REVISTA CHILENA DE HISTORIA NATURAL

Revista Chilena de Historia Natural 84: 1-21, 2011
© Sociedad de Biología de Chile

ARTÍCULO DE REVISIÓN

La costra biológica del suelo: Avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica

Biological soil crusts: Recent advances in our knowledge of their structure and ecological function

ANDREA P. CASTILLO-MONROY* & FERNANDO T. MAESTRE

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, 28933 Móstoles, España
*Autor correspondiente: andrea.castillo@urjc.es

RESUMEN

La costra biológica del suelo (CBS) es una comunidad biótica formada por la íntima asociación entre partículas de suelo, cianobacterias, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitos. La CBS está ampliamente distribuida en muchos tipos de suelo y en casi todas las comunidades vegetales donde la luz alcanza la superficie del suelo, si bien predomina en zonas áridas, semiáridas, alpinas y polares. Este conjunto de organismos proporciona un aporte importante de carbono y nitrógeno al suelo, incrementa su estabilidad y lo protege frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento. También modula la infiltración y afecta de manera directa a las plantas vasculares y otros organismos. El conocimiento de la biología, ecología y fisiología de la CBS ha aumentado ampliamente en los últimos años. No obstante, existe un vacío de información importante respecto a la influencia de la CBS en los ciclos biogeoquímicos, especialmente del fósforo y carbono, así como a todo lo referente a las interacciones bióticas, tanto entre los componentes de la CBS entre sí como entre la CBS y los microorganismos, plantas vasculares e invertebrados. Es necesario descentralizar la información y extenderla a otras áreas del mundo, ya que la mayoría de los estudios se han realizado en zonas áridas y semiáridas de los Estados Unidos de América, Australia, Israel y China. Es especialmente preocupante la falta de estudios en toda América Central y del Sur, pese a que la CBS debe ser un componente biótico de primera magnitud en países como Chile, Argentina, Perú y México, por citar solo unos ejemplos. Con el fin de despertar el interés de la comunidad científica de habla hispana sobre este importante conjunto de organismos, y de identificar los principales avances y lagunas existentes en nuestro conocimiento sobre su ecología, en el presente trabajo revisamos las características y distribución de la CBS, así como sus efectos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas en los que se encuentran.

Palabras clave: cianobacterias, costra biológica del suelo, ecosistema semiárido, líquenes, musgos.

ABSTRACT

Biological soil crusts (BSCs) result from an intimate association between soil particles and cyanobacteria, algae, microfungi, lichens, and bryophytes. These crusts are widespread in many type of soils and in almost all plant communities where sunlight can reach the soil surface. However, BSCs are particulary dominant in environments with low productivity such as arid, semi-arid, alpine and polar areas. Biological soil crusts affect soil nutrient cycling, influence the local hidrological cycle, increase soil stability, and affect the establisment and performance of vascular plants. The knowledge on the biology, ecology and physiology of BSCs has substantially increased in recent years. However, there are important gaps in our knowledge concerning the influence of BSCs on biogeochemical cycles, particularly of phosphorus and carbon, as well as on many aspects related to biotic interactions among BSC components, and between these components and microorganisms, vascular plants and invertebrates. It is necessary to expand current research efforts to other parts of the world, as most studies have been conducted mainly in arid and semi-arid areas of USA, Israel, Australia and China. Of particular concern is the lack of studies from Central and South America, despite BSCs must be a key biotic component in countries such as Chile, Argentina, Peru and Mexico. With the aim of increasing the interest of the scientific community of Spanish-speaking countries about this important group of organisms, in this review we illustrate recent advances on the importance of BSCs to maintain the structure and functioning of those ecosystems in which they are present. We also highlight the main gaps in our knowledge on the ecology of these organisms, and discuss key areas for future research.

Key words: biological soil crusts, cyanobacteria, lichens, mosses, semi-arid ecosystems.

INTRODUCCIÓN

Una de las comunidades bióticas que ha despertado mayor interés entre investigadores de muchas disciplinas en las últimas décadas es la costra biológica del suelo (CBS), formada por la íntima asociación entre partículas de suelo, cianobacterias, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitos (West 1990, Belnap & Gardner 1993). La CBS está ampliamente distribuida en muchos tipos de suelo y en casi todas las comunidades vegetales donde la luz alcanza la superficie del suelo (Belnap 2006), si bien es particularmente dominante en ambientes de baja productividad como las zonas áridas, semiáridas, alpinas y polares (Cameron & Blank 1967, Belnap & Gardner 1993, Bliss & Gold 1999, Maestre et al. 2002). La CBS está presente en casi todas las ecorregiones áridas y semiáridas del mundo, donde cubre generalmente los espacios no ocupados por plantas vasculares perennes, pudiendo alcanzar hasta un 70 % de cobertura en el suelo (Belnap & Lange 2003).

La CBS ha sido descrita con varios nombres. Los términos costra criptogámica o criptógama fueron utilizados en un principio por edafólogos, quienes encontraron así una buena forma de diferenciar suelos con CBS de aquellos que presentaban costra física. Sin embargo, estos términos no fueron bien recibidos por biólogos y ecólogos, quienes argumentaron que dicho término excluía organismos como bacterias, algas y hongos. En la década de los 90 fueron utilizados términos como costra microfítica (West 1990), criptobiota (Harper & Pendleton 1993) y costra microbiótica (Downing & Selkirk 1993). Pese a que este último término fue bastante empleado en dicha década, el término que se ha extendido y generalizado alrededor del mundo es el de costra biológica, utilizado en la actualidad por la mayoría de investigadores. Entre sus ventajas están el que carece de implicaciones taxonómicas y el que pueda ser aplicado a todos los tipos de CBS, independientemente de los organismos que la componen.

Fletcher & Martin (1948) fueron los primeros en describir algunas características y efectos de la CBS en zonas áridas de los Estados Unidos de América (en lo sucesivo Estados Unidos). Desde entonces, la CBS ha sido descrita en prácticamente todos los continentes: América del Norte (Belnap & Gardner 1993), Central (Rivera-Aguilar et al. 2005) y del Sur (Pérez 1997), en el Ártico (Bliss & Gold 1999), en la Antártida (Cameron & Devaney 1970), en África (Aranibar et al. 2004), en Europa (Maestre et al. 2002), Oriente Medio (Zaady et al. 1996), Asia (Li et al. 2002) y Australia (Eldridge & Greene 1994). El interés despertado por la CBS no es sorprendente, ya que representa un importante aporte de carbono (C) y nitrógeno (N) al suelo, incrementa su estabilidad y protege frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento, favorece la agregación y cohesión de partículas de suelo, modula la infiltración y afecta de manera directa a las plantas vasculares influyendo en su establecimiento, contenido nutricional y estado hídrico (Belnap & Lange 2003).

Si bien la CBS comenzó a estudiarse de forma activa a partir de los años 50 (e.g., Fogg 1956), es a partir de los años 80 y 90 cuando se produce un notable incremento en nuestro conocimiento sobre estos organismos, con numerosos estudios dedicados a estudiar su ecofisiología, taxonomía, distribución y papel en los flujos de agua y nutrientes (revisados entre otros por Isichei 1990, West 1990, Eldridge & Greene 1994, Evans & Johansen 1999, Belnap & Lange 2003). Estos estudios han continuado en la ultima década, habiéndose ampliado con nuevas líneas de investigación que exploran su restauración (Bowker 2007) y su potencial como sistema modelo para estudiar cuestiones generales como las interacciones bióticas (Maestre et al. 2008, 2009, 2010) y las relaciones entre biodiversidad y funcionamiento del ecosistema (Bowker et al. 2010b). Pese a que el número de estudios sobre la CBS no para de aumentar (Fig. 1A), y a su amplia distribución (su área de distribución potencial puede llegar a ocupar casi el 40 % de la superficie terrestre; Belnap 2006), la mayor parte de la investigación con estos organismos se realiza en Estados Unidos, si bien los trabajos procedentes de zonas semiáridas y áridas de Australia, China, España y México han aumentado considerablemente (Fig. 1B). Pese a que la CBS ha sido descrita en Venezuela, Argentina, Chile y Perú, cabe destacar la práctica ausencia de estudios sobre la ecología de estos

organismos en estos países, que tienen condiciones idóneas en buena parte de su territorio para su desarrollo. Así, las comunidades de CBS en Chile pueden ser localmente abundante en zonas como el Parque Nacional Fray Jorge (IV Región; FT Maestre, observación personal) y el desierto de Atacama (Follman 1965, Forest & Weston 1966). En Argentina se han descrito comunidades de CBS en la provincia de Buenos Aires (Drewes et al. 1991), el Chaco (DeHaperin 1976) y la Patagonia (Bouza et al.), por citar algunos ejemplos. En Venezuela se han encontrado comunidades de CBS en las sabanas (San José & Bravo 1991), en los llanos del Orinoco (Büdel et al. 1994), en las zonas semiáridas del estado Lara (Toledo 2006) y en ecosistemas de páramo (Pérez 1994, 1996, 1997). En Perú también se han descrito líquenes terrícolas que pueden formar comunidades de CBS en varias localidades andinas (Ramírez & Cano 2005).

Con el fin de estimular el interés sobre la CBS en aquellos lugares donde son organismos poco estudiados, y de identificar los principales avances y lagunas existentes en nuestro conocimiento sobre su ecología, en el presente trabajo revisamos las características y distribución de la CBS, así como sus efectos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas en los que se encuentran. No es nuestra intención el revisar la totalidad de la literatura existente sobre estos organismos, ya que existen numerosas y excelentes revisiones (e.g., West 1990, Eldridge & Greene 1994, Belnap & Lange 2003), sino que nos centraremos en los avances realizados en la última década, periodo apenas cubierto por síntesis previas (como las de Toledo & Florentino [2009] y Maestre et al. [en prensa], centradas en Venezuela y España, respectivamente), particularmente en ecosistemas áridos y semiáridos. Asimismo, en este trabajo también reforzaremos conceptos manejados en dichas síntesis para un mejor entendimiento de las funciones de la CBS. Es también un objetivo de esta revisión el realizar una síntesis crítica del conocimiento adquirido hasta la fecha, identificando también las líneas de investigación que, a nuestro parecer, deberían priorizarse en un futuro inmediato.

DISTRIBUCIÓN Y TIPOLOGÍA DE LA COSTRA BIOLÓGICA

Como ya se ha mencionado en la introducción, la CBS esta compuesta por diversos organismos macro y microscópicos: cianobacterias, algas, hongos, líquenes,

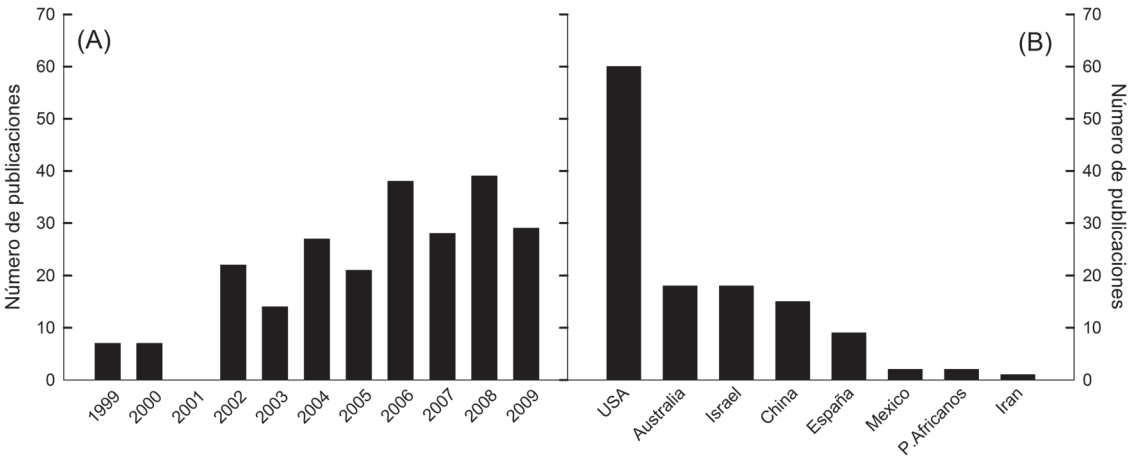

Fig. 1: Publicaciones en revistas científicas internacionales sobre costra biológica del suelo. (A) Número de publicaciones por año. (B) Número de publicaciones por país. Búsqueda fue realizada el 31 de febrero de 2010, utilizando la base de datos Web of Science con las siguientes palabras clave: "biological soil crust", "microphytic crust" y "cryptobiotic crust".

Publications in international scientific journals about biological soil crusts. (A) Number of publications per year. (B) Number of publications per country. The search was performed on February 31, 2010 using the Web of Science database and the following keywords: biological soil crust, microphytic crust and cryptobiotic crust.

hepáticas y briófitos. La apariencia, biomasa, y composición de esos organismos varía ampliamente dependiendo del régimen climático que se considere (Belnap & Lange 2003). La estructura externa e interna de la CBS cambia también de acuerdo a dichas variaciones, generando distintos tipos de costra (Fig. 2). Según el grupo de organismos dominante, la CBS se suele clasificar como de cianobacterias (ampliamente distribuida en el noroeste de Estados Unidos, Belnap & Gardner 1993), de algas verdes (abundante, por ejemplo, en zonas de sabana en la región del Orinoco venezolano; San José & Bravo 1991), de musgos (e.g., desiertos del norte de China; Li et al. 2002) y de líquenes (e.g., zonas áridas y semiáridas del centro y SE de España; Maestre et al. 2005). La presencia en una zona de un tipo de CBS no excluye necesariamente a otro. Así, en una estepa semiárida típica del centro de España, la CBS es dominada por líquenes (40 % de la superficie total), si bien aquella dominada por cianobacterias y musgos ocupa el 20 % y 6 % de la superficie total, respectivamente (Castillo-Monroy et al. 2010).

La CBS dominada por algas, aunque puede no ser fácilmente observable, tiene una gran importancia ecológica, ya que protege los suelos de zonas dunares de la acción erosiva, contribuyendo a su fijación (Hu et al. 2002, Zhang et al. 2007). Este tipo de CBS es muy abundante en latitudes altas, en regiones desérticas frías donde los suelos se congelan y el potencial de evapotranspiración es muy bajo (Belnap 2006). Podemos encontrarla de manera muy abundante en la Great Basin de los Estados Unidos (Belnap & Lange 2003), así como en la región de Shapotou y en el desierto

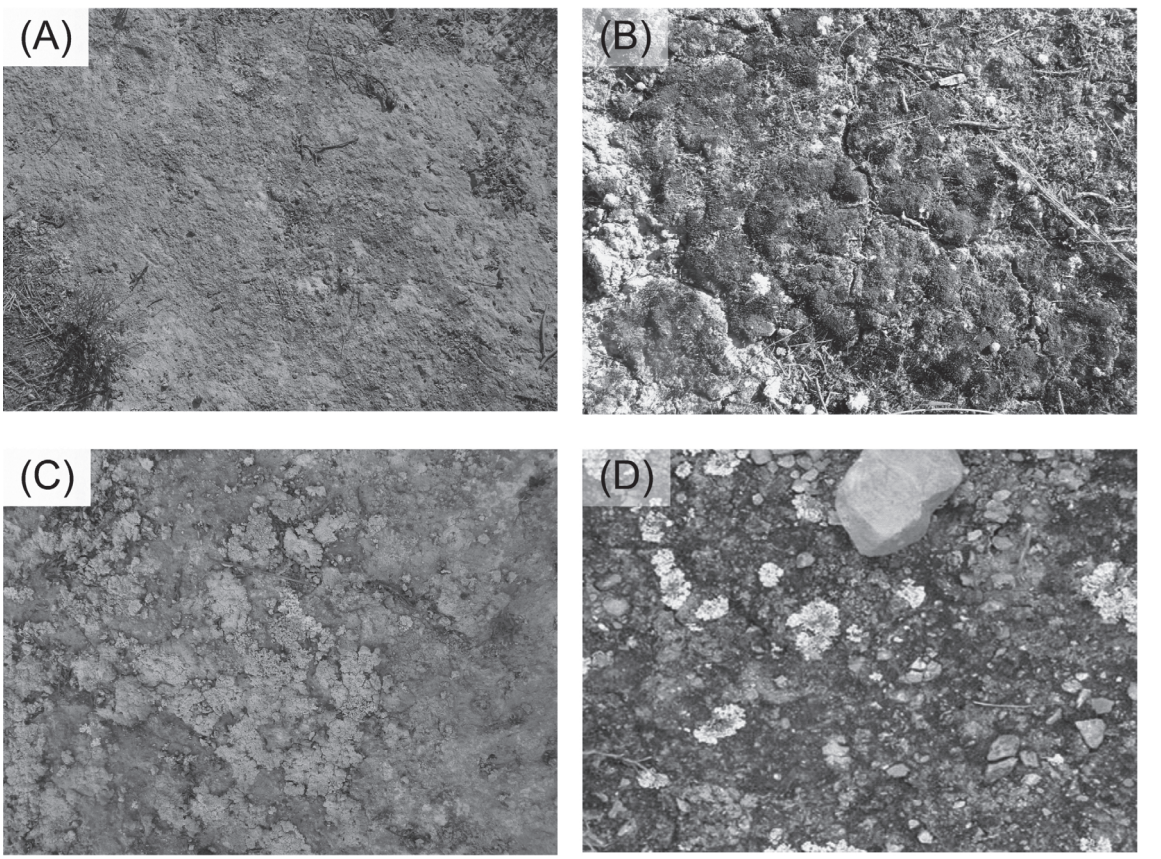

Fig. 2: Tipos de costra biológica basados en el grupo morfológico dominante. (A) Suelo desnudo (desprovisto de vegetación), (B) Costra biológica dominada por musgos (briófitos), (C) Costra biológica dominada por líquenes y (D) Costra biológica dominada por cianobacterias.

Biological soil crust types according to the dominant morphological group. (A) Bare soil, (B) Biological soil crust dominated by mosses, (C) Biological soil crust dominated by lichens, and (D) Biological soil crust dominated by cyanobacteria.

de Gurbantunggut, ambos en China (Hu et al. 2002; Zhang et al. 2007). Al ser las algas organismos primocolonizadores, juegan un papel crítico en la sucesión natural, facilitando la posterior colonización de estos sustratos por líquenes, musgos y plantas vasculares (Belnap 2006).

Las costras de cianobacterias suelen ser oscuras o negras (ver Fig. 2D) y han sido muy estudiadas debido a su amplia distribución en zonas áridas y semiáridas de todo el planeta (se han descrito en desiertos cálidos de todos los continentes). Su amplia distribución se debe en buena parte a la dispersión de estos organismos y a su capacidad para soportar condiciones extremas de temperatura y humedad (Vitousek et al. 2002). En los sitios en los que se encuentra, este tipo de CBS suele ser muy abundante. Por ejemplo, en el desierto de Kalahari (Botswana), Dougill & Thomas (2004) encontraron que entre el 19 y el 40 % de la superficie total del suelo estaba cubierta por cianobacterias, mientras que en las dunas de Hallamish (Israel), Kidron et al. (2000) encontraron que estos organismos ocupan el 95 % de la superficie. La CBS dominada por cianobacterias ha sido también descrita en las sabanas de Venezuela y en otras zonas semiáridas de este país (San José & Bravo 1991, Toledo 2006).

La CBS dominada por musgos (ver Fig. 2B) está también ampliamente distribuida en zonas áridas y semiáridas de todo el planeta, siendo el contenido en arcilla y el pH dos importantes factores que determinan su distribución (Kleiner & Harper 1977, Anderson et al. 1982). Se pueden encontrar en zonas secas donde el suelo no se congela y el potencial de evapotranspiración es medio-bajo (e.g., zonas semiáridas españolas, desiertos de Sonora y Mojave en Estados Unidos y desiertos australianos; Maestre et al. 2002, Eldridge & Tozer 1996, 1997), en zonas secas hiperáridas donde el suelo nunca se congela y el potencial de evapotranspiración es muy alto (e.g., desiertos de Atacama y Sahara; Follmann 1965, Egea et al. 1990), y también en latitudes altas, donde los suelos se congelan y el potencial de evapotranspiración es muy bajo (e.g., Great Basin de los Estados Unidos; Belnap 2006). Suelen ser especialmente abundantes en los microambientes más húmedos de los ecosistemas áridos y semiáridos, como los que se encuentran debajo de la copa de las macollas de *Stipa tenacisima* en el centro y SE de España (Maestre et al. 2001, Castillo-Monroy et al. 2010).

La CBS dominada por líquenes es fácilmente identificable, presentando una amplia gama de formas y colores (Fig. 2C). La distribución de los líquenes esta fuertemente influenciada por los condiciones climáticas, principalmente por la distribución y frecuencia de las lluvias (Rogers 1977). Los líquenes generalmente se desarrollan más lentamente que los musgos, aunque al igual que ellos prefieren áreas estables y suelos con textura fina y generalmente alcalinos (Rogers & Lange 1972, Rogers 1977). La CBS dominada por líquenes está ampliamente distribuidas en zonas semiáridas y templadas de Europa (Hahn et al. 1989, Maestre et al. 2002), en el desierto de Negev, Israel (Zaady et al. 1998), en Australia (Eldridge & Greene 1994), en México (Rivera-Aguilar et al. 2005) y en los Estados Unidos (West 1990). Este tipo de CBS debe ser también muy abundante en regiones semiáridas de África y América Central y del Sur, aunque pocos estudios hasta la fecha se han llevado a cabo en estas regiones (Pérez 1997, Aranibar et al. 2004, Jiménez Aguilar et al. 2009).

Conviene mencionar también que la morfología de los componentes de la CBS se ha propuesto como criterio para clasificar a los distintos tipos de CBS (e.g., Eldridge & Rosentreter 1999). Debido a la dificultad que plantea la determinación de las especies que componen la costra biológica in situ, y a la estrecha relación entre la morfología de la CBS y su función ecológica en relación a procesos como la infiltración, erosión, retención de la humedad y resiliencia frente a las perturbaciones (Eldridge & Rosentreter 1999, Belnap et al. 2001), la utilización de una clasificación morfológica ha sido propuesta recientemente para el muestreo en el campo de los componentes de la costra biológica (Eldridge & Rosentreter 1999). Estos autores establecen las siguientes categorías de CBS: cianobacterias, algas verde azuladas, hepáticas, musgos, líquenes foliacéos (e.g., *Cladonia convoluta* [Lam.] Anders), líquenes crustáceos (e.g., *Squamarina lentigera* [Weber] Poelt), líquenes gelatinosos (e.g., *Collema crispum* [Huds.] F. H. Wiggr),

líquenes escuamulosos (e.g., *Diplotomma epipolium* (Ach.) Arnold.) y líquenes fruticosos (e.g., *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm.).

EL PAPEL DE LA COSTRA BIOLÓGICA COMO MODULADOR DEL FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS

Procesos hidrológicos

Distintos trabajos han evaluado el papel de la CBS en la generación de flujos de escorrentía aprovechables por la vegetación, así como en los procesos de infiltración del suelo. Los procesos de redistribución hidrológica causados por la CBS dependen principalmente del tipo de suelo, su textura y estructura, así como del grado de desarrollo y tipo de organismos que la forman (Belnap & Lange 2003, Eldridge et al. 2010). No obstante, el papel de la CBS en el ciclo hidrológico no está del todo definido. Belnap (2006) revisó 41 estudios relacionados con los efectos de la CBS en la escorrentía e infiltración. Dependiendo de varios factores, se ha observado que su influencia en los procesos hidrológicos puede ser positiva, negativa o neutra. Algunos estudios han demostrado que la CBS incrementa la infiltración, el contenido de humedad en los suelos y disminuye la escorrentía (Pérez 1997, Seghieri et al. 1997); otros sugieren que reduce la infiltración e incrementa la escorrentía (Eldridge et al. 2000, Cantón et al. 2004), y un tercer grupo muestra efectos neutros en los procesos hidrológicos (Eldridge et al. 1997, Williams et al. 1999). Asimismo, West (1990) encontró que la CBS dominada por cianobacterias reduce la infiltración y aumenta la escorrentía, resultados encontrados también en zonas semiáridas españolas por Maestre et al. (2002). En el desierto de Negev (Israel), Eldridge et al. (2000) desarrollaron un experimento eliminando la CBS. Estos autores encontraron que dicha eliminación motivó un aumento de la infiltración y una reducción de la redistribución del agua a las manchas discretas de vegetación. De acuerdo con estos resultados, el mantenimiento de la vegetación es fuertemente dependiente de la generación de escorrentía causada por la diferencia de coberturas de CBS y su papel en la distribución de flujos de agua. En términos generales, en ecosistemas áridos y semiáridos caracterizados por pequeñas eventos de precipitación, la CBS puede ser el factor más importante que afecta la disponibilidad de agua para la vegetación (Ram & Yair 2007). Por su parte, la CBS dominada por musgos es capaz de absorber grande cantidades de agua durante períodos húmedos, favoreciendo la infiltración (Eldridge et al. 2010) y reteniendo y manteniendo la humedad sobre la superficie del suelo durante más tiempo después de las lluvias (Eldridge & Rosentreter 1999).

Buena parte de las discrepancias encontradas en los distintos estudios sobre el papel de la CBS en la hidrología se debe a que no han considerado y/o caracterizado el papel de los distintos componentes de la CBS por separado (véase Eldridge et al. 2010 para una notable excepción); tampoco se mencionan en muchos casos características ambientales y el tipo de suelo. Sin este tipo de información es imposible separar el efecto de la CBS de otros factores edáficos. Otro importante factor no tenido en cuenta es que la mayoría de los trabajos sobre este tema han trabajado a distintas escalas espaciales, lo que dificulta realizar comparaciones entre estudios y avanzar hacia una síntesis genérica. Si bien la separación entre grandes grupos (cianobacterias, líquenes y musgos) es un avance, no todas las especies de líquenes tienen la misma morfología y efecto en la hidrología. Mientras especies como *Diploschistes diacapsis* (Ach.) Lumbsch y otros líquenes "sellan" la superficie del suelo y reducen de forma notable la infiltración (Eldridge et al. 2010), otras como *Cladonia convoluta* pueden capturar la humedad procedente del rocío, aumentando la disponibilidad hídrica en sus inmediaciones. Se hace pues necesario que los estudios que aborden este tema evalúen en detalle la composición específica de la CBS antes de poder hacer generalizaciones sobre la influencia de CBS en los flujos de agua.

Procesos físicos

La CBS se presenta como un componente fundamental en el proceso de estabilización de dunas en los ecosistemas áridos y semiáridos del norte de China. Varios

estudios han demostrado que la deposición eólica y los regímenes de precipitación de estas zonas, están estrechamente relacionados con la formación de la CBS (Fearnehough et al. 1998, Li et al. 2002). El establecimiento y desarrollo de la CBS no solo ofrece protección contra la erosión, sino que además es una eficiente trampa de polvo rico en nutrientes (Hu et al. 2003, Guo et al. 2007). La protección que aporta la CBS al suelo no es un hecho aislado ni particular, ya que se manifiesta en muchos ecosistemas donde la costra está presente, como en las zonas áridas y semiáridas de Estados Unidos (Bowker et al. 2008, Chaudhary et al. 2009), España (Maestre et al. 2005) y México (Jiménez Aguilar et al. 2009).

La CBS actúa como una manta horizontal, agregando y adhiriendo partículas finas del suelo mineral (Belnap & Lange 2003). Esta acción se debe fundamentalmente a la producción de polisacáridos por parte de las cianobacterias principalmente, aunque los musgos y los líquenes también juegan cierto papel en dicho proceso (Belnap & Gardner 1993). Así, la CBS constituye el soporte inicial para que los microorganismos del suelo inicien una buena colonización (Toledo 2006); estos microorganismos se entremezclan con los componentes de la CBS y con partículas de sedimento, que son atrapadas o precipitadas por dichos componentes (Hu et al. 2003, Toledo 2006). A medida que las colonias de cianobacterias van creciendo y extendiéndose sobre la superficie calcárea que ellas mismas van formando, precipitan carbonatos (De los Ríos et al. 2004), cuya formación se ha sugerido que promueve el desarrollo de condiciones adecuadas para el establecimiento de los briofitos (Toledo & Urbina de Navarro 2008). Belnap et al. (2008) encontraron una buena relación (R^2 = 0.61) entre la CBS y la estabilidad del suelo, mientras que Bowker et al. (2008) demostraron que la clorofila a, usada como indicador de biomasa total en comunidades de CBS dominadas por cianobacterias, es un buen indicador de estabilidad del suelo. De hecho, la cobertura total de CBS ha sido empleada con éxito como indicador de dicha estabilidad a distintas escalas espaciales (Chaudhary et al. 2009). Sin embargo, Maestre et al. (2005) no encontraron una relación significativa entre la cobertura total de los líquenes formadores de la CBS y la estabilidad de agregados del suelo, debido quizás al diferente tipo de suelo y a la poca abundancia de cianobacterias presente en su área de estudio. Al igual que ocurre con variables como la infiltración, el aumento de la estabilidad del suelo causado por la CBS depende del tipo de organismos que la forman. Así, Jiménez-Aguilar et al. (2009) encontraron que la CBS dominada por líquenes y por cianobacterias (0.5-1 mm de grosor) presentaron mayores valores de estabilidad del suelo en el primer mm de profundidad que el suelo desnudo y la CBS dominada por cianobacterias (< 0.5 mm de grosor) en una zona semiárida de México.

La CBS no ha sido tenida en cuenta en la actual literatura de restauración (Bowker 2007), si bien estos organismos han sido identificados como bioindicadores en los procesos de desertificación (Bowker et al. 2006). Para reducir la degradación del suelo y el avance progresivo de la desertificación, es necesario mantener y proteger la CBS, por lo que su recuperación en aquellos lugares en los que se haya perdido puede jugar un papel importante en la restauración de los ecosistemas áridos y semiáridos degradados (Bowker 2007).

Fijación y otras transformaciones del nitrógeno

El N atmosférico (N_2) no está fácilmente disponible para las plantas vasculares, siendo necesaria su fijación y posterior reducción a amonio (NH_4^+) por cianobacterias, cianolíquenes u organismos procariotas como bacterias heterótrofas (West & Skujins 1977). En ecosistemas áridos y semiáridos, donde las concertaciones de N son relativamente bajas comparadas con otros ecosistemas (Peterjohn & Schlesinger 1990, 1991), la fijación de N_2 es llevada a cabo principalmente por los organismos que componen la CBS (Evans & Ehleringer 1993, Belnap 2002). Varios autores han publicado valores de fijación de N_2 por parte de la CBS en ecosistemas áridos que van de 0.2 kg ha^{-1} $año^{-1}$ (Jeffries et al. 1992) a 100 kg ha^{-1} $año^{-1}$ (Rychert & Skujins 1974) bajo condiciones óptimas de humedad y temperatura.

La fijación de N por parte de la CBS es altamente dependiente de la humedad, la

temperatura y la luz, así como de la composición específica de dicha costra (Belnap et al. 1994, Belnap & Lange 2003). Para muchas especies de líquenes, la fijación de N aumenta con temperaturas del orden de 25 ºC y con suficiente humedad (Belnap & Lange 2003). Por ejemplo, Belnap (2002) encontró diferencias entre desiertos con condiciones climáticas contrastadas; en desiertos fríos (Great Basin y meseta del Colorado, Estados Unidos), la CBS fijó menos N que en los cálidos (desiertos de Mojave y Sonora, Estados Unidos), debido principalmente a variaciones en las especies de cianobacteria dominantes. En el primer caso, la CBS estaba formada por especies de cianobacteria poco activas, como *Microcoleus vaginatus* (Vauch.), y líquenes como *Collema tenax* (Sw.) Ach., mientras que en el segundo la CBS estuvo dominada por cianobacterias activas como *Scytonema myochrous* (Dillwyn) y *Nostoc* sp. Datos similares han sido proporcionados por otros autores; West & Skujins (1977) estimaron que la CBS dominada por cianobacterias aporta entre 25 y 100 kg N ha^{-1} $año^{-1}$ en el noreste del Great Basin, mientras que en el desierto de Sonora dicho aporte se ha estimado entre 7 y 18 kg N ha^{-1} $año^{-1}$ (Jeffries et al. 1992).

La CBS dominada por cianobacterias y cianolíquenes es capaz de fijar cantidades significativas de N atmosférico y hacerlo potencialmente disponible para las plantas vasculares, musgos y microorganismos (Veluchi et al. 2006). Zaady et al. (1998) sugirieron que la CBS podría ser el puente entre la atmósfera y las manchas discretas de vegetación en la transformación del N, y Belnap et al. (2003) consideran a la CBS como una interfase ente la atmósfera y el suelo, un "borde" a través del cual ocurren gran variedad de interacciones ecológicas, así como la transferencia de materia y energía entre la atmósfera y suelo. Las tasas de transformación del N son altamente dependientes de la composición de la CBS. Se ha descrito que más del 80 % del N fijado por cianobacterias y cianolíquenes es liberado al suelo en cuestión de minutos a horas, estando disponible para los microorganismos asociados o las plantas (Belnap 2002). Por el contrario, en un estudio realizado en el desierto de Negev, Zaady et al. (1998) encontraron que los responsables de aproximadamente el 40 % del N fijado fueron los organismos fijadores de N de vida libre asociados a las manchas de vegetación y no a la CBS.

Si bien está claro que la CBS contribuye significativamente al ciclo del N en aquellos ecosistemas donde está presente, hay poca información sobre el papel de estos organismos en las pérdidas de N gaseoso (Billings et al. 2002, Barger et al. 2005) y en transformaciones del N como la nitrificación (Delgado-Baquerizo et al. 2010, Castillo-Monroy et al. 2010). West & Skujins (1977) sugirieron que entre el 75 y el 80 % del N fijado por la CBS podría perderse en forma de gases nitrogenados. Sin embargo, en el desierto de Mojave (Estados Unidos), Billings et al. (2002) no encontraron pérdidas significativas de óxido nitroso (N_2O) asociadas a la CBS. Estos autores encontraron pulsos de N_2O principalmente en verano, época en la cual ocurren eventos de precipitación y la temperatura es muy alta. No obstante, las perdidas de N_2O fueron menores comparadas con los pulsos de producción de N inorgánico.

Algunos estudios han puesto de manifiesto que el suelo bajo la CBS tiende a presentar mayores concentraciones de materia orgánica, N, manganeso, calcio, potasio, magnesio, y fósforo disponible (Harper & Pendleton 1993, Belnap & Harper 1995, Harper & Belnap 2001). No obstante, Castillo-Monroy et al. (2010) encontraron que la disponibilidad de nitrato y la nitrificación potencial se redujeron en zonas cubiertas por la CBS respecto al suelo desnudo y el situado bajo plantas perennes en una estepa semiárida del centro de España. En la misma zona de estudio, Delgado-Baquerizo et al. (2010) encontraron cambios estacionales en las formas dominantes de N (amonio, nitrato y nitrógeno orgánico disuelto), detectando una fuerte influencia de la CBS sobre la dinámica estacional de estas formas de N.

Ciclo del carbono

Cable & Huxman (2004) determinaron que la CBS juega un papel clave en el ciclo del C de los ecosistemas áridos y semiáridos en el desierto de Sonora (Estados Unidos), siendo la respiración de sus componentes dependiente del tamaño del pulso de precipitación. Estos

autores identificaron que pequeños pulsos activan la CBS antes que las raíces de las plantas y los microorganismos del suelo, debido a que el agua se evapora más rápidamente. Varios investigadores han puesto de manifiesto la importancia de factores ambientales como la temperatura y la humedad en procesos como la respiración edáfica. Thomas et al. (2008) midieron el flujo de CO_2 en el desierto del Kalahari en dos estaciones contrastadas (seca y húmeda). Estos autores encontraron que durante el humedecimiento del suelo en la estación seca hubo una rápida toma de CO_2 atmosférico por parte de las cianobacterias fotosintetizadoras de la CBS, mientras que en la estación húmeda la respiración fue positiva independientemente del tipo de cobertura o del humedecimiento, con pérdidas netas de CO_2 de los suelos. Por otro lado, el tipo de CBS es también fundamental a la hora de cuantificar el flujo de CO_2. Por ejemplo, Maestre et al. (2005) encontraron una relación positiva entre la cobertura total de la CBS y la respiración del suelo en una zona semiárida del SE de España. De forma similar, y en un experimento realizado bajo condiciones controladas, Castillo et al. (2008) encontraron un efecto significativo de la riqueza de líquenes en la respiración del suelo.

La CBS fija C atmosférico a través de la fotosíntesis y posteriormente lo libera al suelo por procesos de lixiviación y descomposición (Belnap & Lange 2003); así, la CBS ayuda a mantener la fertilidad de las zonas donde está presente, además de proporcionar una fuente de energía a las comunidades microbianas del suelo. Belnap & Lange (2003) estimaron que cerca del 50 % del C fijado durante la fotosíntesis es rápidamente secretado al suelo por cianobacterias, resultando en un incremento de 300 % de C orgánico en el suelo. Incrementos de C orgánico bajo la CBS respecto a zonas de suelo desnudo adyacente han sido encontrados también en zonas áridas y semiáridas de España (Castillo-Monroy et al. 2010) y China (Gao et al. 2010), por citar algunos ejemplos.

La CBS requiere agua para activar su intercambio de gases, necesitando un óptimo nivel de hidratación para fotosintetizar (Lange 2000, Belnap & Lange 2003). Altos niveles de hidratación incrementan la resistencia de difusión y disminuyen la disponibilidad de CO_2 para los organismos, mientras que una limitada disponibilidad de agua inhibe el funcionamiento celular. Los líquenes con cianobacterias como *Collema tenax* requieren agua líquida, mientras que aquellos que tienen algas verdes como fotosimbiontes pueden usar con éxito el agua presente en la humedad encontrada en el rocío o la niebla para fijar CO_2 (Lange et al. 1997, 1998). En ecosistemas áridos y semiáridos, la fotosíntesis neta es mayor que el flujo de CO_2 del suelo medido en superficies con CBS, aunque a menudo está limitada por el bajo contenido de humedad (Belnap & Lange 2003). Esto puede ser causado por un incremento en la fijación de CO_2 por organismos fotosintéticamente activos, aunque también es probable que la respuesta observada sea promovida por el impedimento de difusión de CO_2 del suelo cuando los poros contienen agua durante periodos húmedos.

El estadío sucesional de la CBS, así como las características y abundancia de las especies o grupos de especies que la conforman son también factores importantes para una óptima fotosíntesis. Así, la tasa fotosintética de la CBS dependerá del ensamble particular de especies que la conforman y de la abundancia relativa de cada una de ellas. En la Meseta del Colorado y en el desierto de Chihuahua las tasas fotosintéticas encontradas fueron 3-4 veces mayores en una comunidad de CBS bien desarrollada que en una en estado incipiente de desarrollo (Belnap & Lange 2003, Grote et al. 2010). En estas zonas, la tasa de fotosíntesis bruta en CBS bien desarrollada permanece relativamente constante a 20 °C de temperatura, comenzando a decrecer de forma gradual a partir de los 35 °C (Grote et al. 2010). Ello implica que, en un contexto de cambio climático, la magnitud del incremento de la temperatura probablemente no afecta a la fotosíntesis bruta, si bien el flujo total neto de C es probable que diminuya con el aumento de la temperatura en estos ecosistemas. Cabe resaltar que estos resultados no se pueden extrapolar a todas las áreas donde la CBS está presente, debido a que los organismos que la componen son altamente variables, conformando comunidades complejas dependientes del clima y otros factores abióticos y bióticos.

INTERACCIONES ENTRE LOS ORGANISMOS DE LA COSTRA BIOLÓGICA

Las duras condiciones ambientales presentes en las zonas áridas y semiáridas, y cómo estas afectan al comportamiento de las plantas, han seducido a muchos ecólogos durante décadas, los cuales han estudiado interacciones planta-planta desde los comienzos del estudio de la ecología misma (e.g., Shreve 1910, Compton 1929). No obstante, y a pesar del predominio de la CBS en ambientes semiáridos alrededor del mundo, nuestro conocimiento sobre las interacciones entre los organismos que la conforman es bastante limitado (ver Belnap & Lange 2003), particularmente en aspectos tales como interacciones de facilitación/competencia. Distintos estudios han puesto de manifiesto que las interacciones bióticas tienen una gran importancia a la hora de estructurar comunidades de líquenes saxícolas (Pentecost 1980, John 1989) y musgos (Wilson et al. 1995). No obstante, hasta la fecha pocos estudios han evaluado con detalle las interacciones de facilitación y competencia que se establecen entre los distintos componentes de la costra biológica. Identificar y comprender dichas interacciones es importante, no solo para el manejo, conservación y recuperación de los suelos de zonas áridas y semiáridas, sino también porque pueden ser potencialmente relevantes para el funcionamiento del ecosistema si dichos procesos promoviesen cambios en la presencia y dominancia de sus especies (e.g., fijadoras de N como *Collema* spp.; Davidson et al. 2002). Asimismo, el estudio de las interacciones entre los miembros de la CBS puede poner de manifiesto mecanismos de interacción que no son fácilmente aparentes al utilizar otros organismos (véase Bowker et al. 2010a para un ejemplo), contribuyendo así al avance de la teoría ecológica.

A pequeña escala, cambios ambientales promovidos por las plantas (e.g., descenso de la temperatura del suelo, reducción de la radiación, disminución de la velocidad del viento) pueden determinar el patrón espacial de los líquenes que forman parte de la CBS. Maestre (2003a, 2003b) evaluó el efecto de *Stipa tenacissima* L. sobre el patrón espacial de líquenes (*Squamarina lentigera* y *Cladonia convoluta*) y musgos formadores de CBS en distintos ecosistemas semiáridos del SE de España. Estos estudios mostraron un patrón de distribución espacial agregado tanto en líquenes como en musgos, así como cambios en el patrón espacial de *C. convoluta* promovidos por el microambiente proporcionado por *S. tenacissima*. Los resultados de estos trabajos muestran cómo *S. tenacissima* es capaz de modificar la distribución espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica y sugieren la presencia de interacciones facilitativas entre esta especie y *C. convoluta*.

Recientes estudios han ampliado esta línea de trabajo para estudiar las interacciones bióticas entre los distintos componentes de la CBS a nivel de comunidad. Así, en un estudio observacional realizado en comunidades de CBS dominadas por líquenes del centro de España, Maestre et al. (2008) encontraron que los líquenes que la forman presentaron una menor coocurrencia de lo que cabría esperar por azar (véase Gotelli 2000 para una discusión de las técnicas utilizadas en este estudio), lo que fue interpretado por estos autores como un predominio de las interacciones competitivas (descartaron fenómenos como posible diferencias en la capacidad de colonización de las parcelas estudiadas por parte de estos líquenes). Asimismo, estos autores encontraron también que los patrones de coocurrencia variaron en función de la microtopografía y la disponibilidad de nutrientes; cambios en la microtopografía asociados a una disminución en la disponibilidad de agua promovieron un aumento de la coocurrencia entre las especies, fenómeno que fue observado también cuando aumentó la disponibilidad de nutrientes (Maestre et al. 2009). Estos hallazgos representan la primera evidencia empírica de que las especies no coexisten de manera aleatoria en las comunidades de la CBS. En otro estudio observacional realizado a la largo de un amplio gradiente de aridez en España (18 parcelas con condiciones contrastadas de temperatura, precipitación y radiación solar repartidas a lo largo de 112400 km^2), Bowker et al. (2010a) examinaron la intensidad de las interacciones bióticas a nivel de comunidad, analizando los patrones de co-ocurrencia, y entre pares de especies de líquenes formadores de CBS (mediante índices basados

en comparar la abundancia de una especie determinada en función de que crezca en presencia o ausencia de otras especies). Estos autores observaron que tanto a nivel de par de especies como a nivel de comunidad predominaron las interacciones competitivas y que, a lo largo del gradiente evaluado, la intensidad de la competencia a nivel de comunidad se incrementó con el aumento de la aridez (este resultado fue opuesto a la teoría establecida en comunidades de plantas vasculares; Bertness & Callaway 1994). Asimismo, encontraron que bajo las condiciones de mayor precipitación, la riqueza de especies de líquenes aumentó conforme hizo lo propio la intensidad de la competencia mientras que dicha riqueza disminuyó con el aumento de la intensidad de la competencia bajo las condiciones más áridas evaluadas (véase Bowker et al. 2010a para una discusión en profundidad de estos resultados).

La CBS es fundamentalmente diferente de las plantas vasculares en cuanto a los mecanismos de facilitación/competencia (e.g., Tilman 1988, Grime 2001, Callaway 2007), por lo que la teoría disponible sobre estas interacciones en plantas vasculares no tiene por qué poderse aplicar a la CBS. Los organismos que la forman no pueden proporcionar una protección física frente al clima y la competencia por luz equiparable a la que pueden proporcionar las plantas vasculares a sus vecinos. Asimismo, a altas densidades la competencia por el espacio es frecuente entre los organismos que conforman la CBS. El hecho que los mecanismos de facilitación típicos en plantas vasculares (e.g., mejora del microclima por el sombreo, aumento de la fertilidad del suelo debido a la descomposición de la hojarasca e incremento de la humedad del suelo mediante procesos de levantamiento hidráulico, Callaway 2007) no funcionen estrictamente entre estos organismos, no significa que la facilitación no exista entre los componentes de la CBS. Los líquenes y los briófitos exhiben una impresionante complejidad química, y alguno de estos compuestos químicos tiene papeles importantes en la toma de nutrientes y en la defensa de patógenos (Tay et al. 2004, Hauck et al. 2009); así, especies con compuestos químicos diferentes pueden beneficiarse mutuamente si se asocian. Diferencias en la morfología pueden también influenciar fuertemente la redistribución de los recursos hídricos (Eldridge & Rosentreter 1999), los cuales pueden permitir la facilitación de ciertas combinaciones de especies (Spitale 2009).

INTERACCIONES ENTRE LA COSTRA BIOLÓGICA Y OTROS ORGANISMOS

Organismos del suelo

El estudio de la biodiversidad e importancia ecológica de las bacterias asociadas a la CBS ha despertado un gran interés durante la última década (e.g., García-Pichel et al. 2001, 2003, Johnson et al. 2005, Gundlapally & García-Pichel 2006). Debido a que las bacterias son las encargadas de mediar en los procesos de reciclaje de nutrientes y la descomposición de materia orgánica, no es de extrañar que el estudio y la caracterización de las comunidades bacterianas proporcione información clave sobre los factores que determinan el mantenimiento de las características funcionales de las regiones áridas y semiáridas (García-Pichel et al. 2001). Nagy et al. (2005) y Gundlapally & García-Pichel (2006) coincidieron al encontrar que las cianobacterias fueron los microorganismos asociados a la CBS más abundantes en el desierto de Sonora y en la Meseta del Colorado (Estados Unidos), respectivamente. No obstante, los hongos asociados a la costra biológica también han sido sujeto de estudio. Collins et al. (2008) y Green et al. (2008) evaluaron los hongos asociados a la CBS, encontrando fenómenos de intercambio de C y N entre la CBS y las manchas de vegetación mediados por una red de hongos no micorrícicos. Bates & García-Pichel (2009) encontraron que la biomasa de bacterias fue dominante sobre la biomasa de hongos de vida libre asociados a la CBS en la Meseta del Colorado, siendo estos últimos menos ricos y diversos que las comunidades bacterianas. Estos autores, al igual que Green et al. (2008), utilizaron técnicas moleculares para confirmar que la mayoría de los hongos de la CBS pertenece a los *Ascomycota*. Esta hipótesis fue sugerida años atrás por States & Christensen (2001) en Wyoming y en Utah, y por Grishkan et al. (2006) en el desierto de Negev. Pese a

que la mayoría de trabajos relacionados con los microorganismos asociados a la CBS han sido descriptivos, Castillo-Monroy et al. (2011) estudiaron las relaciones entre la abundancia y riqueza de bacterias del suelo, distintas actividades enzimáticas (β-glucosidasa, ureasa y fosfatasa) y la cobertura y diversidad de los líquenes que forman parte de la CBS en un ecosistema semiárido del centro de España. Estos autores encontraron que cambios en la riqueza y abundancia de las especies de líquenes afectaron a la composición de la comunidad bacteriana asociada a la CBS. Así, líquenes como *Fulgensia subbracteata* (Nyl.) Poelt y *Toninia* spp. exhibieron una aparente actividad antibacterial, mientras que *Diploschistes diacapsis* estuvo asociado positivamente con la presencia de distintas especies de bacterias. Pese a ello, muy pocos efectos de la CBS sobre las actividades enzimáticas evaluadas pudieron adscribirse a cambios en la abundancia y composición de la comunidad bacteriana.

La microfauna asociada a la CBS ha sido uno de los temas menos estudiados por parte de los investigadores. Bamforth (2004) determinó que la microfauna asociada a la CBS puede estimular la relación C/N en bacterias y otras transformaciones de nutrientes. Este autor identificó a los protozoos como el principal componente faunístico asociado a la CBS en un desierto cálido de Estados Unidos. Resultados similares han sido encontrados en un desierto frío de este mismo país, si bien el número de protozoos asociado a esta CBS fue inferior (1-2 x 10^3 g, Bamforth 2008) al encontrado en otros sistemas naturales (e.g., 12-80 x 10^3 g, Darbyshire & Greaves 1967). La modesta población de protozoos encontrada por este autor sugiere que estos organismos no juegan un papel importante en el funcionamiento de las comunidades bacterianas asociadas a la CBS.

Neher et al. (2003) caracterizaron por primera vez los nematodos asociados a la costra biológica, encontrando que las comunidades de nematodos fueron más diversas bajo CBS en avanzado estado sucesional que bajo aquellas en un estado sucesional temprano. Resultados similares fueron descritos por Darby et al. (2007), quienes sugieren la existencia de herbivoría por parte de nematodos sobre otros microorganismos asociados a la CBS. Finalmente, Lalley et al. (2006) sugirieron que los líquenes que forman parte de la CBS en el desierto de Namibia son un importante hábitat para la supervivencia de distintas especies de microartrópodos.

Plantas vasculares

La CBS y las plantas vasculares coexisten en una compleja interrelación que puede ser competitiva, mutualista o neutral (Bowker 2007). Experimentos en cámara de crecimiento han demostrado que las plantas vasculares pueden usar N fijado por la CBS (Mayland et al. 1966, Mayland & McIntosh 1966), mientras que otros realizados en campo han demostrado como las hojas de las plantas que crecen en zonas con CBS bien desarrollada presentan un mayor contenido en nutrientes (Evans & Johansen 1999; Belnap & Lange 2003). Beyschlag et al. (2008), en un experimento de laboratorio, encontraron que cantidades importantes de N liberado por la CBS al suelo fueron tomadas por plántulas de *Lepidium sativun* L. favoreciendo así su crecimiento. Los efectos benéficos de la CBS sobre el crecimiento de plantas vasculares no se limitan únicamente al N, ya que se ha descrito también que la CBS aumenta las concentraciones de K, Mg, P, Cu y Zn de las plantas vasculares (Belnap & Lange 2003).

Por lo que respecta a la germinación y el establecimiento de plántulas, se han encontrado efectos contradictorios. DeFalco et al. (2001) y Boeken et al. (2004) observaron efectos positivos de la CBS sobre la germinación y aumento del número de semillas de plantas vasculares en diferentes ecosistemas semiáridos de Estados Unidos e Israel, respectivamente. La germinación de dos especies de plantas vasculares en suelos dominados por CBS fue significativamente positiva bajo condiciones controladas en un experimento de laboratorio realizado en México (Rivera-Aguilar et al. 2005). Hawkes (2004) encontró que la germinación sobre CBS autoclavada fue drásticamente reducida en comparación a la CBS sin autoclavar en tres de las cuatro especies de plantas vasculares que evaluó. Por el contrario, Prasse & Bornkamm (2000) observaron mayor efecto en la emergencia de plantas vasculares en el

desierto de Negev cuando la CBS fue removida y/o destruida. También Serpe et al. (2006) y Langhans et al. (2009) mostraron que la CBS inhibe la emergencia de plántulas. Otros estudios recientes han mostrado que los efectos de la CBS en la germinación de plántulas vasculares son dependientes de la especie de planta considerada y de la especie dominante en dicha costra. Por ejemplo, Escudero et al. (2007) y Serpe et al. (2008) demostraron que la CBS reduce la emergencia de plántulas cuando esta está dominada por especies como *Diploschistes* sp. Esto puede ser debido a que estas especies pueden llegar a "sellar" los suelos, disminuyendo la disponibilidad de agua durante la germinación de semillas de algunas plantas (Otsus & Zoel 2004, Morgan 2006). En un reciente estudio, Cortina et al. (2010) evaluaron los efectos de la estructura física y el componente biótico de la CBS sobre los nutrientes, estado hídrico, crecimiento y el éxito reproductivo de *Stipa tenacissima* en una estepa semiárida del SE de España. Estos autores no encontraron efectos significativos de estas características en la mayor parte de variables evaluadas en *S. tenacissima*, si bien la eficiencia en el uso integral del agua de esta especie disminuyó cuando el componente biótico de la CBS se eliminó mediante la aplicación de herbicida tal como indicaron los análisis del $\delta^{13}C$ foliar.

Al igual que ocurre con otros aspectos sobre los efectos de la CBS en el funcionamiento del ecosistema, parte de la disparidad de resultados obtenidos hasta la fecha puede deberse a la falta de consideración de la composición específica de la CBS en los estudios realizados (Escudero et al. 2007). Se hace pues necesario que los estudios que aborden este tema evalúen en detalle la composición específica de la CBS antes de poder hacer generalizaciones sobre la influencia de CBS sobre las plantas vasculares.

TEMAS EMERGENTES EN EL ESTUDIO DE LA COSTRA BIOLÓGICA

Relaciones biodiversidad-funcionamiento del ecosistema

El estudio de los efectos de la biodiversidad en el funcionamiento del ecosistema ha sido uno de los principales temas de investigación ecológica en la última década (Tilman 2001, Loreau et al. 2002, Hooper et al. 2005). No obstante, existe un gran desconocimiento en lo que se refiere a las relaciones entre biodiversidad y funcionamiento del ecosistema en los suelos, pese a que estos albergan posiblemente la mayor biodiversidad del planeta (Fitter et al. 2005).

La CBS se presenta como un sistema modelo idóneo para ampliar el conocimiento acerca de la relación biodiversidad-funcionamiento del ecosistema (Bowker et al. 2010b). Entre las diversas cualidades de estos organismos, podemos citar los múltiples niveles tróficos de las especies que la constituyen, sus atributos funcionales y la facilidad con la que algunos componentes de la CBS pueden ser manipulados en experimentos y estudios observacionales (Fig. 3). Como las plantas, y a diferencia de otros organismos del suelo, algunos grupos que componen la CBS son visibles, lo que facilita su manejo, si bien su identificación suele requerir de conocimientos taxonómicos detallados. Bowker et al. (2010b) analizaron distintas bases de datos a escalas espaciales contrastadas en ecosistemas semiáridos de Estados Unidos y España. Estos autores encontraron que incluso cuando la abundancia total de la CBS y el gradiente ambiental son controlados, las relaciones directas y aproximadamente lineales entre riqueza de especies y/o equitatividad e indicadores del funcionamiento del ecosistema son comunes. Los resultados de este estudio sugieren que los briófitos y líquenes que forman parte de la CBS pueden exhibir baja redundancia funcional. Estos resultados, junto con los de estudios como Maestre et al. (2005), demuestran que atributos de la CBS (riqueza, equitatividad) afectan de manera diferente el funcionamiento del ecosistema, indicando también que la CBS es un buen sistema modelo para estudiar las relaciones entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema.

Distintos autores han puesto de manifiesto que los atributos de las comunidades bióticas pueden tener un mayor efecto sobre el funcionamiento del ecosistema que los factores abióticos (Van Cleve et al. 1991, Chapin et al. 2000). La mayoría de trabajos

realizados en este área se han centrado en evaluar los efectos de un atributo concreto de las comunidades bióticas (e.g., riqueza específica o equitatividad) sobre una característica específica del ecosistema (productividad, respiración, dinámica del N; e.g., Loreau et al. 2002, Maestre et al. 2005). Aun así, poco se sabe acerca de la importancia relativa de los diferentes atributos de las comunidades bióticas (riqueza, equitatividad, abundancia, patrón espacial) como determinantes de la estabilidad y funcionamiento del los ecosistemas (Tilman 2001).

El estudio del papel de la diversidad y el patrón espacial de la CBS como determinantes del funcionamiento y estabilidad de ecosistemas áridos y semiáridos ha merecido un especial reconocimiento en los últimos años. Por ejemplo, Maestre et al. (2005) encontraron que atributos como la cobertura, la diversidad y el patrón espacial de la CBS determinaron indicadores de la funcionalidad del ecosistema como la respiración edáfica y el contenido en N del suelo en ecosistemas semiáridos del sureste de España. No obstante, la naturaleza observacional de este estudio no permitió determinar si estos resultados estuvieron influenciados por otras variables no controladas. Castillo et al. (2008), utilizando una aproximación experimental (Fig. 3), no observaron un efecto significativo de la composición, así como tampoco del patrón espacial, sobre la respiración del suelo. No obstante, sí encontraron un efecto positivo de la diversidad en esta variable. Maestre et al. (2010) encontraron que la cobertura total y, en menor medida, la riqueza específica de la CBS fueron buenos predictores del funcionamiento del ecosistema (evaluado con variables como actividades enzimáticas del suelo, N total y C orgánico) a lo largo de gradientes ambientales a distintas escalas espaciales, si bien a escala regional las variaciones climáticas fueron los principales determinantes de los cambios en dicho funcionamiento. No obstante, la importancia relativa de los distintos atributos bióticos varió en función del indicador de

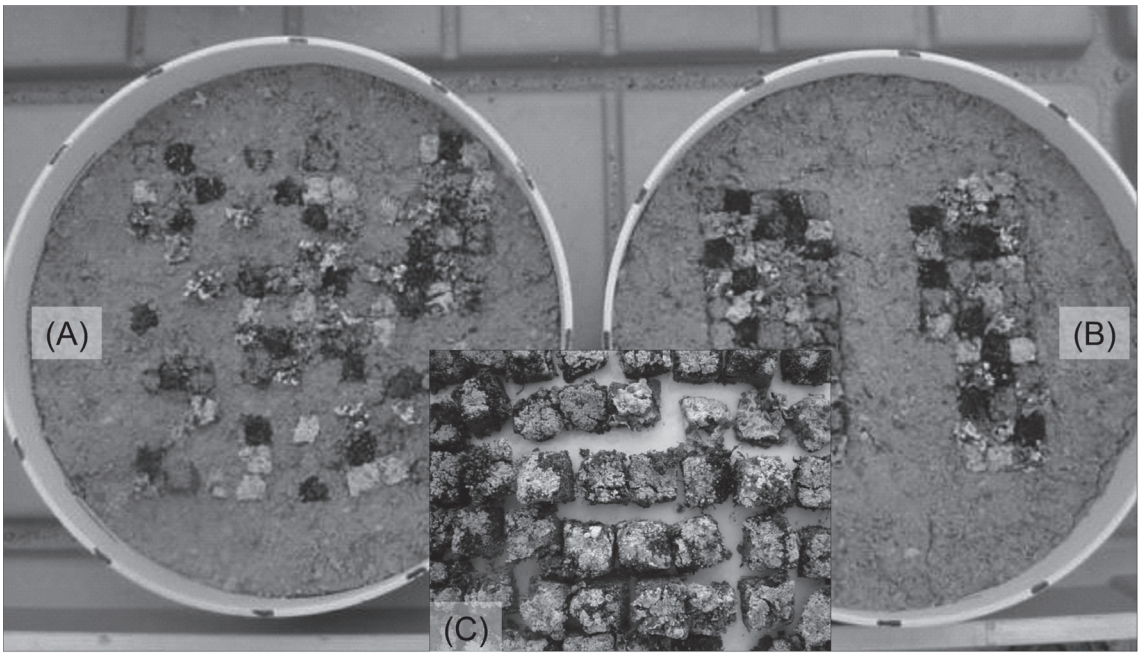

Fig. 3: Ejemplo de un experimento de manipulación utilizando los líquenes de la costra biológica del suelo. (A) Líquenes dispuestos en un patrón espacial aleatorio, (B) Líquenes dispuestos en un patrón espacial agregado y (C) Las comunidades de líquenes se reconstruyen utilizando cuadrados de 1 cm^2 recolectados en el campo. Véase Castillo et al. (2008) para más detalles.

Example of an artificial biological soil crust microcosm created using the "mosaic" technique. (A) Lichens with a random spatial pattern, (B) Lichens with an aggregated spatial pattern, and (C) Lichen communities are constructed using 1 cm^2 squares of field collected material. See Castillo et al. (2008) for details.

funcionamiento ecosistémico evaluado. Si bien no son muchos los estudios que han abordado este tema, los resultados disponibles señalan la importancia de los distintos atributos de la CBS como determinantes del funcionamiento del ecosistema.

COROLARIO Y DIRECCIONES FUTURAS

La CBS existe en muchos ecosistemas alrededor del mundo, contribuyendo decisivamente al balance hídrico, al control de la erosión y a los ciclos de nutrientes en los lugares donde está presente. Esta costra contiene organismos de vida extremadamente larga, por lo que consecuentemente puede ofrecer servicios ecosistémicos clave de manera continua a través del tiempo. Belnap & Lange (2003) realizaron la primera síntesis global sobre la biología de la CBS y su importancia como componente del ecosistema. El conocimiento de la biología, ecología y fisiología de la CBS ha aumentado notablemente desde la publicación de dicha síntesis, siendo los distintos estudios revisados en este trabajo una buena muestra de ello. No obstante, consideramos que existe un vacío de información importante respecto a la influencia de la CBS en los ciclos biogeoquímicos, especialmente del fósforo y carbono, así como a todo lo referente a las interacciones bióticas entre los componentes de la CBS entre sí y con microorganismos, plantas vasculares e invertebrados. Para entender el papel que la CBS juega en el ciclo de nutrientes, es necesario utilizar métodos analíticos de alta resolución (García-Pichel 2002) que permitan el escalado a escala de ecosistema de las respuestas observadas por los estudios realizados a escala pequeña. La biodiversidad e importancia ecológica de las bacterias asociadas a la CBS está bien documentada (Johnson et al. 2005, Gundlapally & García-Pichel 2006). No obstante, el papel específico de los hongos no liquenizados de vida libre asociados a la CBS ha sido poco estudiado, pese a su importancia en los ciclos del C y N del suelo (Collins et al. 2008, Porras-Alfaro et al. 2008). Es importante esclarecer cual es el papel que juegan los componentes químicos (metabolitos secundarios) de los líquenes sobre las comunidades de microorganismos y, por ende, sobre los ciclos biogeoquímicos. Al día de hoy hay ciertas evidencias que indican que pueden jugar un papel importante en estos procesos (Castillo-Monroy et al. 2010, 2011, Delgado-Baquerizo et al. 2010), si bien faltan evidencias empíricas que lo confirmen. Por lo que respecta a la ecofisiología y actividad de la CBS (e.g., fotosíntesis y fijación de N), uno de los temas más candentes y menos resueltos es si la CBS es fuente o sumidero de C (Cable & Huxman 2004). Es necesario realizar trabajos en los cuales se estime el ciclo del C a lo largo de todo el año en ecosistemas dominados por la CBS, con el fin de esclarecer dicha incertidumbre. La mayoría de los estudios realizados hasta la fecha sobre estos temas han sido desarrollados principalmente en las zonas áridas y semiáridas de Estados Unidos (Mayland et al. 1966, Lange et al. 1997, 1998, Lange 2000, Belnap 2002, Billings et al. 2002, Veluchi et al. 2006, Grote et al. 2010).

Como mencionamos anteriormente, numerosos estudios sobre la ecología de la CBS están siendo realizados en países como Australia, Israel, China y España. No obstante, es necesario descentralizar los estudios sobre la ecología de la CBS para alcanzar una comprensión más completa del papel ecológico de estos organismos y comenzar a realizar generalizaciones, o simplemente para conocer mejor otras regiones donde la CBS esta presente. Es especialmente preocupante la falta de trabajos en toda América Central y del Sur, pese a que la CBS debe ser un componente biótico de primera magnitud en países como Chile, Argentina, Perú y México, por citar solo unos ejemplos, y podemos decir sin temor a equivocarnos que la CBS puede estar presente en casi todos los países de este continente. Esta falta de información también está presente en los países africanos, si bien distintos grupos de investigación han enfocado su trabajo en este continente (Malam Issa et al. 1999, Berkeley et al. 2005, Thomas et al. 2008, Büdell et al. 2009).

Las investigaciones sobre la CBS más recientes están abriendo nuevas y prometedoras líneas de investigación en temas ecológicos clave. Por ejemplo, los resultados de Bowker et al. (2010a) referentes a las relaciones entre interacciones bióticas y la riqueza de especies, mencionados anteriormente, difícilmente pueden encontrarse utilizando

plantas vasculares como sistema de estudio. Estudios como los de Maestre et al. (2010) y Bowker et al. (2010b) ilustran también el potencial de la CBS como sistema modelo para explorar las relaciones entre diversidad y funcionamiento del ecosistema a varias escalas espaciales, así como para incrementar nuestro conocimiento sobre los mecanismos que estructuran las comunidades bióticas.

AGRADECIMIENTOS: Agradecemos a dos revisores sus constructivos comentarios, que han contribuido a mejorar este trabajo. APC agradece especialmente a Ignacio Conde por la colaboración en la organización de la información; su trabajo ha sido financiado por una beca predoctoral del proyecto INTERCAMBIO (BIOCON06/105), financiado por la Fundación BBVA. Esta revisión ha sido posible gracias a una beca "Starting Grant" otorgada a FTM por el European Research Council, financiado por el European Community's Seventh Framework Programme (FP7 / 2007-2013); ERC Grant agreement nº 242658 [BIOCOM]).

LITERATURA CITADA

ANDERSON DC, KT HARPER & SR RUSHFORTH (1982) Factors influencing development of cryptogamic crusts in Utah desert. Journal of Range Management 35: 180-185.

ARANIBAR JN, L OTTER, SA MACKO, CJW FERAL, HE EPSTEIN et al. (2004) Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. Global Change Biology 10: 359-373.

BAMFORTH SS (2004) Water film fauna of microbiotic crust of a warm desert. Journal of Arid Environments 56: 413-423.

BAMFORTH SS (2008) Protozoa of biological soil crust of a cool desert in Utah. Journal of Arid Environments 72: 722-729.

BARGER NN, J BELNAP, DS OJIMA & A MOSIER (2005) NO gas loss from biologically crusted soil in Canyonland National Park, Utah. Biogeochemistry 75: 373-391.

BATES ST & F GARCÍA-PICHEL (2009) A culture-independent study of free-living fungi in biological soil crust of the Colorado Plateau: Their diversity and relative contribution to microbial biomass. Environmental Microbiology 11: 56-67.

BELNAP J (2002) Nitrogen fixation in biological soil crust from southeast Utah, USA. Biology and Fertility of Soils 35: 128-135.

BELNAP J (2006) The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. Hydrological Processes 20: 3159-3178.

BELNAP J & OL LANGE (2003) Biological soil crust: Structure, function, and management. Springer-Verlag, Berlin.

BELNAP J & JS GARDNER (1993) Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: The role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. Great Basin Naturalist 53: 40-47.

BELNAP J & KP HARPER (1995) Influence of cryptobiotic soil crust on elemental content of tissue in two desert seed plants. Arid Soil Research and Rehabilitation 9: 107-115.

BELNAP J, KP HARPER & SD WARREN (1994) Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. Arid Soil Research and Rehabilitation 8: 1-8.

BELNAP J, CV HAWKES & MK FIRESTONE (2003) Boundaries in Miniature: Two examples from soil. BioSciene 53: 739-749.

BELNAP J, JH KALTENECKER, R ROSENTRETER, J WILLIAMS, S LEONARD & D ELDRIDGE (2001) Biological soil crusts: Ecology and management. U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, National Science and Technology Center. Denver, Colorado.

BELNAP J, SL PHILLIPS, S FLINTS, J MONEY & M CALDWELL (2008) Global change and biological soil crusts: Effects of ultraviolet augmentation under altered precipitation regimes and nitrogen additions. Global Change Biology 14: 670-686.

BERKELEY A, AD THOMAS & AJ DOUGILL (2005) Cyanobacterial soil crusts and woody shrub canopies Kalahari rangelands. African Journal of Ecology 43: 137-145.

BERTNESS M & RM CALLAWAY (1994) Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution 9: 191-193.

BEYSCHLAG W, M WITTLAND, A JENTSCH & T STEINLEIN (2008) Soil crust and disturbance benefit plant germination, establishment and growth on nutrient deficient sand. Basic and Applied Ecology 9: 243-252.

BILLINGS SA, SM SCHAEFFER & RD EVANS (2002) Trace N gas losses and N mineralization in Mojave Desert soils exposed to elevated CO_2. Soil Biology and Biochemistry 34: 1777-1784.

BLISS LC & G GOLD (1999) Vascular plant reproduction, establishment, and growth and the effects of cryptoganic crusts within a polar desert ecosystem, Devon Island, NWT, Canada. Canadian Journal of Botany 77: 623-636.

BOEKEN B, C ARIZA, Y GUTTERMAN & E ZAADY (2004) Environmental factors affecting dispersal, germination and distribution of *Stipa capensis* in Negev Desert, Israel. Ecological Research 19: 533-540.

BOUZA P, HF DEL VALLE & PA IMBELLONE (1993) Micromorphological, physical, and chemical characteristics of soil crust types of the central Patagonia region, Argentina. Arid Soil Research and Rehabilitation 7: 355-368.

BOWKER MA, J BELNAP, DW DAVIDSON & H GOLDSTEIN (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 MA (2007) Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: An underexploited opportunity. Restoration Ecology 15: 13-23.

BOWKER MA, J BELNAP, VB CHAUDHARY & NC JOHNSON (2008) Revisiting classic water erosion models in dryland: The strong impact of biological soil crust. Soil Biology and Biochemistry 40: 2308-2316.

BOWKER MA, S SOLIVERES & FT MAESTRE (2010a) Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. Journal of Ecology 98: 551-560.

BOWKER MA, FT MAESTRE & C ESCOLAR (2010b) Biological crusts as a model system for examining the biodiversity-ecosystem function relationship in soils. Soil Biology and Biochemistry 42: 405-417.

BÜDEL B, U LUTTGE, R STELZER, O HUBER & E MEDINA (1994) Cynobacteria of rocks and soils of the Orinoco lowlands and the Guayana uplands, Venezuela. Journal of Plant Physiology 144: 74-79.

BÜDEL B, T DARIEKO, K DEUTSCHEWITZ, S DOJANI, T FRIEDL et al. (2009) Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency. Microbial Ecology 57: 229-247.

CABLE MJ & TE HUXMAN (2004) Precipitation pulse size effects on Sonoran desert soil microbial crusts. Oecologia 141: 317-324.

CALLAWAY RM (2007) Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, New York.

CAMERON RE & GB BLANK (1967) Soil studies: Microflora of desert regions, VIII. Distribution and abundance of desert microflora. JPL Space Programs Summary No 37-44. Vol 4: 193-201. Pasadena, CA.

CAMERON RE & JR DEVANEY (1970) Antarctic soil algal crust: Scanning electron and optical microscope study. Transactions of the American Microscopical Society 89: 262-273.

CANTON Y, A SOLÉ-BENET & F DOMINGO (2004) Temporal and spatial patterns of soil moisture in semiarid badlands of SE Spain. Journal of Hydrology 285: 199-214.

CASTILLO AP, FT MAESTRE, P GARCÍA-PALACIOS, I MARTÍNEZ & A ESCUDERO (2008) Evaluando el papel funcional de la biodiversidad y el patrón espacial: Una aproximación experimental utilizando costra biológica. En: Maestre FT, A Escudero & A Bonet (eds) Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: Métodos y aplicaciones: 618-637. Universidad Rey Juan Carlos, Mostoles, España.

CASTILLO-MONROY AP, FT MAESTRE, M DELGADO-BAQUERIZO & A GALLARDO (2010) Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: Insights from a Mediterranean grassland. Plant and Soil 333: 21-34.

CASTILLO-MONROY AP, MA BOWKER, FT MAESTRE, S RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, I MARTÍNEZ, CE BARRAZA-ZEPEDA & C ESCOLAR (2011). Relationships between biological soil crusts, bacterial diversity and abundance and ecosystem functioning: Insights from a semi-arid Mediterranean environment. Journal of Vegetation Science 22: 165-174.

CHAPIN FS, ES ZAVALETA, VT EVINER, RL TAYLOR, PM VITOUSEK et al. (2000) Consequences of changing biodiversity. Nature 405: 234-242.

CHAUDHARY VA, MA BOWKER, TE O'DELL, JB GRACE, AE REDMAN, MC RILLIG & NC JOHNSON (2009) Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. Ecological Applications 19: 110-122.

COLLINS SL, RL SINSABAUGH, C CRENSHAW, L GREEN, A PORRAS-ALFARO, M STURSOVA & LH ZEGLIN (2008) Pulse dynamics and microbial processes in arid land ecosystems. Journal of Ecology 96: 413-420.

COMPTON RH (1929) The vegetation of the Karoo. Journal of the Botanical Society of South Africa 15: 13-21.

CORTINA J, N MARTÍN, FT MAESTRE & S BAUTISTA (2010) Disturbance of the biological soil crusts and performance of *Stipa tenacissima* in a semi-arid Mediterranean steppe. Plant and Soil 334: 311-322.

DARBY BJ, DA NEHER & J BELNAP (2007) Soil nematode communities are ecologically more mature beneath late- than early-successional stage biological soil crusts. Applied Soil Ecology 35: 203-212.

DARBYSHIRE JF & MP GREAVES (1967) Protozoa and bacteria in the rhizosphere of *Sinapis alba* L., *Trifolium repens* L., and *Lolium perenne* L. Canadian Journal of Microbiology 13: 1057-1068.

DAVIDSON DW, M BOWKER, D GEORGE, SL PHILLIPS & J BELNAP (2002) Treatment effects on performance of N-fixing lichens in disturbed soil crusts of the Colorado Plateau. Ecological Applications 12: 1391-1405.

DeFALCO LA, JK DETLING, CR TRACY & SD WARREN (2001) Physiological variation among native and exotic winter annual plants associated with microbiotic crust in the Mojave Desert. Plant and Soil 234: 1-14.

DE HALPERIN DR, MCZ DE MULE & GZ DE CAIRE (1976) Algal crusts as sources of nitrogen in subhumid and semiarid soils (Chaco and Formosa provinces, Argentina). Darwiniana (Argentina) 20: 341-370.

DELGADO-BAQUERIZO M, AP CASTILLO-MONROY, FT MAESTRE & A GALLARGO (2010) Plants and biological soil crusts modulate the dominance of N forms in a semi-arid grassland. Soil Biology and Biochemistry 42: 376-378.

DE LOS RÍOS A, C ASCASO, J WIERZCHOS, V FERNÁNDEZ & A QUESADA (2004) Microstructural characterization of cyanobacterial mats from the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. Applied and Environmental Microbiology 70: 569-580.

DOUGILL AJ & AD THOMAS (2004) Kalahari sand soils: Spatial heterogeneity, biological soil crusts and land degradation. Land Degradation & Development 15: 233-242.

DOWNING AJ & PM SELKIRK (1993) Bryophytes on the calcareous soils of Mungo National Park, and arid area of southern central Australia. The Great Basin Naturalist 53: 13-23.

DREWES SI, RS LAVADO & LG DE LÓPEZ-CAMELO (1991) Flora algal en un suelo de pastizal de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Revue D'Écologie et de Biologie du Sol 28: 413-419.

EGEA JM, P TORRENTE & JG ROWE (1990) Contributions to the flora of Algeria and Tunisia: Lichens and lichenicolous fungi. Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie 11: 409-417.

ELDRIDGE DJ & RSB GREENE (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 DJ & ME TOZER (1996) Distribution and

floristics of bryophytes in soil crusts in semi-arid and arid eastern Australia. Australian Journal of Botany 44: 223-247.

ELDRIDGE DJ & ME TOZER (1997) A practical guide to soil lichens and bryophytes of Australia's dry country. Department of Land and Water Conservation, Sydney.

ELDRIDGE DJ, ME TOZER & S SLANGEN (1997) Soil hydrology is independent of microphytic crust cover: Further evidence from a wooden semiarid Australian rangeland. Arid Soil Research and Rehabilitation 11: 113-126.

ELDRIDGE DJ & R ROSENTRETER (1999) Morphological groups: A framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. Journal of Arid Environments 41: 11-25.

ELDRIDGE DJ, E ZAADY & M SCHACHAK (2000) Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel. Catena 40: 323-336.

ELDRIDGE DJ, MA BOWKER, FT MAESTRE, P ALONSO, RL MAU & J PAPADOPOLOUS (2010) Interactive effects of three ecosystem engineers on infiltration in a semi-arid Mediterranean grassland. Ecosystems 13: 499-510.

ESCUDERO A, I MARTÍNEZ, A DE LA CRUZ, MG OTÁLORA & FT MAESTRE (2007) Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. Journal of Arid Environments 70: 18-28.

EVANS RD & JR EHLERINGER (1993) A break in the nitrogen cycle in arid lands? Evidence from ^{15}N of soils. Oecologia 94: 314-317.

EVANS RD & JR JOHANSEN (1999) Microbiotic crusts and ecosystem processes. Critical Reviews in Plant Sciences 18: 183-225.

FEARNEHOUGH W, MA FULLEN, DJ MITCHELL, IC TRUEMAN & J ZHANG (1998) Aeolian deposition and its effect on soil and vegetation changes on stabilised desert dunes in northern China. Geomorphology 23: 171-182.

FITTER AH, CA GILLIGAN, K HOLLINGWORTH, A KLECZKOWSKI, RM TWYMAN & JW PITCHFORD (2005) Biodiversity and ecosystem function in soil. Functional Ecology 19: 369-377.

FLETCHER JE & WP MARTIN (1948) Some effects of algae and molds in the rain-crust of desert soils. Ecology 29: 95-99.

FOGG GE (1956) Nitrogen fixation by photosynthetic organisms. Annual Review of Plant Physiology 7: 51-70.

FOLLMANN G (1965) Fensterflechten in der Atacamawüste. Naturwissenschaften 52: 434-435.

FOREST HS & CR WESTON (1966) Blue-green algae from the Atacama Desert of northern Chile. Journal of Phycology 2: 163-164.

GAO S, X YE, Y CHU & M DONG (2010) Effects of biological soil crusts on profile distribution of soil water, organic carbon and total nitrogen in Mu Us Sandland, China. Journal of Plant Ecology 3: 279-284.

GARCÍA-PICHEL F, A LÓPEZ-CORTEZ & U NÜBEL (2001) Phylogenetic and morophological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado Plateau. Applied and Environmental Microbiology 67: 1902-1910.

GARCÍA-PICHEL F (2002) Desert environments: Biological soil crusts. En: Bitton G (ed) Encyclopedia of environmental microbiology: 1019-1023. John Wiley, New York.

GARCÍA-PICHEL F, SL JOHNSON, D YOUNGKIN & J BELNAP (2003) Smale-scale vertical distribution of bacterial biomass and diversity in biological soil crust from arid land in the Colorado Plateau. Microbial Ecology 46: 312-321.

GOTELLI NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. Ecology 81: 2606-2621.

GREEN LE, A PORRAS-ALFARO & RL SINSABAUGH (2008) Translocation of nitrogen and carbon integrates biotic crust and grass production in desert grassland. Journal of Ecology 96: 1076-1085.

GRIME JP (2001) Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second edition. Wiley, Chichester, UK.

GRISHKAN I, E ZAADY & E NEVO (2006) Soil crust microfingi along a southward rainfall gradient in desert ecosystem. European Journal of Soil Biology 43: 33-42.

GROTE EE, J BELNAP, DC HOUSMAN & JP SPARKS (2010) Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water content: Implications for global change. Global Change Biology 16: 2763-2774.

GUNDLAPALLY SR & F GARCÍA-PICHEL (2006) The community and phylogenetic diversity of biological soil crusts in the Colorado Plateau studied by molecular fingerprinting and intensive cultivation. Microbial Ecology 52: 345-357.

GUO Y, H ZHAO, X ZUO, S DRAKE & X ZHAO (2007) Biological soil crust development and its topsoil propierties in the process of dune stabilization, Inner Mongolia, China. Environmental Geology 54: 653-662.

HAHN S, D SPEER, A MEYER & OL LANGE (1989) Photosynthetische primärproduktion von epigäischen flechten im "Mainfräkischen Trockenrasen". I. Tagesläufe von mikroklima, Wassergehalt ubd CO_2 -gaswechsel zu den verschiedenen jahreszeiten. Flora 182: 313-339.

HARPER KT & RL PENDLETON (1993) Cyanobacteria and cyanolichens: Can they enhance availability of essential minerals for higher plants. Great Basin Naturalist 53: 59-72.

HARPER KT & J BELNAP (2001) The influence of biological soil crust on mineral uptake by associated seed plants. Journal of Arid Environments 47: 347-357.

HAUCK M, S-R JÜRGENS, K WILLENBRUCH, S HUNECK & C LEUSCHNER (2009) Dissociation and metal-binding characteristics of yellow lichen substances suggest a relationship with site preferences of lichens. Annals of Botany 103: 13-22.

HAWKES CV (2004) Effects of biological soil crusts on seed germination of four endangered herbs in a xeric Florida shrubland during drought. Plant Ecology 170: 121-134.

HOOPER DU, FS CHAPIN, JJ EWEL, A HECTOR, P INCHAUSTI et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75: 3-35.

HU C, Y LIU, L SONG & D ZHANG (2002) Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands. Journal of Applied Phycology 14: 281-292.

HU C, D ZHANG, Z HUANG & Y LIU (2003) The

vertical microdistribution of cyanobacteria and green algae within desert crusts and the development of the algal crusts. Plant and Soil 257: 97-111.

ISICHEI AO (1990) The role of algae and cyanobacteria in arid lands. A review. Arid Soil Research and Rehabilitation 4: 1-17.

JEFFRIES DL, JM KLOPATEK, SO LINK & H BOLTON JR (1992) Acetylene reduction by cryptogamic crusts from a blackbrush community as related to resaturation and dehydration. Soil Biology and Biochemistry 24: 1101-1105.

JIMÉNEZ AGUILAR A, E HUBER-SANNWALD, J BELNAP, DR SMART & T ARREDONDO (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.

JOHN EA (1989) An assessment of the role of biotic interactions and dynamic processes in the organization of species in a saxicolous lichen community. Canadian Journal of Botany 67: 2025-2037.

JOHNSON SL, R CHARLES, CR BUDINOFF, J BELNAP & F GARCÍA-PICHEL (2005) Relevance of ammonium oxidation within biological soil crust communities. Environmental Microbiology 7: 1-12.

KIDRON GJ, E BARZILAY & E SACHS (2000) Microclimate control upon sand microbiotic crusts, western Negev Desert, Israel. Geomorphology 36: 1-18.

KLEINER EF & KT HARPER (1977) Soil properties in relation to cryptogamic groundcover in Canyonlands National Park. Journal of Range Management 30: 202-205.

LANGE OL, J BELNAP, H REICHENBERGER & A MEYER (1997) Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid land in southern Utah, USA: Role of water content on light and temperature responses of CO_2 exchange. Flora 192: 1-15.

LANGE OL, J BELNAP & H REICHENBERGER (1998) Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in sourthern Utah, USA: Role of water content on light and temperature responses of CO_2 exchange. Functional Ecology 12: 195-202.

LANGE OL (2000) Photosynthetic performance of gelatinous lichen under temperate habitat conditions: Long-term monitoring of CO_2 exchange of *Collema cristatum*. Bibliotheca Lichenologica 75: 307-332.

LANGHANS TM, C STORM & A SCHWABE (2009) Biological soil crust and their microenvironment: Impact on emergence, survival and establishment of seedlings. Flora 204: 157-168.

LALLEY JS, HA VILES, JR HENSCHEL & V LALLEY (2006) Lichen-dominated soil crusts as arthropod habitat in warm deserts. Journal of Arid Environments 67: 579-593.

LI XR, XP WANG, T LI & JG ZHANG (2002) Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, north China. Biology and Fertility of Soils 35: 147-154.

LOREAU M, S NAEEM & P INCHAUSTI (2002) Biodiversity and ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. Oxford University Press, Oxford, UK.

MAESTRE FT (2003a) Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. Lichenologist 35: 71-81.

MAESTRE FT (2003b) Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. Revista Chilena de Historia Natural 76: 35-46.

MAESTRE FT, S BAUTISTA, J CORTINA & J BELLOT (2001) Potential of using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. Ecological Applications 11: 1641-1655.

MAESTRE FT, MA BOWKER, Y CANTÓN, AP CASTILLO-MONROY, J CORTINA et al. (en prensa) Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. Journal of Arid Environments.

MAESTRE FT, MA BOWKER, C ESCOLAR, MD PUCHE, S SOLIVERES et al. (2010) Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along abiotic stress gradients? Insights from semi-arid Mediterranean plant and biological soil crust communities. Philosophical Transaction of the Royal Society B 365: 2057-2070.

MAESTRE FT, A ESCUDERO, I MARTÍNEZ, C GUERRERO & A RUBIO (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. Functional Ecology 19: 566-573.

MAESTRE FT, C ESCOLAR, I MARTÍNEZ & A ESCUDERO (2008) Are soil lichen communities structured by biotic interactions? A null model analysis. Journal of Vegetation Science 19: 261-266.

MAESTRE FT, M HUESCA, E ZAADY, S BAUTISTA & J CORTINA (2002) Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. Soil Biology and Biochemistry 34: 895-898.

MAESTRE FT, I MARTÍNEZ, C ESCOLAR & A ESCUDERO (2009) On the relationship between abiotic stress and co-occurrence patterns: An assessment at the community level using soil lichen communities and multiple stress gradients. Oikos 118: 1015-1022.

MALAM-ISSA O, J TRICHET, C DÉFARGE, A COUTÉ & C VALENTIN (1999) Morphology and microestructure of microbiotic soil crust on a tiger bush sequence (Niger, Sahel). Catena 37: 175-196.

MAYLAND HF & TH McINTOSH (1966) Availability of biologically fixed atmospheric nitrogen-15 to higher plants. Nature 209: 421-422.

MAYLAND HF, TH McINTOSH & WH FULLER (1966) Fixation of isotopic nitrogen in a semi-arid soil by algal crust organisms. Soil Science Society of America Proceedings 30: 56-60.

MORGAN JW (2006) Bryophyte mats inhibit germination of non-native species in burnt temperate native grassland remnant. Biological Invasions 8: 159-168.

NAGY M, A PÉREZ & F GARCÍA-PICHEL (2005) The prokaryotic diversity of biological soil crust in Sonoran desert (Organ Pipe Cactus National Monument, AZ). FEMS Microbial Ecology 54: 233-245.

NEHER DA, X WALTERS, E TRAMER, TR WEICHT,

RM VELUCI et al. (2003) Biological soil crust and plant communities in a sand savanna of northwestern Ohio. Journal of the Torrey Botanical Society 130: 244-252.
OTSUS M & M ZOEL (2004) Moisture conditions and the presence of bryophytes determine fescue species abundance in a dry calcareous grassland. Oecologia 138: 293-299.
PRASSE R & R BORNKAMN (2000) Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. Plant Ecology 150: 65-75.
PENTECOST A (1980) Aspects of competition in saxicolous lichen communities. Lichenologist 12: 135-144.
PÉREZ FL (1994) Vagrant cryptogams in a paramo of the high Venezuelan Andes. Flora 189: 263-276.
PÉREZ FL (1996) Cryptogamic soil buds in the equatorial Andes of Venezuela. Permafrost and Periglacial Processes 7: 229-255.
PÉREZ FL (1997) Microbiotic crusts in the high equatorial Andes; and their influence on paramo soils. Catena 31: 173-198.
PETERJOHN WT & WH SCHLESINGER (1990) Nitrogen loss from desert in the southwestern Unit State. Biogeochemistry 10: 67-79.
PETERJOHN WT & WH SCHLESINGER (1991) Factor controlling denitrification in a Chihuahuan Desert ecosystem. Soil Science Society of America Journal 55: 1694-1701.
PORRAS-ALFARO A, J HERRERA, RL SINSABAUGH, KJ ODENBACH, T LOWREY & DO NATVIG (2008) Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass. Applied and Environmental Microbiology 74: 2805-2813.
RAM A & A YAIR (2007) Negative and positive effects of topsoil biological crusts on water availability along a rainfall gradient in a sandy arid area. Catena 70: 437-442.
RAMÍREZ A & A CANO (2005) Líquenes de Pueblo Libre, una localidad andina en la Cordillera Negra (Huaylas, Ancash, Perú). Revista Peruana de Biología 12: 383-396.
RIVERA-AGUILAR V, H GODÍNEZ-ÁLVAREZ, I MANUELL-CACHEUX & S RODRÍGUEZ-ZARAGOZA (2005) Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. Journal of Arid Environments 63: 344-352.
ROGERS RW & RT LANGE (1972) Lichen populations on arid soil crusts around sheep watering places in South Australia. Oikos 22: 93-100.
ROGERS RW (1977) Soil surface lichens in arid and subarid south-eastern Australia. III. The relationship between distribution and environment. Australian Journal of Botany 20: 301-316.
RYCHERT RC & J SKUJINS (1974) Nitrogen fixation by blue-green algae-lichen crusts in the Great Basin Desert. Soil Science Society of American Proceedings 38: 768-771.
SAN JOSÉ JJ & CR BRAVO (1991) CO_2 exchange in soil algal crusts occurring in the *Trachypogon* savannas of the Orinoco Llanos, Venezuela. Plant and Soil 135: 233-253.
SEGHIERI J, S GALLE, JL RAJOT & M EHRMANN (1997) Relations between soil moisture and growth of herbaceous plants in a natural vegetation mosaic in Niger. Journal of Arid Environments 36: 87-102.
SERPE MD, JM ORM, T BARKES & R ROSENTRETER (2006) Germination and seed water status of four grasses on moss-dominanted biological soil crust from arid land. Plant Ecology 185: 163-178.
SERPE MD, SJ ZIMMERMAN, L DEINES & R ROSENTRETER (2008) Seed water status and root tip characteristics of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. Plant and Soil 303: 191-205.
SHREVE F (1910) The rate of establishment of the giant cactus. Plant World 13: 235-241.
SPITALE D (2009) Switch between competition and facilitation within a seasonal scale at colony level in bryophytes. Oecologia 160: 471-482.
STATES JS & M CHRISTENSEN (2001) Fungi associated with biological soil crust in desert grasslands of Utah and Wyoming. Mycologia 93: 432-439.
TAY T, AO TÜRK, M YILMAZ, H TÜRK & M KIVANC (2004) Evaluation of the antimicrobial activity of the acetone extract of the lichen *Ramalina farinacea* and its (+)-usnic acid, norstictic acid, and protocetraric acid constituents. Zeitschrift für Naturforschung 59: 384-388.
THOMAS AD, SR HOON & PE LINTON (2008) Carbon dioxide fluxes from cyanobacteria crustedsoils in the Kalahari. Applied Soil Ecology 39: 254-263.
TILMAN D (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
TILMAN D (2001) Effects of diversity and composition on grassland stability and productivity. En: Press MC, NJ Huntly & S Levin (eds) Ecology: Achievement and Challenge: 183-210. Blackwell Science, Oxford, UK.
TOLEDO V (2006) Caracterización de la costra microbiótica y su influencia biológica y física en suelos de la región árida de Quíbor, estado Lara. Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía. Maracay, Venezuela.
TOLEDO V & C URBINA-DE NAVARRO (2008) Estudio preliminar de la influencia de la costra microbiótica en los suelos de Quíbor, estado Lara, Venezuela, mediante microanálisis de rayos X (EDS). Acta Microscópica 17: 77-84.
TOLEDO V & A FLORENTINO (2009) Las costras microbióticas del Suelo. Revista de Investigación (Venezuela) 33: 199-216.
VAN CLEVE K, FS CHAPIN, CT DRYNESS & LA VIRECK (1991) Element cycling in taiga forest: State-factor control. BioScience 41: 78-88.
VELUCHI RM, DA NEHER & TR WEICHT (2006) Nitrogen fixation and leaching of biological soil crust communities in mesic temperate soils. Microbial Ecology 51: 189-196.
VITOUSEK PM, S HÄTTENSCHWILER, L OLANDER & S ALLISON (2002) Nitrogen and nature. Ambio 31: 97-101.
WEST NE & J SKUJINS (1977) The nitrogen cycle in North America cold winter semi-desert ecosystems. Oecologia Plantarum 12: 45-53.
WEST NE (1990) Structure and function of mycrophytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. Advances in Ecological Research 20: 179-223.
WILLIAMS JD, JP DOBROWOLSKI & NE WEST (1999) Microbiotic crust influence on unsaturated hydraulic conductivity. Arid Soil Research and Rehabilitation 13: 145-154.
WILSON JB, JB STEEL, JE NEWMAN & RS

TANGNEY (1995) Are bryophyte communities different? Journal of Bryology 18: 689-705.
ZAADY E, P GROFFMAN & M SHACHAK (1996) Litter as a regulator of nitrogen and carbon dynamics in macrophytic patches in Negev desert soils. Soil Biology and Biochemistry 28: 39-46.
ZAADY E, P GROFFMAN & M SHACHAK (1998) Nitrogen fixation in macro- and microphytic patches in the Negev desert. Soil Biology and Biochemistry 30: 449-454.
ZHANG YM, J CHEN, L WANG, XQ WANG & ZH GU (2007) The spatial distribution patterns of biological soil crust in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. Journal of Arid Environments 68: 599-610.

Editor Asociado: Bernardo González
Recibido el 3 de mayo de 2010; aceptado el 18 de enero de 2011