

RESUMEN

La degradación del suelo, que abarca fenómenos como la erosión, la pérdida de materia orgánica, el desequilibrio de nutrientes y la contaminación, constituye un desafío global significativo. Este problema se ve agravado por el cambio climático y las prácticas agrícolas insostenibles, siendo especialmente pronunciado en las zonas áridas, que representan más del 40% de la superficie terrestre. Se estima que entre el 10% y el 20% de las zonas áridas se encuentran degradadas, lo que hace necesario la aplicación de estrategias de restauración que permitan restablecer las funciones del suelo, impulsando mecanismos para el secuestro de carbono, el aumento de la estabilidad superficial que reduzca la susceptibilidad del suelo a la erosión hídrica y eólica, o la mejora de la retención de agua, todos ellos aspectos esenciales para sustentar el crecimiento y productividad de la vegetación y preservar la salud de los ecosistemas. Sin embargo, la mejora en estas propiedades a menudo se ve limitada por las características inherentes a los suelos de zonas áridas como su baja fertilidad y disponibilidad de agua y alta susceptibilidad a la erosión.

En tierras agrícolas, el uso de fertilizantes químicos ha sido una solución común para enfrentar dichas limitaciones, pero su uso excesivo ha generado problemas de contaminación del suelo, desequilibrio de nutrientes, aumento de la erosión o pérdida de biodiversidad. Enfoques como el uso de enmiendas orgánicas o biofertilizantes, han ofrecido una alternativa más ecológica y sostenible. Las enmiendas orgánicas mejoran la estructura y fertilidad del suelo, aunque su implementación puede ser costosa y, si se aplican en exceso, pueden producir efectos adversos como un aumento de la salinidad del suelo. Por otro lado, los biofertilizantes, que contienen microorganismos beneficiosos, transforman nutrientes inorgánicos en formas biodisponibles para las plantas, actuando directamente sobre el ciclo de nutrientes. Sin embargo, su aporte más lento de nutrientes puede no satisfacer las demandas inmediatas de las plantas, especialmente en suelos muy degradados.

Entre los microorganismos más prometedores usados como biofertilizantes y para la mejora de las condiciones edáficas se encuentran las cianobacterias, gracias a su capacidad para fijar carbono y nitrógeno y producir hormonas que promueven el crecimiento vegetal y su papel en la mejora de la estabilidad del suelo. Mientras las especies de cianobacterias acuáticas se han usado extensamente con este fin, las cianobacterias de suelo han sido escasamente utilizadas. En particular, las cianobacterias formadoras de biocostra que destacan por su adaptación a las condiciones extremas de zonas áridas y su rol como colonizadoras pioneras de suelos degradados. Estos microorganismos, al establecerse, mejoran la estructura y fertilidad del suelo y crean un entorno más favorable para el desarrollo de otros microorganismos, promoviendo la formación de biocostras más evolucionadas y el establecimiento de la vegetación. Gracias a su papel fundamental en el suelo, las cianobacterias podrían emplearse

como inoculantes para la restauración de suelos degradados tanto en zonas naturales como agrícolas. Su aplicación, combinada con estrategias más habituales, como el uso de enmiendas orgánicas, podría tener efectos sinérgicos en la mejora del suelo. Sin embargo, hasta la fecha, el impacto de esta combinación no ha sido investigado a fondo. A pesar del potencial de esta estrategia en la restauración, persisten incertidumbres por resolver: 1) Determinar cómo el tipo y la dosis de la enmienda influyen en el desarrollo del inóculo y en su efecto sobre el suelo; 2) Establecer métodos efectivos para almacenar, transportar y facilitar la aplicación y colonización del inóculo en condiciones de campo; 3) Finalmente, para su implementación a gran escala, diseñar una planificación adecuada de la distribución espacial de la vegetación y la inoculación de cianobacterias en los claros, con el objetivo de maximizar el éxito de la restauración. Con ello se pretende optimizar el uso de recursos limitados en zonas áridas replicando los procesos ecohidrológicos propios de estos ecosistemas.

El principal objetivo de esta tesis es evaluar estrategias efectivas y de bajo coste para la restauración de suelos degradados en zonas áridas. Este enfoque integra el uso de cianobacterias formadoras de biocostras y enmiendas orgánicas junto con una planificación espacial optimizada de vegetación y biocostra para maximizar la disponibilidad de agua y nutrientes para las plantas.

Para ello, en primer lugar, se evaluó, a través de un experimento de microcosmos, el efecto de diferentes dosis de enmienda orgánica consistente en lodos de depuradora compostados (SS), junto con la inoculación del suelo con un consorcio de cianobacterias nativas de biocostra, sobre el crecimiento del inóculo y sobre la fertilidad y estabilidad del suelo. Así mismo, se evaluó la capacidad de las cianobacterias para inmovilizar un exceso de sales en los suelos enmendados con SS. Los resultados mostraron que el crecimiento de las cianobacterias, reflejado en un aumento del contenido en clorofila a del suelo, se vio favorecido por la presencia de SS pero a baja concentración (5 t ha^{-1} a una profundidad de 2 cm). A medida que aumentó la dosis de SS, se observó una disminución en el crecimiento del inóculo, lo que se atribuyó a la competencia entre las cianobacterias inoculadas y la comunidad bacteriana nativa de la enmienda orgánica. No obstante, el incremento en la concentración de SS promovió una mejora significativa de la fertilidad del suelo, reflejada en el aumento del contenido de carbono orgánico y exopolisacáridos. La presencia de las cianobacterias tuvo un impacto significativo en la mejora de la estabilidad del suelo, reduciendo su susceptibilidad a la erosión hídrica y eólica. Además, la inoculación provocó una disminución de la conductividad eléctrica en los lixiviados del suelo, lo que sugiere su potencial para la biorremediación de suelos salinos. Este resultado destaca la eficacia de utilizar esta estrategia para mitigar el aumento de la salinidad asociado con la aplicación de ciertos fertilizantes en los suelos agrícolas (Capítulo I).

En segundo lugar, se utilizaron residuos de papel como enmienda orgánica del suelo, los cuales, además de aportar nutrientes, pueden mejorar la retención de agua y la estabilidad del suelo.

Estos residuos se aplicaron sobre suelos degradados por diversas actividades antropogénicas en forma de acolchado. Se evaluaron los efectos combinados de la enmienda y el consorcio de cianobacterias nativas utilizado previamente, tanto en un experimento de microcosmos como en condiciones de campo. El inóculo de cianobacterias pudo sobrevivir en los residuos de papel durante más de un año, con una transferencia parcial de algunas cepas al suelo subyacente. Además, la combinación de ambas estrategias condujo a un incremento significativo de los nutrientes, carbono y nitrógeno, así como a una mejora en la estabilidad superficial y la capacidad de retención de agua del suelo. La diversidad y la abundancia de microorganismos del suelo no se vieron alteradas ni por el inóculo ni por la adición de papel en el corto plazo, lo que sugiere que este enfoque también ayuda a preservar la biodiversidad natural del suelo (Capítulo II).

Considerando los desafíos logísticos asociados con la restauración de grandes superficies, como el almacenamiento, transporte y éxito en el establecimiento de los inóculos, se evaluó la viabilidad de incorporar las cianobacterias formadoras de biocostras combinadas con enmiendas orgánicas en la formulación de pellets. El objetivo de este experimento fue evaluar el efecto de combinaciones específicas de composición de pellets, tipo de aditivo, dosis y sus interacciones sobre la estabilidad física de los pellets, la viabilidad de las cianobacterias durante el almacenamiento y la capacidad de los pellets para facilitar la transferencia del inóculo al suelo y promover su colonización. La composición de los pellets desempeñó un papel crucial en su cohesión y en la supervivencia y transferencia del inóculo. Los pellets a base de papel demostraron una excelente estabilidad durante el almacenamiento y transporte, manteniendo una alta viabilidad del inóculo durante los cuatro meses ensayados. No obstante, su capacidad para promover la colonización de cianobacterias en suelos degradados fue limitada, ya que la alta resistencia a la desintegración del papel, tras la hidratación, dificultó la liberación efectiva del inóculo. En cambio, los pellets de biochar y vermicompost ofrecieron un mejor equilibrio entre la conservación de la viabilidad de las cianobacterias y su liberación al suelo, favoreciendo así una colonización exitosa. Aunque estos pellets fueron menos resistentes durante la manipulación, la combinación de nutrientes del vermicompost y las propiedades disgregantes del biochar mejoraron la transferencia del inóculo, especialmente en las concentraciones más bajas utilizadas (Capítulo III).

Teniendo en cuenta los beneficios de las enmiendas orgánicas, la inoculación de cianobacterias nativas y sus estrategias combinadas, así como la posibilidad de integrarlas en pellets fáciles de almacenar, transportar y aplicar en restauraciones a gran escala, el siguiente paso para restaurar eficazmente las áreas degradadas es desarrollar un enfoque integral. Este enfoque debe permitir planificar acciones de restauración que consideren las complejas interacciones de redistribución de agua y nutrientes en ambientes áridos. En estos sistemas complejos, los claros entre las plantas, a

menudo cubiertos por biocostras, actúan como fuentes de escorrentía y nutrientes para la vegetación adyacente, que a su vez actúa como sumidero de estos recursos. Para evaluar la idoneidad de la introducción de inoculantes de biocostras en claros sobre la redistribución de agua y nutrientes a escala de ladera, se realizó un estudio que modeló la restauración activa de la biocostra mediante la inoculación de cianobacterias y diversas configuraciones espaciales de vegetación en una ladera de un sitio de estudio degradado. El objetivo de esta modelización fue identificar la combinación óptima de coberturas del suelo (biocostra y vegetación) que maximice el suministro de agua y nutrientes a la vegetación, minimizando a la vez las pérdidas por erosión. Para ello, se utilizó el modelo de erosión del suelo espacialmente distribuido Limburg (LISEM), simulando además diferentes intensidades de lluvia y tamaños de vegetación. Los resultados mostraron que la incorporación de vegetación en la pendiente redujo tanto la escorrentía como la erosión, siendo la configuración más eficaz aquella en la que las plantas se ubicaron en las áreas de mayor acumulación de agua. Además, la restauración activa de la biocostra mediante la inoculación del suelo con cianobacterias redujo significativamente la erosión, especialmente durante las primeras etapas de desarrollo de las plantas, manteniendo al mismo tiempo el suministro de agua a la vegetación (Capítulo IV).

Los resultados de esta tesis permiten concluir que la aplicación combinada de cianobacterias formadoras de biocostras y enmiendas orgánicas, como lodos de depuradora (SS) y residuos de papel, genera beneficios sinérgicos para la restauración de suelos degradados. La incorporación de estos residuos mejora significativamente la fertilidad del suelo, aumentando el contenido de carbono orgánico y exopolisacáridos, e incrementa su capacidad de retención de agua y la estabilidad en el caso del papel. Las cianobacterias, por su parte, desempeñan un papel crucial en la estabilización del suelo, reduciendo su susceptibilidad a la erosión hídrica y eólica. Se obtuvieron resultados prometedores tanto en microcosmos como en experimentos de campo, donde los residuos de papel crearon un entorno ideal para el crecimiento de cianobacterias y la posterior colonización del suelo, sin alterar la diversidad del microbiota. Además, el desarrollo de pellets con cianobacterias y enmiendas orgánicas ha mostrado un gran potencial para la restauración a gran escala, con la creación de pellets resistentes al almacenamiento y transporte, capaces de mantener la viabilidad del inóculo en el tiempo y facilitar la colonización del suelo una vez aplicados en campo. No obstante, los resultados dependen de la formulación del pellet, ya que su efectividad puede variar según los componentes y las dosis utilizadas. Finalmente, considerando las interacciones ecohidrológicas características de los ambientes áridos, la modelización espacial de las diferentes cubiertas permitió identificar disposiciones espaciales óptimas de la vegetación que, junto con la restauración de las biocostras en los claros entre plantas, contribuyen a reducir la escorrentía y la erosión en el sistema. Este enfoque minimiza la pérdida de recursos críticos, como agua y nutrientes, y favorece el éxito de las iniciativas de restauración a gran escala.

ABSTRACT

Soil degradation, which encompasses issues such as erosion, loss of organic matter, nutrient imbalance, and pollution, is a significant global challenge. This problem is intensified by climate change and unsustainable agricultural practices, particularly in drylands, which cover more than 40% of the Earth's surface. It is estimated that 10–20% of drylands are degraded, underscoring the need for restoration strategies aimed at reviving soil functions. These strategies should enhance carbon sequestration, improve surface stability to reduce susceptibility to wind and water erosion, and increase water retention—key factors for supporting vegetation growth and ecosystem health. However, improvements in these properties are often limited by the inherent characteristics of dryland soils, such as low fertility, scarce water availability, and high erosion susceptibility.

In agricultural lands, chemical fertilizers have traditionally been used to address these soil limitations. However, excessive application has led to soil contamination, nutrient imbalances, increased erosion, and biodiversity loss. Alternatives such as organic amendments and biofertilizers offer more eco-friendly and sustainable solutions. Organic amendments improve soil structure and fertility, but their implementation can be costly, and their excessive use may lead to negative consequences, such as increased soil salinity. Biofertilizers, which contain beneficial microorganisms, convert inorganic nutrients into bioavailable forms for plants, thereby directly influencing the nutrient cycle. However, their slower nutrient release may not meet the immediate needs of plants, especially in highly degraded soils.

One of the most promising groups of microorganisms used as biofertilizers and for soil improvement is cyanobacteria. These microorganisms can fix carbon and nitrogen, produce plant growth-promoting hormones, and enhance soil stability. While aquatic cyanobacterial species have been widely applied for these purposes, soil-based cyanobacteria remain underutilized. In particular, biocrust-forming cyanobacteria, which are adapted to extreme arid conditions and act as pioneer colonizers of degraded soils, hold significant potential. These microorganisms, once established, improve soil structure and fertility and create favourable conditions for the growth of other microorganisms, facilitating the development of more developed biocrusts and the establishment of vegetation. Due to their critical role in soil ecosystems, cyanobacteria could be used as inoculants for restoring degraded soils in both natural and agricultural areas. Combined with conventional strategies like organic amendments, they might have potential to create synergistic effects on soil improvement. However, the combined impact of these methods has not been thoroughly studied yet. Despite the promising potential for restoration, several uncertainties remain to be addressed: 1) Understanding how the type and dosage of

amendments affect inoculum development and its impact on soil properties; 2) Developing effective methods for storing, transporting, and applying inoculants to ensure successful field colonization; 3) For large-scale implementation, designing the best spatial distribution for vegetation together with cyanobacteria inoculation in open areas to maximize restoration success. The aim would be to optimize the use of limited resources in drylands by replicating the ecohydrological processes that define these ecosystems.

The main objective of this thesis is to evaluate effective and low-cost strategies for restoring degraded dryland soils. This approach integrates the use of biocrust-forming cyanobacteria and organic amendments with optimized spatial configuration for vegetation and biocrusts to maximize water and nutrients availability for plants.

To this end, a microcosm experiment was initially conducted to evaluate the effects of different doses of an organic amendment made from composted sewage sludge (SS), combined with the inoculation of soil with a consortium of native biocrust-forming cyanobacteria. This study focused on the growth of the inoculum, as well as on soil fertility and stability. Additionally, the ability of cyanobacteria to immobilize excess salts in soils amended with SS was assessed. Results showed that cyanobacterial growth, as evidenced by increased chlorophyll *a* content in the soil, was enhanced by the presence of SS, but only at low concentrations (5 t ha⁻¹ at a depth of 2 cm). Higher SS doses reduced inoculum growth, likely due to competition between the inoculated cyanobacteria and the native bacterial community in the organic amendment. However, higher SS concentrations significantly improved soil fertility, as evidenced by increased organic carbon and exopolysaccharide content. The presence of cyanobacteria notably improved soil stability, reducing susceptibility to wind and water erosion. Furthermore, inoculation reduced the electrical conductivity of soil lixiviates, suggesting its potential for bioremediation of saline soils. This highlights the effectiveness of this strategy in mitigating the salinity increases associated with certain fertilizers in agricultural soils (Chapter I).

In a second study, paper waste was used as an organic soil amendment, which, in addition to providing nutrients, has the potential to enhance water retention and improve soil stability. This waste was applied as a mulch on degraded soils affected by various anthropogenic activities. The combined effects of the amendment and the previously used native cyanobacteria consortium were evaluated in both microcosm experiments and field conditions. Cyanobacteria inoculum survived in the paper waste for over a year, with partial transfer of some strains to the underlying soil. Moreover, the combination of both strategies significantly increased nutrient, carbon, and nitrogen content, as well as soil surface stability and water retention capacity. Neither the inoculum nor the paper addition

affected soil microbial diversity or abundance in the short term, suggesting that this approach also preserves natural soil biodiversity (Chapter II).

Given the logistical challenges of large-scale restoration, such as inoculum storage, transport, and establishment success, the feasibility of incorporating biocrust-forming cyanobacteria with organic amendments into pellet formulations was evaluated. This experiment assessed the effects of specific pellet compositions, types of additives, doses, and their interactions on pellet physical stability, cyanobacteria viability during storage, and the ability of pellets to transfer inoculum to soil and promote colonization. Pellet composition played a crucial role in cohesion, as well as in inoculum survival and transfer. Paper-based pellets demonstrated excellent stability during storage and transport, maintaining high inoculum viability for four months. However, their ability to promote cyanobacteria colonization in degraded soils was limited, as the high resistance of paper to disintegration after hydration hindered effective inoculum release. In contrast, biochar and vermicompost pellets achieved a better balance between cyanobacteria viability preservation and soil release, favouring successful colonization. Although these pellets were less durable during handling, the combination of vermicompost nutrients and the dispersive properties of biochar improved inoculum transfer, particularly at lower concentrations (Chapter III).

Considering the benefits of organic amendments, native cyanobacteria inoculation, and their combined strategies, as well as the potential to integrate them into pellets for easy storage, transport, and large-scale application, the next step for effectively restoring degraded areas is to develop a comprehensive approach for their implementation. This approach should enable the planning of restoration actions that consider the complex interactions of water and nutrient redistribution in arid environments. In these complex systems, interplant soil, often covered by biocrusts, acts as runoff and nutrient sources for adjacent vegetation, which in turn serves as a sink for these resources. To assess the suitability of introducing biocrust inoculants into open spaces for water and nutrient redistribution at the slope scale, the active restoration of biocrusts through cyanobacteria inoculation and various spatial vegetation configurations on a degraded slope were modelled. The goal of this modelling was to identify the optimal combination of soil covers (biocrust and vegetation) to maximize water and nutrient supply to vegetation while minimizing erosion losses. For this purpose, the Limburg Soil Erosion Model (LISEM) was used, also simulating different rainfall intensities and vegetation sizes. Results showed that including vegetation reduced both runoff and erosion, with the most effective configuration placing plants in areas of highest water accumulation. Active biocrust restoration through cyanobacteria inoculation significantly reduced erosion, especially during early plant development stages, while maintaining water supply to vegetation (Chapter IV).

The results of this thesis lead to the conclusion that the combined application of biocrust-forming cyanobacteria and organic amendments, such as sewage sludge and paper waste, results in synergistic benefits for restoring degraded soils. These amendments significantly improve soil fertility, by increasing organic carbon and exopolysaccharide content, and enhance water retention capacity and stability, especially with paper. Cyanobacteria play a crucial role in soil stabilization, reducing susceptibility to wind and water erosion. Promising results were obtained in both microcosm and field experiments, where paper waste created an ideal environment for cyanobacteria growth and subsequent soil colonization, without shifting microbial diversity. Furthermore, developing pellets containing cyanobacteria and organic amendments showed great potential for large-scale restoration. These pellets were resistant to storage and transport, maintaining inoculum viability over time and facilitating soil colonization once applied in the field. However, pellet effectiveness depended on their formulation, as results varied with composition and doses. Finally, considering the ecohydrological interactions characteristic of dryland environments, spatial modelling of different soil covers identified optimal vegetation arrangements that, combined with biocrust restoration in interplant areas, reduce runoff and erosion. This approach minimizes the loss of essential resources like water and nutrients, supporting the success of large-scale restoration efforts.

La realización de esta tesis ha sido posible gracias a la concesión de una ayuda predoctoral para la formación del personal investigador por parte de la Junta de Andalucía (PREDOC_01461) en el marco del programa para el desarrollo y la atracción del talento investigador en Andalucía. La tesis se ha desarrollado en el marco de los proyectos “Efecto de la redistribución de agua en el funcionamiento de la vegetación de zonas áridas e implicaciones hidrológicas en un contexto de cambio climático” RH2O-ARID (P18-RT-5130) financiado por la Junta de Andalucía con fondos europeos para el desarrollo regional y “Combinación sinérgica de consorcios microbianos y residuos ricos en C apoyada en tecnologías VANT para restaurar zonas áridas con semillas: interacciones bióticas-abióticas” (TED2021-132332B-C21) financiado por MCIN/AEI/10.13039/501100011033 y por la Unión Europea "NextGenerationEU"/PRTR



“We do not inherit the earth from our ancestors; we borrow it from our children.”

Native American proverb

Agradecimientos/Acknowledgements

Cuando comencé este largo y complicado camino ni siquiera estaba del todo segura de qué era lo que quería. Para colmo, los primeros meses no fueron fáciles: parecía que todo lo que podía salir mal, lo hacía. Problemas con el contrato, becas que se caían, trámites burocráticos interminables hicieron que el inicio fuera más una prueba de resistencia que un impulso motivador. Parecía que el camino se hacía más largo en vez de más corto, pero aquí estamos, tras todo eso, celebrando no solo el final, sino también el increíble viaje de aprendizaje y crecimiento que ha sido este proceso. Y, claro, todo eso no hubiera sido posible sin las personas que han estado a mi lado, acompañándome en cada logro y cada derrota.

Quiero comenzar agradeciendo a mis maravillosas directoras, quienes compartieron conmigo este maratón final. Sé que llegamos a la meta agotadas, pero con éxito. Gracias por la paciencia, el apoyo, la dedicación y, sobre todo, por no rendiros nunca, incluso cuando parecía que el reloj jugaba en nuestra contra. A Yolanda, mi jefa, qué decir... Gracias por haber creído en mis capacidades mucho más que yo misma. Desde el primer día confiaste en mí y me diste la oportunidad de crecer y aprender. A veces parecía que no me dejabas ni respirar, pero todo lo que me has enseñado ha sido clave para llegar hasta aquí. Siempre has estado ahí para apoyarme y guiarme, con consejos tanto profesionales como personales, incluso en esos momentos en los que yo misma dudaba de poder dar el siguiente paso. A Sonia, que, aunque ahora sea parte de la élite más lista, sigue siendo humilde como cuando la conocí. Tus risas, chismes y reflexiones compartidas en los desayunos me recuerdan siempre que detrás de cada gran científica hay una persona humana, accesible y cálida. A la “vieja'l visillo” científica, que, a pesar de no ser oficialmente mi codirector, ha desempeñado ese cargo en varias ocasiones. Gracias por tu ayuda para resolver con una facilidad impresionante todos los problemas de estadística y esos errores de R que parecían no tener fin. Y, naturalmente, por tus investigaciones extracientíficas que han llevado al gran descubrimiento de que mis orígenes están mucho más cerca de lo que se pensaba.

A los demás ecohidrólogos y restauradores, mi familia científica durante todos estos años, gracias por haber sido mucho más que compañeros de trabajo. Empezando por Bea, gracias por permitirme ser la segunda madre de las cianobacterias que aislaste y cuidaste con tanto cariño. Y a Raúl, por guiarme en la transición desde el mar hasta el suelo, transmitiéndome todos tus conocimientos sobre análisis de laboratorio, y haciéndome sentir siempre acompañada en este viaje de aprendizaje. A Borja, compañero de aventuras en el campo, gracias por convertir los momentos más complicados en algo más llevadero con tus bromas y tu humor. A Carlos, por el arroz de coco y los pasos prohibidos que ya son leyenda en el grupo. A Aitor, por tu falta de filtros y por transformar cada almuerzo en un espectáculo inolvidable y, a veces, un poco perturbador. A Juan por las clases de almeriense avanzado. A Jani, que compartiste conmigo los momentos más frustrantes, lidiando con semillas que se negaban a germinar y pellets que siempre se contaminaban. Gracias por transformar el caos científico en momentos de complicidad y

risas. Grazie soprattutto a Carlotta, la vera italiana del gruppo, per avermi aiutato a non dimenticare la mia lingua madre e per ricordarmi che le radici sono importanti, sia nella scienza che nella vita.

También quiero agradecer a todo el departamento de Agronomía: a mis compañeros de despacho, a los profesores y al técnico Manolo, quien, como siempre, me recuerda que fui yo la que rompió los materiales de laboratorio (¡sí, lo reconozco!). Gracias también a los técnicos de la EEZA, especialmente a Olga, al CECOUAL y a la Universidad de Sevilla, en particular a Miriam, Bea y Elo, por su apoyo en los experimentos y por todo el conocimiento compartido. Y, por supuesto, a “Los Prohibidos”, el grupo más divertido e inesperado de esta historia. Somos la prueba viviente de que los mejores lazos nacen en los lugares más improbables y de que la ciencia se vuelve mucho más interesante cuando se comparte.

I extend my thanks to Gabi and the UBT group, where I had the privilege of doing my PhD stay. Thanks to Wisnu, Samuel, Birgit, Barbara, Monika, Angelika, Nadine, Matthias, Isi, Kristina, Matevž, Carolina, Nória, Adrian, Rodrigo, Morten, Xin, Selen, Toby, Prisca, Florian and all the bachelor and master students. I am grateful for everything I learned from each of you and for the welcoming, family-like atmosphere of the group. The coffee breaks, lunch times, and beers after work were much more than just moments of relaxation—they were opportunities to build connections, and share laughs that I will always cherish. Thank you for making my stay an unforgettable experience. A special thanks to my crazy flatmates: Andreja, Tanya, Irene, and Bianca. Despite our short time together, we somehow managed to have deep existential discussions, offer each other mutual help, and, of course, share lots of food. Even with all the chaos, we built a bond that I’ll always remember.

Naturalmente, non posso non ringraziare i miei genitori, senza i quali tutto questo non sarebbe mai stato possibile. Grazie per gli innumerevoli pacchi da giù (che, in questo caso, erano da su), pieni di amore e di tutto ciò che mi faceva sentire a casa. Grazie per le infinite chiamate e videochiamate, anche quelle in cui non ci dicevamo nulla, ma che accorciavano quei 1964 km e quelle 14 ore di viaggio, rendendo la distanza molto meno pesante per tutti. Grazie, mami, per avermi spinto a intraprendere questa avventura che mi ha permesso di crescere come persona e professionalmente, anche se so che a volte te ne sei pentita un po’. E grazie a entrambi per la vostra saggezza, quella di chi ha vissuto abbastanza da sapere che per arrivare in cima il cammino non è mai facile. Questa tesi è dedicata soprattutto a voi, che mi avete permesso di inseguire i miei sogni e mi avete sempre sostenuto, anche quando le cose non andavano come speravamo. Siete la mia roccia e la mia guida.

Grazie, nonna, perché anche se ti dimentichi tante cose, hai sempre un pensiero per la tua nipotina lontana. Grazie per informarti ogni giorno su come stavo, per domandare instancabilmente quando sarei tornata a casa e per contare con trepidazione i giorni che mancavano al nostro prossimo abbraccio.

Gracias también a mi familia en Almería, que no solo me ha alimentado literalmente, sino también emocionalmente, dándome esa calidez y esa sensación de hogar que tanto necesitaba durante este proceso. Siempre habéis sido mi refugio, pase lo que pase, y os debo más de lo que las palabras pueden

expresar. A mis peluditos: la amargada prosciuttina, el loco chico naranja y la callejera, que me han acompañado desde el principio hasta el fin de este camino. Con vuestros mimos, berrinches y travesuras, siempre habéis logrado sacarme una sonrisa y darme fuerzas, especialmente en los momentos más difíciles. Gracias por ser mis compañeros de vida, silenciosos (la mayoría de las veces) pero siempre presentes. Finalmente, gracias a esa persona especial que estuvo a mi lado desde el momento en que llegué a Almería, guiándome para no perderme en lo desconocido y dándome la seguridad que tanto necesitaba. Estuviste ahí hasta el final, aunque de una forma diferente, dejando una huella imborrable en este camino.

A vosotros y a todos los demás que, aunque no estén mencionados específicamente, han sido parte esencial de este viaje, gracias. Este logro es tanto mío como vuestro.