

Efectos y respuestas de la Costra Biológica del Suelo en ecosistemas áridos: avances recientes a nivel de especie

L. Concostrina-Zubiri^{1,*}, I. Martínez¹, E. Huber-Sannwald², A. Escudero¹

(1) Departamento de Biología y Geología, Facultad de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n 28933, Móstoles, España.

(2) División de Ciencias Ambientales, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, Camino a la Presa San José 2055, 78216, San Luis Potosí, México

* Autor de correspondencia: L Concostrina-Zubiri [laura.concostrina@gmail.com]

> Recibido el 4 de mayo de 2013, aceptado el 7 de agosto de 2013.

Concostrina-Zubiri, L., Martínez, I., Huber-Sannwald, E., Escudero, A. 2013. Efectos y respuestas de la Costra Biológica del Suelo en ecosistemas áridos: avances recientes a nivel de especie. *Ecosistemas* 22(3):95-100. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.13

La costra biológica del suelo (CBS) es un componente complejo del ecosistema que engloba diferentes organismos (líquenes, musgos, hepáticas, cianobacterias, hongos, algas) presentes en las primeras capas de suelo. La CBS se encuentra en una amplia variedad de ecosistemas, aunque generalmente es más abundante en ecosistemas donde la cobertura de plantas vasculares es escasa, como los ecosistemas áridos. En estos ecosistemas, la CBS contribuye considerablemente a su biodiversidad y funcionamiento. Debido a la gran dificultad para la identificación de especies de estas comunidades, la mayoría de la investigación sobre la CBS se ha desarrollado a escala de comunidad y grupo morfológico. A este nivel, se ha podido observar el gran potencial de estas comunidades de contribuir a la estructura y dinámica del ecosistema: interactúan con las primeras capas del suelo y con otros organismos, participan en la fijación de carbono y nitrógeno, así como en procesos hidrológicos y en el ciclo de nutrientes. Sin embargo, avances recientes en el conocimiento de la CBS arrojan interesantes y marcadas diferencias en la ecología y el papel funcional de las distintas especies que la componen, con las consecuentes implicaciones en la gestión y conservación de estas comunidades y de los ecosistemas que habitan. En particular, se han observado respuestas específicas en términos de presencia, abundancia y frecuencia ante diversos factores ambientales (variables climáticas, tipo de sustrato, presencia de plantas vasculares y perturbación por pastoreo – recuperación natural), así como un efecto a nivel de especie sobre las propiedades del suelo.

Palabras clave: cianobacteria; líquen; musgo; hepática; perturbación; factores ambientales

Concostrina-Zubiri, L., Martínez, I., Huber-Sannwald, E., Escudero, A. 2013. Biological Soil Crust effects and responses in arid ecosystems: recent advances at the species level. *Ecosistemas* 22(3):95-100. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.13

Biological soil crusts (BSCs) constitute a complex component of the ecosystem formed by different organisms (lichens, mosses, liverworts, cyanobacteria, fungi, algae) associated with soil surface. These communities are present in a wide variety of ecosystems; however, their abundance is generally higher in arid environments with sparse vegetation cover. In these ecosystems, BSCs greatly contribute to biodiversity and ecosystem functioning. Due to technical difficulties in species identification, most studies on BSCs have been carried out at community and morphotype levels. These studies have emphasized the potential role of BSCs in defining ecosystem structure and functioning by: interacting with topsoil layers and other soil organisms, participating in carbon and nitrogen fixation, and also in hydrological and nutrient cycling. Notwithstanding, recent advances in our knowledge about BSCs show substantial and interesting differences in the ecology and functional roles of BSC species, with marked implications in the management and conservation of these communities and their ecosystems. Particularly, it has been observed that BSC presence, abundance and frequency respond differently to diverse environmental factors (climatic variables, soil type, presence of vascular plants, and grazing disturbance - natural recovery) at the species level, and also do BSC effects on topsoil properties.

Keywords: cyanobacteria; lichen; moss; liverwort; disturbance; environmental factors

La Costra Biológica del Suelo (CBS) hace referencia al conjunto de especies vegetales no vasculares (líquenes, musgos, hepáticas) y microorganismos unicelulares o de organización simple (cianobacterias libres, hongos y algas) que habitan en el suelo, y a la estrecha relación que mantienen con la capa más superficial del mismo (Eldridge 2000; Belnap et al. 2003; Castillo-Monroy y Maestre 2011).

La CBS se puede encontrar en una gran variedad de ambientes que van desde desiertos fríos hasta ecosistemas húmedos templados, siempre y cuando la vegetación vascular perenne no cubra completamente el suelo, permitiendo así la disponibilidad de hábitat

y la entrada de radiación solar para este componente complejo (Belnap et al. 2003). Sin embargo, es en los ecosistemas áridos y semiáridos donde la CBS tienen un mayor desarrollo y puede contribuir más notablemente, tanto en términos de cobertura, como en cuanto a participación en procesos ecosistémicos (Eldridge y Green 1994; Belnap 2006; Elbert et al. 2012). En consonancia con lo anterior, es precisamente en estos ecosistemas donde la CBS ha sido más ampliamente estudiada (Belnap et al. 2003).

Debido a la estructura morfológica que presentan los distintos organismos de la CBS, y a la actividad fisiológica que desarrollan, éstos participan considerablemente en procesos clave para el fun-

cionamiento del ecosistema: i) la estabilización y protección del suelo desprovisto de vegetación vascular, frente a la erosión por el agua de lluvia y de escorrentía, así como frente a la erosión del viento (Eldridge y Leys 2003; Chaudhary et al. 2009; Jiménez Aguilar et al. 2009), ii) el ciclo de carbono y nutrientes, particularmente nitrógeno (Housman et al. 2006; Delgado-Baquerizo et al. 2010; Bowker et al. 2011; Castillo-Monroy et al. 2011a), iii) el ciclo hidrológico, ya que pueden absorber y redistribuir el agua de lluvia en el tiempo y en el espacio (Eldridge y Rosentreter 1999; Belnap 2006; Chamizo et al. 2012a), y iv) la reflectancia del suelo (Karnieli et al. 2003; Burgheimer et al. 2006), con la consecuente modificación de la evaporación y temperatura superficial (Kidron y Tal 2012).

Además, la presencia de la CBS tiene un notable impacto en la vegetación vascular, no sólo a través de la regulación de los procesos mencionados anteriormente, sino también mediante la modificación del entorno, debido a la modificación física del sustrato, al incremento del contenido de nutrientes, a la retención de agua por absorción y al mantenimiento de la humedad del suelo, así como a la secreción de metabolitos secundarios (Rivera-Aguilar et al. 2005; Bowker et al. 2006; Cornelissen et al. 2007). De esta manera, la presencia de la CBS facilita o limita la germinación de semillas, según la especie de CBS y de planta (Serpe et al. 2006; Escudero et al. 2007; Langhans et al. 2009). Finalmente, la CBS interactúa con otros microorganismos y microfauna del suelo, ya que les proporciona recursos y un hábitat potencial (Neher et al. 2003; Bamforth 2004; Castillo-Monroy et al. 2011b). Es por ello, que la CBS ha sido considerada como un "ingeniero ecosistémico" y "elemento clave" en ambientes áridos y semiáridos (Eldridge et al. 2010; Miller et al. 2011).

Cianobacterias libres, líquenes, musgos y hepáticas (entre otros), han sido estudiados tradicionalmente de manera colectiva, es decir, sin reparar en la heterogeneidad y diversidad que presenta cada grupo (e.g. vegetación criptógama). Sin embargo, a partir de la década de los 80, comenzó a utilizarse el término de "Costra Biológica del Suelo", haciendo referencia a los organismos mencionados anteriormente y a su interacción con las capas más superficiales del suelo (ver Castillo-Monroy y Maestre 2011). Este nuevo enfoque de "comunidades" de CBS permitió poner énfasis en los procesos y dinámicas del ecosistema a diferentes escalas espacio-temporales.

Desde finales del siglo pasado, numerosos estudios han descrito y caracterizado la diversidad de las comunidades de CBS en ecosistemas de todo el mundo (Belnap y Lange 2003). Sin embargo, es llamativa la falta de detalle sobre los distintos componentes de la CBS, ya que la mayoría son notablemente conspicuos (e.g., líquenes y briófitos), y considerando su diferente aporte potencial a la diversidad de los ecosistemas. En los últimos años, ha destacado el desarrollo de estudios sobre el papel funcional de la CBS en la dinámica del ecosistema, especialmente en España, pero de nuevo atendiendo a la diversidad de una manera reducida y agrupada (Bowker et al. 2010; Castillo-Monroy et al. 2011b; Maestre et al. 2011; Chamizo et al. 2012a,b). Pero es quizá en el nivel de detalle al que se investiga la CBS donde debe ponerse el esfuerzo de las futuras líneas de investigación, para seguir avanzando en el conocimiento sobre este complejo componente del ecosistema.

Influencia de factores ambientales en la distribución y ecología de las especies de la CBS

Generalmente, la precipitación y la temperatura marcan patrones regionales de distribución y abundancia de especies de la CBS. A escala regional, la precipitación y la temperatura limitan la presencia y el desarrollo de la misma (Belnap et al. 2003), ya que la mayoría de sus componentes son organismos poiquilohídricos con particulares requerimientos de humedad. A una escala local, la vegetación vascular y las propiedades físico-químicas del suelo determinan la composición de las comunidades y la abundancia relativa de sus componentes, debido a los distintos requerimientos de luz, acidez del suelo y disponibilidad de nutrientes (Martínez-

Sánchez et al. 1994; Ponzetti y McCune 2001; Ochoa-Hueso et al. 2011). Sin embargo, los estudios más recientes sobre la CBS ponen de manifiesto la posibilidad de encontrar diferencias interespecíficas ante diversos factores ambientales.

Aunque se ha observado que de forma global y simplificada los líquenes se ven beneficiados por la elevada disponibilidad de luz, y que las cianobacterias y los briófitos se desarrollan más favorablemente en ambientes húmedos y más sombríos (Martínez-Sánchez et al. 1994), existen distintas respuestas dentro de dichos grupos taxonómicos. Por ejemplo, a lo largo de los principales biomas de África, se encontraron especies cuya presencia se relacionaba con la precipitación tanto positiva (el cianoliquen *Peltula patellata*) como negativamente (i.e., los clorolíquenes *Xanthoparmelia walteri* y *Lecidella crystalina*). Asimismo, la temperatura tuvo un efecto negativo sobre la presencia de numerosas especies, mientras que otras no mostraron ninguna respuesta a esta variable (Zedda et al. 2011). Además, estos autores observaron que a una escala más local, variables como el pH afectaron de manera positiva al cianoliquen *Peccania subnigra*, y de manera negativa al cloroliquen *Cladonia symphyocarpa* (Zedda et al. 2011). A una escala similar, Ochoa-Hueso et al. (2011), observaron que la presencia de arbustos se relacionaba negativamente con la cobertura de numerosas especies de liquen, mientras que tuvo un efecto positivo en la especie de musgo *Pleurochaete squarrosa*. En este caso, los autores sugieren que los líquenes están en desventaja competitiva frente a la vegetación vascular, mientras que los briófitos tienen un mejor desempeño.

Por otra parte, en comunidades de pastizal-matorral semiárido de España, se ha observado que la precipitación afecta positivamente a la presencia de *Collema tenax* y negativamente a *P. squarrosa*, así como a la frecuencia de cuatro especies de liquen (*Collema crispum*, *C. tenax*, *Diploschistes diacapsis* y *Toninia sedifolia*), y una de musgo (*P. squarrosa*) (Concostrina-Zubiri et al., en prensa). En este estudio, también se observó que la mayoría de especies estaban relacionadas positivamente con los suelos yesíferos, excepto el cianoliquen *Collema tenax*, que fue más frecuente en los suelos calcáreos. Además, se relacionó negativamente la presencia de arbustos con la frecuencia de la mayoría de las especies, excepto en el caso del musgo *Syntrichia papillossissima*. Por último, se observó que la influencia directa de *Stipa tenacissima*, una graminia formadora de grandes matas muy abundante en la zona, fue el factor que más afectó a la presencia y a la frecuencia de especies de CBS, aunque de manera diferente a líquenes y briófitos. Además, la naturaleza positiva o negativa de este efecto dependió de la especie de CBS en cuestión, y de la variable estudiada. Por ejemplo, la presencia del cianoliquen *Collema tenax* se vio afectada negativamente en los micrositios caracterizados por la presencia de *Stipa tenacissima*, mientras que la presencia de *Collema cristatum* se vio favorecida, aunque su frecuencia fue afectada negativamente.

En cambio, en un ecosistema semiárido de matorral en México central (SLP, México), variables ambientales como la precipitación, la temperatura y la cobertura vegetal tuvieron un leve efecto sobre la distribución de especies de CBS a lo largo del gradiente geográfico de estudio (Concostrina-Zubiri, 2012). En particular, se vio un efecto positivo de la precipitación en la presencia de una especie de cloroliquen (*Clavascidium lacinulatum* var. *atrans*) y de una especie de hepática (*Riccia* sp.). Además, la cobertura vegetal sólo influyó positivamente en el caso de *Clavascidium lacinulatum* var. *atrans*, de manera que esta especie fue más frecuente en aquellos sitios con mayor cobertura. Estos resultados resaltan la variabilidad en la respuesta que puede mostrar la CBS a nivel específico ante factores ambientales similares.

Respuesta específica ante la perturbación

En ecosistemas áridos y semiáridos, una de las fuentes de perturbación más comunes es el sobrepastoreo (Manzano et al. 2000; Reynolds et al. 2005). El exceso de carga animal puede deteriorar e incluso eliminar la cobertura de la CBS, así como suprimir las especies menos resistentes al impacto mecánico que el ganado

ejerce sobre la superficie del suelo (revisado en Warren y Eldridge, 2003). Por otra parte, tanto la riqueza de especies como la cobertura de CBS pueden recuperar niveles similares a los anteriores a la perturbación mediante la exclusión de ganado, aunque este proceso puede llevar años, décadas o incluso un período de tiempo más largo (Anderson et al. 1982; Belnap 1993; Muscha y Hild 2006). Sin embargo, el efecto del pastoreo forma parte del régimen de perturbaciones característico de ciertos ecosistemas, por lo que sería más adecuado pensar en un manejo apropiado del ganado que en su total eliminación. Una gestión adecuada del pastoreo, en base a su intensidad y frecuencia, puede disminuir el impacto mecánico del ganado sobre la costra y permitir la existencia de interespacios donde la CBS pueda establecerse (Belnap y Eldridge, 2003). Desafortunadamente, la información necesaria para determinar la intensidad y frecuencia óptimas para la CBS es escasa, y actualmente desconocemos qué especies se ven afectadas negativamente por la perturbación, qué especies son resistentes y qué especies son capaces de volver a establecerse cuando la perturbación cesa o disminuye.

La mayoría de trabajos sobre la interacción pastoreo-CBS han evaluado el efecto del pastoreo y la posterior recuperación de la CBS a nivel de la comunidad (Read et al. 2011) o de algún grupo taxonómico (Brotherson et al. 1983; Muscha y Hild 2006; Jiménez Aguilar et al. 2009). Sin embargo, algunos estudios han observado cambios distintos en las especies que componen la CBS. Por ejemplo, en un pastizal semiárido en Australia, el cianoliquen *Heppia lutosa* y la hepática *Riccia crinita*, redujeron su frecuencia entre siete y diez veces con el aumento de intensidad del pastoreo (Hodgins y Rogers 1997). De forma análoga, Williams et al. (2008) observaron en un pastizal semiárido australiano con presencia de *Acacia aneura*, que la abundancia de *Stigonema ocellatum*, *Porphyrosiphon notarissi* y *Riccia limbata* fue generalmente menor en lugares con mayor intensidad de pastoreo. Por el contrario, la cianobacteria *Scytonema* sp. y el musgo *Goniomitrium enerve* sólo se encontraron en los lugares con menor intensidad de pastoreo. Por otra parte, en el Desierto de Namibia, el cloroliquen *Caloplaca volkii* mostró una baja tolerancia al pastoreo, ya que prácticamente desapareció en zonas pastoreadas, mientras que el cloroliquen *Xanthoparmelia walteri* mostró una cobertura similar en zonas pastoreadas y no pastoreadas (Lalley y Viles 2008).

De forma similar, se han observado especies resistentes al pastoreo, especies no tolerantes, especies vulnerables y especies resilientes en un pastizal semiárido de México (Concostrina-Zubiri, 2012). Por ejemplo, *Peltula michoacanensis* sólo estuvo presente en el lugar con pastoreo moderado continuo (8-10 ha/unidad animal por año), lo que sugiere que se trata de una especie altamente vulnerable y con muy baja capacidad de recuperación. Por el contrario, *Clavascidium lacinulatum* var. *atrans* se encontraba presente sólo en una exclusión de 27 años de antigüedad, sugiriendo que esta especie no tolera el pastoreo, pero presenta cierta recuperación a largo plazo. *Acarospora socialis* se mostró como una especie muy resistente al pastoreo, con una capacidad de recuperación elevada (alta cobertura en las exclusiones de 5 y 11 años). Finalmente, *Lecidella* sp. mostró una baja resistencia al pastoreo, presentando una rápida recuperación.

Distintas especies, diferentes efectos sobre el ecosistema

En los últimos años, se ha hecho un gran esfuerzo por describir y entender el papel funcional de la CBS a nivel local y regional (Bowker et al. 2010). La mayor parte de los trabajos se han centrado en grupos taxonómicos (Beraldi-Campesi et al. 2009), o "estados sucesionales" de la CBS (Housman et al. 2007; Chamizo et al. 2012b) lo que en realidad suele englobar cambios abruptos en el dominio de tipos biológicos muy diferentes. Por otra parte, estudiar el papel de la CBS a nivel de grupo morfológico (cianobacterias, líquenes con distintas morfologías y continuidad del talo, musgos y hepáticas), parece un método práctico y válido para determinar la participación de la CBS en los procesos hidrológicos y

de protección del suelo frente a la erosión por agua y viento (Eldridge y Rosentreter 1999). Esto ha quedado demostrado, por ejemplo, en la mejora de la estabilidad del suelo asociada a distintos grupos morfológicos de líquenes (e.g. líquenes escumulosos continuos, semicontinuos, discontinuos; Jiménez Aguilar et al. 2009). A un nivel más detallado, el género de cianoliquen *Collema* se ha relacionado positivamente con la concentración de nutrientes como Cu, Fe, $K_{\text{disponible}}$, Mg, Mn, y Zn, y negativamente con la concentración de P en la capa más superficial del suelo (Bowker et al. 2006). Sin embargo, aunque la clasificación morfológica o de género pueda considerarse indicadora del papel funcional de la CBS, cada especie puede presentar características morfológicas y fisiológicas muy diferentes, y con ello afectar de manera diferencial a las funciones ecosistémicas (Cornelissen et al. 2007). Es por ello, que para entender al completo el papel funcional que juegan estas comunidades en el ecosistema, se debe evaluar también los efectos de la CBS a nivel específico.

Como ejemplo del distinto efecto que pueden tener especies diferentes de CBS en un mismo ecosistema, se evaluó el efecto de tres especies de líquenes (*Acarospora socialis*, *Diploschistes diacapsis* y *Lecidella* sp.) y una especie de musgo (*Bryum argenteum*) sobre las propiedades físico-químicas del suelo en un pastizal semiárido del centro de México (Concostrina-Zubiri et al., 2013). El estudio se llevó a cabo en tres localidades con diferentes regímenes de manejo de la tierra: exclusión de ganado y tres niveles de impacto por pastoreo. La naturaleza de estos efectos dependió de la especie en cuestión y del régimen de manejo. Por ejemplo, el suelo bajo *Bryum argenteum* mostró una menor concentración de nutrientes, como Ca y Na, que el suelo desnudo. En cambio, la presencia de *Acarospora socialis* afectó a un número reducido de variables de suelo (mayor concentración de partículas finas y mayor pH, y menor concentración de P, que bajo las otras dos especies de líquen). El suelo bajo *Lecidella* sp. presentó una mayor concentración de Cu y Fe que bajo el líquen *D. diacapsis*, pero esto sólo ocurrió en el sitio con menor impacto del pastoreo. Sin embargo, *D. diacapsis* se relacionó con una mayor fracción fina del suelo, una mayor concentración de C, N y P, y de micronutrientes (Cu, Fe y Zn), así como con un menor pH y conductividad eléctrica del suelo, y una menor concentración de macronutrientes. Estos efectos específicos de *D. diacapsis* se observaron independientemente del nivel de impacto por pastoreo. Los resultados anteriores sugieren que especies con una estructura morfológica más delgada y menos compacta (p. ej. *Lecidella* sp.), tienen un menor efecto en las propiedades físico-químicas del suelo, y son más susceptibles al impacto por pastoreo que especies con un talo más grueso y compacto (p. ej. *D. diacapsis*).

Aplicación del conocimiento de la CBS a nivel específico en la gestión y conservación de los ecosistemas áridos

Los ecosistemas áridos y semiáridos ocupan casi un 40 % de la superficie terrestre (Reynolds et al. 2005), y son especialmente susceptibles a degradación de sus atributos estructurales y funcionales, y la CBS juega un papel crucial en el mantenimiento de su resiliencia (Miller et al. 2011). Esto es debido a que por sus atributos fisiomorfológicos, las diferentes especies de CBS representan un conjunto de diferentes grupos funcionales de gran peso y carentes de redundancia funcional a nivel del ecosistema (Miller et al. 2011). Es más, dentro de las comunidades de CBS, se ha observado una posible baja redundancia funcional entre especies (Bowker et al., 2010), lo que corrobora la necesidad de ampliar el conocimiento sobre la CBS a nivel específico y en distintos ambientes, con una caracterización exhaustiva de ambos aspectos y la relación entre los mismos.

En esta revisión sobre los efectos y respuestas de la CBS en el funcionamiento del ecosistema, queda en evidencia la necesidad de profundizar en el conocimiento sobre la CBS a nivel específico. Hasta la fecha, la mayoría de los estudios sobre diversidad y papel funcional de la CBS han trabajado a nivel de grupo funcional o




	Diversidad	Papel funcional
<p>ECOSISTEMA</p> 	<p>CBS - Biodiversidad del ecosistema CBS - Fenómenos de perturbación y recuperación Interacciones CBS – Vegetación vascular</p>	<p>Ciclos de C y N Ciclo hidrológico Conservación del suelo Fertilidad del suelo Ingeniero ecosistémico</p>
<p>COMUNIDAD</p> 	<p>CBS - Precipitación CBS- Temperatura CBS - Sustrato CBS - Vegetación vascular Interacciones CBS – CBS</p>	<p>Fijación de C y N Protección frente a la erosión Estabilización del suelo Infiltración Hábitat y recursos para otros organismos del suelo</p>
<p>ESPECIE</p> 	<p>Especie - Precipitación Especie - Temperatura Especie - Sustrato Especie - Vegetación vascular</p>	<p>Germinación de semillas Textura pH, CE, MO Nutrientes</p>

Figura 1. Esquema conceptual en el que se engloba el conocimiento actual y las futuras líneas de investigación sobre la diversidad y el papel funcional de la CBS a las tres escalas de estudio: ecosistema, comunidad y especie (CE= conductividad eléctrica, MO= materia orgánica).

grupo morfológico, en gran parte debido a la alta dificultad que conlleva la identificación de las especies; sin embargo, este enfoque puede estar ocultando la verdadera contribución de la CBS a la estructura y dinámica del ecosistema (Rosentreter y Eldridge 2002). Por otra parte, existe un número reducido de estudios que han evaluado el papel funcional de ciertas especies de CBS, pero de manera aislada dentro de la comunidad de CBS. El objetivo de desarrollar el conocimiento sobre la CBS a nivel específico es proporcionar información relevante sobre este componente complejo para conseguir una visión completa del funcionamiento de los ecosistemas áridos. Para ello, será necesario integrar la información a nivel de grupo morfológico y de comunidad junto con la referente a la interacción entre los diferentes niveles.

El futuro de la investigación sobre la CBS debe conciliar el trabajo a las tres escalas mencionadas anteriormente: especie, comunidad y ecosistema (Fig. 1). Sólo así se podrá generar el conocimiento necesario para la gestión y conservación de la CBS ante futuros escenarios, como por ejemplo el cambio global (Warren y Eldridge 2003; Escolar et al. 2012; Zelikova et al. 2012), y de los ecosistemas áridos y semiáridos en los que habita (Bowker 2007; Cornelissen et al. 2007; Bowker et al. 2008), situados entre los más vulnerables y abundantes del planeta.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la Comunidad Autónoma de Madrid (Proyecto REMEDINAL2, S2009/AMB-1783) y el Ministerio de Ciencia e Innovación (Proyecto EPICON, CGL2010-22049).

Referencias

- Anderson, D.C., Harper, K.T., Holmgren, R.C. 1982. Factors influencing development of cryptogamic soil crusts in Utah deserts. *Journal of Range Management* 35: 180-185.
- Bamforth, S.S. 2004. Water film fauna of microbiotic crust of a warm desert. *Journal of Arid Environments* 56: 413-423.
- Belnap, J., Harper, K.T., Warren, S.D. 1993. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 8: 1-8.
- Belnap, J. 2006. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrological cycles. *Hydrological Processes* 20: 3159-3178.
- Belnap, J., Büdel, B., Eldridge, D.J. 2003. Biological soil crusts: Characteristics and distribution. En: Belnap, J., Lange, O.L. (eds.), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, pp. 3-30. Springer Verlag, Berlin, Alemania.
- Belnap, J., Eldridge, D.J. 2003. Disturbance and recovery of Biological soil crusts. En: Belnap, J., Lange, O.L. (eds.), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, pp. 363-383, Springer Verlag, Berlin, Alemania.
- Belnap, J., Lange, O.L. 2003. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer Verlag, Berlin, Alemania.
- Beraldi-Campesi, H., Hartnett, H.E., Anbar, A., Gordon, G.W., 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.
- Bowker, M.A. 2007. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology* 15: 13-23.
- Bowker, M.A., Belnap, J., Davidson, D.W., Goldstein, H.A. 2006. Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales:

- support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology* 43: 152-163.
- Bowker, M.A., Maestre, F.T., Escolar, C. 2010. Biological crusts as a model system for examining the biodiversity-ecosystem function relationship in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 405-417.
- Bowker, M.A., Mau, R.L., Maestre, F.T., Escolar, C., Castillo-Monroy, A.P. 2011. Functional profiles reveal unique ecological roles of various biological soil crust organisms. *Functional Ecology* 25: 787-795.
- Bowker, M.A., Miller, M.E., Belnap, J., Sisk, T.D., Johnson, N.C. 2008. Prioritizing conservation effort through the use of biological soil crusts as ecosystem function indicators in an arid region. *Conservation Biology* 22: 1533-1543.
- Brotherson, J.C., Rushforth, S.R., Johansen, J.R. 1983. Effects of long-term grazing on cryptogam crust cover in Navajo National Monument, Arizona. *Journal of Range Management* 36: 579-581.
- Burgheimer, J., Wilske, B., Maseyk, K., Karnieli, A., Zaady, E., Yakir, D., Kesselmeier, J. 2006. Relationships between Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and carbon fluxes of biologic soil crusts assessed by ground measurements. *Journal of Arid Environments* 64: 651-669.
- Castillo-Monroy, A.P., Maestre, F.T. 2011. La costra biológica del suelo: Avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 1-21.
- Castillo-Monroy, A.P., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Rodríguez-Echeverría, S., Martínez, I., Barraza-Zepeda, C.E., Escolar, C. 2011b. Relationship between biological soil crust, bacterial diversity and abundance and ecosystem functioning: Insights from a semi-arid Mediterranean environment. *Journal of Vegetation Science* 22: 165-174.
- Castillo-Monroy, A.P., Maestre, F.T., Rey, A., Soliveres, S., Garcia-Palacios, P. 2011a. Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem. *Ecosystems* 14: 835-847.
- Chamizo, S., Canton, Y., Domingo, F., Belnap, J. 2012a. Evaporative losses from soils covered by physical and different types of biological soil crusts. *Hydrological Processes* 27: 324-332
- Chamizo, S., Canton, Y., Miralles, I., Domingo, F. 2012b. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 49: 96-105.
- Chaudhary, V.B., Bowker, M.A., O'Dell, T.E., Grace, J.B., Redman, A.E., Rillig, M.C., Johnson, N.C. 2009. Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications* 19: 110-122.
- Concostrina-Zubiri, L. 2012. *Composición, estructura y dinámica de la Costra Biológica del Suelo en ambientes áridos*. Tesis Doctoral, Universidad Rey Juan Carlos, España.
- Concostrina-Zubiri, L., Huber-Sannwald, E., Martínez, I., Flores Flores, J.L., Escudero, A. 2013. Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 64: 28-36.
- Concostrina-Zubiri, L., Martínez, I., Rabasa, S.G., Escudero, A. (en prensa). The influence of environmental factors on Biological soil crust: from a community perspective to a species level approach. *Journal of Vegetation Science*. Doi: 10.1111/jvs.12084.
- Cornelissen, J.H.C., Lang, S.I., Soudzilovskaia, N.A., During, H.J. 2007. Comparative Cryptogam Ecology: A Review of Bryophyte and Lichen Traits that Drive Biogeochemistry. *Annals of Botany* 99: 987-1001.
- Delgado-Baquerizo, M., Castillo-Monroy, A.P., Maestre, F.T. y Gallardo, A. 2010. Plants and biological soil crusts modulate the dominance of N forms in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 376-378.
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M.O., Poschl, U. 2012. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience* 5: 459-462.
- Eldridge, D.J. 2000. New frontiers in bryology and lichenology - Ecology and management of biological soil crusts: Recent developments and future challenges. *Bryologist* 103: 742-747.
- Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Mau, R.L., Papadopolous, J. 2010. Interactive effects of three ecosystem engineers on infiltration in a semi-arid mediterranean grassland. *Ecosystems* 13: 499-510.
- Eldridge, D.J., Greene, R.B.S. 1994. Microbiotic soil crusts: a review of their role in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian journal of soil research* 32: 389-415.
- Eldridge, D.J., Rosentreter, R. 1999. Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crust in arid landscape. *Journal of Arid Environments* 41: 11-25.
- Eldridge, D.J., Leys, J.F. 2003. Exploring some relationships between biological soil crust, soil aggregation and wind erosion. *Journal of Arid Environments* 53: 457-466.
- Escolar, C., Maestre, F.T., Martínez, I., Bowker, M.A. 2012. Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: implications for ecosystem structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 3087-3099
- Escudero, A., Martínez, I., De la Cruz, A., Otlálora, M., Maestre, F.T. 2007. Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments* 70: 18-28.
- Hodgins, I.W., Rogers, R.W. 1997. Correlations of stocking with the cryptogamic soil crust of a semi-arid rangeland in southwest Queensland. *Australian Journal of Ecology* 22: 425-431.
- Harper, K.T., Belnap, J. 2001. The influence of biological soil crust on mineral uptake by associated seed plants. *Journal of Arid Environments* 47: 347-357.
- Jiménez Aguilar, A., Huber-Sannwald, E., Belnap, J., Smart, D.R., Arredondo, T. 2009. Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments* 73: 1158-1169.
- Housman, D.C., Powers, H.H., Collins, A.D., Belnap, J. 2006. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 66: 620-634.
- Housman, D.C., Yeager, C.M., Darby, B.J., Sanford, R.L., Kuske, C.R., Neher, D.A., Belnap, J. 2007. Heterogeneity of soil nutrients and sub-surface biota in a dryland ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 2138-2149.
- Karnieli, A., Kokaly, R.F., West, N.E., Clark, R.N. 2003. Remote sensing of biological soil crusts. En: Belnap, J., Lange, O.L. (eds.), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, pp. 431-455, Springer Verlag, Berlin, Alemania.
- Kidron, G.J., Tal, S.Y. 2012. The effect of biocrusts on evaporation from sand dunes in the Negev Desert. *Geoderma* 179: 104-112.
- Lalley, J.S., Viles, H.A. 2008. Recovery of lichen-dominated soil crusts in a hyper-arid desert. *Biodiversity and Conservation* 17:1-20.
- Langhans, T., Storm, C., Schwabe, A. 2009. Biological soil crusts and their microenvironment: Impact on emergence, survival and establishment of seedlings. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204: 157-168.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Cantón, Y., Castillo-Monroy, A.P., Cortina, J., Escolar, C., Escudero, A., Lázaro, R., Martínez, I. 2011. Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments* 75: 1282-1291.
- Manzano, M., Navar, J., Pando-Moreno, M., Martínez, A. 2000. Overgrazing and desertification in Northern Mexico: highlights on Northeastern region. *Annals of Arid Zone* 39: 3285-3304.
- Martínez-Sánchez, J.J., Casares-Porcel, M., Guerra, J., Gutiérrez-Carretero, L., Ros, R.M., Hernández-Bastida, J., Cano, M.J. 1994. A special habitat for bryophytes and lichens in the arid zones of Spain. *Lindbergia* 19: 116-121.
- Memmott, K.L., Anderson, V.J., Monsen, S.B. 1998. Seasonal grazing impact on cryptogamic crusts in cold desert ecosystem. *Journal of Range Management* 51: 547-550.
- Miller, M.E., Belote, R.T., Bowker, M.A. y Garman, S.L. 2011. Alternative states of a semiarid grassland ecosystem: implications for ecosystem services. *Ecosphere* 2: art55. Disponible en: <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/ES11-00027.1>
- Muscha, J.M., Hild, A.L. 2006. Biological soil crusts in grazed and ungrazed Wyoming sagebrush steppe. *Journal of Arid Environments* 67: 195-207.
- Neher, D.A., Walters, X., Tramer, E., Weicht, T.R., Veluci, R.M., et al. 2003. Biological soil crust and plant communities in a sand savanna of north-western Ohio. *Journal of the Torrey Botanical Society* 130: 244-252.
- Neff, J.C., Reynolds, R.L., Belnap, J., Lamothe, P. 2005. Multi-decadal impacts of grazing on soil physical and biogeochemical properties in southeast Utah. *Ecological Applications* 15: 87-95.
- Ochoa-Hueso, R., Hernandez, R.R., Pueyo, J.J., Manrique, E. 2011. Spatial distribution and physiology of biological soil crusts from semi-arid central Spain are related to soil chemistry and shrub cover. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1894-1901.
- Ponzetti, J.M., McCune, B.P. 2001. Biotic soil crusts of Oregon's shrub steppe: community composition in relation to soil chemistry, climate and livestock activity. *Bryologist* 104: 212-225.

- Read, C.F., Duncan, D.H., Vesk, P.A., Elith, J. 2011. Surprisingly fast recovery of biological soil crusts following livestock removal in southern Australia. *Journal of Vegetation Science* 22: 905-916.
- Reynolds, J.F., Maestre, F.T., Huber-Sannwald, E., Herrick, J.E., Kemp, P.R. 2005. Aspectos socioeconómicos y biofísicos de la desertificación. *Ecosistemas* 14: 3-21.
- Rivera-Aguilar, V., Godínez-Álvarez, H., Manuell-Cacheux, I., Rodríguez-Zaragoza, S. 2005. Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *Journal of Arid Environments* 63: 344-352.
- Rivera-Aguilar, V., Montejano, G., Rodríguez-Zaragoza, S., Durán-Díaz, A. 2006. Distribution and composition of cyanobacteria, mosses and lichens of the biological soil crusts of the Tehuacán Valley, Puebla, México. *Journal of Arid Environments* 67: 208-225.
- Rogers, R.W., Lange, R.T. 1971. Lichen populations on arid soil crusts around sheep watering places in South Australia. *Oikos* 22: 93-100.
- Rosentreter, R., Eldridge, J. 2002. Monitoring biodiversity and ecosystem function: grasslands, deserts, and steppe. En: Nimis, P.L., Scheidegger, C., Wolseley, P.A. (eds.), *Monitoring with lichens - Monitoring Lichens*, pp. 223-237. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Serpe, M.D., Orm, J.M., Barks, T., Rosentreter, R. 2006. Germination and seed water status of four grasses on moss-dominated biological soil crust from arid land. *Plant Ecology* 185: 163-178.
- Thomas, A.D., Dougill, A.J. 2006. Distribution and characteristics of cyanobacterial soil crusts in the Molopo basin, southern Africa. *Journal of Arid Environments* 64: 270-283.
- Warren, S.D., Eldridge, D.J. 2003. Biological soil crust and livestock in arid ecosystems: are they compatible? En: Belnap, J., Lange, O.L. (eds.), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, pp. 401-415. Springer Verlag, Berlin, Alemania.
- Williams, W.J., Eldridge, D.J., Alchin, B.M. 2008. Grazing and drought reduce cyanobacterial soil crusts in an Australian Acacia woodland. *Journal of Arid Environments* 72: 1074-1075.
- Zedda, L., Grongroft, A., Schultz, M., Petersen, A., Mills, A., Rambold, G. 2011. Distribution patterns of soil lichens across the principal biomes of southern Africa. *Journal of Arid Environments* 75: 215-220.
- Zelikova, T.J., Housman, D.C., Grote, E., E., Neher, D.A., Belnap, J. 2012. Warming and increased precipitation frequency on the Colorado Plateau: implications for biological soil crusts and soil processes. *Plant and Soil* 355: 265-282.

Apéndice I.

Nombre científico de las especies de CBS mencionadas en el texto.

Acarospora socialis H. Magn.
Bryum argenteum Hedw.
Caloplaca volkii V. Wirth and Vězda
Cladonia symphycarpa (Florke) Fr.
Clavascidium lacunculatum var. *atrans* (Ach.) M. Prieto
Collema crispum (Hudson) Weber ex F.H. Wigg.
Collema cristatum (L.) Weber ex F. H. Wigg.
Collema tenax (Sw.) Ach.
Diploschistes diacapsis (Ach.) Lumbsch
Goniomitrium enerve Hook. and Wilson
Heppia lutosa (Ach.) Nyl.
Lecidella crystalina V. Wirth and Vězda
Peccania subnigra (B. de Lesd.)
Peltula michoacanensis (B. de Lesd.) Wetmore
Peltula patellata (Bagl.) Swinscow and Krog
Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb.
Porphyrosiphon notarissi Kuetzing ex Gomont
Riccia crinita Taylor
Riccia limbata Bischl
Stigonema ocellatum (Dillwyn) Thuret ex Bornet and Flahault
Syntrichia papillosumma (Copp.) Loeske
Toninia sedifolia (Scop.) Timdal
Xanthoparmelia walteri M.D.E. Knox