9%. Esto sugeriría que, en el presente estudio, el efecto del aumento de neblina implica una presión hacia transiciones drásticas en las comunidades de los suelos, obteniéndose un Núcleo Microbiano que representa tan solo un 9% del total de ASVs.

Dentro de este estudio, se ha evaluado tanto el componente abiótico (suelo) como el biótico (comunidad bacteriana). Por esto, se evaluó la relación y correspondencia que tienen estos dos componentes, dado que se encuentran interconectados a través de

micelios, rizoides y exudados, jugando el microbioma del suelo un importante rol en su función ecológica (Tian y col., 2021). Se da cuenta de esta manera, mediante el análisis de redundancia (Fig. 8), que la asociación de las variables del suelo y la composición de ASVs de los tres tratamientos es explicada en un 16% de su varianza mediante el pH, el %C y el %N. El pH fue el único factor que tuvo una influencia significativa, en relación a la distribución de los tratamientos a lo largo de la Dimensión 1 del RDA. Esta situación se condice con lo observado por Tian y col., (2021) en Mu Su, dónde dan cuenta de que los factores correlacionados con la estructura de las comunidades microbianas corresponden al pH y al Carbono, entre otros factores fisicoquímicos que afectan estas comunidades del suelo (Goldfarb y col., 2011; Griffiths y col., 2011; Lauber y col., 2009).

La presente investigación, sienta las bases sobre los efectos del aumento de la neblina sobre las comunidades bacterianas del suelo, y también, los cambios en tres variables fisicoquímicas del suelo, en sitios con gran aridez y que dependen del ingreso de la neblina como fuente de agua, como lo es el Oasis de niebla de Alto Patache dentro del Desierto de Atacama. Para complementar este estudio, sería de gran valor para el conocimiento de los ecosistemas áridos costeros dependientes de neblina, el estudio de las comunidades eucariontes presentes en el lugar, mediante el análisis de las ASVs de la subunidad menor del ribosoma 18S de manera similar a lo realizado en este estudio utilizando el 16S. Así también, sería interesante la inclusión de más variables fisicoquímicas del suelo (salinidad, clorofila, P, K, entre otras) ya que permitirían dar cuenta de cambios en el suelo de manera más íntegra y multidimensional.

5. Conclusiones

Dentro de los aportes de este estudio, se determinó el impacto de la neblina sobre los indicadores comunitarios (abundancia, diversidad y riqueza) de las comunidades bacterianas en suelos costeros del Desierto de Atacama. Además, se evaluaron los cambios que ocurren en algunas propiedades fisicoquímicas del suelo (pH, C y N) y cómo estas se relacionan con las diferencias que presentaron las comunidades microbianas. Esta asociación entre las cualidades del suelo y la composición de la comunidad es explicada en un 16% por estas variables, siendo el pH el único factor relacionado significativamente con la estructura de las comunidades del suelo.

Se determinó que existen cambios en las condiciones del suelo con el aumento del ingreso de neblina a estos. En particular, la disminución del pH y el aumento de nutrientes (C y N). Esto probablemente se debe al efecto sumidero fotosintético de parte de las biocostras y a los compuestos y exudados celulares.

En lo que respecta a las comunidades bacterianas, se observó una mayor abundancia relativa de los filos Proteobacteria y Planctomycetes a medida que aumenta el ingreso de neblina, y un comportamiento inverso del filo Bacteroidetes. El filo Actinobacteria fue el dominante en todos los tratamientos.

Los suelos con aumento de neblina presentaron una mayor diversidad (Índice de Shannon), riqueza (número de ASVs) y abundancia (Copias gen 16S por microlitro) de

las comunidades bacterianas; sin embargo, la abundancia fue intermedia en el suelo con mayor ingreso de agua.

Por otra parte, entre las ASVs identificadas, se encontraron 200, 155 y 342 ASVs exclusivas en los tratamientos SC, SA y SA+, respectivamente. En contraste, un 9% (103) de las ASVs se encontraron en todos los tratamientos, formando un Núcleo Microbiano el cual presenta ASVs principalmente de Actinobacteria., dando cuenta de una diversidad que no coincide con la descrita en otros ambientes áridos.

Finalmente, es posible dar cuenta de la singularidad correspondiente a las comunidades microbianas del suelo de Alto Patache y del Desierto de Atacama, donde tanto en Patache (este estudio) como en la Franja Hiperárida de Atacama (otros estudios), es posible encontrar una biocenosis similar con filos dominantes en proporciones similares. Por otra parte, se da cuenta de una alta diversidad en este sitio de estudio, mayor en magnitud a muchos otros sitios áridos con biocostras.

6. Bibliografía.

Belnap J. (2003). The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**: 181–189.

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). Springer, Cham.

Beraldi-Campesi H, Hartnett HE, Anbar A, Gordon GW, Garcia-Pichel F. (2009). Effect of biological soil crusts on soil elemental concentrations: implications for biogeochemistry and as traceable biosignatures of ancient life on land. *Geobiology* **7**: 348–359.

Brankatschk R, Fischer T, Veste M, Zeyer J. (2013). Succession of N cycling processes in biological soil crusts on a Central European inland dune. *FEMS Microbiology and Ecology* **83**:149–160.

Bull, A. T., Andrews, B. A., Dorador, C., & Goodfellow, M. (2018). Introducing the Atacama desert. *Antonie Van Leeuwenhoek* **III(8)**: 1269-1272.

Calderón, M., Cereceda, P., Larrain, H., Osses, P., Pérez, L., & Ibáñez, M. (2010). Alto Patache fog oasis in the Atacama Desert: Geographical basis for a sustainable development program. In *Proceedings of the 5th International Conference on Fog, Fog Collection and Dew* (pp. 25-30).

Cania, B., Vestergaard, G., Kublik, S., Köhne, J. M., Fischer, T., Albert, A., ... & Schulz, S. (2020). Biological soil crusts from different soil substrates harbor distinct bacterial groups with the potential to produce exopolysaccharides and lipopolysaccharides. *Microbial Ecology* **79(2)**: 326-341.

Castillo-Monroy AP, Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Gallardo A. (2010). Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: insights from a Mediterranean grassland. *Plant and Soil* **333**: 21–34.

Cereceda, P., Larraín, H., Velásquez, F., Igel, B. V., Egaña, I., Osses, P., ... & Pinto, R. 2004. Caracterización del clima de desierto costero y su relación con algunos oasis de niebla en Tarapacá, Chile.

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.

Chiarello M, McCauley M, Villéger S, Jackson CR (2022) Ranking the biases: The choice of OTUs vs. ASVs in 16S rRNA amplicon data analysis has stronger effects on diversity measures than rarefaction and OTU identity threshold. *PLoS ONE* **17(2)**: e0264443.

Connon, S. A., Lester, E. D., Shafaat, H. S., Obenhuber, D. C., & Ponce, A. (2007). Bacterial diversity in hyperarid Atacama Desert soils. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **112**(G4).

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(3)**: 824-835.

Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Ochoa, V., Gozalo, B., ... & 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.

Dojani, S., Büdel, B., Deutschewitz, K., & Weber, B. (2011). Rapid succession of biological soil crusts after experimental disturbance in the Succulent Karoo, South Africa. *Applied soil ecology* **48(3)**: 263-269.

Evans RD, Ehleringer JR. (1993). A break in the nitrogen cycles in aridlands? Evidence from d15N of soils. *Oecologia* **94**: 314–317.

Evans, S. E., Dueker, M. E., Logan, J. R., & Weathers, K. C. (2019). The biology of fog: results from coastal Maine and Namib Desert reveal common drivers of fog microbial composition. *Science of the Total Environment* **647**: 1547-1556.

Fierer, N., Leff, J. W., Adams, B. J., Nielsen, U. N., Bates, S. T., Lauber, C. L., ... & Caporaso, J. G. (2012). Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109(52)**: 21390-21395.

Fuentes, B., Choque, A., Gómez, F., Alarcón, J., Castro-Nallar, E., Arenas, F., ... & Bol, R. (2021). Influence of Physical-Chemical Soil Parameters on Microbiota Composition and Diversity in a Deep Hyperarid Core of the Atacama Desert. *Frontiers in Microbiology* **12**: 4332.

Fuentes, B., Gómez, F., Valdez, C., Videla, A., Castro-Severyn, J., Barahona, S., ... & Remonsellez, F. (2022). Effects of altitude on soil properties in coastal fog ecosystems in Morro Moreno National Park, Antofagasta, Chile. *European Journal of Soil*

Science **73(1)**: e13217.

Garcia-Pichel, F., Johnson, S. L., Youngkin, D., & Belnap, J. (2003). Small-scale vertical distribution of bacterial biomass and diversity in biological soil crusts from arid lands in the Colorado Plateau. *Microbial Ecology* **46(3)**: 312-321.

García, J. L., Lobos-Roco, F., Schween, J. H., del Río, C., Osses, P., Vives, R., ... & Loehnert, U. (2021). Climate and coastal low-cloud dynamic in the hyperarid Atacama fog Desert and the geographic distribution of *Tillandsia landbeckii* (Bromeliaceae) dune ecosystems. *Plant Systematics and Evolution* **307(5)**: 1-22.

Goldfarb, K. C., Karaoz, U., Hanson, C. A., Santee, C. A., Bradford, M. A., Treseder, K. K., ... & Brodie, E. L. (2011). Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance. *Frontiers in microbiology* **2**: 94.

Griffiths, R. I., Thomson, B. C., James, P., Bell, T., Bailey, M., & Whiteley, A. S. (2011). The bacterial biogeography of British soils. *Environmental microbiology* **13(6)**: 1642-1654.

Gundlapally, S. R., & Garcia-Pichel, F. (2006). The community and phylogenetic diversity of biological soil crusts in the Colorado Plateau studied by molecular fingerprinting and intensive cultivation. *Microbial Ecology* **52(2)**: 345-357.

Head, I. M., Saunders, J. R., & Pickup, R. W. (1998). Microbial evolution, diversity, and ecology: a decade of ribosomal RNA analysis of uncultivated microorganisms. *Microbial ecology*, **35**: 1-21.

Hall, M., Beiko, R.G. (2018). 16S rRNA Gene Analysis with QIIME2. In: Beiko, R., Hsiao, W., Parkinson, J. (eds) *Microbiome Analysis. Methods in Molecular Biology*, vol 1849. Humana Press, New York, NY.

Housman D., Powers H., Collins A., Belnap J., (2006) Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan desert. *Journal Arid Environment* **66**:620–634

Zúñiga I. & Crespo E., (2021) *Meteorología y climatología*. Editorial UNED.

Janssen, P. H. (2006). Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes. *Applied and Environmental Microbiology* **72(3)**: 1719-1728.

Korkmaz, S., & Kariper, İ. A. (2020). Fog harvesting against water shortage. *Environmental Chemistry Letters* **18(2)**: 361-375.

- Kuske, C. R., Yeager, C. M., Johnson, S., Ticknor, L. O., & Belnap, J. (2012). Response and resilience of soil biocrust bacterial communities to chronic physical disturbance in arid shrublands. *The ISME journal* **6(4)**: 886-897.
- Lauber, C. L., Hamady, M., Knight, R., & Fierer, N. (2009). Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. *Applied and environmental microbiology* **75(15)**: 5111-5120.
- Luebert, F., & Pliscoff, P. (2017). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile (Vol. 2). *Santiago, Chile: Editorial Universitaria*.
- Maier, S., Tamm, A., Wu, D., Caesar, J., Grube, M., & Weber, B. (2018). Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts. *The ISME Journal* **12(4)**: 1032-1046.
- Mallen-Cooper, M., Bowker, M. A., Antoninka, A. J., & Eldridge, D. J. (2020). A practical guide to measuring functional indicators and traits in biocrusts. *Restoration Ecology* **28**: S56-S66.
- Miralles, I., Lázaro, R., Sánchez-Marañón, M., Soriano, M., & Ortega, R. (2020). Biocrust cover and successional stages influence soil bacterial composition and diversity in semiarid ecosystems. *Science of the Total Environment* **709**: 134654.
- Millbank J., (1982) The assessment of nitrogen-fixation and throughput by lichens. Losses of nitrogenous compounds by *Peltigera membranacea*—*Peltigera polydactyla*—*Lobaria pulmonaria* in simulated rainfall episodes. *New Phytol* **92**:229–234.
- Moat, J., Orellana-Garcia, A., Tovar, C., Arakaki, M., Arana, C., Cano, A., ... & Whaley, O. Q. (2021). Seeing through the clouds—Mapping desert fog oasis ecosystems using 20 years of MODIS imagery over Peru and Chile. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* **103**: 102468.
- Mohammadipanah, F., & Wink, J. (2016). Actinobacteria from arid and desert habitats: diversity and biological activity. *Frontiers in microbiology* **6**: 1541.
- Namitha, K. K., & Negi, P. S. (2010). Chemistry and biotechnology of carotenoids. *Critical reviews in food science and nutrition* **50(8)**: 728-760.
- Neilson, J. W., Quade, J., Ortiz, M., Nelson, W. M., Legatzki, A., Tian, F., ... & Maier, R. M. (2012). Life at the hyperarid margin: novel bacterial diversity in arid soils of the Atacama Desert, Chile. *Extremophiles* **16(3)**: 553-566.

- Prach, K., & Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution* **26**(3): 119-123.
- Ramos, M. M., & Orth, X. G. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la sociedad Botánica de México* (**80**): 69-84.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Sadzawka, R., (1990). Métodos de análisis de suelos. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. *Serie La Platina* **16**.
- Smets, W., Leff, J. W., Bradford, M. A., McCulley, R. L., Lebeer, S., & Fierer, N. (2016). A method for simultaneous measurement of soil bacterial abundances and community composition via 16S rRNA gene sequencing. *Soil Biology and Biochemistry* **96**: 145-151.
- Steven, B., Lionard, M., Kuske, C. R., & Vincent, W. F. (2013). High bacterial diversity of biological soil crusts in water tracks over permafrost in the high arctic polar desert. *PLoS One* **8**(8): e71489.
- Stewart W., (1970) Algal fixation of atmospheric nitrogen. *Plant Soil* **32**:555–588.
- Tian, C., Xi, J., Ju, M., Li, Y., Guo, Q., Yao, L., ... & Bu, C. (2021). Biocrust microbiomes influence ecosystem structure and function in the Mu Us Sandland, northwest China. *Ecological Informatics* **66**: 101441.
- Vargas Castillo, R., Stanton, D., & Nelson, P. R. (2017). Aportes al conocimiento de la biota líquénica del oasis de neblina de Alto Patache, Desierto de Atacama. *Revista de Geografía Norte Grande* (**68**): 49-64.
- Xiao, B., & Veste, M. (2017). Moss-dominated biocrusts increase soil microbial abundance and community diversity and improve soil fertility in semi-arid climates on the Loess Plateau of China. *Applied Soil Ecology* **117**: 165-177.
- Yan, N., Marschner, P., Cao, W., Zuo, C., & Qin, W. (2015). Influence of salinity and water content on soil microorganisms. *International soil and water conservation Research*, **3**(4): 316-323.
- Yu, Z., Zhu, T., Zhang, J., Ge, M., Fu, S., & Lai, Y. (2022). Fog harvesting devices inspired from single to multiple creatures: current progress and future perspective. *Advanced Functional Material* **32**(26): 2200359.

Zaady E, Kuhn U, Wilske B, Sandoval-Soto L, Kesselmeier J. (2000). Patterns of CO₂ exchange in biological soil crusts of successional stages. *Soil Biology & Biochemistry* **32**:959–966.

7. Anexos

Anexo 1. Fotografía de la Estación Atacama UC. De fondo la neblina ingresando desde el mar al continente.



Anexo 2. Fotografías de cerca de las exclusiones de neblina. Se observa en las flechas exactamente de dónde se obtuvo el suelo SA+.



Anexo 3. Cantidad de ADN extraído desde los suelos de Alto Patache medida su absorbancia a 280 nm en el instrumento TECAN Infinite® 200 Pro.

Suelo	Réplica	Concentración ADN (ng/μl)	Pureza (razón 260/280 nm)
SC 1	1	5,95	2,26
SC 1	2	5,45	2,06
SC 2	1	2,95	2,07
SC 2	2	2,1	2,08
SC 3	1	5,15	1,93
SC 3	2	4,8	1,68
SA 1	1	69,15	1,91
SA 1	2	49,8	1,93
SA 2	1	96,1	1,92
SA 2	2	65,2	1,91
SA 3	1	18,9	1,92
SA 3	2	16,4	1,87
SA+ 1	1	8,55	1,94
SA+ 1	2	9,3	1,94
SA+ 2	1	10,1	1,91
SA+ 2	2	10,45	1,92
SA+ 3	1	11,8	1,96
SA+ 3	2	7,4	2,09

Anexo 4. Suma de abundancias relativas de las ASVs de cada filo correspondiente y su tratamiento. Se consideraron como “Otros” las ASVs que no se encontraron en las bases de datos.

Filos	%ASVs SC	%ASVs SA	%ASVs SA+
Otros	7,725	2,341	2,754
Acidobacteria	0	0,471	2,762
Actinobacteria	53,072	73,728	48,711
Armatimonadetes	0	0,399	0,461
Bacteroidetes	5,587	1,913	2,846
Chlamydiae	0	0	0,100
Chlorobi	0	0,006	0,005
Chloroflexi	11,871	9,372	10,123
Cyanobacteria	8,603E-05	0,434	0,869
Deinococcus-Thermus	8,790	0,535	0,987
Elusimicrobia	0	0,003	0,012
Fibrobacteres	0	0	0,023
Firmicutes	0,0514	0	0,333
Gemmatimonadetes	6,252	2,519	3,006
Gracilibacteria	0	0,002	0
Hydrogenedentes	0	0	0,022
Lentisphaerae	12,3E-4	0	0
NA	0	0,002	0
Nitrospirae	0	0	0,123
Planctomycetes	2,053	2,285	6,734
Proteobacteria	4,593	5,346	18,680
Saccharibacteria	0	0,141	0,296
Verrucomicrobia	4,8E-4	0,494	1,143
Total	100	100	100

Anexo 5. ASVs presentes en todos los suelos (núcleo microbiano). Se omite las ASVs

“Otros” por lo que solo se presentan 102 de estas.

Filo	Género	ASV	Filo	Género	ASV
Actinobacteria	NA	sp4473	Actinobacteria	NA	sp11031-sp11036
Actinobacteria	NA	sp4486	Actinobacteria	NA	sp11044
Actinobacteria	NA	sp4500	Actinobacteria	NA	sp11047
Actinobacteria	NA	sp4511	Actinobacteria	Patulibacter	sp11076
Actinobacteria	NA	sp4515	Actinobacteria	Solirubrobacter	sp11105
Actinobacteria	NA	sp4524	Actinobacteria	Solirubrobacter	sp11108
Actinobacteria	NA	sp4622	Bacteroidetes	Pontibacter	sp15301
Actinobacteria	NA	sp4629	Bacteroidetes	Rhodocytophaga	sp15335
Actinobacteria	NA	sp4636	Chloroflexi	NA	sp20878
Actinobacteria	Blastococcus	aggregatus	Chloroflexi	NA	sp21112
Actinobacteria	Blastococcus	sp6057	Chloroflexi	NA	sp21223
Actinobacteria	Geodermatophilus	africanus-obscurus	Chloroflexi	NA	sp21223-sp21230
Actinobacteria	Modestobacter	marinus-versicolor	Chloroflexi	NA	sp21228
Actinobacteria	NA	sp6088	Chloroflexi	NA	sp21230
Actinobacteria	NA	sp6166	Chloroflexi	NA	sp21233
Actinobacteria	NA	sp6154	Chloroflexi	NA	sp21235
Actinobacteria	Quadrisphaera	sp6221	Chloroflexi	NA	sp21444
Actinobacteria	Arthrobacter	parietis-subterraneus-tecti	Chloroflexi	NA	sp21449
Actinobacteria	NA	NA	Chloroflexi	NA	sp21452
Actinobacteria	Marmoricola	sp7567	Chloroflexi	NA	sp21482
Actinobacteria	Marmoricola	sp7568	Chloroflexi	NA	sp21491
Actinobacteria	Nocardioides	aquaticus	Chloroflexi	NA	sp21788
Actinobacteria	Nocardioides	dilutus	Chloroflexi	NA	sp21839
Actinobacteria	Nocardioides	lentus	Chloroflexi	NA	sp21841
Actinobacteria	Nocardioides	mesophilus	Chloroflexi	NA	sp21845
Actinobacteria	Nocardioides	sp7654	Cyanobacteria	NA	NA
Actinobacteria	Nocardioides	sp7665	Deinococcus-Thermus	Truepera	radiovictrix
Actinobacteria	Friedmanniella	lacustris	Deinococcus-Thermus	Truepera	sp24036
Actinobacteria	Crossiella	sp7967	Deinococcus-Thermus	Truepera	sp24037
Actinobacteria	Crossiella	sp7969	Gemmatimonadetes	Gemmatimonas	sp37851
Actinobacteria	Pseudonocardia	saturnea	Gemmatimonadetes	NA	sp37957
Actinobacteria	Euzebya	sp10613	Gemmatimonadetes	NA	sp38006
Actinobacteria	Euzebya	sp10626	Gemmatimonadetes	NA	sp37571
Actinobacteria	Euzebya	sp10627	Gemmatimonadetes	NA	sp37590
Actinobacteria	Euzebya	sp10633	Gemmatimonadetes	NA	sp37618
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10728	Planctomycetes	NA	sp42199-sp42227
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10733	Planctomycetes	NA	sp42227
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10735	Planctomycetes	NA	sp42254
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10742	Planctomycetes	NA	sp42263
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10743	Proteobacteria	Microvirga	sp43910-sp43913
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10746	Proteobacteria	NA	sp43717
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10762	Proteobacteria	NA	sp43720
Actinobacteria	Rubrobacter	sp10765	Proteobacteria	NA	sp43725
Actinobacteria	Gaiella	sp10784	Proteobacteria	NA	sp45224
Actinobacteria	NA	sp10955	Proteobacteria	NA	sp45243
Actinobacteria	NA	sp10967	Proteobacteria	NA	sp45806
Actinobacteria	NA	sp10967-sp10997	Proteobacteria	NA	sp47567
Actinobacteria	NA	sp10972	Proteobacteria	Sphingomonas	alpina-echinoides-glacialis
Actinobacteria	NA	sp10987	Proteobacteria	Sphingomonas	sp47842-sp47872
Actinobacteria	NA	sp10997	Proteobacteria	Ramlibacter	sp49103
Actinobacteria	NA	sp11031	Verrucomicrobia	NA	sp69109

Anexo 6. Promedio y Error estándar de las variables fisicoquímicas medidas.

Suelo	Promedio	Error estándar
pH		
SC	7,993	0,059
SA	7,357	0,021
SA+	6,713	0,087
%Carbono		
SC	1,331	0,050
SA	1,455	0,045
SA+	1,631	0,040
%Nitrógeno		
SC	0,018	0,001
SA	0,018	2,5E-04
SA+	0,022	0,001

Anexo 7. Promedio y Error estándar de los tres indicadores comunitarios evaluados.

Suelo	Promedio	Error estándar
Índice de Shannon (20000 permutaciones)		
SC	6,272	0,035
SA	7,262	0,032
SA+	7,896	0,004
Copias 16S por μ l		
SC	148785,5	103304,997
SA	21380817,33	4799958,758
SA+	4362714,167	393131,102
Número de ASVs		
SC	104,5	28,690
SA	256,333	42,502
SA+	352,333	10,022

Anexo 8. Detalle de los Análisis de Varianza realizados en el estudio. Se indica tipo de análisis, estadígrafo y su P-valor.

Variable	Análisis de Varianza	Estadígrafo	P-valor
Indicadores fisicoquímicos			
pH	Kruskall-Wallis	39,187	3,10E-03
%Carbono	Anova una vía	8,867	0,00287
%Nitrógeno	Kruskall-Wallis	8,924	0,01154
Seis filos más abundantes			
Actinobacteria	Kruskall-Wallis	4,924	0,0852
Chloroflexi	Kruskall-Wallis	1,627	0,4432
Proteobacteria	Kruskall-Wallis	8,315	0,0156
Planctomycetes	Kruskall-Wallis	8,13	0,0171
Gemmatimonadetes	Kruskall-Wallis	1,6325	0,442
Bacteroidetes	Kruskall-Wallis	11,789	0,002754
Indicadores comunitarios			
Índice de Shannon	Kruskall-Wallis	847,65	2,20E-16
Número de ASVs	Kruskall-Wallis	9,731	0,0077
Copias 16S por µl	Kruskall-Wallis	15,158	0,0005

Anexo 9. Comparaciones a posteriori de los Análisis de Varianza realizados.

Variable	P-valor		
	SC vs SA	SC vs SA+	SA vs SA+
Indicadores fisicoquímicos			
pH	3,49E-03	1,16E-09	1,74E-03
%Carbono	0,228	0,002	0,064
%Nitrógeno	0,482	0,012	0,061
Seis filos más abundantes			
Actinobacteria	0,468	0,079	0,304
Chloroflexi	0,773	0,64	0,704
Proteobacteria	0,51	0,017	0,699
Planctomycetes	0,163	0,014	0,276
Gemmatimonadetes	0,637	0,771	0,704
Bacteroidetes	0,003	0,018	0,516
Indicadores comunitarios			
Índice de Shannon	3,00E-70	1,15E-182	1,22E-28
Número de ASVs	0,061	0,007	0,386
Copias 16S por µl	0,00029	0,051	0,103

Anexo 10. Tabla de resultados de Permanova asociado a la Figura 7. Se observan los p valores y su significancia es indicada con “*”.

pairs	Df	SumsOfSqs	F.Model	R2	p.value	p.adjusted	significancia
SCvsSA	1	2	5	0,3440292	0,002	0,006	*
SCvsSA+	1	2	6	0,363223	0,004	0,012	*
SAvsSA+	1	1	6	0,3736174	0,002	0,006	*

Anexo 11: Número de ASVs presentes en el Núcleo Microbiano, presentes tanto en SC, SA y SA+ y su correspondiente filo. No se consideran los que se encuentran solo en uno o dos tratamientos.

<i>Filo</i>	<i>Número de ASVs</i>
<i>Actinobacteria</i>	57
<i>Bacteroidetes</i>	2
<i>Chloroflexi</i>	17
<i>Cyanobacteria</i>	1
<i>Deinococcus Thermus</i>	3
<i>Gemmatimonadetes</i>	6
<i>Planctomycetes</i>	4
<i>Proteobacteria</i>	11
<i>Verrucomicrobia</i>	1
<i>Otro</i>	1