

16

Recibido: mayo, 2023 Aprobado: junio, 2023 Publicado: agosto, 2023

ESTADO CULTURAL DE LAS COSTRAS BIOLÓGICAS DEL SUELO

CULTURAL STATUS OF BIOLOGICAL SOIL CRUSTS

Nayani Maroto Chang¹

Email: namaro.tochang@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8339-3601>

Aida Margarita Romero Jiménez¹

Email: mromero@ucf.edu.cu

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2550-6983>

Yandi Del Campo Rodríguez¹

Email: delcampoyandi@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6293-6179>

¹Universidad de Cienfuegos "Carlos Rafael Rodríguez"

Cita sugerida (APA, séptima edición)

Maroto Chang, N., Romero Jiménez, A. M. y Del Campo Rodríguez, Y. (2023). Estado Cultural de las Costras biológicas del suelo. *Revista Científica Agroecosistemas*, 11(2), 120-125. <https://aes.ucf.edu.cu/index.php/aes>

RESUMEN

La presente investigación tuvo como propósito demostrar el estado del conocimiento internacional y nacional de las costras biológicas del suelo, en los últimos 10 años. Se realizó mediante la revisión bibliográfica de artículos científicos, una investigación documental partiendo de la definición de estas costras, funciones y su estado del conocimiento en los diferentes países. Como conclusiones tuvimos que el estudio de las CBS en los últimos 10 años está principalmente dirigidas a su composición, ubicación taxonómica y distribución por el mundo, al igual que las investigaciones encabezadas por el importante papel de las especies de cianobacterias como fijadoras de nitrógeno. Han sido descritas tanto en Venezuela, Argentina, Chile, Perú, Australia, China, España, México, pero sus investigaciones se realizan principalmente en EE.UU. En el ámbito nacional se evidenciaron pocas investigaciones, principalmente los trabajos vinculados a un proyecto impulsado por la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad de Cienfuegos.

Palabras clave:

Costra biológica del suelo (CBS), suelo, microorganismos.

ABSTRACT

The purpose of this research was to demonstrate the state of international and national knowledge of biological soil crusts, in its last 10 years. It was carried out through the bibliographic review of scientific articles, a documentary investigation based on the definition of these crusts, functions in the soil and their state of knowledge in the different countries. As conclusions we had that the study of the CBS in the last 10 years is mainly directed to its composition, taxonomic location and distribution around the world, as well as the investigations led by the important role of the cyanobacterial species as nitrogen fixers. They have been described in Venezuela, Argentina, Chile, Peru, Australia, China, Spain, and Mexico, but their investigations are carried out mainly in the United States. At the national level, few investigations were evidenced, mainly the works linked to a project promoted by the Faculty of Agricultural Sciences of the University of Cienfuegos.

Keywords:

Biological soil crust (BSC), soil, microorganisms.

INTRODUCCIÓN

En estudios recientes de Edafología, aparecen un grupo de organismos conocidos como Costras Biológicas de Suelo (CBS), no son más que diminutas comunidades, pero organismos importantes que pueden incluir cianobacterias, algas, musgos, líquenes y otros, los cuales se encuentran asociados íntimamente con las partículas minerales de la superficie del suelo, creando una capa delgada, cohesiva y horizontal (Toledo y Florentino, 2009).

De acuerdo a Toledo y Florentino (2009) las CBS enfatizan la calidad del suelo por: 1) agregación de las partículas del suelo, reduciendo así la erosión hídrica y eólica; 2) mejora la infiltración del agua a través del suelo debido al incremento de la estabilidad de los agregados (unidad de partículas coherente del suelo) y 3) aumenta la fertilidad del suelo por fijación de nitrógeno y carbono. Fletcher y 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 y Gardner, 1993), Central (Rivera Aguilar et al., 2005) y del Sur (Pérez, 1997) en el Ártico (Bliss y Gold, 1999), en África (Aranibar et al., 2004), en Europa (Maestre et al., 2002), Asia (Li et al., 2002) y Australia (Eldridge y Greene, 1994).

La CBS está ampliamente distribuida en muchos tipos de suelo y en casi todas las comunidades vegetales donde la luz pueda alcanzar la superficie del suelo (García et al., 2021), aunque es particularmente dominante en ambientes de baja productividad como las zonas áridas, semiáridas, alpinas y polares. La CBS está presente en casi todas las ecoregiones 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 y Lange, 2003).

Objetivo: Demostrar el estado del conocimiento de las costras biológicas del suelo mediante la revisión bibliográfica de investigaciones científicas. La metodología utilizada se enfocó en una búsqueda exhaustiva y sistemática de información en diversas fuentes de datos, lo que permitió obtener una variedad de artículos científicos relevantes en diferentes idiomas. La selección de términos clave también fue adecuada para encontrar información específica sobre el tema de las costras biológicas del suelo.

Además, la organización de los resultados en una tabla Excel permitió una fácil visualización y comparación de las investigaciones por año, país y tema, lo que facilitó la identificación de tendencias y patrones en la investigación sobre este tema.

DESARROLLO

Las Costras Biológicas del Suelo. Definiciones

Existen disímiles definiciones y términos para describir estas estructuras, sin embargo desde hace varios años se ha venido discutiendo sobre el término apropiado para referirse a estas comunidades de microorganismos. Así como, Williams (1994), señala que la expresión “costras microbióticas” empleado por Belnap es sinónimo a la corteza del suelo descrita como microfloras por Loope y Gifford, criptogámica de Kleiner y Harper, costra biológica por Danin, y como organogénica por Evenari, también ha sido referenciada como biocostras o biogénicas por Thomas y Tsoar, como microfítica por Cameron y biótica por McCune (Muñoz-Sarduy, 2020).

En diversos estudios realizados por Eldridge y Greene (1994) ejemplifican disímiles definiciones de costras, entre las que podemos encontrar:

- La costra hipermórfica incluye musgos, las cuales ocurren en microhábitas húmedos de las regiones semiáridas, así como debajo de los arbustos, siempre asociadas con algas, son comunes en pendientes estables con microrrelieve pronunciado y son más vulnerables a las perturbaciones como el pastoreo y el fuego; su influencia está limitada a las áreas sobre la superficie del suelo, de allí su habilidad moderada contra el efecto del viento y la acción del impacto de las gotas de lluvia.
- La costra perimórfica, compuesta por líquenes foliáceos (como una hoja) y crustáceos (como una corteza), los cuales constituyen una asociación simbiótica de hongos y microalga seucarióticas (aplicado o relativo a las células que tienen núcleo con membrana, aparato de Golgi y mitocondrios); su área de influencia está repartida por encima y por debajo de la superficie del suelo y proporciona protección al mismo contra la erosión por el viento y el agua. La asociación de hifas de hongos con el líquen crea una red debajo de la superficie y fortalece el desarrollo de agregados estables al suelo.
- La costra criptomórfica microscópica está compuesta de microalga seucarióticas y filamentos de hongos; se encuentra en lugares perturbados y es menos susceptible al fuego; Su mayor actividad está concentrada (en grupos) debajo de la superficie donde ellas contribuyen a mejorar la estructura del suelo y el status nutricional.

La clasificación de los distintos tipos de costras biológicas del suelo se ha propuesto en base a la morfología de sus componentes. Dado que es difícil determinar las especies que componen la costra biológica en el lugar donde se encuentra, se ha sugerido el uso de una clasificación morfológica para el muestreo en el campo. La morfología de la CBS está estrechamente relacionada con su función ecológica en procesos como la infiltración, erosión, retención de la humedad y resiliencia frente a las perturbaciones. Los autores han establecido las

siguientes categorías de costras: cianobacterias, algas verdes azuladas, hepáticas, musgos, líquenes foliacéos (por ejemplo, *Cladonia convoluta*), líquenes crustáceos (por ejemplo, *Squammarina lentigera*), líquenes gelatinosos (por ejemplo, *Collema crispum*), líquenes escumulosos (por ejemplo, *Diplotomma epipolium*) y líquenes fruticosos (por ejemplo, *Cladonia pyxidata*) (Castillo-Monroy, 2011).

Cianobacterias

Las cianobacterias son el principal componente fotosintético de las costras biológicas del suelo (Moore, 2010). Las cianobacterias más comunes que se encuentran en las CBS pertenecen a grandes especies filamentosas como las del género *Microcoleus* (Belnap, 2013).

La CBS dominada por cianobacterias y cianolíquenes es capaz de fijar cantidades significativas de nitrógeno atmosférico y hacerlo potencialmente disponible para las plantas vasculares, musgos y microorganismos (Veluchi, 2006). Según Zaady et al., (1998), la CBS podría ser el puente entre la atmósfera y las manchas discretas de vegetación en la transformación del nitrógeno, mientras que Belnap et al., (2003) consideran a la CBS como una interfase entre la atmósfera y el suelo, un “borde” que permite una gran variedad de interacciones ecológicas y la transferencia de materia y energía.

Briófitos

Los briófitos, como los musgos y hepáticas, pueden formar parte de las costras biológicas del suelo y desempeñar un papel importante en la retención de la humedad y la protección contra la erosión. Las hepáticas pueden tener una forma plana y con forma de cinta o frondosas, y pueden reproducirse por formación de esporas o por fragmentación asexual, mientras que los musgos son plantas pequeñas que carecen de tejido vascular o leñoso y requieren un ambiente temporalmente saturado de agua para completar su ciclo de vida (Delgadillo, 2014 y Biodiversidad Mexicana, 2020).

Aunque no se mencionan en la propuesta de clasificación morfológica de las costras biológicas del suelo, algunos estudios han demostrado que los musgos pueden ser una parte significativa de la CBS en ciertos ecosistemas, como en las regiones árticas y subárticas. Por lo tanto, es importante considerar a los briófitos en futuras investigaciones sobre las costras biológicas del suelo.

Hongos

Según Bonkowski et al., (2000), los hongos del suelo también juegan un papel clave en los procesos de descomposición que mineralizan y reciclan nutrientes de plantas, interactuando con una compleja comunidad en el suelo que puede estar constituida por bacterias, líquenes, cianobacterias y otros organismos que forman la CBS. Entre estos organismos, existen microhongos que pueden subsistir como especies de libre vida o interactuar a través de la simbiosis con algas en los líquenes. Los que presentan características de vida libre suelen comportarse como

descomponedores y contribuyen a la biomasa microbiana del suelo (Wainwright, 1988 y Lodge, 1993).

Algas

La comunidad biológica de suelos dominada por algas, aunque no siempre es fácilmente observable, tiene una gran importancia ecológica al proteger los suelos de las zonas dunares de la erosión y contribuir a su fijación (Li et al., 2003). Esta comunidad es común en latitudes altas y regiones desérticas frías donde los suelos se congelan y el potencial de evapotranspiración es bajo (Bowker et al., 2006). Se puede encontrar en abundancia en la Great Basin de los Estados Unidos (Belnap y Lange, 2001), así como en la región de Shapotou y en el desierto de Gurbantunggut, ambos en China (Li et al., 2002 y Hu et al., 2003).

Funciones

Diversas investigaciones destacan el rol que la costra microbiótica desempeña en la agregación de las partículas del suelo con la consecuente protección contra la erosión hídrica y eólica (Campbell et al., 1989; Belnap y Gardner, 1993; Malam et al., 2001; Trindade et al., 2001), en la infiltración del agua y escurrimiento superficial (Eldridge y Greene, 1994). Con relación a esto, Loope y Gifford (1972) reportaron que la costra microbiótica contribuye a la infiltración del agua y disminuye la escorrentía. No obstante, Brotherson y Rushforth (1983), Verrechia et al., (1995), Kidron et al., (1999) y Cerdá (2002), sugieren lo opuesto. La costra también aumenta la retención de humedad del suelo (Belnap y Gardner, 1993; Verrecchia et al., 1995), incrementa la disponibilidad de nutrientes al concentrar ciertos elementos esenciales, así como también el N, el cual es fijado por las cianobacterias (Harper y Pendleton, 1993; Stall, 1995; Zaady et al., 1998; Malam et al., 2001), y el carbono (Zaady et al., 2000) y favorece la germinación de semillas (Zaady, 1997). Actualmente, las costras microbióticas están siendo utilizadas en la biorremediación de zonas afectadas por vertidos accidentales de petróleo (Martínez-Alonso y Gaju, 2005). En consecuencia, son aprovechadas como bioindicador de la salud del suelo no sólo por las ventajas de su uso en la recuperación de zonas deterioradas o degradadas sino también por sus efectos como fertilizante natural (Toledo y Florentino, 2009).

Panorama de las Costras Biológicas del Suelo en el mundo

El estudio de las CBS ha estado principalmente dirigida a su composición, ubicación taxonómica y distribución por el mundo, de igual forma que a las investigaciones encabezadas por el importante papel de las especies de cianobacterias como fijadoras de nitrógeno (Del-Campo y Romero, 2021).

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 y Lange 2003).

Las investigaciones de las costras se iniciaron en los años 50 pero fue en los años 80 y 90 cuando se produce un notable incremento en el conocimiento de 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 y Greene 1994, Evans y Johansen 1999, Belnap y Lange 2003).

A pesar de que el número de estudios de CBS ha ido incrementando, sus estudios se han centrado principalmente en los Estados Unidos, no obstante, se ha podido registrar un considerable incremento de sus investigaciones en países de diferentes regiones como se muestra en el gráfico 1.



Grafica 1. Número de investigaciones revisadas por países, localizado en el período 2000-2022. Búsqueda realizada el 25 de abril de 2022. Utilizando diferentes términos para la referencia a las CBS

Panorama de las Costras Biológicas del Suelo en Cuba

En Cuba los estudios se iniciaron en el año 2018, impulsados por un proyecto llevado a cabo por la Universidad de Cienfuegos en la Facultad de Ciencias Agrarias, llamado "Evaluación de las características de costras biológicas de suelo presentes en suelos agropecuarios de los municipios de la provincia de Cienfuegos, como bioindicadores para el monitoreo de procesos de degradación y de contaminación" el cual evidencia estudios relacionados con el tema de las Costras Biológicas del Suelo como: Estudio prospectivo de la presencia de costras biológicas (CBS) para evaluar su empleo como indicador de calidad biológica en áreas degradadas de la CPA Mártires de Barbados en la provincia Cienfuegos (Muñoz Sarduy, 2020); Propuesta para conformar el sustrato de vitroplantas en fase de aclimatación, en función de la retención de humedad y manejo del riego (León Hernández, 2020); "Evaluación del efecto fertilizante de Costras Biológicas del Suelo dominadas por cianobacterias y de la cachaça, sobre el cultivo de maíz (*Zea Mays, L.*)", (Del Campo Rodríguez y Romero Jiménez, 2021) donde según la revisión realizada, de esta última investigación, no se han

encontrado evidencias del empleo de Costras Biológicas del Suelo dominadas por cianobacterias como una alternativa biológica en la fertilización de cultivos.

Tabla 1. Investigaciones realizadas en el ámbito nacional

Temática	Año	Provincia
Estudios prospectivos de CBS en Cuba	2020	Cienfuegos
Mejora de la fertilidad de los suelos		
Mejoramiento de suelos salinos		
Aplicación de CBS en vitroplantas		
Efecto fertilizante de CBS en vitroplantas	2021	Cienfuegos
Influencia de CBS sobre propiedades físicas y químicas del suelo.		

Fuente: Elaboración propia

CONCLUSIONES

- Han sido descritas tanto en Venezuela, Argentina, Chile, Perú, Ecuador, China, España, México, Australia, pero sus investigaciones se realizan principalmente en EE.UU.
- En el ámbito nacional, se evidencian investigaciones vinculadas a un proyecto impulsado por la Universidad de Carlos Rafael Rodríguez en Cienfuegos, Facultad de Ciencias Agrarias.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aranibar, J., Ottero, L., Macko, S. y Feral, C. (2004). Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. *Global Change Biology*, 10, 359-373.
- Belnap, J. y Gardner, J. (1993). Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalist*, 40-47.
- Belnap, J., y Lange, O. (2001). Comparative structure of physical and biological crusts. *Ecological Studies*, 150, 177-191.
- Belnap, J. y Lange, O. (2003). Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. *Berlin: Springer-Verlag*, 3-33
- Belnap, J., Hawkes, C., & Firestone, M. (2003). Boundaries in miniature: Two examples from soil. *BioScience*, 53(8), 739-749.
- Belnap, J. (2013). "Cryptobiotic Soils: Holding the Place in Place." U.S. Geological Survey.
- Bliss, L. y Gold, G. (1999). Vascular plant reproduction, establishment, and growth and the effects of cryptogamic crusts within a polar desert ecosystem, Devon Island, NWT. *Canadian Journal of Botany*, 77, 623-636.

- Brotherson, Jack D. y Rushforth, Samuel R. (1983) "Influencia de las costras criptogámicas en las relaciones de humedad de los suelos en el Monumento Nacional Navajo, Arizona," *Great Basin Naturalist* : vol. 43: No. 1, Artículo 5.
- Bowker, M., Belnap, J., Davidson, D., & Goldstein, H. (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.
- Bonkowski, M., Cheng, W., & Griffiths, B. S. (2000). Altered diversity and composition of soil fauna in a wheat-fallow rotation. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(13), 1775-1784. doi: [10.1016/S0038-0717\(00\)00144-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00144-6)
- Biodiversidad Mexicana, (2020). Musgos, hepáticas y anótrofos. <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gfamilia/135296/index>
- Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T. (2011). La costra biológica del suelo: Avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Revista Chilena de historia natural*, 84(1), 1-21. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2011000100001>
- Campbell, S., Seeler, J. y Golubic, S. (1989). Desert crust formation and soil stabilization. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 3, 217-228.
- Cerdá, A. (2002). *Influencias de las costras biológicas en el comportamiento hidrológico y erosivo de los suelos en los cordones dunares de Nizzana, desierto del Negev, Israel* [Archivo PDF]. <http://www.geot.unex.es/norba/files/10/p3.pdf>
- Del Campo Rodríguez, Y. y Romero Jiménez, A. M (2021). *Evaluación del efecto fertilizante de Costras Biológicas del Suelo dominadas por cianobacterias y de la cachaza, sobre el cultivo de maíz (Zea Mays, L.)* [Tesis de Grado, Universidad de Carlos Rafael Rodríguez, Cienfuegos, Cuba].
- Delgadillo, C. (2014). Biodiversidad de Bryophyta (musgos) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(Supl. ene), S100-S105. <https://doi.org/10.7550/rmb.30953>
- Eldridge, D. y Greene, R. (1994). Microbiotic soil crusts: A review of their role in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research*.
- Evans, R. D. y Johansen, J. R. (1999) Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18.
- Fletcher, J. y Martin, Wasmannia Aropunctata(1948). Some effects of algae and molds in the rain-crust of desert soils. *Ecology* (29), 95-99.
- García, V., Aranibar, J. y Villagra, P. (2021). Propagación de distintos tipos funcionales de la costra biológica del suelo del desierto del Monte, Argentina. *Ecología Austral*.
- Harper, K. y Pendleton. R. (1993). Cianobacterias y cianolíquenes: pueden ¿mejoran la disponibilidad de minerales esenciales para las plantas superiores? *Naturalista de la Gran Cuenca*, 53.
- Hu, C., Zhang, D., Huang, Z., & Liu, Y. (2003). The vertical microdistribution of cyanobacteria and green algae within desert crust and the development of the algal crust. *Plant and Soil*, 257, 97-111.
- Isichei, A. O. (1990). The role of algae and cyanobacteria in arid lands. A review. *Wasmannia Aropunctata Arid Soil Research and Rehabilitation*, 4.
- Kidron, G.J., BARZILAY, E. y SACHS, E. (1999). Microclimate control upon sand microbiotic crusts, western Negev Desert, Israel. *Geomorphology* 36: 1-18.
- Kleiner, E. y Harper, K. (1977). Soil properties in relation to cryptogamic ground cover in Canyonlands National Park. *Journal of Range Management*, 30, 203-205.
- León Hernández, B. Y. (2020). *Propuesta para conformar el sustrato de vitroplantas en fase de aclimatación, en función de la retención de humedad y manejo del riego* [Trabajo de Diploma, Universidad de Carlos Rafael Rodríguez, Cienfuegos, Cuba]
- Li, X., Wang, X., P., L. y Zhang, J. (2002). Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China. *Biology and Fertility Soils*, 35, 147-154.
- Li, X. R., Wang, Y. J., & Zhang, Z. S. (2003). Soil algal communities and their influencing factors in the Shapotou region of China. *Journal of Arid Environments*, 53(2), 221-232. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00267-9](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00267-9)
- Lodge, D. (1993). Nutrient cycling by fungi in wet tropical forests. *Aspects of Tropical Mycology*, Cambridge University Press. pp. 37–58.
- Loope, Wasmannia Aropunctatay Gifford, G. (1972). Influence of a soil microfloral crust on select properties of soils under Pinyon-Juniper in southeastern Utah. *Journal Soil Water Conservation*, 23, 164-167.
- Maestre, F., Huesca, M., Zaady, E., Bautista, S. y Cortina, J. (2002). Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biology and Biochemistry*, 895-898.

- Malam, O., Le Bissonnais, Y. Défarde, C. y Trichet, J. (2001). Role of a cyanobacterial cover on structural stability of sandy soils in the Sahelian part of western Niger. *Geoderma*, 101, 15-30.
- Martínez-Alonso M. y Gaju, N. (2005). El papel de los tapetes microbianos en la biorrecuperación de zonas litorales sometidas a la contaminación por vertidos de petróleo. *Ecosistemas*, 11 (2).
- Moore, L. (2010). "Cryptobiotic Crust in the Sonoran Desert". *Southern Arizona Desert Botany*.
- Muñoz Sarduy, D. L. (2020). *Estudio prospectivo de la presencia de costras biológicas del suelo para evaluar su empleo como indicadores de calidad biológica en áreas degradadas de la CPA "Mártires de Barbados" en la provincia Cienfuegos* [Tesis de Grado, Universidad de Carlos Rafael Rodríguez, Cienfuegos, Cuba].
- Pérez Millán, M. I.-V. (2009). La proteína verde fluorescente ilumina la biociencia. *Medicina (Buenos Aires)*, 3(69).
- Pérez, F. (1997). Microbiotic crust in the high equatorial Andes, and their influence on paramo soils. *Catena*, 31, 173-198.
- Rivera Aguilar, V., Godínez, H., Manuell, I., y Rodríguez, S. (2005). Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *Journal of Arid Environments*, 63, 344-352.
- Stall, L. (1995). Ecología fisiológica de cianobacterias en tapetes microbianos y otras comunidades. *New Phytologist*, 131.
- Toledo, V. y Florentino, A. (2009). Las costras macrobióticas del suelo. *Revista de Investigación*, 33 (68).
- Trindade, E., Schaefer, C. Albuquerque, M. Abrahao, Wassmannia Auropunctata Mello, J. y Chagas, A. (2001). Costas biológicas em saprolitos de gnaisse: ciclagem biogeoquímica, micromorfología e ensaio de colonizacão. *Revista Brasileira do Ciencia do Solo*, 25, 849-861.
- Veluchi, R. (2006). Nitrogen fixation and leaching of biological soil crust communities in mesic temperate soils. *Microbial Ecology*, 189-196.
- Verrecchia, E., Yair, A., Kidron, G. y Verrecchia, K. (1995). Physical properties of the psammophile cryptogamic crust and their consequences on the water regime of sandy soils, North-western Negev Desert, Israel. *Journal Arid Environment*, 29, 427-437.
- Wainwright, M. (1988). Metabolic diversity of fungi in relation to growth and mineral cycling in soil: A review. *Transactions of the British Mycological Society*, vol. 90, pp. 159-170.
- West, N. (1990). Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*. Ed: Begon, M. Academic Press, 179-223.
- Williams, J. (1994). *Microbiotic crusts: A review* [Documento en línea] <http://www.icbemp.gov/science/williams.pdf>
- Zaady, E., Gutterman, Y. y Boeken, B. (1997). The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichiera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert. *Plant and Soil*, 190, 247-252.
- Zaady, E., Groffman, P. y Shachak, M. (1998). Nitrogen fixation in macro and microphytic patches in the negev desert. *Soil Biology and Biochemistry*, 30, 449-454.
- Zaady, E., Kuhn, U., Wlske, B., Sandoval-Soto, L. y Kesselmeier, J. (2000). Patterns of CO₂ exchange in biological soil crust of successional age. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 959-966.