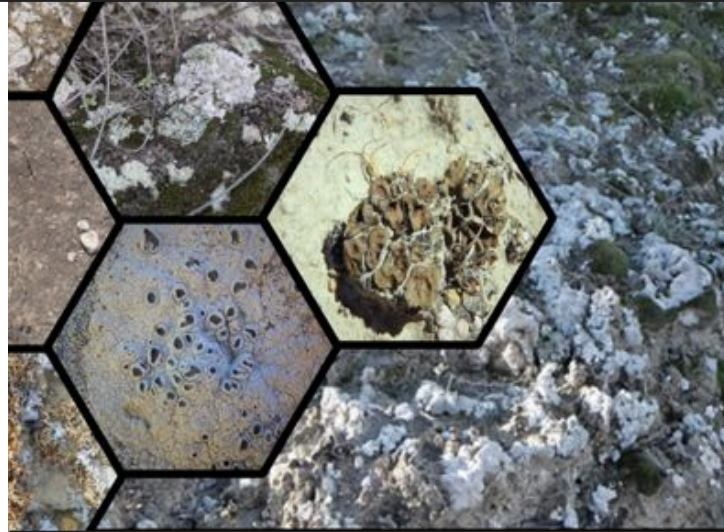


# Biocostras en la España Peninsular

Descripción, funciones y modelos de distribución para diferentes escenarios de cambio climático



Esta publicación “Biocostras en la España Peninsular” forma parte del proyecto “Conservación de biocostras como estrategia de adaptación al cambio climático: alineando avances científicos con la gestión y sociedad (BIOCOST)”, desarrollado por la Universidad de Almería en colaboración con CECOUAL, CAESCG y la EEZA (CSIC) y con el apoyo de la Fundación Biodiversidad del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico.

El objetivo del proyecto BIOCOST es: “Generar y transferir eficazmente conocimiento científico sobre la importancia y vulnerabilidad de las biocostras al ámbito de la gestión y sociedad para contribuir a la conservación de las zonas secas”

texto:  
los autores

Libros Electrónicos n.º 137

edición:

Editorial Universidad de Almería, 2022

editorial@ual.es

www.ual.es/editorial

Tel/Fax: 950 015459

α

ISBN: 978-84-1351-173-3



Esta obra se edita bajo una licencia Creative Commons  
CC BY-NC-SA (Atribución-NoComercial-CompartirIgual) 4.0 Internacional



En este libro puede volver al índice  
pulsando el pie de la página

## Coordinación científica

---

Emilio Rodríguez-Caballero, Sonia Chamizo, Yolanda Canton

## Colaboradores

---

Mónica Expósito-Granados, Beatriz Roncero-Ramos,  
María D. López-Rodríguez, Juan Miguel Requena-Mullor,  
José Raúl Román, Pilar Martín-Catena,  
Alejandro Zarco-Sánchez, Abel la Calle Marcos,  
Antonio Mendoza, Fabián Martínez y Francisco Pérez,  
Sergio Muriel Marín, María Prieto Alvaró,  
Juan Mota Poveda, Isabel Martínez Moreno.

2022

**Maquetación:** D&M Soluciones

---

## Edición y coordinación

---



Con el apoyo de



Las opiniones y documentación aportadas en esta publicación son de exclusiva responsabilidad del autor o autores de los mismos, y no reflejan necesariamente los puntos de vista de las entidades que apoyan económicamente el proyecto.

## Índice

---

### ¿Qué son las biocostras?

- 1.- Apariencia, composición y desarrollo de las biocostras
  - 1.a.- Organismos fotoautótrofos
  - 1.b.- Organismos heterótrofos
- 2.- Funciones y servicios ecosistémicos de las biocostras
  - 2.a.- Fijación CO<sub>2</sub> y N<sub>2</sub>, ciclos biogeoquímicos e implicaciones para la fertilidad
  - 2.b.- Ciclo del agua
  - 2.c.- Propiedades del suelo y erosión hídrica y eólica
- 3.- Amenazas
  - 3.a.- Alteraciones físicas derivadas de la actividad humana
  - 3.b.- Cambio climático

### Las biocostras en España

- 4.- Implicaciones para la práctica de conservación
- 5.- Bibliografía

### Índice de ilustraciones

---

“Las pequeñas cosas son responsables de los grandes cambios”

—Paulo Coelho

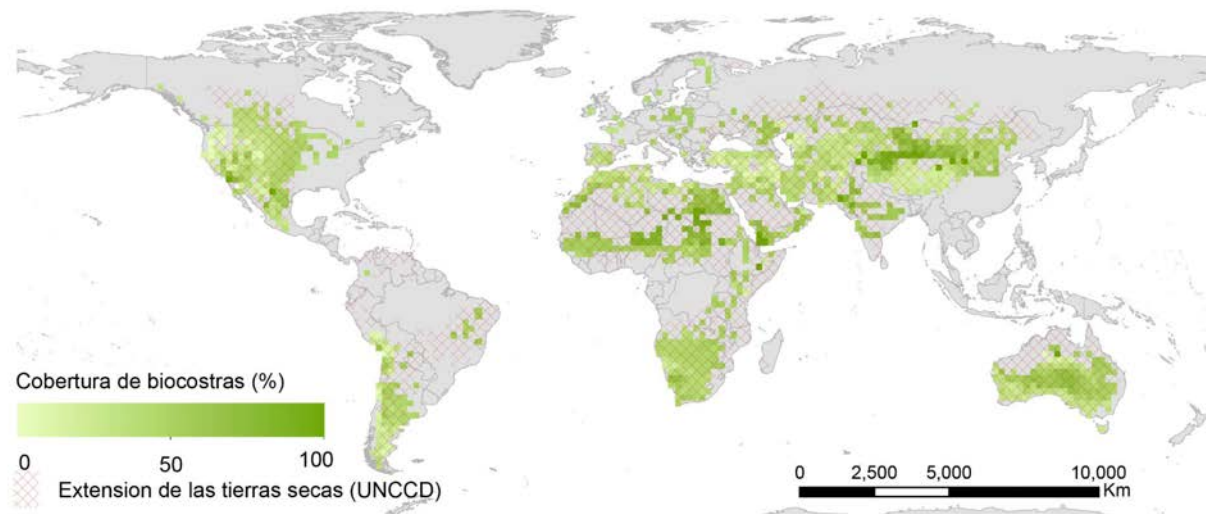


En la mayoría de los ecosistemas terrestres del mundo con una cubierta vegetal escasa que permite que la luz solar alcance la superficie del suelo, este suele estar cubierto por unas comunidades bióticas, con frecuencia desconocidas, pero que juegan un papel crucial para el funcionamiento de los ecosistemas: son las costras biológicas del suelo o “biocostras”. Gracias a su capacidad de crecer y sobrevivir en suelos poco fértiles y en condiciones de escasez de agua, elevadas temperaturas y altos niveles de radiación solar, las biocostras forman una delgada capa superficial que protege el suelo frente a los procesos erosivos y regula los intercambios de agua y nutrientes con la atmósfera. De esta forma, crean hábitats propicios para el desarrollo de las plantas y otros organismos y actúan como refugio de biodiversidad para todas las comunidades que habitan en la superficie del suelo, por lo que se conocen como “la piel viva del suelo”.



De izquierda a derecha: Suelo cubierto por biocostradominada por musgos en un bosque semiárido de eucaliptos en el Parque Nacional Cocoparra en Australia; Biocostra de cianobacterias y líquenes característica de los desiertos fríos en el Parque Nacional de Arches en Utah (USA); costra líquénica cubriendo los claros entre manchas de esparto en el área de Las Amoladeras, en el Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar (Almería); y Biocostra dominada por cianobacterias en bosque de pinos en Bandelier National Monument

Los artículos científicos más recientes estiman que las biocostras cubren aproximadamente un 12% de la superficie terrestre, siendo especialmente relevantes en los ecosistemas donde el agua es un recurso limitante para el desarrollo de la vida, como es el caso de las tierras secas o “drylands” (ecosistemas híper-áridos, áridos, semiáridos y subhúmedos secos), donde ocupan más del 30% de la superficie. Aunque, la mayoría de los organismos que forman las biocostras son capaces de sobrevivir en ambientes extremos, tales como el desierto de Atacama (Chile) o en las zonas polares, se ha demostrado que estas comunidades son sensibles al cambio climático y a las alteraciones físicas derivadas de las acciones humanas como los cambios de usos del suelo, el pastoreo o el pisoteo. Todas estas acciones pueden provocar una importante reducción de la cobertura de biocostras y cambios en su composición en casi todos los ecosistemas donde están presentes, lo cual a su vez podrá afectar a todas sus funciones y su capacidad para proveer bienes y servicios a la sociedad.



# ¿Qué son las biocostras?

“Las costras biológicas del suelo o “biocostras” son comunidades bióticas que surgen como resultado de la asociación entre las partículas del suelo y diferentes proporciones de organismos fotoautótrofos (e.j., cianobacterias, algas, líquenes o briófitos) y heterótrofos (e.g., bacterias, hongos heterótrofos, arqueas). Estos organismos, a menudo adaptados a condiciones extremas y a sequías regulares, actúan agregando las partículas minerales del suelo y formando una delgada capa viva, cohesiva y resistente sobre la superficie de éste”.

Modificado de Weber et al., 2022

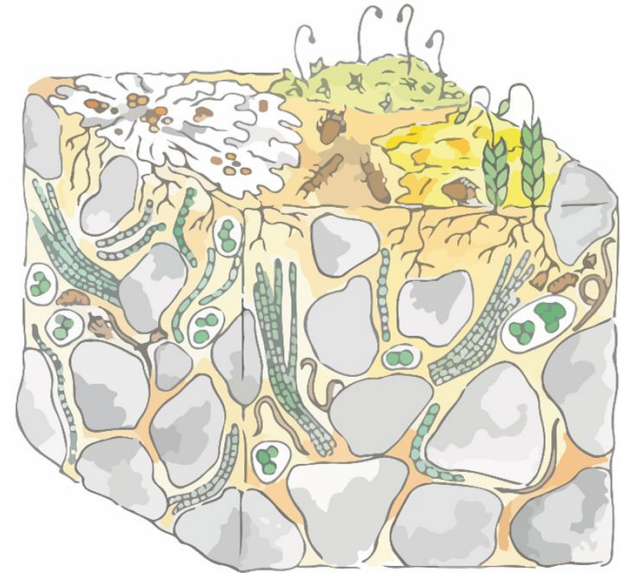


Ilustración adaptada de Weber et al., 2022.

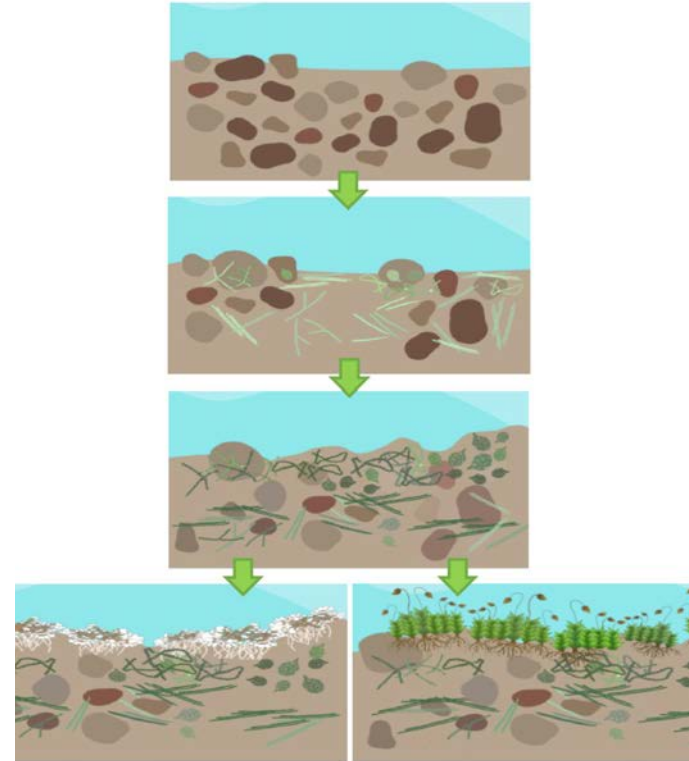
## 1.- Apariencia, composición y desarrollo de las biocostras:

---

Las biocostras son consideradas “ecosistemas en miniatura” y reconocidas como “hotspots” de biodiversidad en las tierras secas, ya que las comunidades complejas que constituyen las biocostras están compuestas por una gran variedad de especies de organismos microscópicos, como algas, bacterias, hongos o cianobacterias, y organismos macroscópicos como líquenes y briófitos. Las biocostras también sirven como hábitat para una amplia gama de microfauna, incluyendo protistas, nemátodos, tardígrados, rotíferos, ácaros, colémbolos e incluso artrópodos y moluscos más grandes. Esta microfauna se alimenta de las bacterias, cianobacterias, algas, hongos o briófitos que componen la biocostra. De esta forma, la biocostra puede llegar a albergar cientos de especies diferentes, incluyendo productores primarios, consumidores en diferentes niveles de la red trófica del suelo y otras especies que la usan como refugio, constituyendo comunidades de riqueza comparable a las de plantas vasculares en ecosistemas áridos. Hay ecosistemas áridos en los que se han identificado hasta 56 especies entre cianobacterias, algas, briófitos y líquenes en biocostras. A nivel global, se han descrito un total de 1544 especies de organismos no vasculares que forman parte de las biocostras, existiendo una gran variedad morfológica y taxonómica de biocostras en las tierras secas del mundo.

La biocostra forman una capa superficial de espesor que puede variar entre unos pocos milímetros hasta varios centímetros y con una morfología y apariencia muy variables, dependiendo de la interacción entre la composición y biomasa de los organismos que la integran y factores ambientales como las condiciones climáticas y microclimáticas del entorno y las propiedades del suelo. Aunque existen diferentes clasificaciones de las biocostras en función de su composición o morfología, una aproximación bastante extendida es su clasificación según el tipo de organismo fotoautótrofo dominante, que a su vez suele coincidir con diferentes estados de desarrollo o de sucesión de la biocostra.

Por lo general, cuando las condiciones ambientales son más adversas (ej. mayor déficit hídrico) o en estadios iniciales de la sucesión tras una alteración, aparecen las costras dominadas por cianobacterias incipientes con poca biomasa. A medida que mejoran las condiciones, las especies de cianobacterias pioneras suelen ser reemplazadas por otras especies de cianobacterias más desarrolladas, aumenta la biomasa y el contenido en pigmentos fotosintéticos y pueden aparecer líquenes pioneros. Estas costras se caracterizan por tener un tono más oscuro y presentar una morfología más rugosa. Finalmente, en las zonas más favorables podemos encontrar biocostras dominadas por líquenes y briófitos, con morfologías más complejas y una mayor diversidad de organismos, que confieren una gran variabilidad de formas y colores. No obstante, no se trata de una regla general aplicable a todos los ecosistemas del planeta, ya que la interacción con los microclimas que pueden existir en muchas zonas o las alteraciones derivadas de la actividad humana que pueden inducir variaciones tanto en la morfología como en la composición y apariencia de la biocostra.



Sucesión natural de las biocostras desde una biocostra inicial dominada por cianobacterias incipientes hasta biocostras dominadas por briófitos y líquenes.

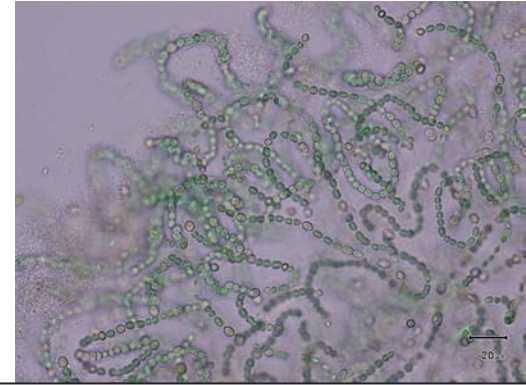
## 1.a.- Organismos fotoautótrofos

Se diferencian cuatro grupos principales de productores primarios en las biocostras: cianobacterias y algas eucariotas, líquenes y briófitos. Se trata de organismos en su mayoría poiquilohidros (es decir, que carecen de un mecanismo para regular el contenido de agua y prevenir la desecación) pero que son capaces de vivir en ausencia de agua durante largos periodos de tiempo, recuperando su actividad metabólica rápidamente en presencia de agua.



Detalle de biocostras dominadas por cianobacterias, líquenes y briofitos.

- Cianobacterias y algas eucariotas:** Las cianobacterias o “algas verde-azuladas” son organismos procariotas capaces de realizar la fotosíntesis. Habitan en casi todos los biomas de la Tierra gracias a su capacidad de adaptarse a una amplia gama de condiciones ambientales. Son los primeros organismos en colonizar los ecosistemas terrestres y pioneros en la sucesión de la biocostra (tanto en la sucesión primaria como en la secundaria tras una alteración). Presentan una gran variedad de morfologías, pudiendo clasificarse en dos grandes grupos: unicelulares y filamentosas. En las comunidades de biocostra, se han descrito más de 320 especies de cianobacterias pertenecientes a más de 70 géneros. Entre los géneros más comunes, en la categoría de filamentosas se encuentran *Leptolyngbya*, *Microcoleus*, *Nostoc*, *Phormidium*, *Schizothrix*, *Scytonema*, *Trichocoleus* y *Tolypothrix*, y en el grupo de unicelulares destaca el género *Chroococcidiopsis*. Las algas eucariotas se han estudiado menos que las cianobacterias en biocostras, porque se les atribuye un papel menos relevante en la formación de las mismas. Aun así, a nivel global se han descrito 353 especies de algas eucariotas en biocostras, encontrándose entre las más comunes las algas verdes pertenecientes a los filos *Chlorophyta* y *Streptophyta*, diatomeas (*Bacillariophyceae*), xantofitas (*Xanthophyceae*) y eustigmatófitas (*Eustigmatophyceae*).

“*Microcoleus streenstupii*”“*Tolypothrix distorta*”“*Nostoc commune*”

Detalle de fotografía al microscopio de 3 especies de cianobacterias identificadas en Almería: “*Nostoc commune*”, “*Microcoleus streenstupii*” y “*Tolypothrix distorta*”.

- **Líquenes y briófitos:** Los líquenes son asociaciones simbióticas entre un hongo (micobionte) y uno o más organismos fotosintéticos (fotobionte), ya sean algas verdes (cloroliquen) o cianobacterias (cianoliquen). En general, los biotipos de líquenes más generalizados en biocostras son crustáceos, escumulosos y gelatinosos, aunque en condiciones de mayor disponibilidad de agua abundan talos fruticulosos y foliáceos.

Se han descrito 551 especies de líquenes en biocostras de todo el mundo, siendo uno de los componentes más destacados o incluso dominantes de la biocostra. Son frecuentes especies de los géneros *Acarospora*, *Blennothalia*, *Buellia*, *Cladonia*, *Clavascidium*, *Collema*, *Diploschistes*, *Enchilium*, *Endocarpon*, *Gyalolechia*, *Lathagrium*, *Lepraria*, *Psora*, *Placidium* o *Seiophora*, *Squamarina* o *Thalloidima*. Recientemente, se ha descubierto un tercer “socio” en la simbiosis, perteneciente al grupo de hongos conocidos como levaduras, que se localiza normalmente en la capa más externa del líquen y que jugaría un papel importante en la conformación de su aspecto y protección frente a microbios.



Imágenes de detalle de diferentes costras líquénicas



Imágenes de detalle de diferentes costras de musgos y hepáticas.

La diversidad global de briófitos en las biocostras comprende al menos 320 especies, de las cuales la mayoría son musgos (más de 250 especies), seguidos de hepáticas (más de 66 especies). Los musgos que forman parte de las biocostras, por lo general, son más resistentes a las altas temperaturas, escasez de agua y altos niveles de radiación que los musgos que predominan en zonas más húmedas. Algunos de los musgos comunes de biocostras son *Bryum argenteum*, *Bryum capillare*, *Ceratodon purpureus*, *Crossidium chloronotos*, *Syntrichia caninervis* y *Tortula muralis*, y otras especies de los géneros *Bryum*, *Campylopus*, *Crossidium* y *Tortula*. Entre las hepáticas, destacan especies de los géneros *Athalamia*, *Asterella*, *Cephaloziella*, *Fossombronia* y *Riccia*.

## 1.b.- Organismos heterótrofos

---

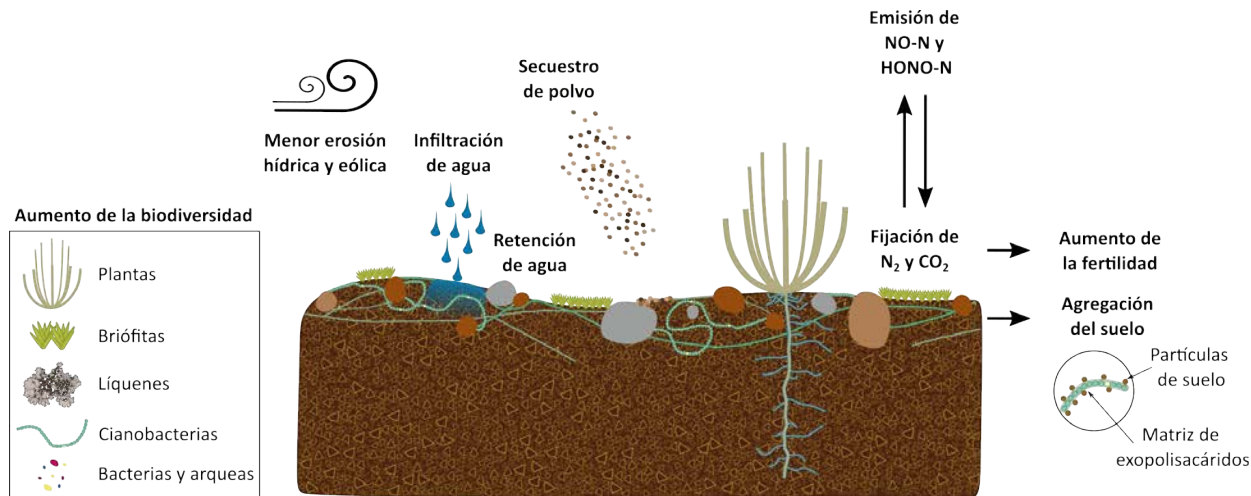
Además de los organismos autótrofos, las biocostras presentan una alta abundancia y diversidad de comunidades de bacterias, arqueas y hongos que se alimentan de los compuestos generados por los productores primarios que forman parte de las biocostras. Proteobacteria (principalmente Betaproteobacteria), Actinobacteria y Acidobacteria son los filos de bacterias más comunes en la biocostra y en general, en la mayoría de los suelos y sedimentos. Se han descrito más de 45 géneros de actinobacterias en biocostras, entre los que se encuentran *Actinomadura*, *Nonomuraea*, *Rubrobacter*, *Sphaerobacter* y *Streptomyces*. Las betaproteobacterias (géneros *Comamonas* y *Massilia*) y bacteroidetes (géneros *Flavobacterium*, *Flexibacter*, *Spirosoma*, *Sphingobacterium*) son también frecuentes y tienen un papel importante en la formación de la biocostra. Como resultado existen diferencias claras en la composición de las comunidades microbianas de las biocostras, los suelos justo debajo de éstas y los suelos adyacentes sin biocostras. Por ejemplo, se ha descrito una mayor abundancia de proteobacterias y bacteroidetes en la biocostra (0-1 cm), mientras que en el suelo debajo de la costra (1-2 cm) son más abundantes las acidobacterias, actinobacterias y firmicutes. Las arqueas se encuentran menos estudiadas en biocostras que las bacterias heterótrofas. Su abundancia y diversidad en biocostras suele ser menor que la de otros organismos heterótrofos, siendo una de las clases más abundantes la de Crenarchaeota.

Las biocostras son también un nicho importante para comunidades de hongos que juegan un papel importante frente al estrés por desecación. Los ascomicetos constituyen el grupo dominante, entre los que destacan los hongos endófitos septados oscuros de los géneros *Alternaria*, *Acremonium*, *Chaetomium*, *Phoma*, *Preussia*, *Stachybotrys*, y *Ulocladium* que parecen tener un papel crucial en la transferencia de nutrientes entre la biocostra y las plantas en las tierras secas. Otros grupos como Basidiomicetos, zigomicetos (principalmente *Mortierellales*) y quitridiomicetos, también están presentes.



(Ilustración del pool de microorganismos y redes tróficas existentes en las biocostras (Inspirado en la ilustración original de Leslie Silva; <http://www.northernlab.org/uncategorized/baran-et-al-publish-exometabolite-niche-partitioning-soil-bacteria-nature-communications/>).

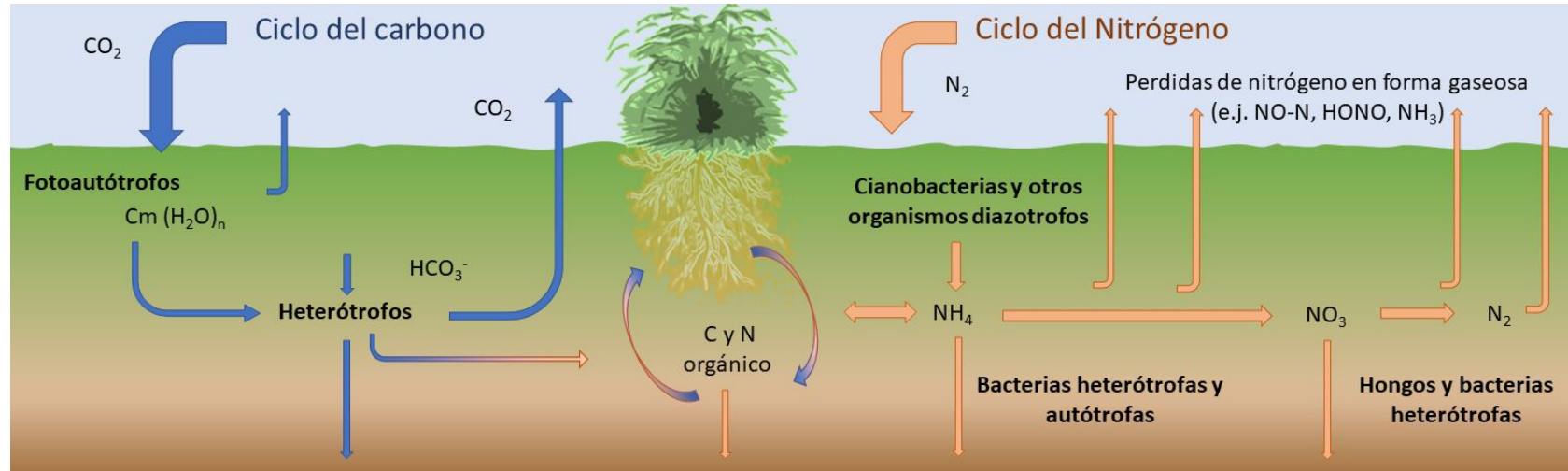
## 2.- Funciones y servicios ecosistémicos de las biocostras:



Esquema de las principales funciones de las biocostras (modificado de Cantón et al., 2022). Se representa la fijación de carbono y nitrógeno atmosféricos que incorporan a compuestos orgánicos que pasan al suelo aumentando su fertilidad y su estructura. A través del aumento de la infiltración de la lluvia y la deposición de rocío y de la disminución de las pérdidas por evaporación, contribuyen a aumentar la disponibilidad de agua en el suelo. Actúan agregando las partículas del suelo, aumentando la estabilidad de la superficie y su resistencia frente a la erosión hídrica y eólica. Con todo ello, controlan la germinación y crean hábitats más estables y favorables para las plantas vasculares o la microfauna del suelo, fomentando de esta forma la biodiversidad. Además de influir sobre las propiedades fisicoquímicas del suelo, las biocostras también afectan al albedo de la superficie del suelo y a la temperatura, y existen evidencias científicas sobre la importancia de las biocostras para algunos procesos atmosféricos (por ejemplo, reducen las emisiones de polvo y emiten óxidos reactivos de nitrógeno). En definitiva, las biocostras determinan el funcionamiento de los ecosistemas e influyen en el balance de energía, el clima, la calidad del aire y la salud humana.

## 2.a.- Fijación CO<sub>2</sub> y N<sub>2</sub>, ciclos biogeoquímicos e implicaciones para la fertilidad

Los organismos fotoautótrofos que integran la biocostra le confieren la capacidad de fijar dióxido de carbono de la atmósfera (CO<sub>2</sub>) a través de la fotosíntesis y sintetizar carbohidratos (principalmente exopolisacáridos) que liberan al suelo y quedan disponibles para otros organismos. Por otra parte, los organismos heterótrofos de la biocostra y del suelo utilizan estos compuestos orgánicos como fuente de energía, liberando CO<sub>2</sub> a la atmósfera mediante la respiración. Además, la biocostra influye fuertemente en las condiciones del suelo subyacente modulando la respiración heterótrofa de la microbiota del suelo justo debajo de ella. De esta forma, las biocostras desempeñan un papel clave en el ciclo del carbono, ya que en las zonas áridas, debido a la falta de agua, la cubierta vegetal es escasa y las biocostras son frecuentemente la cubierta dominante. Asimismo, en estas regiones, la comunidad diazotrófica de las biocostras (principalmente cianobacterias y proteobacterias) es el principal proveedor de nitrógeno, ya que fijan N<sub>2</sub> en formas biodisponibles que pasan al suelo y pueden transferirse a las plantas vasculares. También hay evidencias de que las biocostras emiten compuestos de nitrógeno en forma gaseosa como son NO-N y HONO-N, que son gases traza reactivos y juegan un papel muy importante en los procesos oxidativos de la atmósfera y en su capacidad autolimpiante. Las tasas de fijación de carbono y nitrógeno de las biocostras están reguladas por la interacción de la disponibilidad de agua, la temperatura, el estadio sucesional de la biocostra, sus características y la composición de especies que la conforman. A escala global, se estima que estas comunidades pueden fijar alrededor de 0.58 Pg de carbono de la atmósfera por año, constituyendo una fuente significativa de carbono orgánico del suelo en estas regiones, y 24.29 Tg de nitrógeno anuales, que representan más de la mitad de la fijación biológica total de nitrógeno en los ecosistemas terrestres del planeta. Recientemente se ha demostrado la implicación de las biocostras en el ciclo biogeoquímico del fósforo, y se han aportado evidencias de que favorecen su movilización a formas fácilmente biodisponibles. En definitiva, las biocostras desempeñan un papel clave en los ciclos biogeoquímicos, aumentando la fertilidad del suelo y proporcionando macronutrientes para otros organismos heterótrofos y las plantas superiores.



Papel de las biocostras en el ciclo del Carbono y del Nitrógeno

## 2.b.- Ciclo del agua

Estas comunidades que habitan en el bioma más limitado por el agua del planeta controlan la disponibilidad de este recurso para el resto de los organismos, afectando a todas las componentes del balance de agua. Uno de los efectos más estudiados de las biocostras es su influencia en los procesos de infiltración-escorrentía que varía dependiendo de la interacción entre la composición de la biocostra, su cobertura, la textura del suelo y las características de la lluvia. La infiltración suele disminuir y aumentar la escorrentía al aumentar la cobertura de biocostra, siendo este efecto especialmente acentuado en suelos de textura gruesa o cuando la lluvia es intensa. Sin embargo, en suelos de textura fina y bajo lluvias poco intensas, las biocostras permiten un aumento de la infiltración respecto al suelo desnudo, debido sobre todo al aumento de porosidad y de la rugosidad superficial que confiere la biocostra, incrementando la capacidad y tiempo de almacenamiento del agua en superficie y, por tanto, la infiltración. No obstante, en todos los casos, la humedad del suelo en el horizonte superficial aumenta a medida que lo hace la cobertura de biocostra como consecuencia del incremento en el contenido en materia orgánica, la mejora de la estructura del suelo y la mayor capacidad de retención de agua que inducen las biocostras. Además, las biocostras también pueden actuar reduciendo la evaporación del agua del suelo debido al hinchamiento de los exopolisacáridos cuando se humedecen, bloqueando los poros del suelo, lo que también explica, junto con la hidrofobia, el aumento de escorrentía que pueden provocar en algunos ecosistemas.

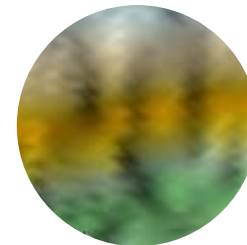
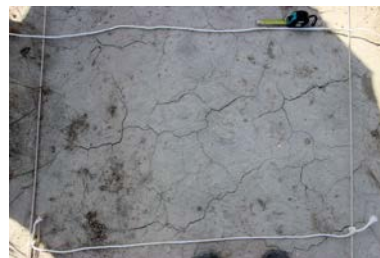
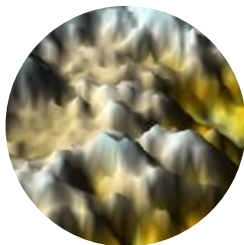
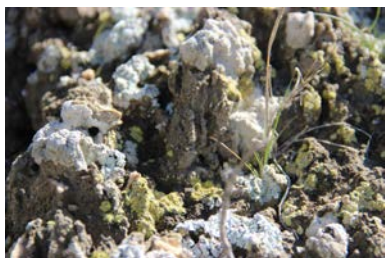
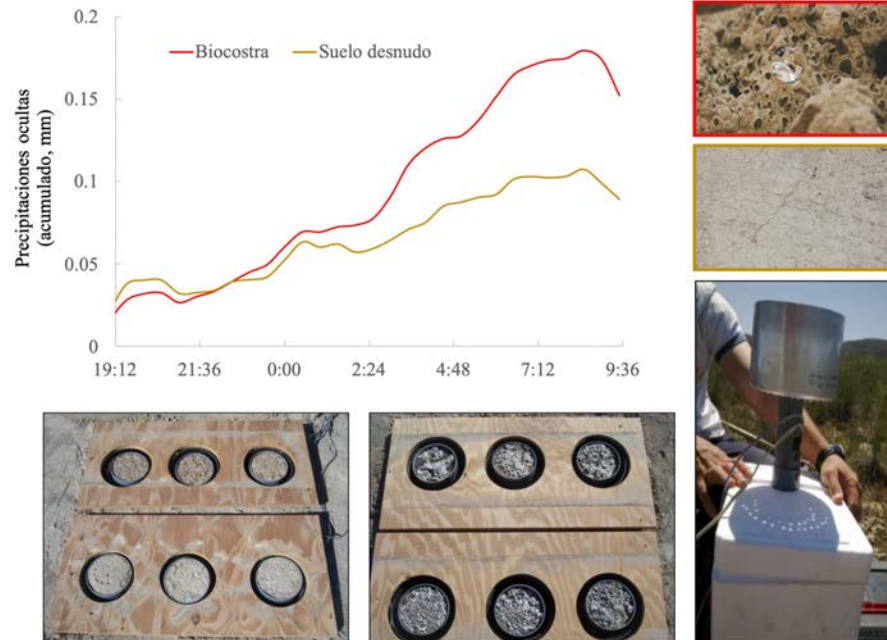


Foto de detalle y modelo digital de superficie de alta resolución (1mm) de una parcela de escorrentía dominada por líquenes que inducen mayor rugosidad y otra de una parcela sobre suelo desnudo.

Por otra parte, en las regiones secas las entradas de agua al ecosistema por precipitaciones ocultas (rocío, niebla o vapor de agua) pueden ser muy relevantes, y las biocostras, además de inducir una mayor captación de este agua favoreciendo el balance de agua en el suelo, son capaces de utilizarla. Se ha demostrado que tanto las lluvias muy pequeñas como las precipitaciones ocultas, disparan la actividad de los organismos poiquilohídricos que forman las biocostras, estimulando la fijación de carbono y nitrógeno. Aunque la composición de la biocostra y la forma de agua (rocío, niebla o vapor de agua) determinan el proceso que se desencadena y su intensidad, es importante resaltar que estos organismos son capaces de aprovechar estas fuentes de agua antes de que se evapore y contribuir a la producción de nutrientes y a su disponibilidad para otros organismos.

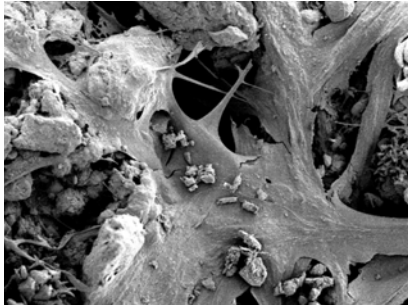


Gráfica mostrando la cantidad de agua depositada durante una noche de rocío en una superficie de suelo desnudo y una superficie cubierta por biocostra de líquenes y detalle de la instrumentación necesaria para su medida. Modificada de Chamizo et al., 2022

**En definitiva, las biocostras, especialmente en estadios avanzados de la sucesión, tienen un efecto global positivo sobre la disponibilidad de agua en el suelo, ya que la retienen y liberan más lentamente que el suelo desnudo.**

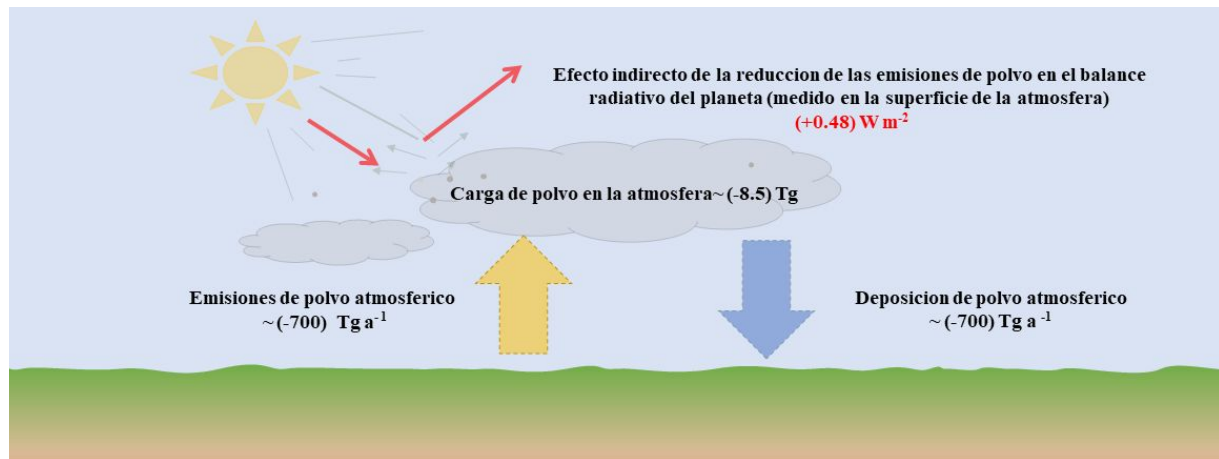
## 2.c.- Propiedades del suelo y erosión hídrica y eólica

La presencia de biocostras mejora las propiedades fisicoquímicas del suelo subyacente, especialmente de los primeros centímetros superficiales. Las biocostras aumentan el contenido en materia orgánica y nutrientes del suelo y su fertilidad, mejoran la estructura del suelo e incrementan su capacidad para retener agua. Estos efectos, que se intensifican con el desarrollo de la biocostra, se retroalimentan y confirman el importante papel en la formación de suelo de estas comunidades. Además, los filamentos de las cianobacterias, las hifas de los hongos y las estructuras de anclaje de los líquenes (ricinas y rizohifas) o los rizoides de los musgos, junto con la producción y secreción de exopolisacáridos por los organismos que forman parte de la biocostra, actúan como un “pegamento” induciendo la agregación de las partículas de suelo y un aumento de la estabilidad y cohesión de la capa superficial de este. Así, a lo largo de muchas de las zonas áridas de todo el mundo, las biocostras forman una barrera protectora en la superficie del suelo, estabilizándola y reduciendo la erosión hídrica y eólica. Se ha descrito que el aumento de la cobertura de biocostra reduce enormemente (hasta un 85%) la producción de sedimentos durante los eventos de lluvia y que pueden reducir la erosión eólica entre dos y tres órdenes de magnitud respecto al suelo desnudo.



Imágenes SEM mostrando partículas minerales del suelo atrapadas por los filamentos de cianobacterias y su red de exopolisacáridos y foto del perfil de una biocostra.

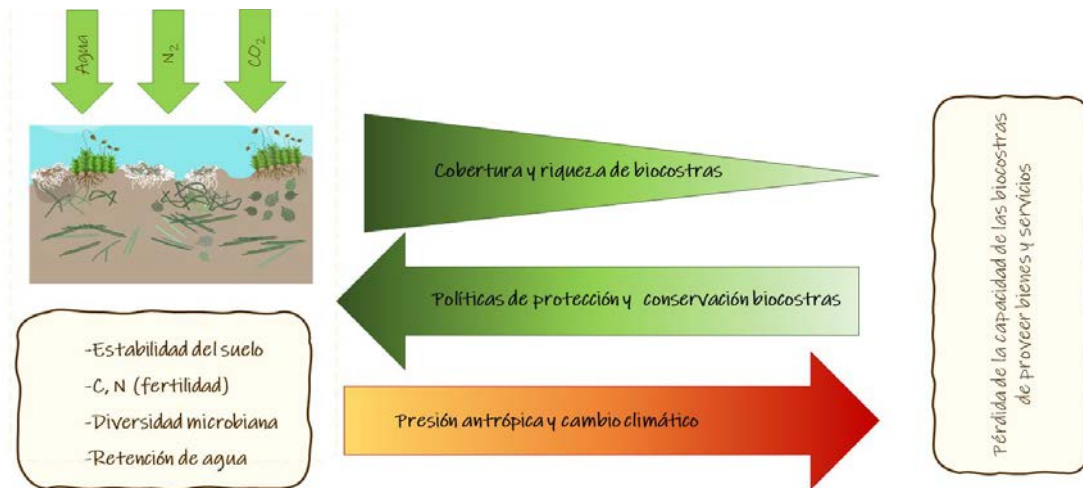
La aplicación de modelos climáticos globales, junto con datos experimentales recopilados de la bibliografía existente, ha revelado el efecto de las biocostras reduciendo las emisiones globales de polvo atmosférico en aproximadamente un 60% de su valor actual (Rodríguez-Caballero et al., 2022). El polvo atmosférico, además de partículas minerales, transporta nutrientes, provocando el empobrecimiento de los suelos en las zonas donde se producen las emisiones y la fertilización de las zonas donde se deposita, muchas veces a cientos de kilómetros de las zonas de origen. Cuando el aporte extra de nutrientes ocurre en áreas particularmente estériles puede causar daños, ya que facilita la colonización de plantas invasoras que desplazan a la vegetación original. El polvo atmosférico también sirve como vehículo de transporte de microorganismos que pueden colonizar nuevos hábitats o de patógenos perjudiciales para plantas, animales o humanos. Además, las partículas de polvo en suspensión actúan como núcleos de condensación para las gotas de lluvia e interfieren con la radiación solar incidente y la emitida por la Tierra, por lo que el efecto de las biocostras sobre las emisiones de polvo tiene implicaciones relevantes sobre el balance de energía del planeta, el clima, el medio ambiente y la salud.



Efecto de las biocostras en el ciclo global del polvo atmosférico según resultados obtenidos por Rodríguez-Caballero et al., (2022)

### 3.- Amenazas

El cambio global es un fenómeno que está afectando a todos los ecosistemas del planeta, siendo sus efectos especialmente relevantes en las tierras secas del planeta. La mayoría de los ecosistemas de estas regiones se caracterizan por presentar temperaturas elevadas y valores de evapotranspiración potencial que exceden los registros de precipitación. Además, con frecuencia se trata de ecosistemas con suelos poco fértiles, con elevada susceptibilidad a la erosión y una fuerte presión antrópica (en las tierras secas habita más del 40% de la población mundial). En este escenario los efectos del cambio global, como pueden ser el aumento de la temperatura, las variaciones en el régimen de precipitación, la mayor frecuencia y duración de las sequías o un incremento de la presión humana sobre los recursos naturales, suponen una amenaza para todos los componentes del ecosistema, incluidas las biocostras.



### 3.a.- Alteraciones físicas derivadas de la actividad humana

Las biocostras se ven afectadas por procesos naturales como los incendios o las tormentas de arena. Además son muy sensibles a las alteraciones físicas ocasionadas por diferentes actividades antrópicas como el pastoreo, las prácticas agrícolas, el tráfico rodado, la minería e incluso las actividades recreativas. Estas alteraciones provocan cambios en la abundancia, composición y riqueza de la biocostra, con el consecuente efecto sobre muchas funciones del suelo. El impacto de la alteración y el tiempo de recuperación, una vez esta cesa, dependen del tipo de sustrato, la composición de la biocostra y de las características climáticas, pero también de la intensidad, frecuencia y momento y tipo de perturbación. Por ejemplo, se ha visto que la biocostra puede recuperarse en periodos relativamente rápidos (pocos años) tras alteraciones puntuales y de extensión reducida, mientras que su recuperación es muy lenta en lugares donde la perturbación se ha producido de forma prolongada en el tiempo o de forma muy brusca, dando lugar a la pérdida total de biocostra.

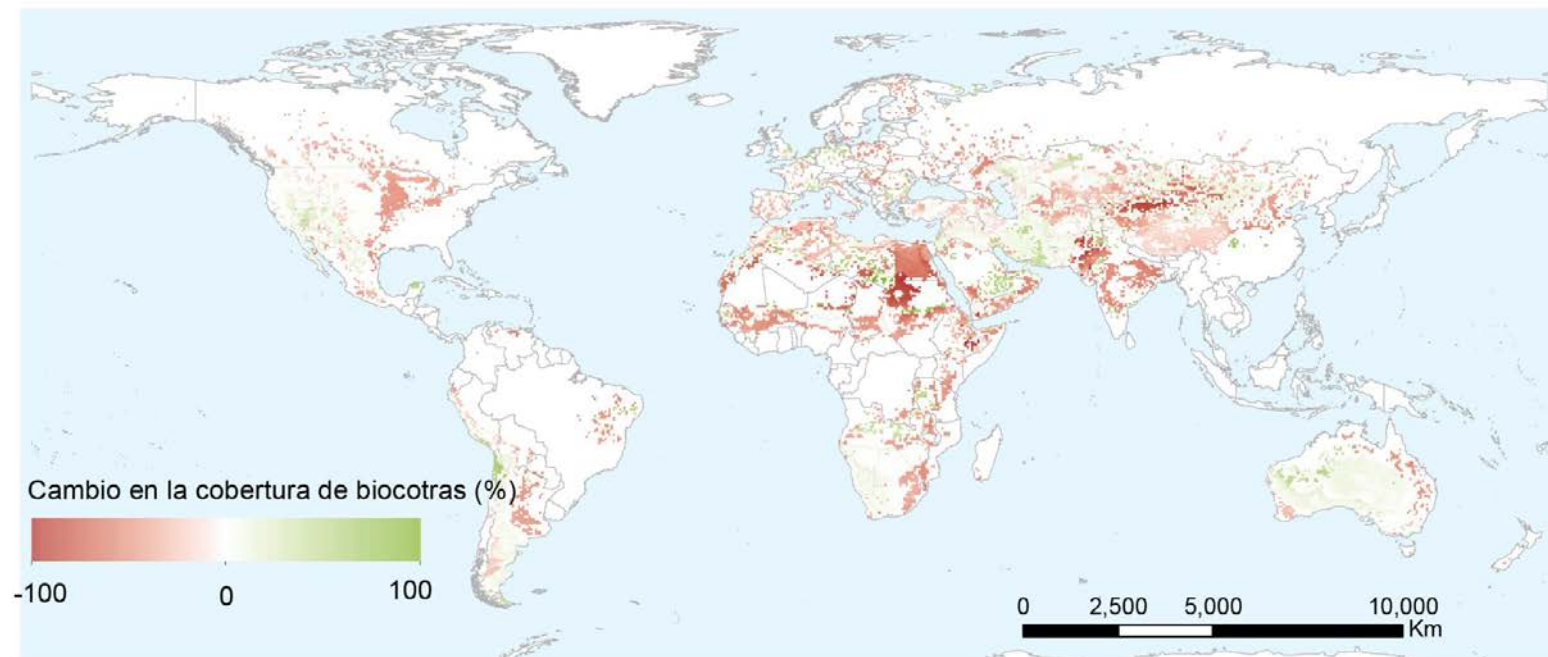


Zona de extracción de yeso en la cantera los yesares en las que se ha eliminado por completo la cubierta de biocostras, biocostra líquénica alterada por pisoteo y marca de trialera realizada por el paso de bicicletas de montaña sobre un matorral en el que las biocostras líquénicas cubren todos los claros entre plantas.

### 3.b.- Cambio climático

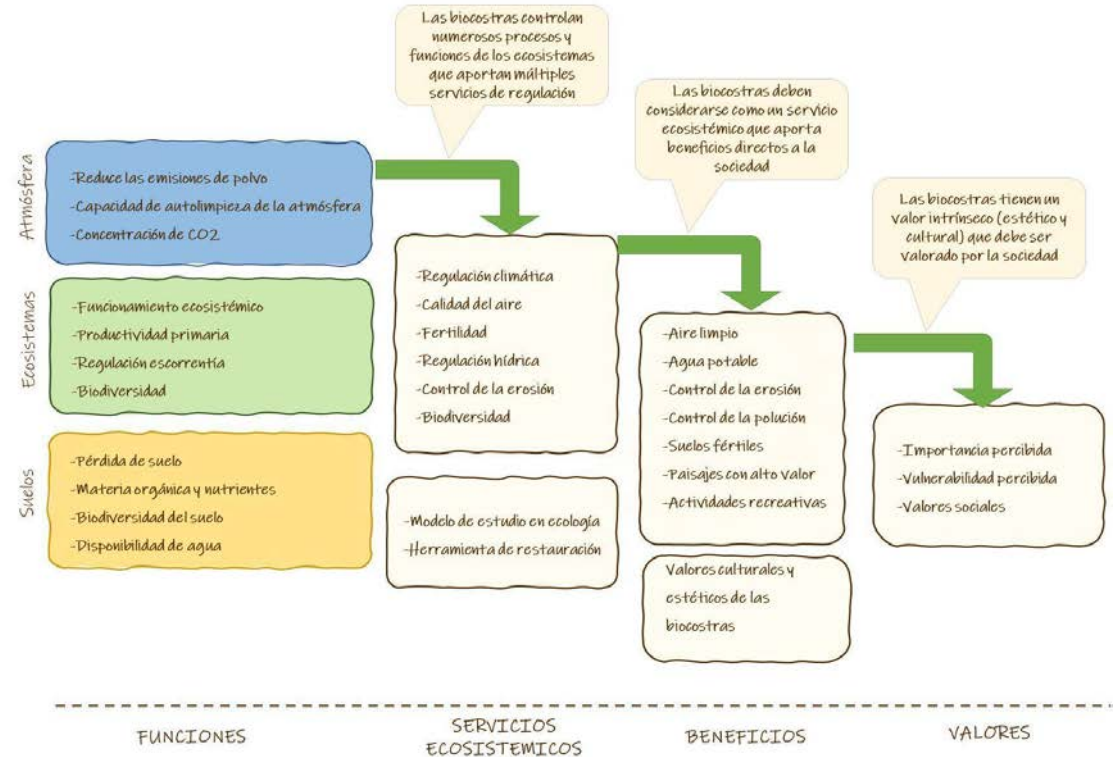
---

Existen numerosas evidencias científicas de la amenaza que constituye el cambio climático para las biocostras, al igual que para las plantas vasculares. Diferentes experimentos revelan que el aumento de la temperatura que está ocurriendo, aumenta la evaporación y reduce el tiempo en el que las biocostras tienen acceso al agua para realizar sus actividades metabólicas. Como consecuencia, la capacidad de fijar C atmosférico de los organismos fotoautótrofos que forman parte de estas comunidades se verá reducida, con la consecuente reducción de su cobertura, pérdida de biomasa y cambio en la composición hacia comunidades menos desarrolladas. Este efecto se ve agravado por los cambios en el régimen de precipitaciones que se suceden de forma paralela al calentamiento y que serán más acentuados en el futuro. Por ejemplo, diversos trabajos han demostrado que una reducción en el régimen de precipitación o una mayor frecuencia de eventos de lluvia pequeños durante los periodos estivales, que activan las biocostras sólo durante periodos de tiempo muy reducidos, pueden agravar los efectos del calentamiento global sobre los musgos y líquenes, acelerando la pérdida de biocostras y su cambio en composición, riqueza y biomasa. Además, se sabe que los efectos del cambio climático aceleran los procesos de degradación y aumentan el tiempo necesario para que las biocostras se recuperen tras las alteraciones derivadas de las actividades humanas. Como resultado, se estima que entre un 30-60% de la cobertura actual de biocostras se verá reducida de aquí al final del siglo XXI como resultado del aumento de la presión antrópica y del cambio climático.



MAPA futuro de biocostras modificado de Rodríguez Caballero et al., 2018

Las biocostras son ingenieras de los ecosistemas y regulan la disponibilidad de recursos para otros organismos, como la microfauna del suelo o las plantas vasculares. Por lo tanto, los impactos negativos del cambio climático y de las alteraciones relacionadas con la actividad humana sobre las biocostras muy probablemente tendrán importantes repercusiones para el resto de organismos y, en general, para los ecosistemas donde están presentes, así como sobre su capacidad de proveer bienes y servicios básicos a la sociedad. Además, dada su extensión a nivel global, algunos de estos efectos, como los cambios en el albedo del suelo o el aumento de las emisiones de polvo debido a la pérdida de biocostra, pueden aumentar los impactos del cambio climático en la tierra.



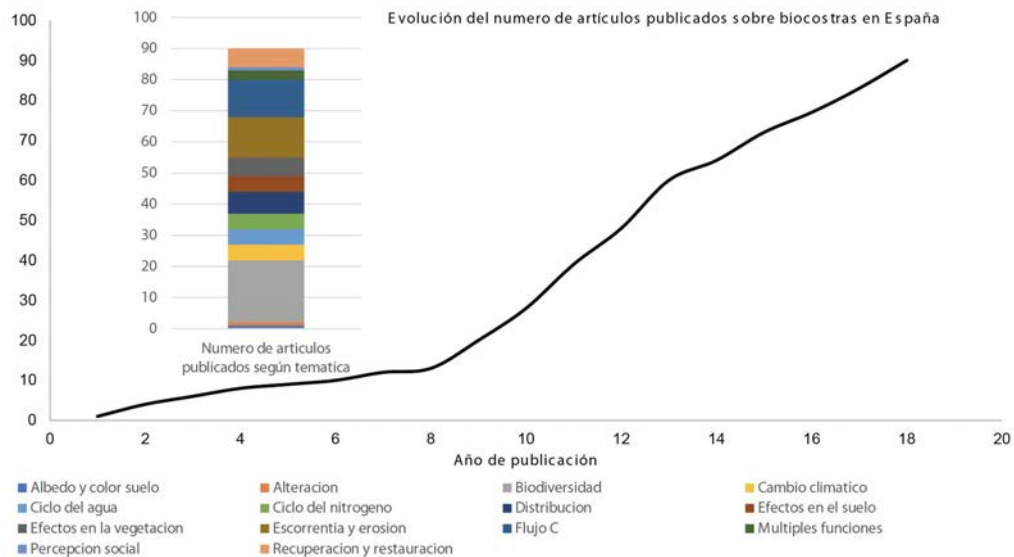
# Las biocostras en España

España es uno de los países con mayor diversidad de ecosistemas, hábitats y especies naturales de Europa, e incluye 4 de las 7 regiones biogeográficas descritas en todo el continente. Esto se debe, en gran parte, a que el territorio español se caracteriza por presentar una elevada heterogeneidad ambiental. Las regiones situadas al norte y noroeste presentan un clima atlántico con abundantes precipitaciones durante todo el año y con pequeñas o moderadas oscilaciones térmicas diurnas y anuales, mientras que el resto (aproximadamente  $\frac{2}{3}$ ) del territorio corresponde a tierras secas donde predomina el clima mediterráneo semiárido con escasas precipitaciones y caracterizado por la presencia de una clara sequía estival. La vegetación dominante en los ecosistemas de tierras secas de la España peninsular son los arbustos y matorrales, donde, con frecuencia, encontramos una abundante cobertura y alta diversidad de biocostras.

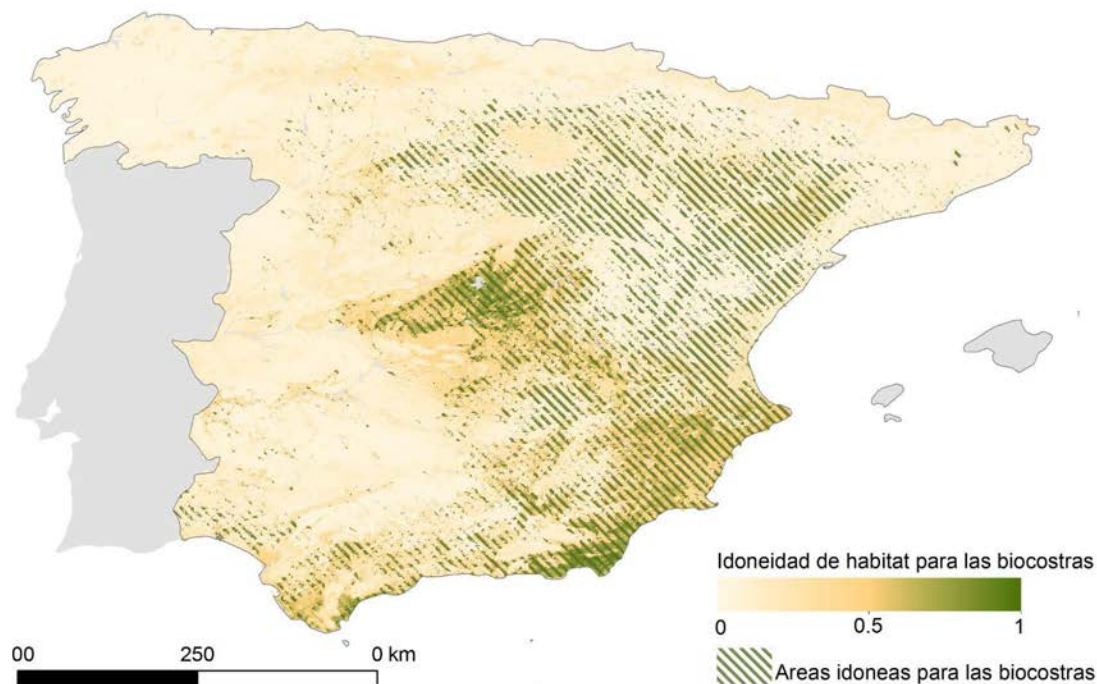


Superficies cubiertas por biocostras en el Parque Natural de Cabo de Gata Níjar, en el desierto de Tabernas, en el municipio de Elda, y en la Sierra de Gádor (de izquierda a derecha).

Los primeros trabajos sobre biocostras en España aparecieron hace ya más de 50 años, aunque aún no se utilizaba el término costra biológica del suelo o biocostra. Sin embargo, no fue hasta la década de los 90 cuando se empezó a estudiar su papel en el funcionamiento de los ecosistemas. Desde entonces hasta la actualidad se han publicado más de un centenar de trabajos sobre biocostras que presentan resultados de estudios realizados en España, lo cual demuestra un aumento del interés generalizado desde el mundo científico por estas comunidades tan importantes para los ecosistemas de las tierras secas, que coincide con el observado en otras zonas del mundo. Una revisión reciente de los estudios sobre biocostras en España, revela que estos representan en torno al 10% del total de estudios publicados en el mundo, lo cual posiciona a España como un referente en el estudio de las biocostras a nivel global.



Número de estudios publicados en España, analizando diferentes funciones y aspectos relacionados con las biocostras. Datos extraídos de López-Rodríguez et al., 2020.



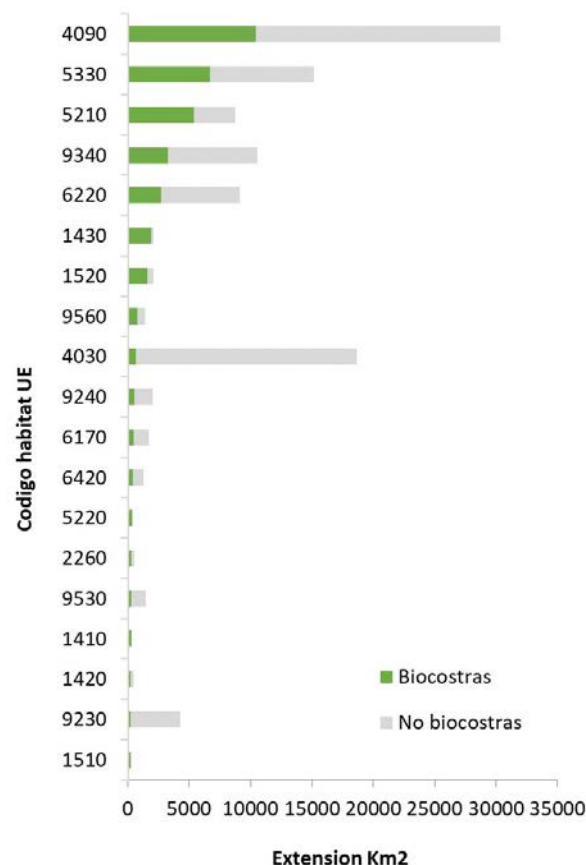
Mapa de idoneidad del territorio para las biocostras (valores = 0 indican las áreas no idóneas mientras que valores próximos a 1 indican máxima idoneidad) y las zonas potenciales para su presencia según los modelos de distribución espacial descritos en el anexo 1.

El siguiente mapa muestra la idoneidad del territorio para las biocostras y las zonas potenciales para su presencia según los modelos de distribución espacial desarrollados a partir de los registros conocidos de presencia de biocostras y diferentes variables climáticas y edáficas y de los usos y coberturas del suelo (ver anexo 1 para más información).

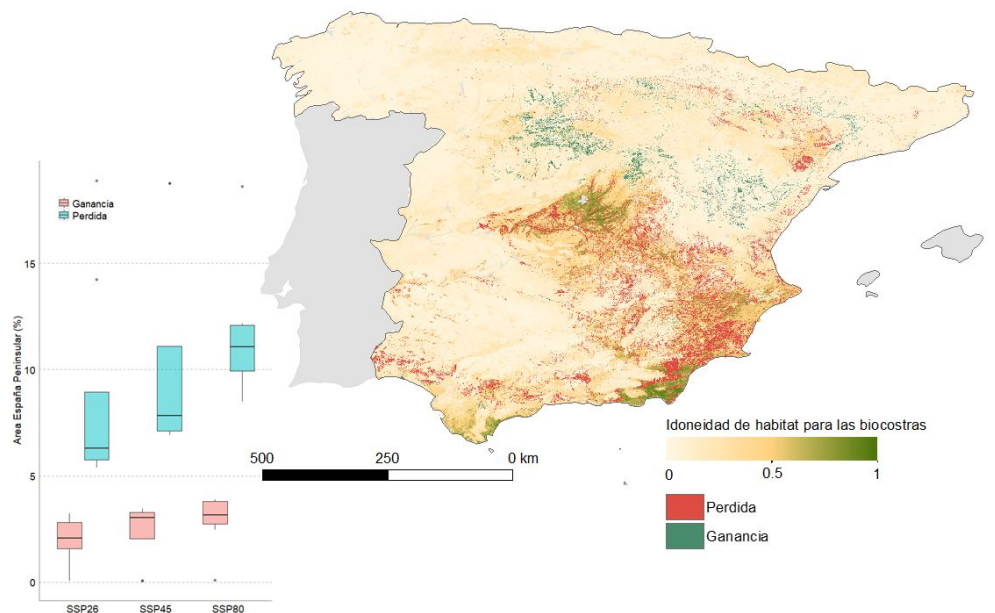
Según los modelos obtenidos, las áreas idóneas para las biocostras cubren una extensión de casi 130.000 km<sup>2</sup> y se encuentran principalmente en las zonas este y sureste de la Península y en la meseta central, que se caracterizan por presentar una mayor aridez y predominancia de matorrales con cobertura dispersa (sobre sustratos calcáreos y yesíferos), lo cual favorece la colonización y desarrollo de las biocostras.

Se ha descrito la presencia e importancia de biocostras en diferentes hábitats del territorio español como son: las estepas de *Macrochloa tenacissima* (Hábitat 6220 según directiva hábitat); o los hábitats de vegetación gipsícola Ibérica (1520), donde según diferentes autores, puede llegar a cubrir más del 60% de la superficie del suelo. La importancia de las biocostras para diferentes funciones del suelo, como por ejemplo la protección frente a la erosión, también ha sido descrita en otros hábitats como los brezales alpinos y boreales (4060) o en diferentes sistemas dunares como son los hábitats 2210, 2230, y 2250 (datos obtenidos de las “Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España 2009”). Existen otros hábitats que, según nuestros modelos, presentan una alta idoneidad para las biocostras, como son los hábitats de matorral termomediterráneo pre-estépico (5330), los matorrales arborescentes de *Juniperus* (5210) y los matorrales halonitrófilos (1430), los brezales oromediterráneos y los brezales secos europeos (4090 y 4030), los encinares (9340) y los bosques endémicos de *Juniperus* (9560). A pesar de que nuestros modelos los identifican como idóneos y existen registros de presencia de biocostras en muchos de ellos, las fichas de la directiva hábitat y las guías de interpretación de estos hábitats no incluyen ninguna referencia sobre las biocostras.

Dado el amplio rango de condiciones ambientales y ecosistemas en los que predominan las biocostras dentro de las tierras secas de España, éstas representan un excelente laboratorio para analizar su estructura y composición, su papel en los procesos clave de los ecosistemas, y su respuesta frente al cambio climático o las alteraciones derivadas de las acciones humanas.



Hábitats dominantes en las zonas identificadas como idóneas para las biocostras según los modelos implementados. La parte verde indica el área ocupada por el hábitat y clasificada como idónea para las biocostras mientras que la parte gris representa las zonas no idóneas para las biocostras dentro del mismo hábitat.



La siguiente figura muestra el resultado de modelizar la distribución espacial de biocostras bajo los diferentes escenarios de cambio climático propuestos en el 6o informe del IPCC. Al igual que se ha descrito a escala global, es muy probable que se produzca una disminución de las áreas idóneas para la presencia de biocostras en la España peninsular como consecuencia del cambio climático. Concretamente, la extensión total de las zonas idóneas para las biocostras actuales se verá reducida entre un 6% y un 9% de su extensión actual según el escenario de cambio climático que se considere. Esta pérdida será especialmente acentuada en las zonas más áridas mientras que se producirá una expansión de su distribución hacia zonas situadas más al norte.

## 4.- Implicaciones para la práctica de conservación

---

En las últimas décadas se ha generado una gran cantidad de conocimiento científico que demuestra tanto las funciones que ejercen las biocostras en los ecosistemas áridos de la Península Ibérica, los servicios ecosistémicos que proveen a la sociedad, así como las amenazas a las que se encuentran sometidas. Sin embargo, la importancia ecológica que tienen estas comunidades y el estado en el que se encuentran no parece haber permeado entre los representantes políticos, los gestores del medio natural, las organizaciones de conservación de la naturaleza y la sociedad en general. Esta falta de conocimiento ha tenido importantes repercusiones en términos de protección ya que hasta la fecha las biocostras no disponen de un marco de protección directa en la normativa de conservación de la biodiversidad aplicable en España. Este hecho ha dificultado la protección de estas comunidades y pone en riesgo su conservación a largo plazo.

Este libro pretende poner a disposición de la sociedad en general, y en especial de los responsables políticos y las administraciones públicas, un resumen del conocimiento científico disponible sobre la distribución de biocostras en la Península Ibérica y servir de guía para la puesta en valor y conservación de estas comunidades a través del impulso de prácticas de conservación, políticas públicas y estrategias de gestión que ayuden a promover programas y planes de acción. Para avanzar en esta dirección, los autores de este libro consideran que también sería necesario adoptar esquemas de trabajo transdisciplinarios que faciliten el trabajo en colaboración entre investigadores de diversas disciplinas (por ejemplo, ecología, sociología y economía) y el resto de las agentes sociales (por ejemplo, administraciones públicas, organizaciones sociales, sectores productivos).



Aunque la protección y conservación debe ser la estrategia prioritaria, en aquellas zonas donde la alteración ya ha ocurrido o no puede evitarse deben desarrollarse estrategias de recuperación activa de las biocostras. Diferentes proyectos desarrollados durante la última década en España ponen de manifiesto que la restauración activa de las biocostras además de acelerar el proceso de recolonización, favorece la recuperación del suelo y sus funciones, y ayuda a la rehabilitación del ecosistema en su conjunto.



Inoculación de cianobacterias para favorecer el desarrollo de la biocrosta eliminada durante el proceso extractivo en una cantera de áridos en la provincia de Almería.

## 5.- Bibliografía

A continuación, se expone un listado de referencias bibliográficas donde se presentan resultados de estudios realizados en la España Peninsular:

- **Ballesteros, M., Ayerbe, J., Casares, M., Cañadas, E. M., Lorite, J. 2017.** Successful lichen translocation on disturbed gypsum areas: A test with adhesives to promote the recovery of biological soil crusts, *Scientific Reports* 7, 1-9, <https://doi.org/10.1038/srep45606>.
- **Bastida, F., Jehmlich, N., Ondoño, S., von Bergen, M., García, C., Moreno, J. L. 2014** Characterization of the microbial community in biological soil crusts dominated by *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poel., and *Squamaria cartilaginea* (With.) P. Jame., and in the underlying soil, *Soil Biology and Biochemistry* 76, 70-79, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.004>
- **Berdugo, M., Soliveres, S., Maestre, F. T. 2014.** Vascular Plant and Biocrusts Modulate How Abiotic Factors Affect Wetting and Drying Events in Drylands, *Ecosystems* 17, 1242-1256, <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9790-4>.
- **Blanco-Sacristán, J., Panigada, C., Tagliabue, G., Gentili, R., Colombo, R., de Guevara, M. L., Maestre, F. T., Rossini, M. 2019.** Spectral diversity successfully estimates the  $\alpha$ -diversity of biocrust-forming lichens, *Remote Sensing* 11, 1-16, <https://doi.org/10.3390/rs11242942>.
- **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, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.025>.
- **Cano-Díaz, C., Mateo, P., Muñoz-Martín, M. Á., Maestre, F. T. 2018.** Diversity of biocrust-forming cyanobacteria in a semiarid gypsiferous site from Central Spain, *Journal of Arid Environments* 151, 83-89, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.11.008>.
- **Cantón, Y., Domingo, F., Solé-Benet, A., and Puigdefábregas, J. 2001.** Hydrological and erosion response of a badlands system in semiarid SE Spain, *Journal of Hydrology* 252, 65-84.
- **Cantón, Y., Del Barrio, G., Solé-Benet, A., and Lázaro, R. 2004.** Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain, *Catena*, 55, 341-365, <https://doi.org/10.1016/S0341-816200108-5>.
- **Cantón, Y., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Lázaro, R., Roncero-Ramos, B., Román, J. R., Solé-Benet, A. 2020.** Water regulation in cyanobacterial biocrusts from drylands: negative impacts of anthropogenic disturbance, *Water*, 12, 720, <https://doi.org/10.3390/w12030720>.
- **Cantón, Y., Roncero-Ramos, B., Román, R., Rodríguez-Caballero, E., Chamizo, S. 2021.** La restauración de biocostras: una herramienta clave para recuperar la funcionalidad de los ecosistemas áridos degradados. *Ecosistemas* 30 (3), 2236. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2236>
- **Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Gallardo, A. 2010.** Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: Insights from a Mediterranean grassland, *Plant and Soil* 333, 21-34, <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0276-7>.

- **Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Rey, A., Soliveres, S., García-Palacios, P. 2011.** *Biological Soil Crust Microsites Are the Main Contributor to Soil Respiration in a Semiarid Ecosystem*, *Ecosystems* 14, 835–847, <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9449-3>.
- **Chamizo, S., Cantón, Y., Rodríguez-Caballero, E., Domingo, F. 2016.** *Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems*, *Ecohydrology* 9, 1208–1221, <https://doi.org/10.1002/eco.1719>.
- **Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Román, J. R., Cantón, Y. 2017.** *Effects of biocrust on soil erosion and organic carbon losses under natural rainfall*, *Catena* 148, 117–125, <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.06.017>.
- **Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y. 2019.** *Non-rainfall water inputs: A key water source for biocrust carbon fixation*, *Science of The Total Environment* 792, 148299, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148299>
- **Concostrina-Zubiri, L., Pescador, D. S., Martínez, I., Escudero, A. 2014b.** *Climatic and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands*, *Biodiversity and Conservation* 23, 1757–1770, <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0683-9>.
- **Concostrina-Zubiri, L., Arenas, J. M., Martínez, I., Escudero, A. 2019.** *Unassisted establishment of biological soil crusts on dryland road slopes*, *Web Ecology* 19, 39–51, <https://doi.org/10.5194/we-19-39-2019>.
- **Cortina, J., Martín, N., Maestre, F. T., Bautista, S. 2010.** *Disturbance of the biological soil crust and performance of *Stipa tenacissima* in a semi-arid Mediterranean steppe*, *Plant and Soil* 334, 311–322, <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0384-4>.
- **Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Rodríguez, J. G. P., Gallardo, A. 2013.** *Biological soil crusts promote N accumulation in response to dew events in dryland soils*, *Soil Biology and Biochemistry* 62, 22–27, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.02.015>.
- **Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Ochoa, V., Gozalo, B., Berdugo, M., Val, J., Singh, B. K. 2016.** *Biocrust-forming mosses mitigate the negative impacts of increasing aridity on ecosystem multifunctionality in drylands*, *New Phytologist* 209, 1540–1552, <https://doi.org/10.1111/nph.13688>.
- **Escolar, C., Martínez, I., Bowker, M. A., Maestre, F. T. 2012.** *Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: Implications for ecosystem structure and functioning*, *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 367, 3087–3099, <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0344>.
- **Escolar, C., Maestre, F. T., Rey, A. 2015.** *Biocrusts modulate warming, and rainfall exclusion effects on soil respiration in a semi-arid grassland*, *Soil Biology and Biochemistry* 80, 9–17, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.019>.
- **Escudero, A., Martínez, I., de la Cruz, A., Otálora, M. A. G., 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, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.12.019>.
- **Guerra, J., Ros, R. M., Cano, M. J., and Casares, M.: 1995.** *Gypsiferous outcrops in SE Spain, refuges of rare, vulnerable and endangered bryophyte, and lichens*, *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie*, 16, 125–135, 1995.
- **Ladrón de Guevara, M., Lázaro, R., Quero, J. L., Ochoa, V., Gozalo, B., Berdugo, M., Uclés, O., Escolar, C., Maestre, F. T. 2014.** *Simulated climate change reduced the capacity of lichen-dominated biocrusts to act as carbon sinks in two semi-arid Mediterranean ecosystems*, *Biodiversity and conservation* 23, 1787–1807, <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0681-y>.
- **Lafuente, A., Berdugo, M., Ladrón de Guevara, M., Gozalo, B., Maestre, F. T. 2018.** *Simulated climate change affects how biocrusts modulate water gain, and desiccation dynamics after rainfall events*, *Ecohydrology*, 11, 1–10, <https://doi.org/10.1002/eco.1935>.

- **Lázaro, R., Cantón, Y., Solé-Benet, A., Bevan, J., Alexander, R., Sancho, L. G., Puigdefábregas, J. 2008.** The influence of competition between lichen colonization and erosion on the evolution of soil surfaces in the Tabernas badlands (SE Spain, and its landscape effects, *Geomorphology*, 102, 252–266, <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2008.05.005>.
- **Llimona, X.:** Las comunidades de líquenes de los yesos de España, Universidad de Barcelona, Secretariado de Publicaciones, Barcelona, 1974.
- **López-Rodríguez, M. D., Chamizo, S., Cantón, Y., Rodríguez-Caballero, E. 2020.** Identifying social-ecological gaps to promote biocrust conservation actions. *Web Ecology* 20, 117–132, <https://doi.org/10.5194/we-20-117-2020>, 2020.
- **Lorite, J., Agea, D., García-Robles, H., Cañadas, E. M., Rams, S., Sánchez-Castillo, P. 2019:** Plant recovery techniques do not ensure biological soil-crust recovery after gypsum quarrying: a call for active restoration, *Restoration Ecology* 1–10, <https://doi.org/10.1111/rec.13059>.
- **Maestre, F. T., Bowker, M. A., Cantón, Y., Castillo-Monroy, A. P., Cortina, J., Escolar, C., Escudero, A., Lázaro, R., Martínez, I. 2011.** Ecological and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain, *Journal of Arid Environment* 75, 1282–1291, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.12.008>.
- **Maestre, F. T., Escolar, C., de Guevara, M. L., Quero, J. L., Lázaro, R., Delgado-Baquerizo, M., Ochoa, V., Berdugo, M., Gozalo, B., Gallardo, A. 2013.** Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands, *Global Change Biology* 19, 3835–3847, <https://doi.org/10.1111/gcb.12306>.
- **Miralles, I., Domingo, F., García-Campos, E., Trasar-Cepeda, C., Leirós, M. C., Gil-Sotres, F. 2012.** Biological and microbial activity in biological soil crusts from the Tabernas desert, a sub-arid zone in SE Spain, *Soil Biology and Biochemistry* 55, 113–121, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.06.017>.
- **Miralles, I., Ladrón de Guevara, M., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Ortega, R., van Wesemael, B., Cantón, Y. 2018.** Soil CO<sub>2</sub> exchange controlled by the interaction of biocrust successional stage, and environmental variables in two semiarid ecosystems, *Soil Biology and Biochemistry* 124, 11–23, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.05.020>.
- **Ochoa-Hueso, R. Manrique, E. 2011.** Effects of nitrogen deposition and soil fertility on cove, and physiology of *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd., a lichen of biological soil crusts from Mediterranean Spain, *Environmental Pollution* 159, 449–457, <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.021>.
- **Raggio, J., Allan Green, T. G., Sancho, L. G., Pintado, A., Colesie, C., Weber, B., Büdel, B. 2017.** Metabolic activity duration can be effectively predicted from macroclimatic data for biological soil crust habitats across Europe, *Geoderma* 306, 10–17, <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.07.001>.
- **Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y., Chamizo, S., Afana, A., Solé-Benet, A. 2012.** Effects of biological soil crusts on surface roughness and implications for runoff and erosion, *Geomorphology*, 145–146, 81–89, <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.12.042>, 2012.
- **Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y., Lázaro, R., Solé-Benet, A. 2014.** Cross-scale interactions between surface component, and rainfall properties. Non-linearities in the hydrological and erosive behavior of semiarid catchments, *Journal of Hydrology* 517, 815–825, <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.06.018>.
- **Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y., Jetten, V. 2015.** Biological soil crust effects must be included to accurately model infiltration, and erosion in drylands: An example from Tabernas Badlands, *Geomorphology*, 241, 331–342, <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.03.042>.
- **Rodríguez-Caballero, E., Castro, A.J., Chamizo, S., Quintas-Soriano, C., García-Llorente, M et al., 2017.** Ecosystem services provided by biocrusts: From ecosystem functions to social values. *Journal of Arid Environments* 159, 45–53, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.09.005>.
- **Rodríguez-Caballero, E., Chamizo, S., Roncero-Ramos, B., Román, R., Cantón, Y. 2018.** Runoff from biocrust: A vital resource for vegetation performance on Mediterranean steppes, *Ecohydrology*, 11, 1–13, <https://doi.org/10.1002/eco.1977>.
- **Román, J. R., Roncero-Ramos, B., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y. 2018.** Restoring soil functions by means of cyanobacteria inoculation: Importance of soil conditions and species selection, *Land Degradation and Development* 28, 31840–3193.

- **Roncero-Ramos, B., Román, J. R., Gómez-Serrano, C., Cantón, Y., Acién, F. G. 2019.** Production of a biocrust-cyanobacteria strain (*Nostoc commune*) for large-scale restoration of dryland soils. *Journal of Applied Phycology* 31, 2217-2230, <https://doi.org/10.1007/s10811-019-1749-6>.
- **VV.AA., 2009.** Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino

### Otras referencias bibliográficas relevantes:

- **Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T., Eldridge, D. J. 2018.** Biocrusts: the living skin of the earth, *Plant and Soil*, 429, 1-7, <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>.
- **Reed, S., Maestre, F.T., Ochoa-Hueso, R., Kuske, C.R., Darrouzet-Nardi, A et al., 2016.** Biocrusts in the Context of Global Change In: Weber, B., Büdel, B., Belnap, J. (eds) *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Ecological Studies, vol 226. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0\\_22](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_22)
- **Rodríguez-Caballero, E., Belnap, J., Büdel, B., Crutzen, P., Andreae, M.O et al., 2018.** Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience* 11, 185-189, <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0072-1>.
- **Rodríguez-Caballero, E., Stanelle, T., Egerer, S., Cheng, Y., Su, H et al., 2022.** Global cycling and climate effects of aeolian dust controlled by biological soil crusts. *Nature Geoscience* 15, 458-463, <https://doi.org/10.1038/s41561-022-00942-1>
- **Eldridge, D.J., Reed, S., Travers, S.K., Bowker, M., Maestre, F.T et al. 2020.** The pervasive and multifaceted influence of biocrusts on water in the world's drylands. *Global Change Biology* 26, 6003- 6014. <https://doi.org/10.1111/gcb.15232>
- **Weber, B., Belnap, J., Büdel, B.** Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Ecological Studies, vol 226. Springer, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0>
- **Weber, B., Belnap, J., Büdel, B., Antoninka, A.J., Barger, N.N et al., 2022.** What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological reviews*, <https://doi.org/10.1111/brv.12862>

## Índice de ilustraciones

---

- **Página 5:** Fotografía de Yolanda Cantón
- **Página 6:** Fotografías de Max Mallen-Cooper, Yolanda Cantón, Emilio Rodríguez-Caballero, Matthew Bowker,
- **Página 8:** Ilustración realizada por Monica Exposito-Granados
- **Página 10:** Ilustración realizada por Monica Exposito-Granados
- **Página 11:** Fotografías de Beatriz Roncero Ramos y Emilio Rodríguez Caballero
- **Página 12:** Fotografías de Beatriz Roncero Ramos
- **Página 13:** Fotografías de Beatriz Roncero-Ramos, Juan Miguel Requena-Mullor, Juan Mota
- **Página 14:** Fotografías de Emilio Rodríguez-Caballero, Max Mallen-Cooper
- **Página 16:** Ilustración realizada por Monica Exposito-Granados
- **Página 17:** Ilustración realizada por Bea Roncero-Ramos
- **Página 19:** Ilustración realizada por Emilio Rodríguez-Caballero
- **Página 20:** Fotografías de Yolanda Cantón
- **Página 21:** Composición realizada por Sonia Chamizo
- **Página 22:** Fotografías de Raúl Román y Yolanda Cantón
- **Página 23:** Ilustración realizada por Emilio Rodríguez-Caballero
- **Página 25:** Fotografías de Sonia Chamizo Juan Mota y Emilio Rodríguez-Caballero
- **Página 29:** Fotografías de Juan Mota, Sonia Chamizo, Emilio Rodríguez-Caballero
- **Página 35:** Ilustración realizada por Sonia Chamizo
- **Página 36:** Fotografía Yolanda Cantón