

# La restauración de biocostras: una herramienta clave para recuperar la funcionalidad de los ecosistemas áridos degradados

Yolanda Cantón<sup>1,2,\*</sup> , Beatriz Roncero-Ramos<sup>3</sup> , Raúl Román Fernández<sup>1,2</sup> , Emilio Rodríguez-Caballero<sup>1,2</sup> , Sonia Chamizo<sup>1,2</sup>

(1) Departamento de Agronomía, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad de Almería, 04120 Almería, España.

(2) Centro de Colecciones Científicas de la Universidad de Almería (CECOUAL), Universidad de Almería, 04120 Almería, España.

(3) Department of Life Sciences, inBios-Center for Protein Engineering, University of Liège, Belgium.

\* Autor de correspondencia: Y. Cantón [[ycanton@ual.es](mailto:ycanton@ual.es)]

> Recibido el 04 de mayo de 2021 - Aceptado el 23 de agosto de 2021

**Como citar:** Cantón Castilla, Y., Roncero-Ramos, B., Román Fernández, R., Rodríguez Caballero, E., Chamizo de la Piedra, S. 2021. La restauración de biocostras: una herramienta clave para recuperar la funcionalidad de los ecosistemas áridos degradados. *Ecosistemas* 30(3): 2236. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2236>

## La restauración de biocostras: una herramienta clave para recuperar la funcionalidad de los ecosistemas áridos degradados

**Resumen:** Las biocostras son comunidades de organismos autótrofos y heterótrofos que viven en la superficie del 12% de los suelos de la Tierra, donde actúan como ingenieras del ecosistema. Son muy sensibles al cambio climático y a las alteraciones ocasionadas por diferentes actividades antrópicas. En este trabajo, revisamos los impactos de ambos tipos de perturbaciones, que afectan negativamente a los ciclos biogeoquímicos, al balance de agua y al de energía, aceleran los procesos erosivos y la emisión de polvo y reducen la biodiversidad disminuyendo la capacidad de los ecosistemas para proveer servicios. Exploramos la capacidad de estas comunidades para recuperarse naturalmente, que, en general, requiere mucho tiempo el establecimiento de las comunidades de etapas sucesionales más tardías. Por ello, han surgido nuevas biotecnologías para acelerar su restauración, basadas en la inoculación de organismos formadores de biocostra. Se revisan los principales resultados de dos grupos de estrategias atendiendo al origen de los propágulos de biocostras: a) la translocación de fragmentos de biocostras de un área donante en favor de una degradada. Se recomienda para alteraciones planificadas en las que se use la biocostra existente antes de la alteración; b) cultivo a gran escala de organismos formadores de biocostra (cianobacterias, líquenes, musgos o la comunidad completa) en laboratorio o vivero para ser inoculados, posteriormente, en áreas degradadas. Finalmente, se identifican los retos futuros para maximizar el éxito de la restauración y conservación de las biocostras.

**Palabras clave:** cianobacterias; costras biológicas del suelo; inoculación; musgos; líquenes; tierras secas

## Biocrust restoration: a key tool to recover degraded arid ecosystem functioning

**Abstract:** Biocrusts are autotroph and heterotroph communities that cover 12% of the Earth land's surface, where they act as ecosystem engineers. They are very vulnerable to climate change and disturbance caused by different anthropic activities. In this work, we revise the impacts of both disturbance types, which negatively affect biogeochemical cycles and water and energy balances, accelerate erosion processes and dust emissions, and decrease biodiversity, reducing ecosystem ability to provide services. We also explore the ability of these communities to recover after disturbance, which in general requires long time periods for the most developed communities. Because of this, new biotechnologies have emerged to accelerate their restoration, based on the inoculation of biocrust-forming organisms. Results from two main strategies according to the origin of the biocrust propagules used are revised: a) translocation of biocrust fragments from a donor area to the degraded area. This strategy is recommended for planned activities in which the existing biocrust before disturbance is applied; b) large-scale cultivation of biocrust-forming organisms (cyanobacteria, lichens, mosses or the whole community) in laboratory or greenhouse conditions for their later inoculation in the degraded area. Finally, we identify future challenges to maximize restoration success and biocrust conservation.

**Keywords:** biological soil crusts; cyanobacteria; drylands; inoculation; lichens; mosses

## Biocostras en las tierras secas

El rasgo más característico de las “tierras secas” (drylands) es la escasez de agua que, unida al limitado desarrollo edáfico, configura paisajes heterogéneos con una cobertura escasa y dispersa de la vegetación, que se localiza sobre las posiciones más favorables. Además, frecuentemente, las localizaciones más inhóspitas y los espacios entre plantas están colonizados por otras formas de vida poiquilohídricas y especializadas para tolerar el amplio abanico de estreses abióticos que imponen estas regiones: las biocostras

(o costras biológicas del suelo). Esta componente suele pasar desapercibida, pero en realidad cubren más del 25% de las tierras secas (Rodríguez-Caballero et al. 2018a). Las biocostras son comunidades complejas de algas, bacterias, hongos, cianobacterias, arqueas, líquenes y briófitos que viven en la superficie del suelo (Fig. 1), íntimamente asociadas a las partículas del mismo y que constituyen auténticos ecosistemas en miniatura (Belnap y Lange 2003). Aunque representan apenas unos centímetros del perfil del suelo, estas ingenieras del ecosistema regulan el intercambio de agua (Eldridge et al. 2020) y gases entre el suelo y la atmósfera



**Figura 1.** Biocostra dominada por cianobacterias (izquierda), líquenes (centro) y musgo (derecha).

**Figure 1.** Biocrust dominated by cyanobacteria (left), lichens (centre) and moss (right).

(Elbert et al. 2012) y desempeñan un papel clave en el mantenimiento de las funciones del ecosistema (Maestre et al. 2011) y en su capacidad de proveer servicios básicos a la sociedad (Rodríguez-Caballero et al. 2018b). Estas comunidades afectan a todas las componentes del balance de agua (Chamizo et al. 2016), al balance térmico y energético del ecosistema (Rutherford et al. 2017) y a los ciclos biogeoquímicos, mejorando la fertilidad del suelo, sustentando su compleja red trófica y aumentando su biodiversidad (Maestre et al. 2011) (Fig. 2). El efecto de las biocostras en la mejora de la estructura edáfica, estabilización de la superficie del suelo y prevención de la erosión hídrica (Chamizo et al. 2017) y en la reducción de la emisión de partículas de polvo (Fick et al. 2020), es clave en los ecosistemas de las tierras secas ya que son particularmente vulnerables a dichas amenazas. De hecho, aunque las biocostras actúan como áreas fuente de escorren-tía, no lo son de sedimentos (Chamizo et al. 2017; Rodríguez-Caballero et al. 2018c), y además, se organizan espacialmente con la vegetación, constituyendo un sistema “fuente-sumidero” en el que la escorren-tía y nutrientes asociados generados en las biocostras se distribuyen hacia los parches de vegetación, donde estos recursos son interceptados. Estas interacciones fuente (biocostra) - sumidero (planta) maximiza la disponibilidad de agua y nutrientes para la vegetación y es crítica en el mantenimiento de la productividad de estos ecosistemas (Rodríguez-Caballero et al. 2018c). Como resultado de este amplio rango de efectos, las biocostras tienen una fuerte influencia en el establecimiento, crecimiento y funcionamiento de la vegetación, que difiere según la composición de las biocostras y las especies de plantas, beneficiando especialmente a las anuales C4 y a plantas no asociadas a simbioses fijadores de N (Havrilla et al. 2019). No obstante, los efectos de las biocostras no siempre son de facilitación, sino que se han descrito efectos inhibidores, por ejemplo, de biocostras dominadas por líquenes sobre la germinación o el funcionamiento general de algunos grupos funcionales de plantas (Havrilla et al. 2019). En definitiva, las biocostras condicionan la estructura temporal y espacial y la composición de la comunidad de plantas vasculares.

La bibliografía reciente aporta sobrados argumentos sobre la necesidad de conservar y recuperar las biocostras en sus hábitats

y reestablecer sus retroalimentaciones con la vegetación y el conjunto de la microbiota del suelo para mantener y restituir la multifuncionalidad, biodiversidad y capacidad para proveer servicios de los ecosistemas. Además, las biocostras son muy sensibles a las perturbaciones derivadas de las actividades humanas (Ferrenberg et al. 2015) y su recuperación natural puede ser lenta, por lo que su restauración activa está adquiriendo mucho interés (Antoninka et al. 2020b). Las nuevas estrategias basadas en la introducción de organismos de la biocostra, con el objetivo de estabilizar el suelo y aumentar su contenido en nutrientes y agua, promover la recuperación de la biocostra y facilitar la sucesión de las plantas vasculares, constituyen una prometedora oportunidad para la restauración de ecosistemas degradados de estas regiones.

En este trabajo examinamos las principales amenazas a las que están sometidas las biocostras y sus impactos. Además, exploramos su dinámica natural de recuperación y revisamos las principales estrategias de restauración de biocostras. Finalmente, identificamos los retos en su restauración y conservación.

### Amenazas para las biocostras y consecuencias sobre el ecosistema

La presión humana sobre los ecosistemas ha crecido de forma exponencial durante los últimos dos siglos, superando incluso a los procesos de modelado geomorfológico inherentes a la dinámica natural de la Tierra. Este efecto es especialmente relevante en las tierras secas y supone una amenaza para todos los componentes del ecosistema, incluidas las biocostras (Maestre et al. 2016). Una de las principales amenazas para las biocostras son las alteraciones físicas ocasionadas por diferentes actividades antrópicas como el pastoreo (Concostrina-Zubiri et al. 2013), las prácticas agrícolas (Zaady et al. 2013), actividades vinculadas al paso de tráfico rodado (por ejemplo, las militares; Belnap y Warren 2002), minería o actividades recreativas (Zaady et al. 2016).

Las biocostras, también se ven afectadas por fenómenos naturales como los incendios o las tormentas de arena. Además, aunque los organismos formadores de biocostras presentan una amplia distribución espacial y son capaces de sobrevivir en condiciones



climáticas extremas como los ambientes híper áridos, son sensibles a cambios sutiles de las condiciones climáticas (Maestre et al. 2013; Rutherford et al. 2017). Como consecuencia, se espera que la cobertura global de biocostras, que actualmente se estima en torno al 12% de la superficie terrestre, disminuya entre un 25 y un 40% para finales de este siglo por el cambio climático y la intensificación del uso del suelo (Rodríguez-Caballero et al. 2018a). Además, las perturbaciones provocadas por el cambio climático y la alteración física afectan en mayor medida a componentes de las biocostras más desarrollados, como líquenes y musgos (Maestre et al. 2013; Ferrenberg et al. 2015; Rutherford et al. 2017). Esto conduce a un cambio de la comunidad hacia el dominio de organismos más incipientes, como las cianobacterias (Ferrenberg et al. 2015; Zaady et al. 2016).

Dado que el efecto de las biocostras en la mayoría de las propiedades y procesos del suelo aumenta con su cobertura y su estado evolutivo, tanto la pérdida de cobertura, como la alteración de su distribución, morfología y composición, actúan de forma sinérgica y dan lugar a fuertes impactos negativos sobre: la biodiversidad del suelo (Ladrón de Guevara et al. 2018) los ciclos biogeoquímicos (Maestre et al. 2013), el ciclo del agua (Chamizo et al. 2016) la erosión hídrica y eólica (Chamizo et al. 2012), las emisiones de polvo atmosférico (Pointing y Belnap 2012) o el balance radiactivo (Rutherford et al. 2017) y sus interacciones (Fig. 2). Por lo tanto, los efectos negativos del cambio global en las biocostras suponen una amenaza para el funcionamiento y la resiliencia de las tierras secas (García-Pichel et al. 2013; Maestre et al. 2013) que puede retroalimentar los procesos de desertificación.



**Figura 2.** Principales efectos de las biocostras en el suelo (izquierda) e impacto de la degradación sobre dichos efectos (derecha).

**Figure 2.** Main effects of biocrusts on soil (left) and impact of degradation on these effects (right).

## Dinámica natural de biocostras, ¿es necesario restaurarlas?

Los datos fósiles sugieren que las primeras biocostras comenzaron a colonizar la superficie terrestre hace unos 2500 millones de años (Beraldi-Campesi 2013), superando la extrema severidad ambiental, gracias a su tolerancia a la desecación y dotación de pigmentos fotoprotectores, a su capacidad para fijar C y N atmosféricos y al eficiente mecanismo de dispersión de propágulos. La mayoría de trabajos identifican, tanto en la sucesión primaria como en la secundaria, una trayectoria sucesional general y el establecimiento de unas comunidades de características similares en una gran variedad de regiones (Weber et al. 2016), aunque unos pocos estudios indican que no es indispensable la primera fase de colonización por cianobacterias (Read et al. 2016; Kidron 2019). Las cianobacterias filamentosas no heterocistasas son las primeras en colonizar el suelo desnudo, seguidas de las heterocistasas. Ambas estabilizan rápidamente la superficie y aumentan la fertilidad, favoreciendo la colonización de líquenes pioneros y posteriormente de otras especies de líquenes y musgos (Bowker 2007).

Tras una perturbación, las biocostras, gracias al carácter pionero de algunos de sus componentes, como las cianobacterias, pueden colonizar el ecosistema cuando desaparecen los factores de estrés y favorecer el establecimiento de comunidades de etapas sucesionales más tardías. Sin embargo, el grado y la velocidad de recuperación, siempre que ésta sea posible, puede variar dependiendo de la alteración (tipo, severidad y frecuencia) y del momento y la escala en que se produce, y de otros factores como las condiciones climáticas y edáficas del área afectada o la presencia de propágulos en zonas adyacentes (Zaady et al. 2016). Aquellas actividades que desencadenan una eliminación total de la biocrusta suelen necesitar mayores tiempos de recuperación que las que producen un impacto localizado y de menor intensidad (Tian et al. 2006; Lalley y Viles 2008). Por otro lado, la disponibilidad de agua es un factor determinante, y varios estudios han corroborado que los climas más secos

parecen tener mayor probabilidad de necesitar tiempos de recuperación más prolongados que los más húmedos (Antoninka et al. 2020b). La recolonización suele ser más rápida en suelos estables, donde se forme rápidamente una costra física que sirva de base para su posterior colonización. Esto suele ocurrir en suelos con textura fina (Belnap y Eldridge 2003), mientras que la colonización en dunas móviles o suelos sometidos a procesos erosivos activos es más lenta o, incluso, inexistente (Li et al. 2004).

Debido a que la recuperación de las biocostras depende de múltiples factores, es complicado establecer el tiempo requerido para la recuperación natural de las mismas, aunque la visión más extendida es que este proceso tiende a ser lento. Dependiendo del factor que se tenga en cuenta y las condiciones del sitio, la recuperación puede requerir desde unos pocos años a milenios (Zaady et al. 2016). Por ejemplo, Belnap y Warren (2002) estudiaron el impacto de las maniobras militares desarrolladas durante la segunda guerra mundial en el desierto de Mojave (EE.UU.) sobre las biocostras, estimando que el tiempo probable de recuperación era de 85-120 años para las costras dominadas por cianobacterias, y de 1000-2000 años para las dominadas por líquenes. Sin embargo, muchos de los estudios que proponen tiempos de recuperación tan dilatados están basados en extrapolaciones lineales en base a pocas observaciones, lo que puede derivar en un importante error de predicción. Estudios más recientes, basados en modelos logísticos con varios puntos de observación, apuntan a que los tiempos de recuperación más probables son de 5-10 años para una costra dominada por cianobacterias (Dojani et al. 2011; Kidron 2016), y 10-30 años para las dominadas por musgos o líquenes (Xiao et al. 2019; Kidron et al. 2020). En cualquier caso, la necesidad de recobrar en un plazo de tiempo asumible las funciones ecológicas que aportan las biocostras ha abierto la puerta a explorar vías encaminadas a su restauración, especialmente en aquellas zonas donde las alteraciones han generado un impacto muy severo sobre el suelo original (contaminación, minería, etc.) o en áreas donde la recurrencia de las alteraciones enlentece su recuperación natural.

## Estrategias para acelerar la restauración de la biocostra

La implementación de un proyecto que incluya la rehabilitación de la biocostra implica: 1) el establecimiento de unos objetivos adecuados de restauración; 2) la selección e implementación de las estrategias de restauración; y 3) el seguimiento de la nueva comunidad de biocostra (Bowker 2007). Los objetivos de la rehabilitación son claves en la selección el tipo de inóculo de biocostra a usar. Así las cianobacterias fijadoras de N son apropiadas si se pretende aumentar la fertilidad del suelo, mientras que, si se trata de aumentar la infiltración, los musgos podrían constituir una mejor opción. Otras veces, podría ser interesante evitar un desarrollo excesivo de determinadas especies de líquenes para favorecer la germinación de plantas vasculares.

Las estrategias para restaurar las biocostras pueden clasificarse en dos grupos atendiendo al origen de los propágulos de biocostra: 1) la translocación de propágulos de biocostra, recolectados en el campo, al área objetivo o, 2) el cultivo de los componentes de la biocostra y posterior inoculación del suelo. El primer enfoque consiste en recolectar propágulos de biocostra de un área vecina no alterada y redistribuir el material recolectado en el área a restaurar (Antoninka et al. 2018). La metodología de translocación tiene como ventaja que el inóculo está adaptado a las condiciones ambientales locales, y no se asumen costes de cultivo ni de transporte del inóculo. Sin embargo, esta estrategia resulta insostenible para restauraciones a gran escala, ya que requiere la alteración de biocostras en las áreas donantes en favor de una degradada (Antoninka et al. 2020a). Por esta razón, este enfoque se recomienda, principalmente, en aquellos sitios donde se ha planificado una alteración, como una nueva cantera o la construcción de una carretera, ya que el material de biocostra preexistente se puede recolectar y almacenar, con antelación al inicio de la actividad, para su uso posterior en las tareas de restauración de la zona afectada u otra zona degradada (Chiquoine et al. 2016). El segundo enfoque consiste en utilizar pequeños propágulos de organismos formadores de biocostras y cultivarlos en el laboratorio o en un vivero para producir grandes cantidades de inóculo y hacer frente a restauraciones a gran escala. A continuación, se revisan los resultados más relevantes ordenados según el tipo de inóculo utilizado para restaurar.

### Restauración con la comunidad de Biocostra

La translocación de propágulos de la comunidad de biocostra ha atraído la curiosidad de varios grupos, mostrando resultados prometedores en algunos experimentos de campo a pequeña escala (Ballesteros et al. 2017; Chiquoine et al. 2016; Condon y Pyke 2016). También se ha desarrollado el proceso de producción de biocostras en vivero para la obtención de inóculo a base de comunidades mixtas de cianobacterias, líquenes y musgos (Velasco-Ayuso et al. 2017; Antoninka et al. 2020a; Bowker et al. 2019). Para ello, los propágulos de biocostra recolectados en el campo se incuban en el invernadero en condiciones óptimas de temperatura, luz y humedad para promover un crecimiento rápido (Doherty et al. 2015; Nelson et al. 2020). Siguiendo este procedimiento, se puede obtener una cantidad significativa de inóculo en un tiempo razonable (entre 4 y 5 meses) (Velasco-Ayuso et al. 2017; Bethany et al. 2019). Una vez que se ha producido suficiente biomasa se inoculan las zonas degradadas (Antoninka et al. 2020a).

Se han documentado algunos experimentos de inoculación exitosos mediante esta estrategia principalmente en invernadero (Velasco-Ayuso et al. 2017), pero su aplicación en campo aún requiere de un mayor desarrollo para superar las bajas tasas de éxito registradas (Antoninka et al. 2020a; Bowker et al. 2019; Faist et al. 2020). Este enfoque presenta inconvenientes adicionales: En primer lugar, la composición microbiana original del inóculo no puede garantizarse por completo, ya que algunos componentes de la bio-

costra original pueden crecer más rápido que otros, por lo que podría cambiar la composición microbiana si el inóculo se reutiliza para más de una incubación (Bethany et al. 2019). También, se ha observado un cambio leve de la composición de la comunidad de cianobacterias al incubar los propágulos sobre arenas, recomendadas para conseguir tasas de producción más altas, en lugar de sobre suelos nativos (Velasco-Ayuso et al. 2020). Por último, la presencia natural de patógenos infecciosos en los propágulos de biocostras, como bacteriófagos, puede afectar negativamente al crecimiento de la misma (Bethany et al. 2019).

### Restauración con musgos

Los musgos aparecen en etapas sucesionales más tardías de la biocostra y tienen un efecto significativo en el aumento del contenido en materia orgánica y nitrógeno del suelo, la mejora de la infiltración y reducción de la erosión (Chamizo et al. 2012; Bu et al. 2015). Investigaciones recientes demuestran la posibilidad de cultivar diferentes especies de musgo (ej. *Didymodon vinealis* (Brid.) R.H. Zander, *Bryum argenteum* Hedw., *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber y D. Mohr, *Syntrichia caninervis* Mitt.) en laboratorio o invernadero a partir de pequeños fragmentos de costra natural (2 mm de grosor), para su posterior inoculación en campo (Bu et al. 2015; Antoninka et al. 2016; Cruz de Carvalho et al. 2018; Doherty et al. 2018). El crecimiento y desarrollo de los musgos se ven afectados por la temperatura, intensidad de luz, frecuencia de riego, aplicación de sombra y adición de nutrientes (Bu et al. 2015, 2018; Antoninka et al. 2016; Doherty et al. 2018). El crecimiento del musgo favorece, además, el crecimiento de otros organismos como cianobacterias y líquenes (Antoninka et al. 2016; Doherty et al. 2018). También influye el tipo de sustrato usado para su cultivo, por ejemplo, Cruz de Carvalho et al. (2018) cultivaron musgo en condiciones controladas y obtuvieron una mayor cobertura en sustratos ricos en materia orgánica en comparación con el sustrato arenoso del que procedía el musgo. Por otro lado, el almacenamiento del musgo durante largos periodos de tiempo también puede afectar a su capacidad de regeneración tras la rehidratación, influyendo de forma diferente a distintas especies de musgo (Guo et al. 2020). La aplicación de estabilizadores del suelo puede aumentar la adherencia al mismo y el éxito en el establecimiento del inóculo, aunque este efecto depende del tipo de compuesto usado (Blankenship et al. 2020).

A pesar de los óptimos resultados obtenidos en condiciones controladas de laboratorio e invernadero, existen escasos ejemplos exitosos en condiciones de campo. Un factor limitante para su aplicabilidad a gran escala es la baja disponibilidad de inóculo obtenido en laboratorio o invernadero (Zhou et al. 2020). Para un establecimiento exitoso del musgo en campo, se deben seleccionar las especies más abundantes y con tasas altas de reproducción (preferiblemente con reproducción asexual) y establecimiento, y procedentes de sitios con características climáticas similares a las del lugar donde se van a introducir (Condon y Pike 2016), así como aplicar tratamientos de mejora del hábitat (Rosentreter 2020). Bu et al. (2018) mostraron que la aclimatación del musgo antes de su inoculación en campo, exponiéndolo a cortos periodos de calor y ciclos de hidratación y deshidratación, aumentaba su capacidad de supervivencia. En el Loess Plateau (China), Xiao et al. (2015) consiguieron obtener una costra de musgo desarrollada tres años después de inocular dos especies de musgo, *Bryum arcticum* (R. Brown) B.S.G. y *Didymodon vinealis* (Brid.) Zander, con aplicación frecuente de riego y fertilización ocasional durante el primer año. También se han obtenido resultados positivos en el establecimiento y crecimiento del musgo, mediante irrigación frecuente y aplicación de sombra y nutrientes (Bu et al. 2018); o inoculación del musgo con una malla de yute (Condon y Pyke 2016; Slate et al. 2020) e incubación previa en una cámara con humidificación (Doherty et al. 2020). El periodo de inoculación también es un factor importante, encontrándose mayores tasas de crecimiento en invierno (Condon y Pyke 2016) o cuando la dispersión del inóculo se realiza en otoño (Bu et al. 2018).

## Restauración con líquenes

La gran dificultad que entraña la reproducción sexual de los líquenes y los pocos datos exitosos sobre la asexual probablemente justifiquen que no exista literatura sobre el cultivo artificial de esta componente. Sin embargo, se han documentado algunas experiencias exitosas de translocación de fragmentos de talos líquénicos recolectados en campo (Belnap 1993). También, se ha evaluado el uso de diferentes estrategias para favorecer la colonización de los fragmentos de costra líquénica inoculados. Por ejemplo, Davidson et al. (2002) compararon la influencia de diferentes tratamientos de restauración (el riego, la fertilización, la estabilización, etc.) en el éxito del líquen *Collema* sp. traslocado, y comprobaron que las condiciones microclimáticas fueron las más influyentes en el establecimiento y crecimiento de esta especie, cuyo efecto también confirmaron Bowker et al. (2010) para fragmentos de talos y para isidios (estructuras reproductivas asexuales de los líquenes en forma de pequeñas protuberancias en el talo). Ballesteros et al. (2017) encontraron que el uso de adhesivos o agua para fijar los fragmentos mejoró el resultado de la restauración, y Slate et al. (2020) demostraron que las mallas orgánicas favorecieron el establecimiento de los fragmentos de líquenes.

## Restauración con cianobacterias

Aunque se ha explorado el cultivo de diferentes microorganismos formadores de las biocostras, como algas y bacterias, para inducir la formación de una biocostra artificial (Sadeghi et al. 2017), la estrategia más estudiada para restaurar la biocostra es la inoculación con cianobacterias. La relativa facilidad para cultivarlas, en comparación con los líquenes y los musgos, la posibilidad de aislar especies con rasgos funcionales de interés como la fijación de N o la eficiencia en la producción de exopolisacáridos que favorezcan la agregación y reduzcan la erosión (Roncero-Ramos et al. 2019a) y la capacidad para producir las en grandes cantidades, unido a su importante papel en la formación y mejora inicial del suelo (Roncero-Ramos et al. 2019b; Rossi et al. 2017) justifican esta apuesta.

Estos microorganismos extremófilos presentan una serie de adaptaciones para reducir el estrés asociado a las duras condiciones ambientales que caracterizan las tierras secas. De esta manera, las cianobacterias se reconocen como las primeras colonizadoras de los suelos, mejorando algunas funciones ecosistémicas, como la estabilidad y fertilidad de los suelos (Belnap y Lange 2003; Weber et al. 2016), y la disponibilidad de agua (Cantón et al. 2020). Son capaces de colonizar sustratos oligotróficos, gracias a que fijan C mediante la fotosíntesis y algunas de ellas fijan N (Belnap y Lange 2003), y a que intercambian nutrientes con otros organismos, como las bacterias heterotróficas (Nelson et al. 2021). Sobreviven a una alta insolación en la superficie de los suelos mediante la producción de pigmentos fotosintéticos (escitonemina o carotenoides) y metabolitos secundarios (aminoácidos tipo micospolina) que las protegen ante la radiación ultravioleta y PAR de alta intensidad (García-Pichel y Castenholz 1991; Jain et al. 2017). Además, a diferencia de musgos y líquenes, algunas especies de cianobacterias pueden desplazarse en suelo, en respuesta a eventos de humectación-desección, migrando a la superficie o refugiándose debajo (García-Pichel y Pringault 2001). Por otro lado, su capacidad para permanecer en estado latente durante periodos secos y la alta plasticidad y capacidad de retención de agua de la vaina de exopolisacáridos que las rodean (Rossi y De Philippis 2015), les permite sobrevivir durante largos periodos de desecación y adaptarse a ciclos frecuentes de desecación-humectación (Rajeew et al. 2013). La producción de solutos, como la trehalosa o la sucrosa, también les ayuda a soportar el estrés osmótico debido a la desecación o la alta salinidad (Gunde-Cimmerman et al. 2018).

En el proceso de restauración de biocostras con cianobacterias se pueden distinguir las siguientes fases (Fig. 3): muestreo, aislamiento e identificación de las especies nativas de los suelos a restaurar; obtención de grandes cantidades de biomasa mediante su cultivo en laboratorio y plantas de biorreactores; inoculación en los suelos (Fig. 4); y monitorización del desarrollo de la biocostra (Rossi et al. 2017). Al igual que para musgos y líquenes, es importante el aislamiento de cianobacterias nativas y resistentes a las

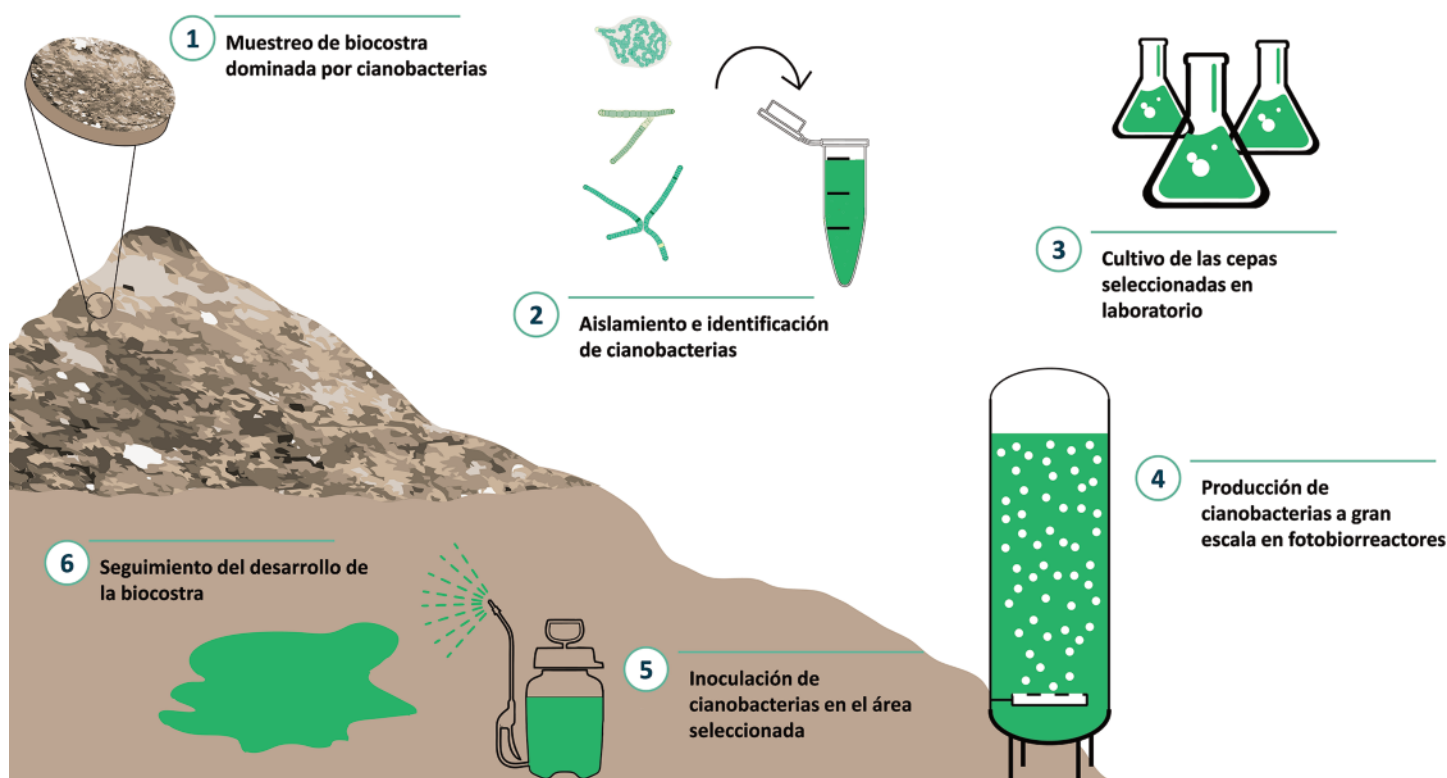
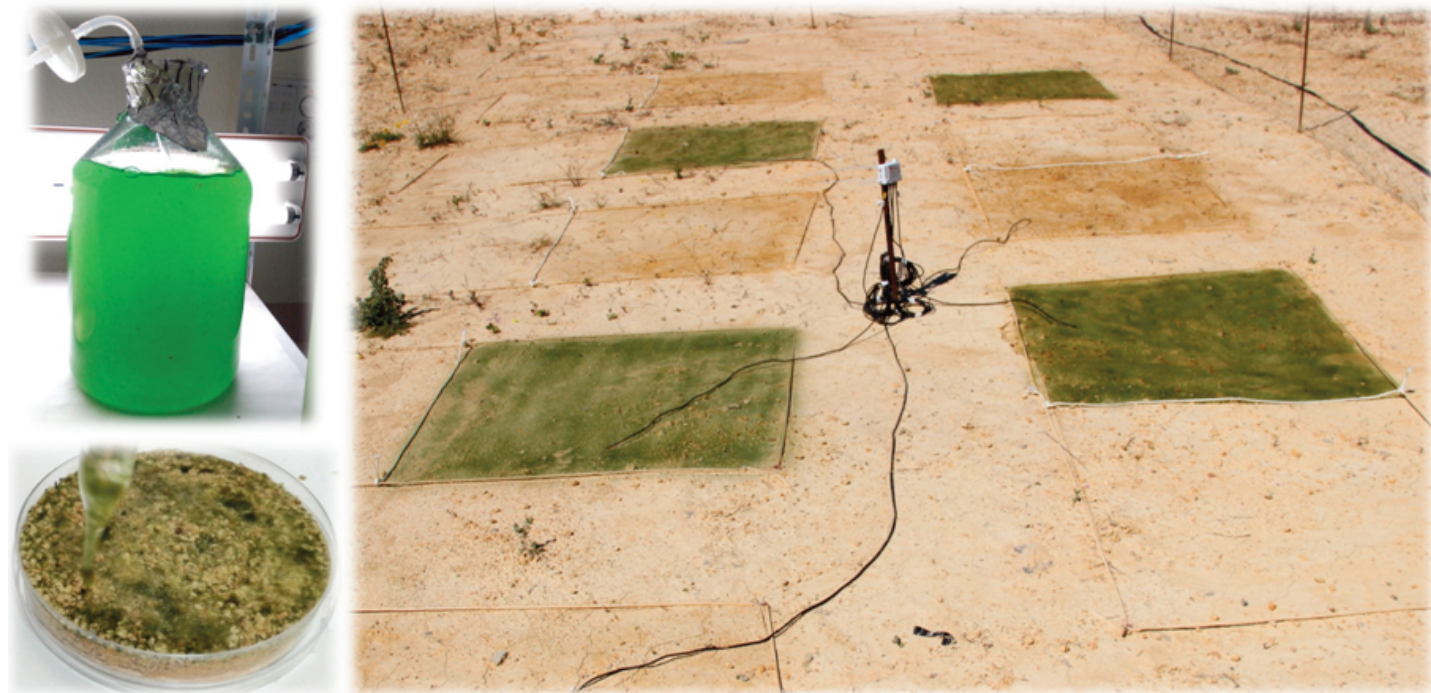


Figura 3. Fases del proceso de restauración de la biocostra mediante la inoculación con cianobacterias.

Figure 3. Phases in the process of biocrust restoration through inoculation with cyanobacteria.





**Figura 4.** Fotos del cultivo de cianobacterias, inoculación en placas e inoculación directa en campo en una cantera de roca calcárea.  
**Figure 4.** Photos of cyanobacterial culture, plate inoculation and direct field inoculation in a limestone quarry.

condiciones ambientales locales, ya que la capacidad de colonización de suelos y supervivencia de las cianobacterias cambia en función de la especie. Por ejemplo, se ha probado que no todas las especies de cianobacterias son capaces de resistir las mismas condiciones de temperatura (García-Pichel et al. 2013), patrones de lluvia (Fernandes et al. 2018) o nivel de degradación del ecosistema (Roncero-Ramos et al. 2020). Una vez seleccionadas las cepas de cianobacterias más apropiadas, la siguiente etapa consiste en la producción de biomasa a gran escala en biorreactores, lo que supone una ventaja frente a la producción de organismos de crecimiento lento, como musgos o líquenes. Esta fase se ha optimizado durante los últimos años para reducir los costes de producción, como el uso de luz solar en lugar de artificial (da Rosa et al. 2011) o la sustitución de medios de cultivo tradicionales por otros hechos con fertilizantes agrícolas (Roncero-Ramos et al. 2019b) o por aguas residuales (Wu et al. 2018). Por último, después de la inoculación se debe monitorizar, tanto el desarrollo de la biocostra, como los efectos de ésta en las funciones del suelo, para evaluar el éxito de la restauración y actuar en caso de resultados negativos.

Distintos trabajos demuestran que varias cepas de cianobacterias de los géneros *Microcoleus*, *Scytonema*, *Nostoc*, *Tolypothrix* o *Phormidium*, son capaces de colonizar con éxito diferentes tipos de suelo a corto plazo (entre uno y unos pocos meses) tras su inoculación, tanto individualmente como en consorcio, como reflejaron los aumentos significativos en su cobertura y contenido en clorofila a del suelo (Hu et al. 2002; Chen et al. 2006; Román et al. 2018; Chamizo et al. 2018). Todas las experiencias en las que la colonización con cianobacterias fue exitosa coincidieron en que la formación de esta nueva biocostra ejerce un efecto positivo sobre diferentes funciones del suelo, como la fertilidad (Aceá et al. 2003; Wu et al. 2013; Muñoz-Rojas et al. 2018), la estabilidad y resistencia frente a los procesos erosivos (Chamizo et al. 2018; Mugnai et al. 2018) y el secuestro de polvo y nutrientes asociados (Hu et al. 2002) (Fig. 2). Además, se ha observado que todas estas mejoras inducidas por la inoculación con cianobacterias pueden favorecer la colonización natural de otros organismos, como bacterias, musgos y plantas (Aceá et al. 2001; Lan et al. 2014).

Cabe destacar que la mayoría de los resultados positivos se han obtenido en inoculaciones en condiciones de laboratorio. Entre las escasas experiencias en campo, las que reportaron más éxito se realizaron en desiertos fríos y arenosos en China (Hu et al. 2002; Chen et al. 2006; Wang et al. 2009), y en desiertos cálidos y franco arcillosos-limosos en Irán (Sadeghi et al. 2020). Sin embargo, la viabilidad del inóculo a largo plazo queda a menudo comprometida por las duras condiciones de las zonas a restaurar, como se ha mostrado en desiertos cálidos de EE. UU. y España (Kubeckova et al. 2003; Faist et al. 2020; Román et al. 2021a). Actualmente se están analizando los distintos factores que pueden influir en el éxito de la inoculación para desarrollar una técnica eficiente en condiciones de campo, como pueden ser la disponibilidad de agua, una alta radiación solar, la erosión hídrica y eólica (Román et al. 2021b) o las interacciones con otros organismos (Roncero-Ramos et al. 2019c). Además, los inóculos proceden de cianobacterias cultivadas en laboratorios o invernaderos en condiciones muy favorables, lo que podría modificar su capacidad de respuesta al estrés. Por tanto, para optimizar el establecimiento del inóculo en campo, se han propuesto dos estrategias: la aclimatación del inóculo a las condiciones ambientales de la zona a restaurar, y la reducción del estrés abiótico durante los primeros estadios después de inocular.

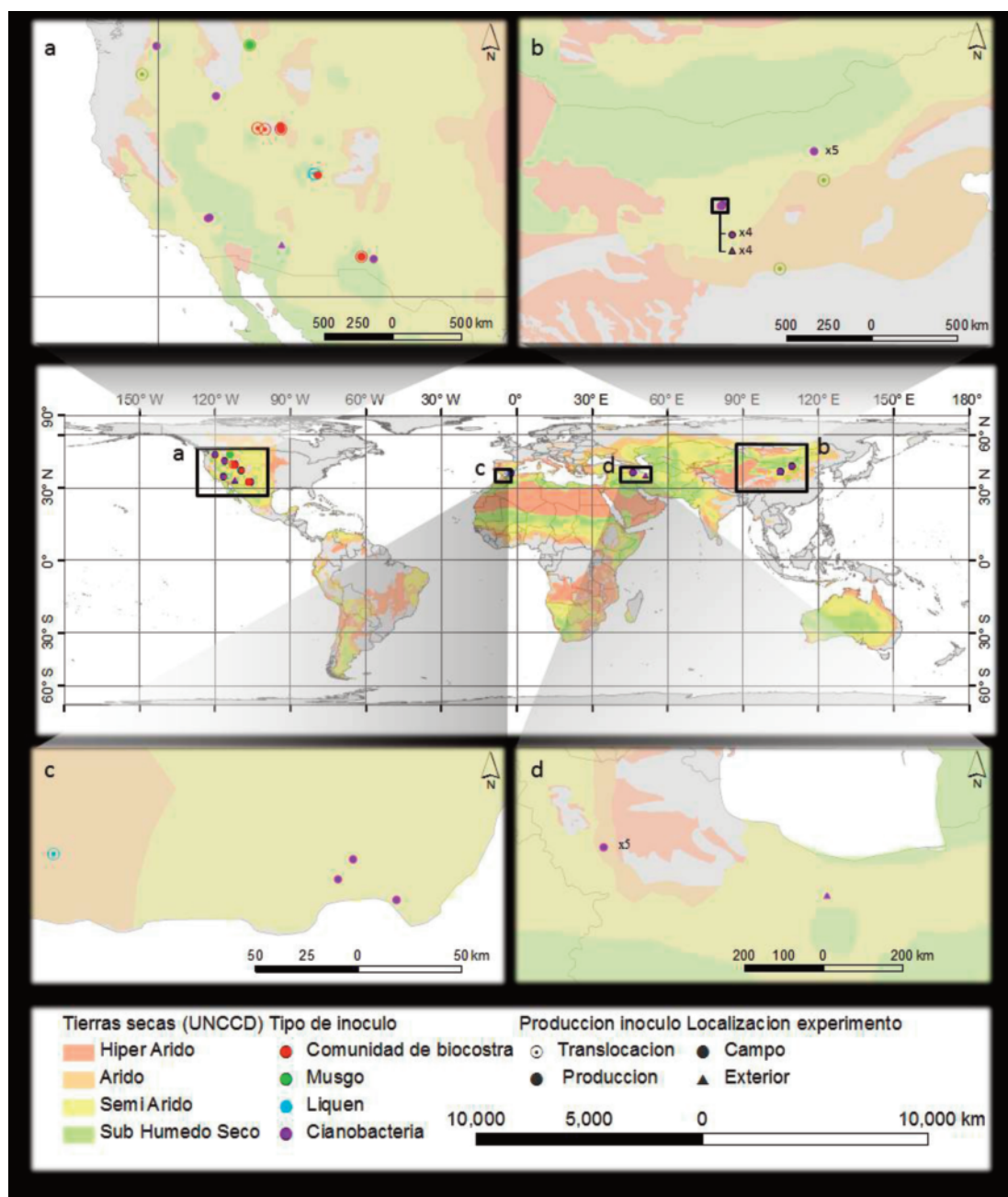
La primera consiste en aclimatar el inóculo sometándolo a varios ciclos de hidratación-deseccación o exponiéndolo a niveles cada vez mayores de luz y radiación UV (Bowker et al. 2019; Giraldo-Silva et al. 2019). Los primeros ensayos de esta técnica con cultivos de cianobacterias mostraron resultados positivos en el exterior y consiguieron aclimatar 13 de las 20 especies probadas (Giraldo-Silva et al. 2020), aunque en otros estudios no se vio una mejora significativa de la formación de biocostra (Román et al. 2021a).

La segunda estrategia consiste en la mejora del hábitat reduciendo el estrés abiótico mediante, por ejemplo, la utilización de enmiendas de paja para estabilizar dunas previo a la inoculación (Wang et al. 2009) o la adición de agentes adherentes, nano estabilizadores o pegamentos para mejorar la estabilidad del suelo (Peng et al. 2017; Li et al. 2021). También se ha probado el uso de mallas o telas que proporcionan sombra, reduciendo así la radiación

ción UV y aumentando la disponibilidad de agua. Esta estrategia ha sido aplicada con éxito tanto en laboratorio (Velasco-Ayuso et al. 2017), como en campo, y se muestra como una de las estrategias más prometedoras tanto para cianobacterias (Zhao et al. 2019; Román et al. 2021a) como para musgos (Condon y Pyke 2016; Doherty et al. 2020; Slate et al. 2020). Por último, recientemente se ha comprobado que la encapsulación de cianobacterias en pellets permitiría liberarlas gradualmente al medio, además de facilitar su almacenamiento y transporte (Román et al. 2020).

La **Figura 5** muestra los ensayos de restauración en campo y condiciones de exterior con los diferentes tipos de inóculo de biocostra publicados.

Por último, sea cual sea la estrategia de restauración implementada, es crucial controlar la evolución y funcionamiento de la nueva biocostra. Para ello Mallen-Cooper et al. (2020) han propuesto una serie de indicadores funcionales (resistencia a la erosión, acumulación de nutrientes, productividad, balance de energía o hidrología) para biocostras y proponen los protocolos para su medida.



**Figura 5.** Distribución mundial de los experimentos publicados de restauración de biocostra en condiciones naturales y detalle de las zonas donde se han desarrollado: **a)** USA, **b)** China, **c)** España, **d)** Irán. El color del símbolo indica el tipo de organismo utilizado, el tipo de relleno (sólido o transparente con un punto) indica el método de obtención del inóculo y la forma del símbolo (círculo o triángulo) informa si el experimento fue realizado con muestras situadas en instalaciones al aire libre (Exterior) o en condiciones naturales en campo (Campo). Los puntos se han obtenido de los artículos publicados en Scopus (búsqueda realizada el 09/04/2021, utilizando los términos "biocrust or biological soil crust or moss or lichen or cyanobacteria" y "restoration or rehabilitation or inoculation" como palabras clave, tras descartar las publicaciones que describen estudios de laboratorio. La lista completa de referencias se puede consultar en el **Anexo I**.

**Figure 5.** Global distribution of published biocrust restoration experiments under natural conditions and details of the areas where they have been carried out: **a)** USA, **b)** China, **c)** Spain, **d)** Iran. The symbol colour indicates the type of organism used, the filling type (solid or transparent with a dot) indicates the method of obtaining the inoculum and the symbol shape (circle or triangle) indicates whether the experiment was carried out with samples located in outdoor facilities (Outdoor) or in natural conditions in the field (Field). The points were obtained from articles published in Scopus (search performed on 09/04/2021, using the terms "biocrust or biological soil crust or moss or lichen or cyanobacteria" and "restoration or rehabilitation or inoculation" as keywords, after discarding publications describing laboratory studies. The complete list of references can be found in **Appendix I**.



## Reflexiones y Retos

Esta revisión se alinea con los numerosos trabajos de las últimas décadas para constatar el papel esencial que desempeñan las biocostras en muchos de los ecosistemas del mayor bioma de la superficie terrestre, las tierras secas. Estas regiones, además de presentar problemas de degradación sistémicos, se encuentran entre las más vulnerables al cambio global y bajo la amenaza de la desertificación. Frente a estas amenazas, la Agenda 2030 para el Desarrollo Sostenible de Naciones Unidas en su hoja de ruta para transformar nuestro planeta, se compromete a la rehabilitación de las tierras y suelos degradados y a conseguir la Neutralización de la Degradación de las Tierras. Aunque la restauración de la biocostra, per se, no puede designarse como una medida para frenar la desertificación, como erróneamente aclaman algunos artículos, es indudable su importancia para restituir el funcionamiento del ecosistema, contribuyendo así a la rehabilitación de las tierras secas y por tanto a la lucha contra la desertificación.

Aunque se han desarrollado interesantes estrategias para “asistir” y acelerar la recuperación de la biocostra, el éxito en campo aún no es el deseado, por lo que es preciso identificar las causas y desarrollar estrategias que superen las barreras que dificultan su establecimiento y crecimiento en campo. Para afrontar este reto, es interesante explorar la interacción de la biocostra con la vegetación y con otros organismos del suelo y generar aproximaciones que reproduzcan los procesos de facilitación como las encontradas por Antoninka et al. (2016) entre musgos y *Nostoc* sp. o líquenes y *Scytonema* sp. o las relaciones simbióticas que se establecen entre la cianobacteria *Microcoleus vaginatus* y organismos diazotófos de su “cianosfera” (Nelson et al. 2021). Otro reto es optimizar la producción de inóculo y desarrollar metodologías eficientes y de bajo coste para su almacenamiento, transporte y aplicación. Además, es clave generar una base de datos global de rasgos funcionales de las especies de biocostras que permitiría reducir los muestreos destructivos y estimular futuras investigaciones colaborativas (Mallen-Cooper et al. 2020). Pero, sin duda, el mayor reto es evitar la degradación de la biocostra, para lo que es preciso desarrollar mecanismos de conservación. En la mayoría de las regiones donde las biocostras juegan un papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas, aún no existe legislación específica para su conservación (López-Rodríguez et al. 2020). Esto puede deberse al gran desconocimiento de la sociedad sobre la existencia e importancia de las biocostras (Rodríguez-Caballero et al. 2018b). Además, las evidencias científicas que demuestran su importancia y sensibilidad al cambio global, hasta el momento no han sido transferidas de forma eficaz al ámbito de la gestión y de la sociedad para promover acciones de conservación y educación que contribuyan a su protección (López-Rodríguez et al. 2020). Por tanto, es necesario el esfuerzo por parte de la comunidad científica para salvar esta barrera y producir investigaciones que informen mejor a los agentes políticos y a la sociedad en su conjunto sobre el papel de las biocostras, y que los motiven a involucrarse en procesos participativos que faciliten la transferencia del conocimiento desde el ámbito de la academia al de la gestión. Esperamos que este trabajo sea un pequeño paso en esta dirección.

## Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto REBIOARID: “Restauración de biocostras en ecosistemas áridos: estrategias para favorecer su supervivencia en campo y efectos sobre el suelo y el establecimiento de la vegetación” (RTI2018-101921-B-I00) financiado por: FEDER/Ministerio de Ciencia e Innovación – Agencia Estatal de Investigación y el proyecto BIOCOST (Conservación de biocostras como estrategia de adaptación al cambio climático: alineando avances científicos con la gestión y sociedad) financiado por la Fundación Biodiversidad del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico.

## Contribución de los autores

Yolanda Cantón: Conceptualización, Redacción, Administración del proyecto y adquisición de fondos. Beatriz Roncero Ramos: Investigación, Metodología, Análisis Formal, Redacción. Raúl Román Fernández: Investigación, Metodología, Análisis Formal, Redacción. Emilio Rodríguez Caballero: Análisis formal, Redacción, Validación, Visualización. Sonia Chamizo de la Piedra: Conceptualización, Investigación, Metodología, Redacción.

## Referencias

- Acea, M.J., Diz, N., Prieto-Fernández, A. 2001. Microbial populations in heated soils inoculated with cyanobacteria. *Biology and Fertility of Soils* 33:118-125.
- Acea, M.J., Prieto-Fernández, A., Diz-Cid, N. 2003. Cyanobacterial inoculation of heated soils: Effect on microorganisms of C and N cycles and on chemical composition in soil surface. *Soil Biology and Biochemistry* 35:513-524.
- Antoninka, A., Bowker, M.A., Reed, S.C., Doherty, K. 2016. Production of greenhouse-grown biocrust mosses and associated cyanobacteria to rehabilitate dryland soil function. *Restoration Ecology* 24:324-335.
- Antoninka, A., Bowker, M.A., Chuckran, P., Barger, N.N., Reed, S., Belnap, J. 2018. Maximizing establishment and survivorship of field-collected and greenhouse-cultivated biocrusts in a semi-cold desert. *Plant Soil* 429:213-225.
- Antoninka, A., Bowker, M.A., Barger, N.N., Belnap, J., Giraldo Silva, A., Reed, S.C., et al. 2020a. Addressing barriers to improve biocrust colonization and establishment in dryland restoration. *Restoration Ecology* 28:S150-S159.
- Antoninka, A., Faist, A., Rodríguez-Caballero, E., Young, K.E., Bala Chaudhary, V., Condon, L.A., Pyke, D.A. 2020b. Biological soil crusts in ecological restoration: emerging research and perspectives. *Restoration Ecology* 28 S2:S3–S8.
- Ballesteros, M., Ayerbe, J., Casares, M., Cañadas, E.M., Lorite, J. 2017. Successful lichen translocation on disturbed gypsum areas: A test with adhesives to promote the recovery of biological soil crusts. *Scientific Reports* 7: 45606.
- Belnap, J. 1993. Recovery rates of cryptobiotic crusts: inoculant use and assessment methods. *Great Basin Nat* 53:89-95.
- Belnap, J., Eldridge, D. 2003. Disturbance and recovery of biological soil crusts. En: Belnap, J., Lange, O.L.(eds), *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, pp. 363-383. Springer, Berlin, Alemania.
- Belnap, J., Lange O.L. 2003. *Biological soil crusts: structure, function and management*. Ecological Studies 150, Springer, Berlin, Alemania.
- Belnap, J., Warren, S.D. 2002. Patton's tracks in the Mojave Desert, USA: an ecological legacy. *Arid Land Research and Management* 16:245–258.
- Beraldi-Campesi, H. 2013. Early life on land and the first terrestrial ecosystems. *Ecological Processes* 2(1): 1.
- Bethany, J., Giraldo-Silva, A., Nelson, C., Barger, N.N., Garcia-Pichel, F. 2019. Optimizing the Production of Nursery-Based Biological Soil Crusts for Restoration of Arid Land Soils. *Applied and Environmental Microbiology* 18;85(15):e00735-19.
- Blankenship, W.D., Condon, L.A., Pyke, D.A. 2020. Hydroseeding tackifiers and dryland moss restoration potential. *Restoration Ecology* 28:S127-S138.
- Bowker, M.A. 2007. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice. *Restoration Ecology* 15:13–23.
- Bowker, M.A., Belnap, J., Davidson, D.W. 2010. Microclimate and propagule availability are equally important for rehabilitation of dryland N-fixing lichens. *Restoration Ecology* 18:30-33
- Bowker, M.A., Antoninka, A.J., Chuckran, P.F. 2019. Improving field success of biocrust rehabilitation materials: hardening the organisms or softening the environment? *Restoration Ecology* 28:177-186.
- Bu, C., Zhang, K., Zhang, C., Wu, S. 2015. Key Factors Influencing Rapid Development of Potentially Dune- Stabilizing Moss-Dominated Crusts. *PLOS One* 10:e0134447.
- Bu, C., Li, R., Wang, C., Bowker, M.A. 2018. Successful field cultivation of moss biocrusts on disturbed soil surfaces in the short term. *Plant Soil* 429:227-240.



- Cantón, Y., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Lázaro, R., Roncero-Ramos, B., Román, J.R., Solé-Benet, A. 2020. Water Regulation in Cyanobacterial Biocrusts from Drylands: Negative Impacts of Anthropogenic Disturbance. *Water* 2020 12 (3):720.
- Chamizo, S., Cantón, Y., Lázaro, R., Solé-Benet, A., Domingo, F. 2012. Crust composition and disturbance drive infiltration through biological soil crusts in semiarid ecosystems. *Ecosystems* 15:148-161.
- Chamizo, S., Cantón, Y., Rodríguez-Caballero, E. Domingo, F. 2016. Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems. *Ecohydrology* 9(7):1208–1221.
- Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Román, J.R., Cantón, Y. 2017. Effects of biocrust on soil erosion and organic carbon losses under natural rainfall. *Catena* 148:117-125.
- Chamizo, S., Mugnai, G., Rossi, F., Certini, G., De Philippis, R. 2018. Cyanobacteria inoculation improves soil stability and fertility on different textured soils: Gaining insights for applicability in soil restoration. *Frontiers in Environmental Science* 6:49.
- Chen, L., Xie, Z., Hu, C., Li, D., Wang, G., Liu, Y. 2006. Man-made desert algal crusts as affected by environmental factors in Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments* 67:521-527.
- Chiquoine, L.P., Abella, S.R., Bowker, M.A. 2016. Rapidly restoring biological soil crusts and ecosystem functions in a severely disturbed desert ecosystem. *Ecological Applications* 26:1260-1272.
- Concostrina-Zubiri, L., Huber-Sannwald, E., Martínez, I., Flores Flores, J.L., Escudero, A. 2013. Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 64:28-36.
- Condon, L.A., Pyke, D.A. 2016. Filling the interspace-restoring arid land mosses: source populations, organic matter, and overwintering govern success. *Ecology and Evolution* 6:7623-7632.
- Cruz de Carvalho, R., dos Santos, P., Branquinho, C. 2018. Production of moss-dominated biocrusts to enhance the stability and function of the margins of artificial water bodies. *Restoration Ecology* 26:419-421.
- Da Rosa, A.P.C., Fernandes Carvalho, L., Goldbeck, L., Vieira Costa, J.A. 2011. Carbon dioxide fixation by microalgae cultivated in open bioreactors. *Energy Convers* 52 (8–9):3071-3073.
- Davidson, D.W., Bowker, M., George, D., Phillips, S.L., Belnap, J. 2002. Treatment effects on performance of N-fixing lichens in disturbed soil crusts of the Colorado Plateau. *Ecological Applications* 12:1391-1405
- Dojani, S., Büdel, B., Deutschewitz, K., Weber, B. 2011. Rapid succession of biological soil crusts after experimental disturbance in the Succulent Karoo, South Africa. *Applied Soil Ecology* 48:263–269.
- Doherty, K.D., Antoninka, A.J., Bowker, M.A., Ayuso, S.V., Johnson, N.C. 2015. A novel approach to cultivate biocrusts for restoration and experimentation. *Ecological Restoration* 33:13-16.
- Doherty, K.D., Bowker, M.A., Antoninka, A.J., Johnson, N.C., Wood, T.E. 2018. Biocrust moss populations differ in growth rates, stress response, and microbial associates. *Plant Soil* 429:187-198.
- Doherty, K.D., Grover, H.S., Bowker, M.A., Durham, R.A., Antoninka, A.J., Ramsey, P.W. 2020. Producing moss-colonized burlap fabric in a fog chamber for restoration of biocrust. *Ecological Engineering* 158:106019.
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M.O., Poschl, U. 2012. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience* 5:459-462.
- Eldridge, D.J., Reed, S., Travers, S.K., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Ding, J., et al. 2020. The pervasive and multifaceted influence of biocrusts on water in the world's drylands. *Global Change Biology* 26: 6003 – 6014.
- Faist, A.M., Antoninka, A.J., Belnap, J., Bowker, M.A., Duniway, M.C., Garcia-Pichel, F., et al. 2020. Inoculation and habitat amelioration efforts in biological soil crust recovery vary by desert and soil texture. *Restoration Ecology* 28:S96-S105.
- Fernandes, V.M.C., Machado de Lima, N.M., Roush, D., Rudgers, J., Collins, S.L., Garcia-Pichel, F. 2018. Exposure to predicted precipitation patterns decreases population size and alters community structure of cyanobacteria in biological soil crusts from the Chihuahuan Desert. *Environmental Microbiology* 20:259-269.
- Ferrenberg, S., Reed, S.C., Belnap, J., Schlesinger, W.H. 2015. Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *PNAS* 112 (39):12116-12121.
- Fick, S.E., Barger, N., Tatarko, J., Duniway, M.C. 2020. Induced biological soil crust controls on wind erodibility and dust (PM10) emissions. *Earth Surf. Process. Landforms* 45: 224-236.
- García-Pichel, F., Castenholz, R.W. 1991. Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *Journal of Phycology* 27:395-409.
- García-Pichel, F., Pringault, O. 2001. Cyanobacteria track water in desert soils. *Nature* 413 (6854): 380-381.
- García-Pichel, F., Loza, V., Marusenko, Y., Mateo, P., Potrafka, R.M. 2013. Temperature drives the continental-scale distribution of key microbes in topsoil communities. *Science* 340:1574-1577.
- Giraldo-Silva, A., Nelson, C., Barger, N.N., Garcia-Pichel, F. 2019. Nursing biocrusts: isolation, cultivation, and fitness test of indigenous cyanobacteria. *Restoration Ecology* 27(4):793–803.
- Giraldo-Silva, A., Nelson, C., Penfold, C., Barger, N.N., Garcia-Pichel, F. 2020. Effect of preconditioning to the soil environment on the performance of 20 cyanobacterial strains used as inoculum for biocrust restoration. *Restoration Ecology* 28(S2):187–193.
- Gunde-Cimerman, N., Plemenita, A., Oren, A. 2018. Strategies of adaptation of microorganisms of the three domains of life to high salt concentrations. *FEMS Microbiology Reviews* 42:353–375.
- Guo, Y., Zhao, Y., Downing, A.J. 2020. Effect of storage time on the physiological characteristics and vegetative regeneration of desiccation-tolerant mosses on the Loess Plateau, China. *Restoration Ecology* 28:S203–S211.
- Havrilla, C.A., Chaudhary, V.B., Ferrenberg, S., et al. 2019. Towards a predictive framework for biocrust mediation of plant performance: A meta-analysis. *Journal of Ecology* 107:2789– 2807.
- Hu, C., Liu, Y., Song, L., Zhang, D. 2002. Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands. *Journal of Applied Phycology* 14:281-292.
- Jain, S., Prajapat, G., Abrar, M., Ledwani, L., Singh, A., Agrawal, A. 2017. Cyanobacteria as efficient producers of mycosporine-like amino acids. *Journal of Basic Microbiology* 57:715-727.
- Kidron, G.J. 2016. Goat trampling affects plant establishment, runoff and sediment yields over crusted dunes. *Hydrological Processes* 30: 2237-2246.
- Kidron, G.J. 2019. The enigmatic absence of cyanobacterial biocrusts from the Namib fog belt: Do dew and fog hold the key?. *Flora* 257: 151416.
- Kidron, G.J., Xiao, B., Benenson, I. 2020. Data variability or paradigm shift? Slow versus fast recovery of biological soil crusts-a review. *Science of The Total Environment* 721: 137683.
- Kubeckova, K., Johansen, J.R., Warren, S.D., Sparks, R. 2003. Development of immobilized cyanobacterial amendments for reclamation of microbial soil crusts. *Algological Studies* 109:341–362.
- Ladrón de Guevara M., Gonzalo, B., Raggio, J., Lafuente, A., Prieto, M., Maestre, F.T. 2018. Warming reduces the cover, richness and evenness of lichen-dominated biocrusts but promotes moss growth: insights from an 8 yr experiment. *New Phytologist* 220:811–823.
- Lan, S., Zhang, Q., Wu, L., Liu, Y., Zhang, D., Hu, C. 2014. Artificially accelerating the reversal of desertification: Cyanobacterial inoculation facilitates the succession of vegetation communities. *Environmental Science and Technology* 48:307-315.
- Lalley, J.S., Viles, H.A. 2008. Recovery of lichen-dominated soil crusts in a hyper-arid desert. *Biodiversity and Conservation* 17:1-20.
- Li, X., Xiao, H., Zhang, J., Wang, X. 2004. Long-term ecosystem effects of sand-binding vegetation in the Tengger Desert, Northern China. *Restoration Ecology* 12:376–390.
- Li, Z., Chen, C., Gao, Y., Wang, B., Wang, D., Du, Y., et al. 2021. Synergistic effect of cyanobacteria and nano-sand-stabilizer on biocrust formation and sand fixation. 9:104887
- López-Rodríguez M.D., Chamizo, S, Cantón Y, Rodríguez-Caballero, E. 2020. Identifying social–ecological gaps to promote biocrust conservation actions. *Web Ecology* 20:117–132
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Cantón, Y., Castillo-Monroy, A.P., Cortina, J., Escolar, C., et al. 2011. Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *75 (12):1282-1291.*
- Maestre, F.T., Escolar, C., de Guevara, M.L., Quero, J.L., Lázaro, R., Delgado-Baquerizo, M., et al. 2013. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology* 19:3835-3847.
- Maestre, F.T., Eldridge, D.J., Soliveres, S., Kéfi, S., Delgado-Baquerizo, M., Bowker, M.A., et al. 2016. Structure and Functioning of Dryland Ecosystems in a Changing World. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47:215-237.

- Mallen-Cooper, M., Bowker, M.A., Antoninka, A. J., Eldridge, D. J. 2020. A practical guide to measuring functional indicators and traits in biocrusts. *Restoration Ecology* 28: S56-S66.
- Mugnai, G., Rossi, F., Felde, V.J.M.N.L., Colesie, C., Büdel, B., Peth, S., Kaplan, A., De Philippis, R. 2018. Development of the polysaccharidic matrix in biocrusts induced by a cyanobacterium inoculated in sand microcosms. *Biology and Fertility of Soils* 54:27-40.
- Muñoz-Rojas, M., Román, J.R., Roncero-Ramos, B., Erickson, T.E., Merritt, D.J., Aguila-Carricondo, P., Cantón, Y. 2018. Cyanobacteria inoculation enhances carbon sequestration in soil substrates used in dryland restoration. *Science of the Total Environment* 636:1149-1154.
- Nelson, C., Giraldo-Silva, A., Garcia-Pichel, F. 2020. A fog-irrigated soil substrate system unifies and optimizes cyanobacterial biocrust inoculum production, applied and environmental microbiology. *Applied and Environmental Microbiology* 86(13): e00624-20.
- Nelson, C., Giraldo-Silva, A., Garcia-Pichel, F. 2021. A symbiotic nutrient exchange within the cyanosphere microbiome of the biocrust cyanobacterium, *Microcoleus vaginatus*. *SME Journal* 15(1): 282-292.
- Peng, C., Zheng, J., Huang, S., Li, S., Li, D., Cheng, M., Liu, Y. 2017. Application of sodium alginate in induced biological soil crusts: enhancing the sand stabilization in the early stage. *Journal of Applied Phycology* 29:1421-1428.
- Pointing, S., Belnap, J. 2012. Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nature Reviews Microbiology* 10:551-562.
- Rajeev, L., da Rocha, U., Klitgord, N. et al. 2013. Dynamic cyanobacterial response to hydration and dehydration in a desert biological soil crust. *The ISME Journal* 7:2178-2191.
- Read, C.F., Elith, J., Vesk, P.A. 2016. Testing a model of biological soil crust succession. *Journal of vegetation science* 27(1): 176-186.
- Rodríguez-Caballero, E., Belnap, J., Büdel, B., Crutzen, P.J., Andreae, M.O., Pöschl, U., Weber, B. 2018a. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience* 11(3):185-189.
- Rodríguez-Caballero, E., Castro, A.J., Chamizo, S., Quintas-Soriano, C., García-Llorente, M., Cantón, Y., Weber, B. 2018b. Ecosystem services provided by biocrusts: From ecosystem functions to social values. *Journal of Arid Environments* 159:45-53.
- Rodríguez-Caballero, E., Chamizo, S., Roncero-Ramos, B., Román, R., Cantón, Y. 2018c. Runoff from biocrust: A vital resource for vegetation performance on Mediterranean steppes. *Ecohydrology* 11 (6):e1977.
- Román, J.R., Roncero-Ramos, B., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y. 2018. Restoring soil functions by means of cyanobacteria inoculation: Importance of soil conditions and species selection. *Land Degradation and Development* 29:3184-3193.
- Román, J.R., Chilton, A.M., Cantón, Y., Muñoz-Rojas, M. 2020. Assessing the viability of cyanobacteria pellets for application in arid land restoration. *Journal of Environmental Management* 270:110795.
- Román, J.R.; Chamizo, S.; Roncero-Ramos, B.; Adessi, A.; De Philippis, R.; Cantón, Y. 2021a. Overcoming field barriers to restore dryland soils by cyanobacteria inoculation. *Soil and tillage research* 207:104799.
- Román, J.R., Roncero-Ramos, B., Rodríguez-Caballero, E., Chamizo, S., Cantón, Y. 2021b. Effect of water availability on induced cyanobacterial biocrust development. *Catena* 197:104988.
- Roncero-Ramos, B., Muñoz-Martín, M.A., Chamizo, S., Fernández-Valbuena, L., Mendoza, D., Perona, E., et al. 2019a. Polyphasic evaluation of key cyanobacteria in biocrusts from the most arid region in Europe. *PeerJ* 7:e6169.
- Roncero-Ramos, B., Román, J.R., Gómez-Serrano, C., Cantón, Y., Acién, F.G. 2019b. Production of a biocrust-cyanobacteria strain (*Nostoc commune*) for large-scale restoration of dryland soils. *Journal of Applied Phycology*. 31:2217-2230.
- Roncero-Ramos, B., Román, J.R., Rodríguez-Caballero, E., Chamizo, S., Águila-Carricondo, P., Mateo, P., Cantón, Y. 2019c. Assessing the influence of soil abiotic and biotic factors on *Nostoc commune* inoculation success. *Plant Soil* 444:57-70.
- Roncero-Ramos, B., Muñoz-Martín, M.A., Cantón, Y., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Mateo, P. 2020. Land degradation effects on composition of pioneering soil communities: An alternative successional sequence for dryland cyanobacterial biocrusts. *Soil Biology and Biochemistry* 146:107824.
- Rosentreter, R. 2020. Biocrust lichen and moss species most suitable for restoration projects. *Restoration Ecology* 28:S67-S74.
- Rossi, F., De Philippis, R. 2015. Role of cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats. *Life* 5:1218-1238.
- Rossi, F., Li, H., Liu, Y., De Philippis, R. 2017. Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): Perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal. *Earth-Science Reviews* 171:28-43.
- Rutherford, W.A., Painter, T.H., Ferrenberg, S., Belnap, J., Okin, G.S., Flagg, C., Reed, S.C. 2017. Albedo feedbacks to future climate via climate change impacts on dryland biocrusts. 7:44188.
- Sadeghi, S.H., Kheirfam, H., Homaei, M., Darki, B.Z., Vafakhah, M. 2017. Improving runoff behavior resulting from direct inoculation of soil microorganisms. *Soil and Tillage Research* 171:35-41.
- Sadeghi, S.H., Satri, M.S., Kheirfam, H., Darki, B.Z. 2020. Controlling runoff generation and soil loss from field experimental plots through inoculating cyanobacteria. *Journal of Hydrology* 585:124814.
- Slate, M.L., Durham, R.A., Pearson, D.E. 2020. Strategies for restoring the structure and function of lichen-moss biocrust communities. *Restoration Ecology* 28 (S2):S160-S167.
- Tian, G., Bai, X., Xu, J., Wang, X. 2006. Experimental studies on the natural restoration and the artificial culture of the moss crusts on fixed dunes in the Tengger Desert, China. *Frontiers of Biology in China* 1:13-17.
- Velasco-Ayuso, S.V., Giraldo Silva, A., Nelson, C., Barger, N.N., García-Pichel, F. 2017. Microbial Nursery Production of High-Quality Biological Soil Crust Biomass for Restoration of Degraded Dryland Soils. *Applied Environmental Microbiology* 83 (3):e02179-16.
- Velasco-Ayuso, S., Giraldo-Silva, A., Barger, N.N., García-Pichel, F. 2020. Microbial inoculum production for biocrust restoration: testing the effects of a common substrate versus native soils on yield and community composition. *Restoration Ecology* 28(S2):194-202.
- Wang, W.B., Liu, Y.D., Li, D.H., Hu, C.X., Rao, B.Q. 2009. Feasibility of cyanobacterial inoculation for biological soil crusts formation in desert area. *Soil Biology and Biochemistry* 41(5):926-929.
- Weber, B., Büdel, B., Belnap, J. 2016. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Springer, Suiza.
- Wu, Y., Rao, B., Wu, P., Liu, Y., Li, G., Li, D. 2013. Development of artificially induced biological soil crusts in fields and their effects on top soil. *Plant Soil* 370:115-124
- Wu, L., Zhu, Q., Yang, L., Li, B., Hu, C., Lan, S. 2018. Nutrient transferring from wastewater to desert through artificial cultivation of desert cyanobacteria. 247:947-953.
- Xiao, B., Zhao, Y., Wang, Q., Li, C. 2015. Development of artificial moss-dominated biological soil crusts and their effects on runoff and soil water content in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environments* 117:75-83.
- Xiao, B., Hu, K., Veste, M., Kidron, G.J. 2019. Natural recovery rates of moss biocrusts after severe disturbance in a semiarid climate of the Chinese loess plateau. 337:402-412.
- Zaady, E., Arbel, S., Barkai, D., Sarig, S. 2013. Long-term impact of agricultural practices on biological soil crusts and their hydrological processes in a semiarid landscape. *Journal of Arid Environments* 90:5-11.
- Zaady, E., Eldridge, D.J., Bowker, M.A. 2016. Effects of local-scale disturbance on biocrusts En: Weber, W., Büdel B., Belnap J. (eds.), *Biological Soil Crusts: an Organizing Principle in Drylands*, pp. 3-13. Ecological Studies 226, Springer, Suiza.
- Zhao, Y., Wang, N., Zhang, Z., Pan, Y., Jia, R. 2019. Accelerating the development of artificial biocrusts using covers for restoration of degraded land in dryland ecosystems. *Land Degradation and Development* 32:285-295.
- Zhou, X., Zhao, Y., Belnap, J., Zhang, B., Bu, C., Zhang, Y. 2020. Practices of biological soil crust rehabilitation in China: experiences and challenges. *Restoration Ecology* 28:S45-S55.



## Anexo I

**Tabla A1.** Listado completo de referencias mostradas en la [Figura 5](#). El listado incluye, además de la localización: el tipo de inóculo, la descripción del método de producción del inóculo y la localización del experimento. Los puntos se han obtenido de los artículos publicados en Scopus (búsqueda realizada el 09/ 04/2021, utilizando los términos "biocrust or biological soil crust or moss or lichen or cyanobacteria" y "restoration or rehabilitation or inoculation" como palabras clave y tras descartar las publicaciones que describen estudios de laboratorio.

**Table A1.** Complete list of references shown in [Figure 5](#). The list includes, in addition to the location: the type of inoculum, the description of the inoculum production method and the location of the experiment. The items were obtained from articles published in Scopus (search performed on 09/ 04/2021, using the terms "biocrust or biological soil crust or moss or lichen or cyanobacteria" and "restoration or rehabilitation or inoculation" as keywords and after discarding publications describing laboratory studies.

Referencia	Latitud	Longitud	Tipo inóculo	Producción inóculo	Localización experimento
<a href="#">Antoninka et al. 2018</a>	411.738	-1.135.012	Comunidad de biocostra	Translocación	Campo
<a href="#">Antoninka et al. 2018</a>	413.136	-1.120.275	Comunidad de biocostra	Producción	Campo
<a href="#">Antoninka et al. 2020</a>	411.040	-1.130.230	Comunidad de biocostra	Translocación	Campo
<a href="#">Ballesteros et al. 2017</a>	370.333	-37.500	Liquen	Translocación	Campo
<a href="#">Bowker et al. 2010</a>	381.602	-1.097.611	Liquen	Translocación	Campo
<a href="#">Bowker et al. 2010</a>	381.457	-1.097.849	Liquen	Translocación	Campo
<a href="#">Bowker et al. 2020</a>	380.705	-1.095.665	Comunidad de biocostra	Producción	Campo
<a href="#">Bu et al. 2018</a>	341.667	1.080.583	Musgo	Translocación	Campo
<a href="#">Chen et al. 2006</a>	403.500	1.098.500	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Condon y Pike 2016</a>	447.268	-1.210.667	Musgo	Translocación	Campo
<a href="#">Davidson et al. 2002</a>	381.666	-1.098.166	Liquen	Translocación	Campo
<a href="#">Doherty et al. 2020</a>	466.790	-114.034	Musgo	Producción	Campo
<a href="#">Faist et al. 2020</a>	411.152	-1.119.820	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Faist et al. 2020</a>	326.290	-1.067.077	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Faist et al. 2020</a>	411.152	-1.119.820	Comunidad de biocostra	Producción	Campo
<a href="#">Faist et al. 2020</a>	326.290	-1.067.077	Comunidad de biocostra	Producción	Campo
<a href="#">Faist et al. 2020</a>	411.152	-1.119.820	Comunidad de biocostra	Translocación	Campo
<a href="#">Faist et al. 2020</a>	326.290	-1.067.077	Comunidad de biocostra	Translocación	Campo
<a href="#">Giraldo-Silva et al. 2020</a>	334.203	-1.119.332	Cianobacteria	Producción	Exterior
<a href="#">Giraldo-Silva et al. 2020</a>	334.203	-1.119.332	Cianobacteria	Producción	Exterior
<a href="#">Hu et al. 2002</a>	374.500	1.049.500	Cianobacteria	Producción	Exterior
<a href="#">Hu et al. 2002</a>	374.500	1.049.500	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Kheirfam y Roohi 2020</a>	368.881	462.242	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Kubeckova et al. 2003</a>	352.472	-1.166.611	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Kubeckova et al. 2003</a>	351.956	-1.167.578	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Kubeckova et al. 2003</a>	324.758	-1.059.177	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Kubeckova et al. 2003</a>	432.798	-1.162.306	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Kubeckova et al. 2003</a>	466.198	-1.201.248	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Lan et al. 2014</a>	403.500	1.098.500	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Li et al. 2021</a>	375.333	1.050.333	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Liu et al. 2008</a>	403.500	1.098.500	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Park et al. 2017</a>	375.333	1.050.333	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Román et al. 2021</a>	368.336	-22.522	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Román et al. 2021</a>	370.103	-24.417	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Román et al. 2021</a>	369.222	-25.081	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Sadegui et al. 2020</a>	357.909	513.229	Cianobacteria	Producción	Exterior
<a href="#">Sadegui et al. 2017</a>	368.881	462.242	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Sadegui et al. 2020</a>	368.881	462.242	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Slate et al. 2020</a>	466.800	-1.140.278	Musgo	Translocación	Campo
<a href="#">Wang et al. 2009</a>	403.500	1.098.500	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Wu et al. 2013</a>	403.500	1.098.500	Cianobacteria	Producción	Campo
<a href="#">Xiao et al. 2015</a>	388.083	1.103.667	Musgo	Translocación	Campo
<a href="#">Zhao et al. 2019</a>	374.602	1.050.119	Cianobacteria	Producción	Campo

## Referencias citadas en la tabla A1

- Antoninka, A., Bowker, M.A., Chuckran, P., Barger, N.N., Reed, S., Belnap, J. 2018. Maximizing establishment and survivorship of field-collected and greenhouse-cultivated biocrusts in a semi-cold desert. *Plant Soil* 429:213-225.
- Antoninka, A., Bowker, M.A., Barger, N.N., Belnap, J., Giraldo-Silva, A., Reed, S.C., et al. 2020. Addressing barriers to improve biocrust colonization and establishment in dryland restoration. *Restoration Ecology* 28: S150-S159
- Ballesteros, M., Ayerbe, J., Casares, M., Cañadas, E.M., Lorite, J. 2017. Successful lichen translocation on disturbed gypsum areas: A test with adhesives to promote the recovery of biological soil crusts. *Scientific Reports* 7: 45606.
- Bowker, M.A., Belnap, J., Davidson, D.W. 2010. Microclimate and propagule availability are equally important for rehabilitation of dryland N-fixing lichens. *Restoration Ecology* 18:30-33.
- Bowker, M.A., Antoninka, A.J., Chuckran, P.F. 2020. Improving field success of biocrust rehabilitation materials: hardening the organisms or softening the environment? *Restoration Ecology* 28: S177-S1869.
- Bu, C., Li, R., Wang, C., Bowker, M.A. 2018. Successful field cultivation of moss biocrusts on disturbed soil surfaces in the short term. *Plant Soil* 429:227-240.
- Chen, L., Xie, Z., Hu, C., Li, D., Wang, G., Liu, Y. 2006. Man-made desert algal crusts as affected by environmental factors in Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments* 67:521-527.
- Condon, L.A., Pyke, D.A. 2016. Filling the interspace-restoring arid land mosses: source populations, organic matter, and overwintering govern success. *Ecology and Evolution* 6:7623-7632.
- Davidson, D.W., Bowker, M., George, D., Phillips, S.L., Belnap, J. 2002. Treatment effects on performance of N-fixing lichens in disturbed soil crusts of the Colorado Plateau. *Ecological Applications* 12:1391-1405
- Doherty, K.D., Grover, H.S., Bowker, M.A., Durham, R.A., Antoninka, A.J., Ramsey, P.W. 2020. Producing moss-colonized burlap fabric in a fog chamber for restoration of biocrust. *Ecological Engineering* 158:106019.
- Faist, A.M., Antoninka, A.J., Belnap, J., Bowker, M.A., Duniway, M.C., Garcia-Pichel, F., et al. 2020. Inoculation and habitat amelioration efforts in biological soil crust recovery vary by desert and soil texture. *Restoration Ecology* 28:S96-S105.
- Giraldo-Silva, A., Nelson, C., Barger, N.N., Garcia-Pichel, F. 2019. Nursing biocrusts: isolation, cultivation, and fitness test of indigenous cyanobacteria. *Restoration Ecology* 27(4):793–803.
- Giraldo-Silva, A., Nelson, C., Penfold, C., Barger, N.N., Garcia-Pichel, F. 2020. Effect of preconditioning to the soil environment on the performance of 20 cyanobacterial strains used as inoculum for biocrust restoration. *Restoration Ecology* 28(S2):187–193.
- Hu, C., Liu, Y., Song, L., Zhang, D. 2002. Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands. *Journal of Applied Phycology* 14:281-292.
- Kheirfam, H., Roohi, M. 2020. Accelerating the formation of biological soil crusts in the newly dried-up lakebeds using the inoculation-based technique. *Science of The Total Environment* 706: 136036.
- Kubeckova, K., Johansen, J.R., Warren, S.D., Sparks, R. 2003. Development of immobilized cyanobacterial amendments for reclamation of microbiotic soil crusts. *Algological Studies* 109:341–362.
- Lan, S., Zhang, Q., Wu, L., Liu, Y., Zhang, D., Hu, C. 2014. Artificially accelerating the reversal of desertification: Cyanobacterial inoculation facilitates the succession of vegetation communities. *Environmental Science and Technology* 48:307-315.
- Li, Z., Chen, C., Gao, Y., Wang, B., Wang, D., Du, Y., et al. 2021. Synergistic effect of cyanobacteria and nano-sand-stabilizer on biocrust formation and sand fixation. 9:104887
- Liu, Y., Cockell, C.S., Wang, G., Hu, C., Chen, L., De Philippis, R. 2008. Control of lunar and martian dust—experimental insights from artificial and natural cyanobacterial and algal crusts in the desert of inner Mongolia, China. *Astrobiology* 8(1): 75-86.
- Park, C.H., Li, X.R., Zhao, Y., Jia, R.L., Hur, J.S., 2017. Rapid development of cyanobacterial crust in the field for combating desertification. *PLoS ONE* 12.
- Román, J.R., Chamizo, S., Roncero-Ramos, B., Adessi, A., De Philippis, R., Cantón, Y. 2021. Overcoming field barriers to restore dryland soils by cyanobacteria inoculation. *Soil and tillage research* 207:104799.
- Sadeghi, S.H., Kheirfam, H., Homae, M., Darki, B.Z., Vafakhah, M. 2017. Improving runoff behavior resulting from direct inoculation of soil micro-organisms. *Soil and Tillage Research* 171:35-41.
- Sadeghi, S.H., Satri, M.S., Kheirfam, H., Darki, B.Z. 2020. Controlling runoff generation and soil loss from field experimental plots through inoculating cyanobacteria. *Journal of Hydrology* 585:124814.
- Slate, M.L., Durham, R.A., Pearson, D.E. 2020. Strategies for restoring the structure and function of lichen-moss biocrust communities. *Restoration Ecology* 28 (S2):S160-S167.
- Wang, W.B., Liu, Y.D., Li, D.H., Hu, C.X., Rao, B.Q. 2009. Feasibility of cyanobacterial inoculation for biological soil crusts formation in desert area. *Soil Biology and Biochemistry* 41(5):926–929.
- Wu, Y., Rao, B., Wu, P., Liu, Y., Li, G., Li, D. 2013. Development of artificially induced biological soil crusts in fields and their effects on top soil. *Plant Soil* 370:115-124.
- Xiao, B., Zhao, Y., Wang, Q., Li, C. 2015. Development of artificial moss-dominated biological soil crusts and their effects on runoff and soil water content in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environments* 117:75-83.
- Zhao, Y., Wang, N., Zhang, Z., Pan, Y., Jia, R. 2019. Accelerating the development of artificial biocrusts using covers for restoration of degraded land in dryland ecosystems. *Land Degrad Dev* 32:285–295.