



Efecto de biocostras en la germinación de especies halófitas del semiárido mediterráneo.



Facultad de Ciencias Experimentales
Grado en Ciencias Ambientales
TRABAJO DE FIN DE GRADO
CURSO 2023/2024

Autor:

Cristina Robles Aniorte

Tutores:

Joaquín Moreno Compañ

Departamento de Biología Aplicada

Área de Botánica

Código COIR: TFG.GCA.JMC.CRA.240318



CIENCIAS AMBIENTALES
FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES

UNIVERSITAS
Miguel Hernández

RESUMEN

Las biocostras son comunidades de organismos como cianobacterias, algas y líquenes que habitan en el primer centímetro de suelo superficial. En la actualidad, las biocostras ocupan un 12% del suelo a nivel mundial, apareciendo principalmente en zonas áridas y semiáridas. Han surgido controversias entre diferentes autores sobre la germinación de semillas en biocostras, debido a que no se han estudiado tan exhaustivamente estos organismos y sus efectos. En este contexto, el objetivo de este trabajo es identificar la composición de la biocostra en ambientes salinos del semiárido mediterráneo y evaluar su efecto en la germinación de halófitos. Para ello, se recolectaron semillas de cuatro especies halófilas, así como muestras de biocostra presente en cada una de las zonas a lo largo del gradiente de salinidad del saladar de Agua Amarga (Alicante). A continuación, se caracterizó el suelo de la zona de estudio y se identificaron los géneros de las cianobacterias presentes en la biocostra. Además, se realizó un experimento de germinación considerando las cuatro especies en tratamientos con y sin biocostra bajo condiciones controladas durante 30 días. Tras el experimento de germinación se calculó el porcentaje final de germinación y el tiempo medio de germinación. Los géneros de cianobacterias identificados en la zona de estudio fueron: *Anabaena sp.*, *Aphanocapsa sp.*, *Calothrix sp.*, *Lyngbya sp.*, *Gloeocapsa sp.*, *Microcoleus sp.*, *Oscillatoria sp.*, *Phormidium sp.* y *Pseudanabaena sp.* Finalmente, los resultados del experimento mostraron en general como la biocostra no afectó de forma positiva a la germinación de los halófitos estudiados. Sin embargo, se observaron diferencias significativas entre la interacción del tipo de suelo y el tipo de especie vegetal, dependiendo la germinación en los ambientes salinos más de estos factores que de la presencia/ausencia de biocostra.

Palabras clave: Biocostra, Cianobacterias, Germinación, Halófitos, Saladares.

ABSTRACT

Biocrusts are communities of organisms such as cyanobacteria, algae and lichens that live in the first centimeter of surface soil. Currently, biocrusts occupy 12% of the soil worldwide, appearing mainly in arid and semi-arid areas. Controversies have arisen between different authors about seed germination in biocrusts, because these organisms and their effects have not been studied so exhaustively. In this context, the objective of this work is to identify the composition of the biocrust in saline environments of the semiarid Mediterranean and to evaluate its effect on the germination of halophytes. To do this, seeds of four halophilic species were collected, as well as samples of biocrust present in each of the areas along the salinity gradient of the Agua Amarga salt flat (Alicante). Next, the soil of the study area was characterized and the genera of cyanobacteria present in the biocrust were identified. In addition, a germination experiment was carried out considering the four species in treatments with and without biocrust under controlled conditions for 30 days. After the germination experiment, the final percentage of germination and the average germination time were calculated. The cyanobacteria genera identified in the study area were: *Anabaena sp.*, *Aphanocapsa sp.*, *Calothrix sp.*, *Lyngbya sp.*, *Gloeocapsa sp.*, *Microcoleus sp.*, *Oscillatoria sp.*, *Phormidium sp.* and *Pseudanabaena sp.* Finally, the results of the experiment generally showed how the biocrust did not positively affect the germination of the halophytes studied. However, significant differences were observed between the interaction of soil type and type of plant species, with germination in saline environments depending more on these factors than on the presence/absence of biocrust.

Keywords: Biocrust, Cyanobacteria, Germination, Halophytes, Saltmarshes.

Contenido

1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. Biocostras.	5
1.2. Ambientes salinos.....	6
1.3. Germinación y halófitos.	7
2. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.	8
2.1. Situación actual.....	8
2.2. Justificación.	10
2.3. Objetivos.....	11
3. MATERIALES Y MÉTODOS.	12
3.1. Área de estudio y muestreo de campo.	12
3.2. Análisis de suelo y estudio de biocostras.....	14
3.3. Montaje experimental.	15
3.4. Toma de datos y análisis estadísticos.....	16
4. RESULTADOS	17
4.1. Organismos de la biocostra.....	17
4.2. Caracterización edáfica.....	20
4.3. Efectos de la biocostra en la germinación.	21
5. DISCUSIÓN	28
5.1. Organismos presentes en la biocostra.	28
5.2. Efecto de la salinidad y las biocostras en la germinación.	30
6. CONCLUSIONES Y PROYECCIÓN FUTURA	32
7. BIBLIOGRAFÍA	33

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Biocostras.

Las costras biológicas (i.e., biocostras) son comunidades de asociaciones de organismos fotoautótrofos como cianobacterias, algas, y líquenes, que habitan en el primer centímetro de suelo superficial (Belnap y Lange, 2003; Weber et al., 2016). Es más, estos organismos coexisten con organismos heterótrofos descomponedores, como bacterias, hongos y arqueas, y conviven con otra clase de organismos heterótrofos que se alimentan de ellos (Weber et al., 2016). Así pues, las biocostras crean su propio ecosistema formado por organismos descomponedores, productores y consumidores (Martínez Catena, 2020).

Además, la mayor parte de los organismos dominantes en las biocostras son poiquilohídricos, por lo que carecen de mecanismos para regular el contenido hídrico y la desecación por sí mismos (Green y Proctor et al., 2016). Por ello, las biocostras permanecen inactivas en períodos de sequías y se reactivan rápidamente con una pequeña cantidad de lluvia, niebla o rocío (Belnap y Lange, 2003), lo que les permite vivir en condiciones de sequía durante largos periodos de tiempo. Asimismo, las costras biológicas poseen otras adaptaciones que les facilitan la colonización de ambientes extremos, como la dispersión eólica de pequeños propágulos o la presencia de pigmentos fotoprotectores que les permite resistir altas radiaciones solares (Bowker et al., 2002; 2007). Por tanto, estas adaptaciones permiten a las biocostras colonizar ecosistemas áridos y semiáridos, caracterizados por suelos pobres en estructura edáfica y una marcada escasez hídrica (Singer, 1991).

Actualmente, se estima que las biocostras ocupan un 12 % de la superficie terrestre del planeta (Rodríguez-Caballero et al., 2018), apareciendo especialmente en entornos de baja productividad, como regiones áridas, semiáridas, alpinas y polares (Cameron y Blank, 1967; Belnap y Gardner, 1993; Gold y Bliss, 1999). En este contexto, cabe destacar que las biocostras se localizan en casi todas las ecorregiones áridas y semiáridas del mundo y ocupan, generalmente, los espacios entre las plantas vasculares perennes, cubriendo c. 70 % de la superficie del suelo donde habitan (Belnap y Lange, 2003).

Sin embargo, pese a que las biocostras son resilientes en entornos extremos, son altamente susceptibles a las perturbaciones causadas por actividades humanas, variaciones en la temperatura y la precipitación (Reed et al., 2012; Maestre et al., 2013; Darrouzet-Nardi et al., 2015; Ferremberg et al., 2015). Es por ello, por lo que se estima que hacia finales del siglo XXI se producirá una considerable disminución en la cobertura de biocostras del suelo (Rodríguez-Caballero et al., 2018). Además, se espera que el cambio climático intensifique la pérdida de gran parte de elementos de las biocostras, lo que combinado con los daños mencionados anteriormente dará lugar a una disminución en la cobertura y a

cambios en la composición de los organismos presentes en las biocostras, derivando en un impacto negativo en la biodiversidad del suelo y en el funcionamiento de los ecosistemas áridos (Escolar et al., 2012; García-Pichel et al., 2013; Maestre et al., 2013; Ladrón de Guevara et al., 2014; Reed et al., 2019).

1.2. Ambientes salinos.

Los ambientes salinos son ecosistemas caracterizados por presentar una elevada salinidad en sus suelos, siendo la conductividad eléctrica mayor a 4 mS/cm (Chapman, 1974; Álvarez-Rogel, 1997; Moreno et al., 2018). Estos entornos salinos están ampliamente distribuidos por todo el mundo (i.e., zonas árticas, norte y sureste de Europa, áreas mediterráneas, Australia, América del Sur y del Norte, Asia y África), diferenciados entre ellos en algunos aspectos como la climatología, la fauna y la flora, pero localizándose con mayor frecuencia en climas templados y mediterráneos, con precipitaciones escasas y condiciones áridas, semiáridas o secas (Chapman, 1974). Así pues, las bajas lluvias y las elevadas temperaturas características de estos entornos favorecen la precipitación y acumulación de sales en la superficie del suelo, formando, en ocasiones, costras salinas en sus suelos (FAO-UNESCOISRIC, 1988; Deckers et al., 1998).

En la Cuenca Mediterránea, los ambientes salinos incluyen saladares, lagunas, ramblas y ríos estacionales con aguas salobres, caracterizados todos ellos por la presencia de suelos salinos (Chapman, 1974; Álvarez-Rogel, 1997), cuya formación depende de factores litológicos, geomorfológicos, climáticos, hidrológicos y antrópicos (Porta et al., 2003). Los saladares del sureste mediterráneo se caracterizan por localizarse en zonas geográficamente deprimidas bajo condiciones áridas donde el nivel freático se encuentra próximo a la superficie, siendo los suelos y las aguas subterráneas ricos en sales (Rivas- Martínez, 2007). Además, el suelo típico de estos ambientes salinos, según la Base de Referencia Mundial (WRB), son los Solonchaks, característicos por presentar elevadas concentraciones solubles de sal a escasa profundidad en cualquier época del año, presentan una baja permeabilidad y capacidad de retener agua (IUSS Working Group WRB, 2015; Badía, 2024).

Por tanto, la sal actúa como un factor limitante para la vegetación en estos ambientes, ya que produce un alto estrés a las plantas que viven en ellos y pocas especies vegetales son capaces de adaptarse y tolerar estas condiciones de salinidad (Pennings et al., 2005; Flowers y Colmer, 2008; Teege et al., 2011). No obstante, los halófitos son plantas capaces de resistir en estos ambientes, debido a que presentan diversas adaptaciones para poder vivir en estos medios salinos tan estresantes (Flowers y Colmer, 2008). En este marco, la vegetación halófila se distribuye en parches bien diferenciados a lo largo del gradiente de salinidad dependiendo de los distintos mecanismos de tolerancia a la salinidad que presentan

los distintos halófitos, formando una zonación de plantas bien marcada (González-Alcaraz et al., 2014; Moreno et al. 2018) (Figura 1). Esto es, las especies suculentas que acumulan sales en su interior en estructuras especializadas (e.g., *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit y *Salicornia fruticosa* (L.) L.) aparecen en las zonas más salinas; mientras que las especies del género *Limonium* Erben, las cuales expulsan sales por sus hojas a través de pelos excretores de sal, y el albardín (*Lygeum spartum* L.), que presenta selección selectiva de sales, aparece en zonas menos salinas dentro del saladar (Álvarez-Rogel, 1997; Moreno et al. 2018) (Figura 1).

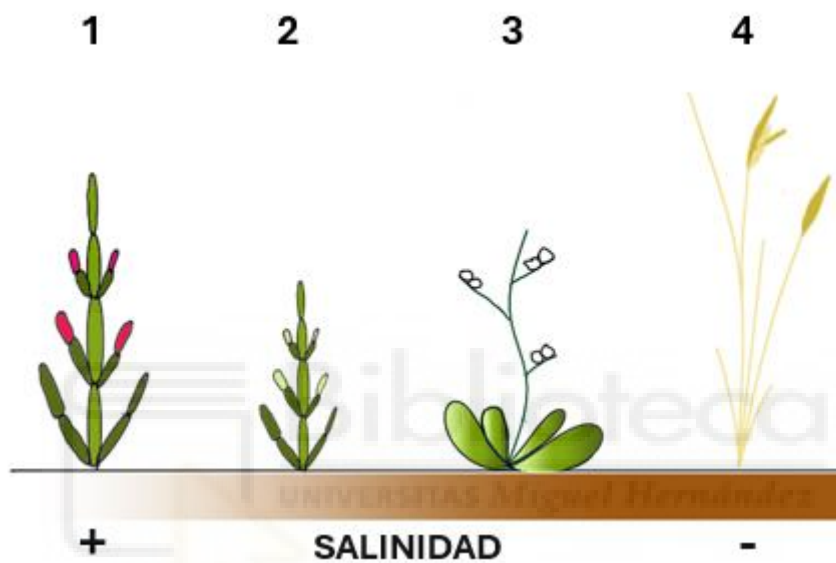


Figura 1. Estructura de un saladar a lo largo de un gradiente de salinidad. Leyenda: 1. *Salicornia fruticosa* (L.) L.; 2. *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit; 3. *Limonium cossonianum* Kuntze; 4. *Lygeum spartum* L..

1.3. Germinación y halófitos.

La germinación es una etapa crítica del ciclo de vida de las plantas, siendo la salinidad de los suelos y la escasez hídrica factores clave que condiciona directamente la germinación de las semillas (Gul et al., 2012; Liu et al., 2018). En general, el efecto osmótico y la toxicidad de los iones producen un alto estrés en las semillas (Gul et al., 2012). Sin embargo, las plantas halófilas son capaces de enfrentarse a estas diferentes adversidades abióticas mediante estrategias de tolerancia (i.e., las semillas germinan tolerando con gran éxito al estrés) o evitación al estrés (i.e., las semillas germinan una vez que ha pasado la situación de estrés) (Zhang et al., 2015).

Además, estas especies presentan otras estrategias funcionales para adaptar sus semillas a los ambientes salinos. Por ejemplo, la capacidad de producir semillas de diferente morfología (i.e., cubierta protectora, peso, tamaño, forma, etc.) con el objetivo de poder sobrevivir en ambientes adversos e inestables (Wang et al., 2018). Así, las semillas de un tamaño superior presentan una mayor tasa de germinación frente a las de menor tamaño bajo condiciones de salinidad (Wang et al., 2018). Otro ejemplo sería el color de las semillas de las especies halófilas, en las cuales predominan las coloraciones marrones y negras. Las semillas de color marrón presentan una mayor cantidad, frente a las negras, de fitohormonas (e.g., ácido abscísico), mejorando el tamaño y peso del embrión (Wang et al., 2015), y osmolitos orgánicos, los cuales intervienen en la protección de la membrana y en el proceso de ajuste osmótico (Song et al., 2017), acumulando iones inorgánicos (e.g., Na⁺, K⁺, Cl⁻ y Ca⁺²) que favorecen al proceso de imbibición y homeostasis iónica de la semilla y mejorando así la germinación frente al estrés salino (Xu et al., 2017). Finalmente, otra de las estrategias de estas plantas para combatir el estrés salino son la formación de bancos de semillas (Cao et al., 2012) con el fin de asegurarse la perpetuación de la población y la latencia de las semillas. Así, una vez hayan pasado las condiciones de estrés, cuando las lluvias hayan lavado las sales del suelo (i.e., lixiviado del suelo) y las temperaturas sean óptimas para la germinación, las semillas latentes o en dormancia del banco de semillas germinarán exitosamente bajo condiciones favorables (Li et al., 2016).

Por último, cabe señalar que algunos factores ambientales, como la luz y la temperatura, también influyen en la adaptabilidad de las semillas a los ambientes salinos que, sumados a la salinidad de los suelos, pueden mostrar diferentes tipos de respuestas (Gupta y Huang, 2014; Elnaggar et al., 2018). Es más, los estudios realizados sobre los efectos de la germinación en presencia de biocostra difieren unos de otros, ya que unos obtienen resultados positivos, negativos o neutros (Zaady et al., 1997; Boeken et al., 1998; Prasse y Bornkamm, 2000; Rivera-Aguilar et al., 2005; Deines et al., 2007; Escudero et al., 2007; Godínez-Alvarez et al., 2012). Estos resultados seguramente son debido al tipo de suelo, especie de planta y composición de la biocostra (Belnap y Lange. 2003).

2. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.

2.1. Situación actual.

Durante las últimas décadas, las biocostras del suelo han suscitado un profundo interés entre investigadores de diversas disciplinas. Esta comunidad biótica es común en una amplia gama de suelos y en prácticamente todas las comunidades vegetales donde la luz solar llega a la superficie del suelo (Belnap, 2006). Los primeros estudios detallados sobre la

biocostras datan de la década de 1940, cuando Fletcher y Martin (1948) describieron algunas de sus características y efectos en zonas áridas de los Estados Unidos. Desde entonces, las costras biológicas han sido documentadas y estudiadas en casi todos los continentes, desde América del Norte y del Sur hasta la Antártida, pasando por Europa, África, Asia y Australia (Cameron y Deyaney, 1970; Belnap y Gardner, 1993; Eldridge y Greene, 1994; Pérez, 1997; Maestre et al., 2002; Li et al., 2002; Aranibar et al., 2004).

Las biocostras son fundamentales en el control y funcionamiento de los ecosistemas aportando así múltiples servicios ecosistémicos. Son reguladoras del clima y de los ciclos biogeoquímicos (e.g., ciclo del nitrógeno, del carbono y del fósforo), contribuyen a la estabilización del suelo y a su protección contra la erosión gracias a la agregación y cohesión de las partículas del suelo, también ayudan a la mejora del establecimiento de las plantas vasculares así como a su contenido nutricional y a su estado hídrico, tienen capacidad de autolimpieza de la atmósfera y mantienen la biodiversidad del suelo, entre otras (Belnap y Lange, 2003; Castillo-Monroy et al., 2010; Chamizo et al., 2016; Rodríguez-Caballero et al., 2017; Chamizo et al., 2019; Cantón et al., 2022). Proporcionan recursos a otros organismos, como la microfauna o plantas vasculares, y también proporcionan beneficios a la sociedad, controlando la polución, manteniendo los suelos fértiles o dando un alto valor al paisaje entre otras (Cantón et al., 2022).

En la actualidad, existen numerosas investigaciones sobre la ecofisiología, taxonomía, distribución y el papel de las biocostras en los ecosistemas (e.g., ciclos de agua y nutrientes) (Isichei, 1990; West, 1990; Eldridge y Greene 1994; Evans y Johansen, 1999; Belnap y Lange, 2003). Además, estos estudios se han complementado con nuevas líneas de investigación que exploran la restauración de la costra biológica y su potencial como sistema modelo para comprender las interacciones bióticas y las relaciones entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Bowker, 2007; Maestre et al., 2009; Bowker et al., 2010). Sin embargo, todavía es necesario ampliar estas líneas de investigación, incluyendo más estudios exhaustivos enfocados en el efecto de las biocostras en los estadios germinativos de las plantas terrestres (Zaady et al., 1997; Prasse y Bornkamm, 2000; Rivera-Aguilar et al., 2005; Deines et al., 2007; Godínez-Alvarez et al., 2011; Mendoza-Aguilar et al., 2014).

En concreto, en la bibliografía actual se pueden encontrar diversos trabajos sobre la germinación de halófitos en saladares mediterráneos, tales como *Salicornia fruticosa*, *Arthrocaulon macrostachyum*, *Lygeum spartum* y *Limonium cossonianum* Kuntze entre otros (Zia et al., 2004; Baumberger et al., 2012; Monllor, 2012; Giménez et al., 2013; Nisar et al., 2019). En general, los autores anteriores muestran cómo un aumento de la salinidad afecta a la germinación, disminuyendo el porcentaje de germinación de las especies estudiadas. En

este contexto, Moreno et al. (2022, 2024) estudió los patrones de comunidad de plantas halófitas en saladares mediterráneos, esclareciendo aspectos sobre el efecto de factores edáficos en la distribución de los halófitos en ambientes salinos. No obstante, ninguno de ellos aborda aspectos sobre el efecto de las biocostras en la germinación de los halófitos.

2.2. Justificación.

Las biocostras han sido estudiadas en las zonas áridas (i.e., *drylands*) de todo el mundo, representando más del c. 40% de la superficie de la Tierra (Právělie, 2016) y se prevé que este porcentaje siga en aumento. Son muchos los estudios que se han realizado a lo largo de los últimos años sobre las biocostras y sus efectos en los ecosistemas del semiárido mediterráneo (Roncero-Ramos et al., 2020; Martínez Catena, 2020; Román Fernández, 2020; Ordoñez Vargas, 2022;), demostrando como ayudan a la conservación de estos suelos. Aun así, existe una carencia significativa de estudios de biocostras sobre una parte de estas tierras secas que son los ambientes salinos. Las costras biológicas aparecen en la superficie de suelo donde el agua es escasa, son capaces de fijar el C y N atmosféricos en el perfil del suelo (Williams et al., 2016; Miralles et al., 2018), mejorando así su fertilidad y favoreciendo a la porosidad, textura y estabilidad de los agregados en el suelo (Chamizo et al., 2012; Rodríguez-Caballero et al., 2012; Felde et al., 2014). Es interesante el estudio de las costras biológicas de los suelos ya que evitan la erosión provocada por los vientos, las lluvias torrenciales y las escorrentías, además son capaces de mantener la humedad y disponibilidad de agua para la vegetación cercana y el suelo (Chamizo et al., 2012; Belnap et al., 2014). Es por esto, entre otros, que son muy importantes para un buen desarrollo en los ambientes áridos y semiáridos.

Por otro lado, los ambientes salinos son enclaves de gran importancia debido a su flora singular adaptada a condiciones limitantes de humedad y salinidad y a su gran interés botánico. Es por ello, por lo que estas zonas no albergan un gran número de diversidad en especies, por lo que es importante conservar y preservar la biodiversidad de estos lugares (Moreno, 2018). Además, los saladares, así como demás espacios salinos, están cada vez más amenazados por múltiples causas (i.e., cambio climático, presión antropogénica, especies invasoras, vertidos tóxicos, disminución de biodiversidad en general, entre otros), amenazas que conllevan a la fragmentación del hábitat y la pérdida de la biodiversidad (Pardo et al. 2005). Según la Directiva Hábitats (Directiva 92/43/CEE del Consejo, de 21 de mayo de 1992, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres), este tipo de hábitat natural está recogido en su Anexo I como de interés comunitario para cuya conservación es necesario designar zonas especiales de conservación, como son los hábitats costeros y vegetaciones halófitas (código 11.25). Además, estos ambientes están incluidos

en el Convenio RAMSAR (BOE nº 199 de 20 de agosto de 1982) y en el Catálogo de Zonas Húmedas de la Comunidad Valenciana. Con ello, se pretende dar una importancia sostenible a estos ecosistemas salinos, apoyando su conservación y la preservación de su biodiversidad. Finalmente, tanto la flora como la fauna es específica para estos hábitats, primordialmente las aves (e.g., aguiluchos, halcones e incluso águilas), que suelen ser los animales imprescindibles para que muchos saladares porten figuras de protección, principalmente ZEPA (Zona de Especial Protección para las Aves) (Bergua et al. 2018), además de diversos artrópodos, reptiles y algunos mamíferos que suelen tener importancia endémica (Cebrián 2010).

La germinación de semillas es un proceso que se puede ver afectado directamente por la presencia de biocostras en el suelo (Harper y St. Clair, 1985; Eckert et al., 1986; Harper y Marble, 1988; Zaady et al., 1997; Prasse y Bornkamm, 2000), ya que éstas determinan la infiltración de la lluvia, rocío, evaporación y como distribuyen el agua en el suelo (Zaady et al., 1997), además de la protección que aportan a las semillas evitando la erosión de los suelos y creando hábitats más favorables para la germinación (Cantón et al., 2022). Los estudios realizados sobre los efectos en la germinación por biocostras son escasos y en suelos de ambientes desérticos en su mayoría, además, no son concluyentes muchos de estos trabajos dando resultados positivos, negativos o neutros (St. Clair et al., 1984; Zaady et al., 1997; Boeken et al., 1998; Prasse y Bornkamm, 2000; Rivera-Aguilar et al., 2005; Deines et al., 2007; Escudero et al., 2007; Godínez-Alvarez et al., 2012), por lo que también se ve necesario estudiar estos efectos en ambientes de especial importancia como son los salinos.

2.3. Objetivos.

El objetivo general de este trabajo de investigación es estudiar cómo afectan las costras biológicas en la germinación de halófitos del semiárido mediterráneo. Para llevar a cabo este objetivo, se han establecido tres objetivos específicos:

- *Objetivo 1.* Identificar organismos presentes en la costra biológica de cada una de las cuatro bandas de vegetación dominante estudiadas (*Arthrocaulon macrostachyum*, *Salicornia fruticosa*, *Limonium cossonianum*, *Lygeum spartum*).
- *Objetivo 2.* Caracterización edáfica de cada una de las bandas de vegetación dominante estudiadas.
- *Objetivo 3.* Estudiar el efecto de la biocostra en la germinación de especies halófilas a lo largo de un gradiente de salinidad.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio y muestreo de campo.

El saladar de Agua Amarga es una zona húmeda al sur de Alicante (N 38° 17,19' O 00° 31,48', 8 m s.n.m.). El saladar se sitúa en la costa mediterránea, entre los términos municipales de Elche y Alicante, y cuenta con una superficie de 208 hectáreas (Figura 2). El saladar está incluido dentro del Catálogo de Zonas Húmedas de la Comunidad Valenciana. La zona de estudio se caracteriza por presentar suelos altamente salinos (> 4 mS/cm) bajo un clima termomediterráneo semiárido (Rivas-Martínez, 2007; Moreno et al., 2018), con una temperatura media anual de 18,6 °C y una precipitación media anual de 313,5 mm (AEMET). La vegetación del saladar se distribuye a lo largo de un gradiente de salinidad formando una estructura espacial en bandas bien marcadas debido a los mecanismos de adaptación de las diferentes especies halófilas (Álvarez-Rogel 1997; Moreno et al., 2018). Las especies dominantes de cada franja observada en el saladar de Agua Amarga han sido: (1) *Arthrocaulon macrostachyum*, especie que pertenece a la familia Chenopodiaceae y se caracteriza por su forma de arbusto suculento perenne; (2) *Salicornia fruticosa*, especie pertenece a la familia Chenopodiaceae y caracterizada por ser un arbusto suculento muy ramificado con tallos jóvenes carnosos y articulados en nudos; (3) *Limonium cossonianum*, especie perteneciente a la familia Plumbaginaceae y caracterizada por sus hojas en forma de roseta basal y flores blancas; y (4) *Lygeum spartum*, especie de la familia Poaceae y caracterizada por su inflorescencia envuelta en una vaina blanquecina, es una especie herbácea perenne y rizomatosa (Castroviejo, 1986-2021; POWO, 2024).



Figura 2. Mapa de la zona de estudio.

En cada una de las franjas de vegetación dominante se recolectaron al azar 24 muestras edáficas de 1 cm de profundidad, obteniendo 12 muestras de suelo bajo vegetación con biocostra y 12 muestras de suelo desnudo con biocostra (i.e., sin vegetación). Cada muestra edáfica se recolectó con un core de 60 mm de diámetro y se almacenó en placas Petri de plástico de igual tamaño. Cabe destacar que para identificar las costras biológicas en campo se usó un pulverizador, rociando con agua destilada las biocostras para activarlas previamente a su recolección. Puesto que en la zona de estudio se observaron cuatro comunidades bien formadas de especies dominantes, se obtuvo un total de 96 muestras (i.e., 12 muestras de biocostra en suelo desnudo x 12 muestras de biocostra bajo vegetación x 4 comunidades vegetales) (Figura 3). Cabe destacar que las 12 muestras recogidas en cada franja de vegetación en suelo desnudo y bajo vegetación se homogenizaron, obteniendo 3 muestras representativas de cada franja para facilitar su análisis. Además, también se recolectaron muestras de suelo bajo cada muestra recogida (i.e., a partir de 1 cm en profundidad de muestra recogida previamente) para el montaje de la fase experimental en el laboratorio.

Finalmente, se recolectaron manualmente inflorescencias de *A. macrostachyum*, *L. cossonianum* y *L. spartum* en julio de 2023, y de *S. fruticosa* en octubre de 2023 en la zona de estudio.

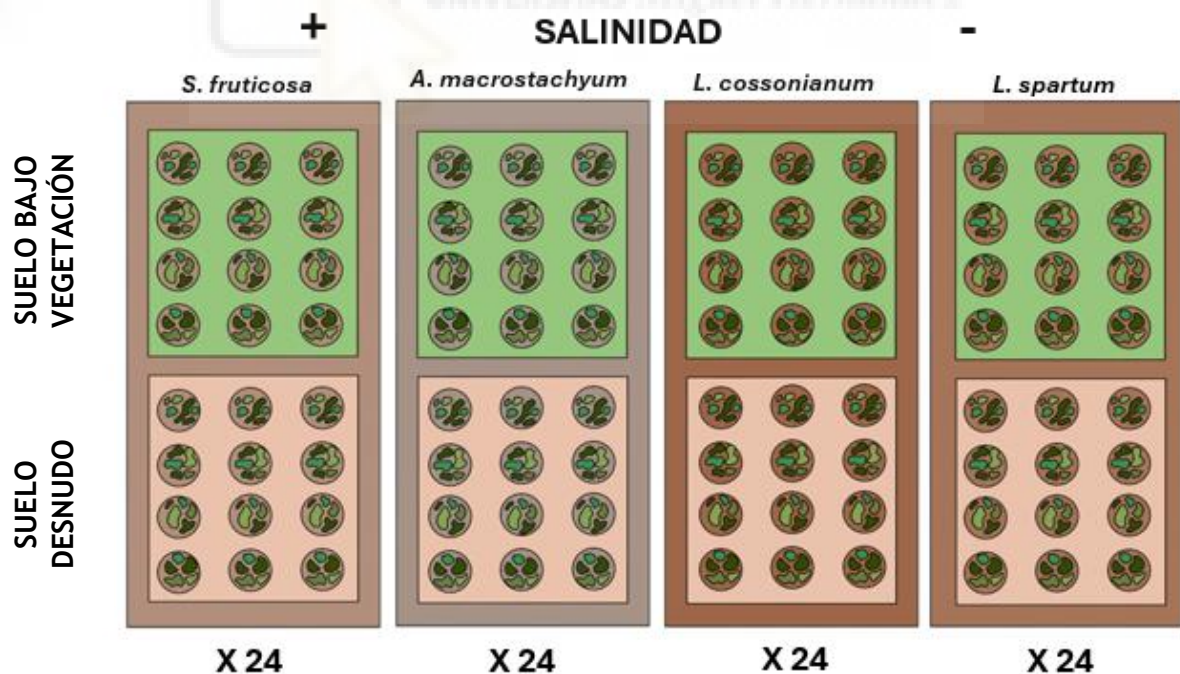


Figura 3. Diseño de muestreo en campo a lo largo del gradiente salino. Abreviaturas: *S. fruticosa*, *Salicornia fruticosa* (L.) L.; *A. macrostachyum*, *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit; *L. cossonianum*, *Limonium cossonianum* Kuntze; *L. spartum*, *Lygeum spartum* L..

3.2. Análisis de suelo y estudio de biocostras.

Las muestras de suelo recogidas fueron analizadas en el laboratorio del área de Botánica de la Universidad Miguel Hernández de Elche. En primer lugar, se estimó la humedad de las muestras inmediatamente tras su recogida en campo utilizando el método de retención de agua (i.e., se pesaron cinco gramos de suelo y se dejaron secar en estufa a 110 ° C durante 12 h, tomando los pesos de la muestra antes y después del secado). Cabe destacar que no se consideró ninguna corrección por el agua estructural de yeso. En segundo lugar, el resto de muestra se dejó secar al aire, se trituró en mortero y tamizó a 2 mm para eliminar los fragmentos gruesos de la muestra. A continuación, se realizaron pastas saturadas con las muestras procesadas para la obtención de extractos de saturación mediante filtración al vacío. En tercer lugar, se determinó la conductividad eléctrica (C.E.) y el pH de los extractos de saturación obtenidos utilizando un conductímetro (Crison© CM 35+) y un medidor de pH (Crison© 25), respectivamente. Por último, se midieron las concentraciones específicas de sodio (Na^+), potasio (K^+), calcio (Ca^{2+}), magnesio (Mg^{2+}) y azufre (S) [utilizando como indicador de sulfato (SO_4^{2-})] en los extractos obtenidos mediante el análisis de espectroscopía de emisión con plasma de acoplamiento inductivo (ICP-OES) (Perkin Elmer 7300DV) en los Servicios Técnicos de Investigación de la Universidad de Alicante. Las longitudes de onda utilizadas para estas medidas fueron: 589 nm para Na^+ , 766 nm para K^+ , 317 nm para Ca^{2+} , 279 nm para Mg^{2+} y 180,7 y 182,0 nm para S. La concentración de cloruro (Cl^-) en los extractos de agua saturada se midieron mediante argentometría con nitrato de plata (AgNO_3).

Para la identificación de biocostras se prepararon muestras para su posterior análisis, en primer lugar, se extrajeron fragmentos de biocostra de suelo con vegetación y suelo sin vegetación de las diferentes especies de halófilas y se colocaron en tubos Falcon, se les añadió 15 ml de agua destilada a cada una, a continuación, se centrifugaron las muestras a 3500 rpp durante 5 minutos para obtener el sobrenadante y precipitado. En segundo lugar, con una pipeta Pasteur se colocó una gota del sobrenadante en un portaobjetos y se cubrió con un cubreobjetos, a continuación, se procedió a la observación en microscopio y se capturaron las imágenes de los diferentes organismos para su posterior identificación (iScope® con cámara incorporada, Euromex). Por último, la identificación de cianobacterias se realizó pasando por claves taxonómicas las fotografías tomadas y comparando sus morfologías (Komárek y Anagnostidis, 2005; Komárek et al., 2014).

3.3. Montaje experimental.

Para poder comenzar con los experimentos de germinación, se extrajeron manualmente semillas de los frutos de las inflorescencias recolectadas de cada especie y se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente. Antes de usar estas semillas en el montaje experimental, se esterilizaron sumergiéndolas en una solución de hipoclorito sódico al 1% durante 5 minutos y se lavaron con agua esterilizada.

Previo al montaje experimental se realizó un test de viabilidad de las semillas recolectadas de las especies de estudio. Se colocaron 25 semillas de cada especie en placas de Petri con discos de papel de filtro, se les añadió 5 ml de agua destilada y se sellaron con Parafilm para evitar la evaporación. Las placas se mantuvieron en una cámara de cultivo bajo condiciones controladas de temperatura y luz (i.e., 25°C/20°C en 12h/12h), de acuerdo a las condiciones climáticas del área de estudio (AEMET). Cabe destacar que se consideraron tres réplicas de cada test de viabilidad para cada una de las especies de estudio.

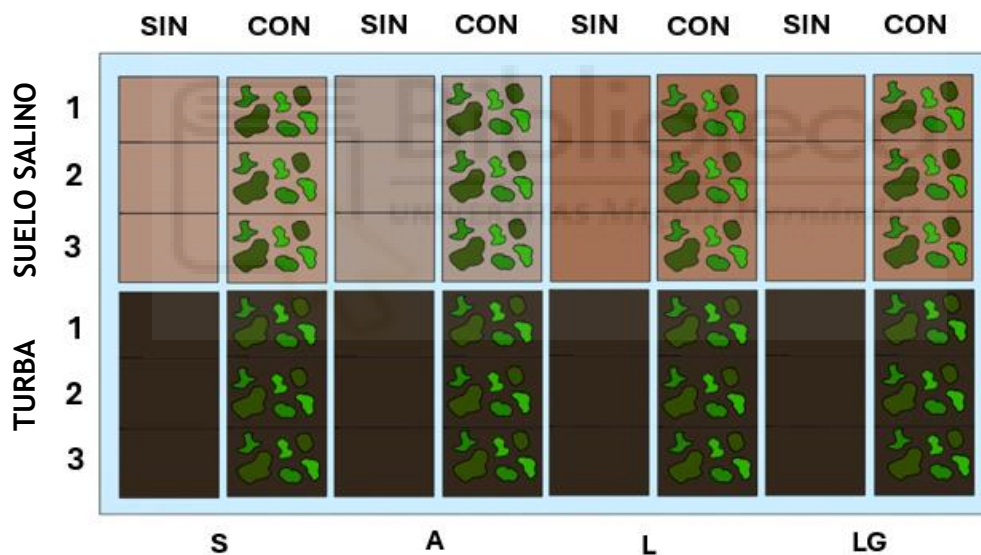


Figura 4. Diseño del experimento de germinación. Leyenda: S. *Salicornia fruticosa* (L.) L.; A. *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit; L. *Limonium cossonianum* Kuntze; LG. *Lygeum spartum* L.. La numeración indica el número de réplica en cada tratamiento de suelo con y sin biocostra (CON y SIN, respectivamente en el esquema).

Para poder observar el efecto de la biocostra en la germinación de cada una de las especies de estudio, se colocaron 25 semillas en macetas de 10 x 10 cm (en el caso de *L. spartum*) y en semilleros de 6 x 6 cm (en el caso del resto de especies estudiadas) con 1 cm de biocostra y, en su caso, sin biocostra. Como sustrato del experimento se utilizó suelo salino recogido de la zona de estudio donde crece cada especie y turba autoclavada. El motivo de usar suelo salino fue poder observar el efecto en condiciones ambientales en

campo, mientras que al considerar turba autoclavada como sustrato se esperaba poder identificar el efecto aislado de la biocostra en la germinación (i.e., sin el efecto de la salinidad). Se usaron un total de tres réplicas para cada tipo de suelo con y sin biocostra para cada especie estudiada (i.e, 2 tipos de suelo x 2 tratamientos de biocostras (con/sin) x 4 especies de estudio x 3 réplicas; obteniendo un total de 48 macetas/semilleros con 25 semillas cada una de su especie correspondiente) (Figura 4). Las condiciones de riego fueron permanentes en cámara de cultivo bajo condiciones controladas de temperatura y luz (i.e., 25°C/20°C en 12h/12h).

3.4. Toma de datos y análisis estadísticos.

Se recogieron datos del test de viabilidad a diario durante 30 días, se contabilizaron y se retiraron las semillas germinadas. A continuación, para el resto de los experimentos se realizó un seguimiento diario de la germinación durante 30 días, contabilizando y retirando las semillas germinadas de cada maceta o semillero. Se consideró que las semillas habían germinado una vez que su radícula se había alargado. Todos los datos se recogieron manualmente y, posteriormente, se introdujeron en una hoja de cálculo de Excel para su análisis.

Usando los datos de germinación recogidos para cada tratamiento y siguiendo los métodos de Delgado-Fernández et al. (2016), se calculó: (i) la tasa de germinación final después de los 30 días (PFG), y (ii) el tiempo promedio para la germinación (TMG). La variable TMG se determinó utilizando la fórmula $\sum (n_i \times d_i) / N$; donde n_i es el número de semillas que germinaron en el día i ; d_i es el tiempo de incubación en días, y N es el número total de semillas germinadas en el tratamiento. Para analizar estos datos se usó el software estadístico R versión 4.2.2 (R Core Team, 2022). Se comprobó la normalidad de los datos y la homogeneidad de la varianza mediante el test de Shapiro-Wilk, y se analizaron usando análisis de la varianza de dos factores (ANOVA). En estos análisis, las variables respuesta fueron PFG y TMG; mientras que los predictores fueron el tipo de sustrato, la presencia/ausencia de biocostra, las especies halófilas y su interacción. La variable TMG fue transformada usando la función $1/x$ para poder analizar estadísticamente las placas no germinadas. Los resultados significativos fueron analizados mediante el test de Tukey (análisis post-hoc).

4. RESULTADOS

4.1. Organismos de la biocostra.

En las muestras analizadas se observaron los siguientes organismos en la biocostra pertenecientes al grupo de las cianobacterias. Los géneros identificados fueron los siguientes:

- *Anabaena* Bory ex Bornet y Flahault 1886. Pertenece al orden Nostocales (Familia Nostocaceae). Presenta tricomas con células esféricas y heterocitos intercalares. Ocasionalmente se forma una vaina “acuosa”. Las células de color azul verdoso a amarillo verdoso pueden ser cilíndricas o estar dobladas. Algunas especies tienen mucílago incoloro. Los grupos de vesículas de gas proporcionan flotabilidad. Pueden ser solitarias o formar grupos de dos a cinco, y tener forma esférica, elipsoidal, cilíndrica o curvada y, a veces, se encuentran adyacentes a los heterocitos (Figura 5A).
- *Aphanocapsa* Nägeli 1849. Pertenece al orden Synechococcales (Familia Merismopediaceae). Tiene células esféricas distribuidas irregularmente dentro del mucílago, formando colonias microscópicas de forma irregular (Figura 5B).
- *Calothrix* C. Agardh ex Bornet y Flahault 1886. Pertenece al orden Nostocales (Familia Rivulariaceae). Presenta tricomas adheridos más grandes en la base y ahusados, cada uno con un heterocito basal. Puede producirse una falsa ramificación cuando se forma un tricoma separado dentro de su propia vaina. Los tricomas pueden aparecer solos o dispuestos en paralelo en grupos, pero los tricomas individuales siempre están separados (Figura 5C).
- *Gloeocapsa* Kützing 1843. Se clasifica dentro del orden Chroococcales (Familia Microcystaceae). Es una cianobacteria colonial. Tiene células aplanadas a lo largo de líneas de división, incrustadas en mucílago denso formado por capas concéntricas de vaina, cada una de las células corresponde a una ronda de división (Figura 5E).
- *Lyngbya* C. Agardh ex Gomont 1892. Pertenece al orden Oscillatoriales (Familia Oscillatoriaceae). Tiene tricomas gruesos y rectos encerrados en una vaina firme que generalmente se encuentra en esteras. Los filamentos suelen ser no ramificados o, en ocasiones, con falsas ramificaciones. Las células son claramente más cortas que anchas (discoideas). Las células apicales suelen tener una caliptra (pared exterior engrosada). Forman hormogonias móviles y no presenta heterocitos (Figura 5D).
- *Microcoleus* Desmazières ex Gomont 1892. Se clasifica dentro del orden Oscillatoriales (Familia Phormidiaceae). Colonia de múltiples tricomas dentro de una vaina común, se puede encontrar como una cianobacteria colonial o filamentosa.

Tricomas no ramificados ni ahusados que carecen de heterocitos y se encuentran en una disposición paralela delimitada por una vaina ancha común. Los tricomas individuales son móviles y se deslizan hacia adelante y hacia atrás uno sobre el otro. *Microcoleus* sp. puede ser tanto filamentoso (tricomas dentro de una vaina) como colonial (Figura 5F).

- *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont 1892. Pertenece al orden Oscillatoriales (Familia Oscillatoriaceae). Tiene tricomas (normalmente sin vaina, excepto bajo condiciones de estrés) ligeramente incrustados en las paredes transversales entre las células. Tricomas rígidos y rectos, o flexibles y curvados. Longitud y ancho de celda variable (al menos 2-20 μm) y relación longitud/ancho (al menos 0,1-10 μm) (Figura 5H).
- *Phormidium* Kützing ex Gomont 1892. Se clasifica dentro del orden Oscillatoriales (Familia Phormidiaceae). Presenta tricomas que carece de heterocito, no es ahusado y tiene una vaina que se extiende más allá del extremo de los tricomas (Figura 5I).
- *Pseudanabaena* Lauterborn 1915. Pertenece al orden Pseudanabaenales (Familia Pseudanabaenaceae). Tiene filamentos solitarios o agrupados en esteras mucilagenosas. Células cilíndricas, ligeramente cortadas en las paredes transversales. Células terminales redondeadas o en forma de cono (Figura 5G).

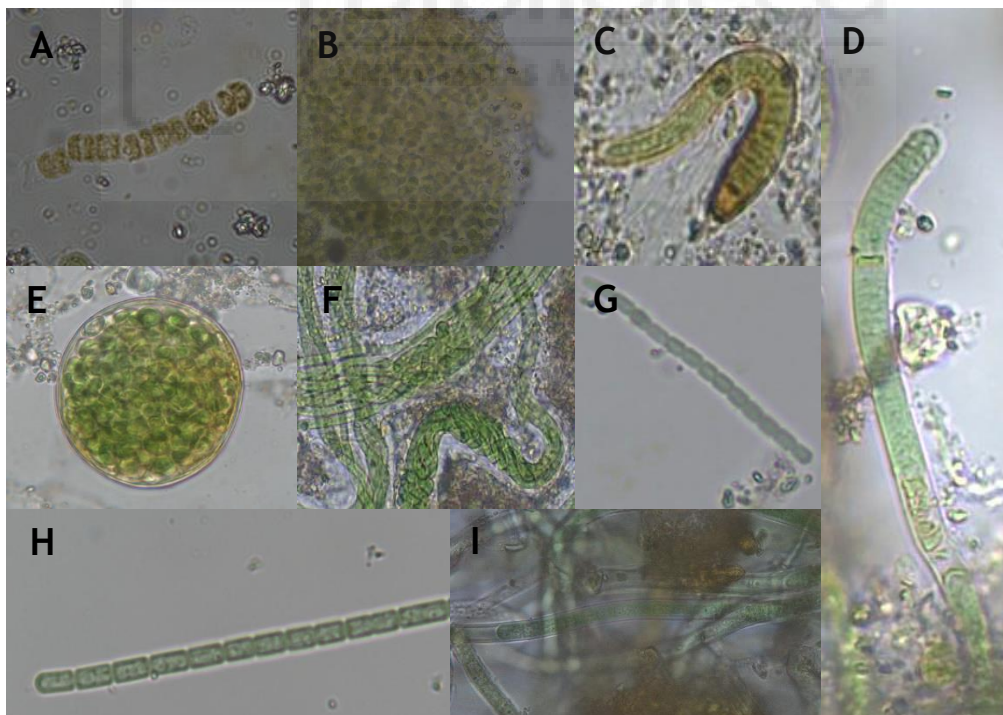


Figura 5. Cianobacterias identificadas en el saladar de Agua Amarga. A, *Anabaena* Bory ex Bornet y Flahault 1886; B, *Aphanocapsa* Nägeli 1849; C, *Calothrix* C. Agardh ex Bornet y Flahault 1886; D, *Lyngbya* C. Agardh ex Gomont 1892; E, *Gloeocapsa* Kützing 1843; F, *Microcoleus* Desmazières ex Gomont 1892; G, *Pseudanabaena* Lauterborn 1915; H, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont 1892; I, *Phormidium* Kützing ex Gomont 1892.

Los géneros de cianobacterias encontrados en las muestras de suelo desnudo en la banda de *Salicornia fruticosa* fueron *Aphanocapsa sp.* y *Microcoleus sp.*, apareciendo estos mismos géneros en las muestras recogidas bajo vegetación en esta misma franja (Tabla 1). También se identificó la presencia de *Lyngbya sp.* en suelo desnudo y *Oscillatoria sp.* y *Calothrix sp.* en suelo bajo vegetación en la franja dominada por *S. fruticosa* (Tabla 1). En la banda de vegetación de *Arthrocaulon macrostachyum* se encontraron en suelos bajo vegetación *Anabaena sp.*, *Aphanocapsa sp.*, *Calothrix sp.*, *Gloeocapsa sp.*, *Lyngbya sp.*, *Microcoleus sp.* y *Oscillatoria sp.* (Tabla 1). Cabe destacar que en la franja de vegetación de *A. macrostachyum* no se encontró presencia de cianobacterias en suelo desnudo (Tabla 1). En la franja de vegetación de *Limonium cossonianum* se identificaron en muestras de suelo desnudo los géneros *Aphanocapsa sp.*, *Gloeocapsa sp.*, *Microcoleus sp.* y *Oscillatoria sp.*, apareciendo estos dos últimos junto con los géneros *Calothrix sp.* y *Lyngbya sp.* en suelos bajo vegetación (Tabla 1). *L. cossonianum* obtuvo una presencia total de *Oscillatoria sp.* y casi total de *Microcoleus sp.* (Tabla 1).

Tabla 1. Presencia/ausencia de cianobacterias presentes en las muestras de suelo analizadas del saladar de Agua Amarga. Abreviaturas: S BARE, suelo desnudo en banda de *Salicornia fruticosa* (L.); S VEG, suelo bajo vegetación en banda de *S. fruticosa*; A BARE, suelo desnudo en banda de *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit; A VEG, suelo bajo vegetación en banda de *A. macrostachyum*; L BARE, suelo desnudo en banda de *Limonium cossonianum* Kuntze; L VEG, suelo bajo vegetación en banda de *L. cossonianum*; LG BARE, suelo desnudo en banda de *Lygeum spartum* L.; LG VEG, suelo bajo vegetación en banda de *L. spartum*.

	S BARE			S VEG			A BARE			A VEG			L BARE			L VEG			LG BARE			LG VEG		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Anabaena sp.</i>											+													
<i>Aphanocapsa sp.</i>		+				+						+	+											
<i>Calothrix sp.</i>						+					+					+		+	+	+				
<i>Gloeocapsa sp.</i>												+	+	+					+	+		+	+	+
<i>Lyngbya sp.</i>	+									+	+					+								
<i>Microcoleus sp.</i>		+				+				+	+			+	+	+	+	+	+	+				+
<i>Oscillatoria sp.</i>						+						+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+
<i>Phormidium sp.</i>																			+			+	+	
<i>Pseudanabaena sp.</i>																								+

Por último, la banda de *Lygeum spartum* presentó en suelo desnudo los géneros *Calothrix sp.*, *Gloeocapsa sp.*, *Microcoleus sp.*, *Oscillatoria sp.* y *Phormidium sp.*; mientras

que en suelo con vegetación se observó *Gloeocapsa sp.*, *Microcoleus sp.*, *Oscillatoria sp.*, *Phormidium sp.* y *Pseudanabaena sp.* (Tabla 1). *L. spartum* obtuvo una presencia casi total de *Gloeocapsa sp.* y bastante presencia del género *Oscillatoria sp.* (Tabla 1). Los géneros con mayor presencia en las bandas de vegetación estudiadas fueron el género *Microcoleus sp.* y el género *Oscillatoria sp.*, seguido de *Gloeocapsa sp.* y *Calothrix sp.* (Tabla 1). También se observó cómo, a lo largo del gradiente de salinidad, las especies de cianobacteria más abundantes aparecen en las bandas de vegetación de especies no suculentas (*L. cossonianum* y *L. spartum*) (Tabla 1). Respecto a las especies más abundantes descritas, se observó cómo los géneros de *Oscillatoria sp.* y *Gloeocapsa sp.* se distribuyeron en las franjas no suculentas, mientras que el género *Microcoleus sp.* se distribuyó a lo largo de todo el gradiente salino (Tabla 1).

4.2. Caracterización edáfica.

Según los datos obtenidos en la caracterización edáfica, la humedad del suelo en las comunidades de *Salicornia fruticosa* y *Arthrocaulon macrostachyum* fue mayor (c. 26%) que en el resto de comunidades (Tabla 2). Los valores de conductividad eléctrica también fueron mayores para las especies suculentas (*S. fruticosa* y *A. macrostachyum*) (c. 42 mS/cm) en cambio la comunidad de *Lygeum spartum* obtuvo un valor más bajo que el resto (19,44 mS/cm) (Tabla 2). Los valores de pH fueron prácticamente los mismos para todas las comunidades estudiadas (c. 7) (Tabla 2).

Tabla 2. Caracterización edáfica del suelo del saladar de Agua Amarga. Abreviaturas: C.E., conductividad eléctrica. Zonas: 1. *Salicornia fruticosa* (L.) L.; 2. *Arthrocaulon macrostachyum* (Mor.) Piiirainen y G.Kadereit; 3. *Limonium cossonianum* Kuntze; 4. *Lygeum spartum* L..

Zona	Humedad (%)	C.E. (mS/cm)	pH	[Ca ²⁺] (ppm)	[Na ⁺] (ppm)	[K ⁺] (ppm)	[Mg ²⁺] (ppm)	[Cl ⁻] (ppm)	[SO ₄ ²⁻] (ppm)
1	25,47	43,80	7,25	1132,80	9360,0	522,64	1321,60	25259,7	1766,80
2	26,95	40,33	7,34	1122,40	9808,0	464,24	860,00	27009,8	1949,20
3	11,07	34,69	7,58	666,08	7672,8	413,84	643,04	7828,3	1484,00
4	7,89	19,44	7,79	632,10	4215,0	241,35	402,60	17295,0	978,75

En cuanto a las concentraciones iónicas, los valores más altos de concentraciones de cationes (Na⁺, K⁺, Mg²⁺ y Ca²⁺) se obtuvieron en las comunidades de suculentas (*S. fruticosa* y *A. macrostachyum*) respecto a las no suculentas (*Limonium cossonianum* y *L. spartum*). Igualmente, la concentración de Cl⁻ en las comunidades de *S. fruticosa* y *A. macrostachyum* obtuvieron unos valores superiores al resto de comunidades (c. 26000 ppm) (Tabla 2). Además, se observó como la concentración de Cl⁻ para la comunidad de *L. cossonianum*

mostró un valor muy por debajo (7828,3 ppm) que en el resto de comunidades (Tabla 2). Finalmente, para el anión SO_4^{2-} se obtuvieron valores superiores para las comunidades suculentas (*S. fruticosa* y *A. macrostachyum*), observando un valor un poco menos elevado en la comunidad de *L. cossonianum* respecto a las suculentas y el más bajo en las muestras de *L. spartum* (Tabla 2).

4.3. Efectos de la biocostra en la germinación.

En el test de viabilidad se obtuvieron los siguientes porcentajes de semillas viables, para *Lygeum spartum* un 76 %, *Limonium cossonianum* un 52 %, *Salicornia fruticosa* un 48 % y para *Arthrocaulon macrostachyum* un 12 % de semillas viables. Los resultados del ANOVA para el porcentaje final de germinación (PFG) mostraron resultados significativos ($P < 0,05$) para el tipo de suelo, tipo de especie y para la interacción de ambos predictores (Tabla 3). Por otro lado, los resultados del ANOVA realizado para el tiempo medio de germinación (MTG) fueron significativos ($P < 0,05$) para la interacción de predictores entre tipo de suelo y biocostra, y también para tipo de suelo y tipo de especie (Tabla 4).

Tabla 3. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) para el porcentaje final de germinación (PFG). Abreviaturas: g.l., grados de libertad; Suma Sq, suma de cuadrados; Media Sq, Media cuadrática.

Predictores	g.l.	Suma Sq	Media Sq	F-valor	p-valor
<i>Suelo</i>	1	4107	4107	37,336	<0.001
<i>Biocostra</i>	1	320	320	2,912	0,098
<i>Especie</i>	3	22830	7610	69,183	<0.001
<i>Suelo x biocostra</i>	1	75	75	0,682	0,415
<i>Suelo x especie</i>	3	12617	4206	38,233	<0.001
<i>Biocostra x especie</i>	3	318	106	0,965	0,421
<i>Suelo x biocostra x especie</i>	3	425	142	1,288	0,295
<i>Residuales</i>	32	3520	110		

Tabla 4. Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) para el tiempo medio de germinación (MTG). Abreviaturas: g.l., grados de libertad; Suma Sq, suma de cuadrados; Media Sq, Media cuadrática.

Predictores	g.l.	Suma Sq	Media Sq	F-valor	p-valor
<i>Suelo</i>	1	0,002	0,002	0,809	0,375
<i>Biocostra</i>	1	0,001	0,001	0,506	0,482
<i>Especie</i>	3	0,024	0,008	2,767	0,058
<i>Suelo x biocostra</i>	1	0,031	0,031	10,875	0,002
<i>Suelo x especie</i>	3	0,054	0,018	6,225	<0.01
<i>Biocostra x especie</i>	3	0,019	0,006	2,232	0,103
<i>Suelo x biocostra x especie</i>	3	0,006	0,002	0,694	0,562
<i>Residuales</i>	32	0,092	0,003		

Para la especie *S. fruticosa* en suelo salino se observó un incremento en el PFG en el día 15, tanto para suelo con biocostra como para suelo sin biocostra, y en el día 24 los resultados mostraron un nuevo incremento en la germinación, pero solo en tratamientos con biocostra (Figura 6A). En comparación, se observó como el PFG para *S. fruticosa* fue menor en turba, pero en tratamiento con biocostra fue ligeramente mayor que en ausencia de esta (Figura 6B). Para la especie *A. macrostachyum* se observó un PFG bastante bajo tanto en biocostra como sin biocostra para suelo salino (Figura 7A), obteniendo igualmente en suelo turba bajos valores de PFG (Figura 7B). Además, se observó un incremento en PFG para *A. macrostachyum* en el tratamiento con biocostra en el día 12 de germinación (Figura 7B).

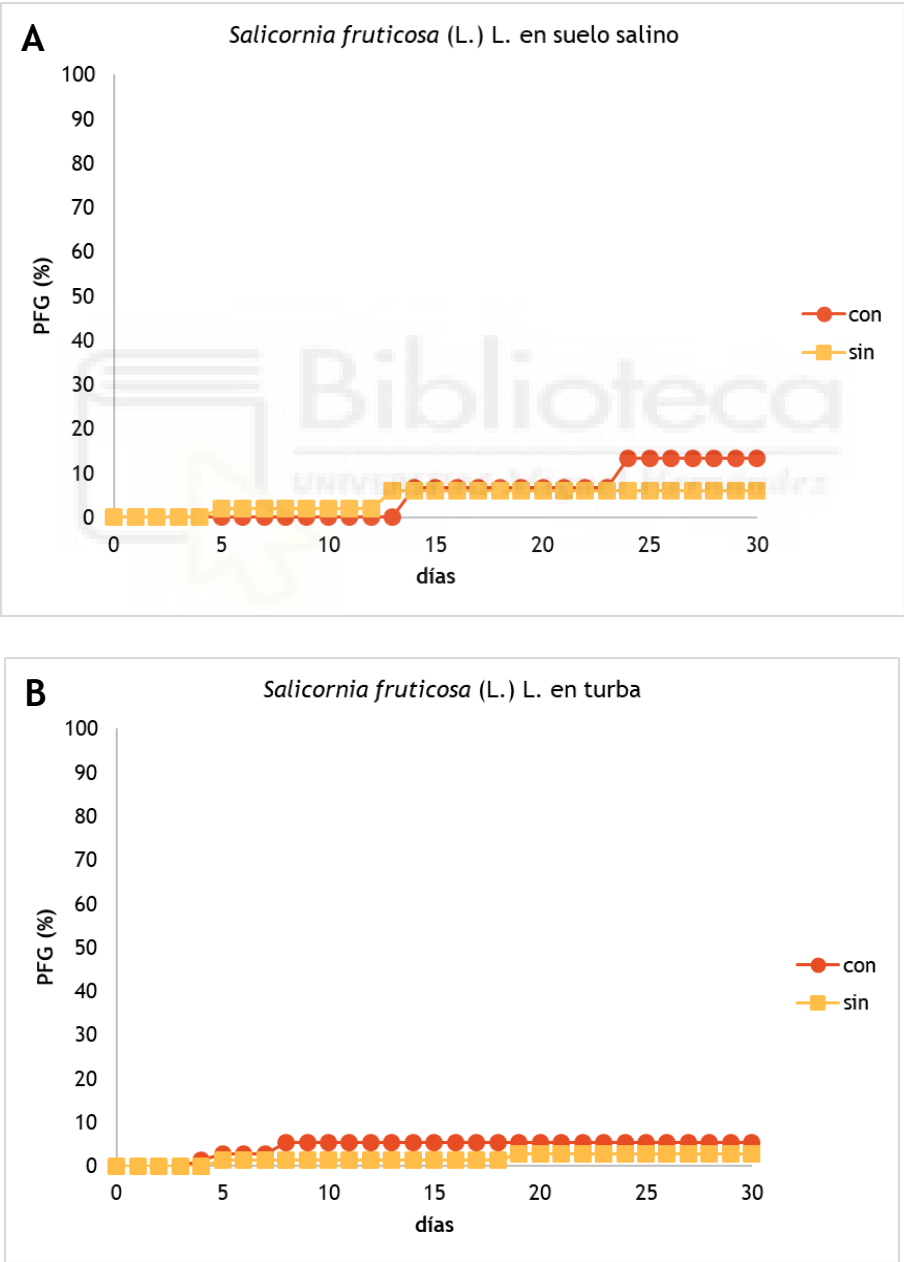


Figura 6. Porcentaje final de germinación (PFG) para la especie *Salicornia fruticosa* (L.) L. durante 30 días en suelo salino (A) y en turba (B) con y sin biocostra.

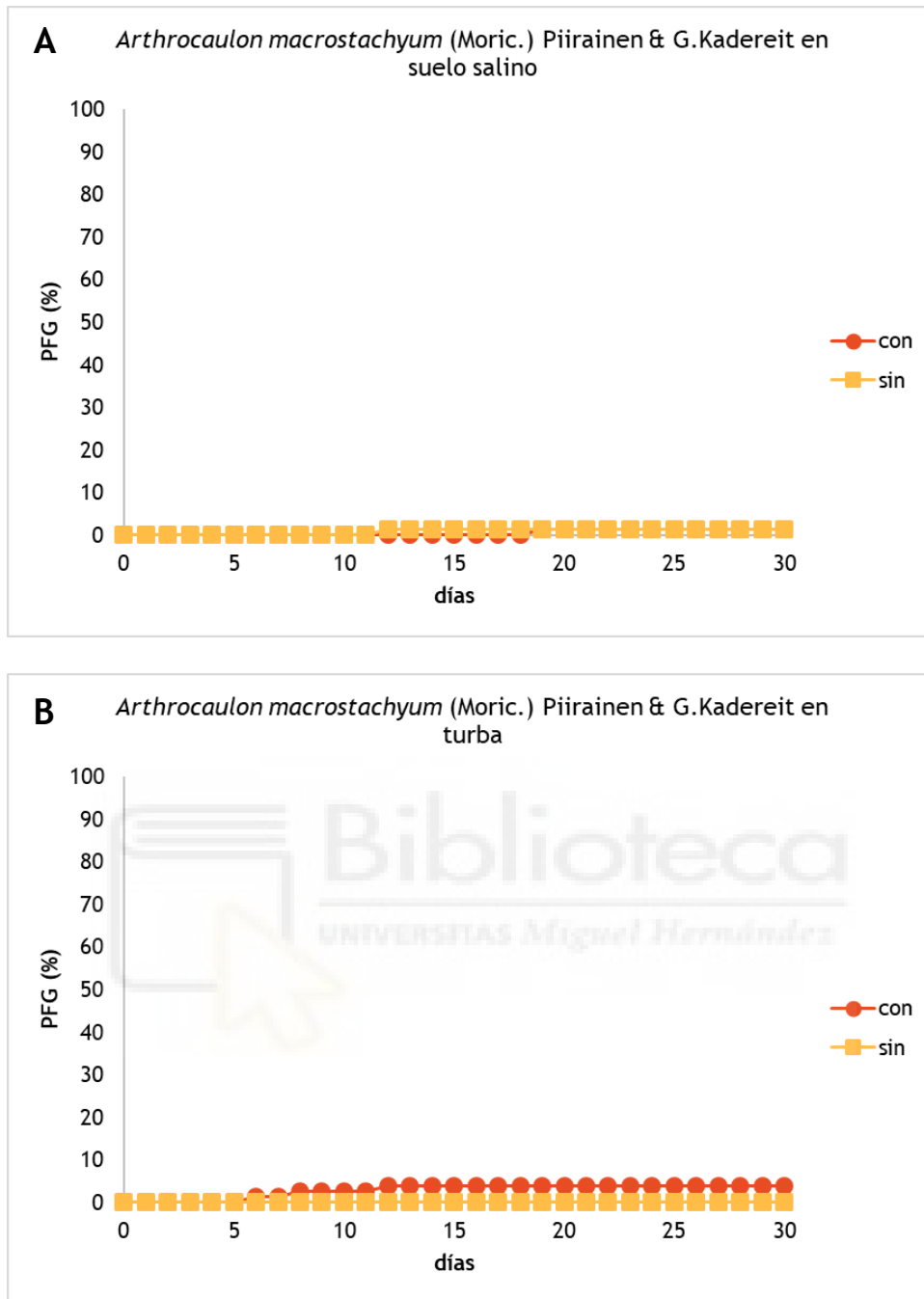


Figura 7. Porcentaje final de germinación (PFG) para la especie *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit durante 30 días en suelo salino (A) y en turba (B) con y sin biocostra.

L. cossonianum no germinó en suelo salino (Figura 8A), pero en turba se observó un incremento de la germinación tanto en biocostra como sin en el día 11 y el día 19 de la germinación, diferenciándose un mayor valor de PFG en tratamiento con biocostra (Figura 8B). Por último, *L. spartum* mostró un aumento del PFG en biocostra a partir del día 14 en suelo salino, mientras que en suelo salino sin biocostra el incremento fue menor (Figura 9A). *L. spartum* en turba mostró un aumento de PFG sin y con biocostra, mostrando valores más elevados en tratamiento sin biocostra del día 5 al 20 aproximadamente (Figura 9B).

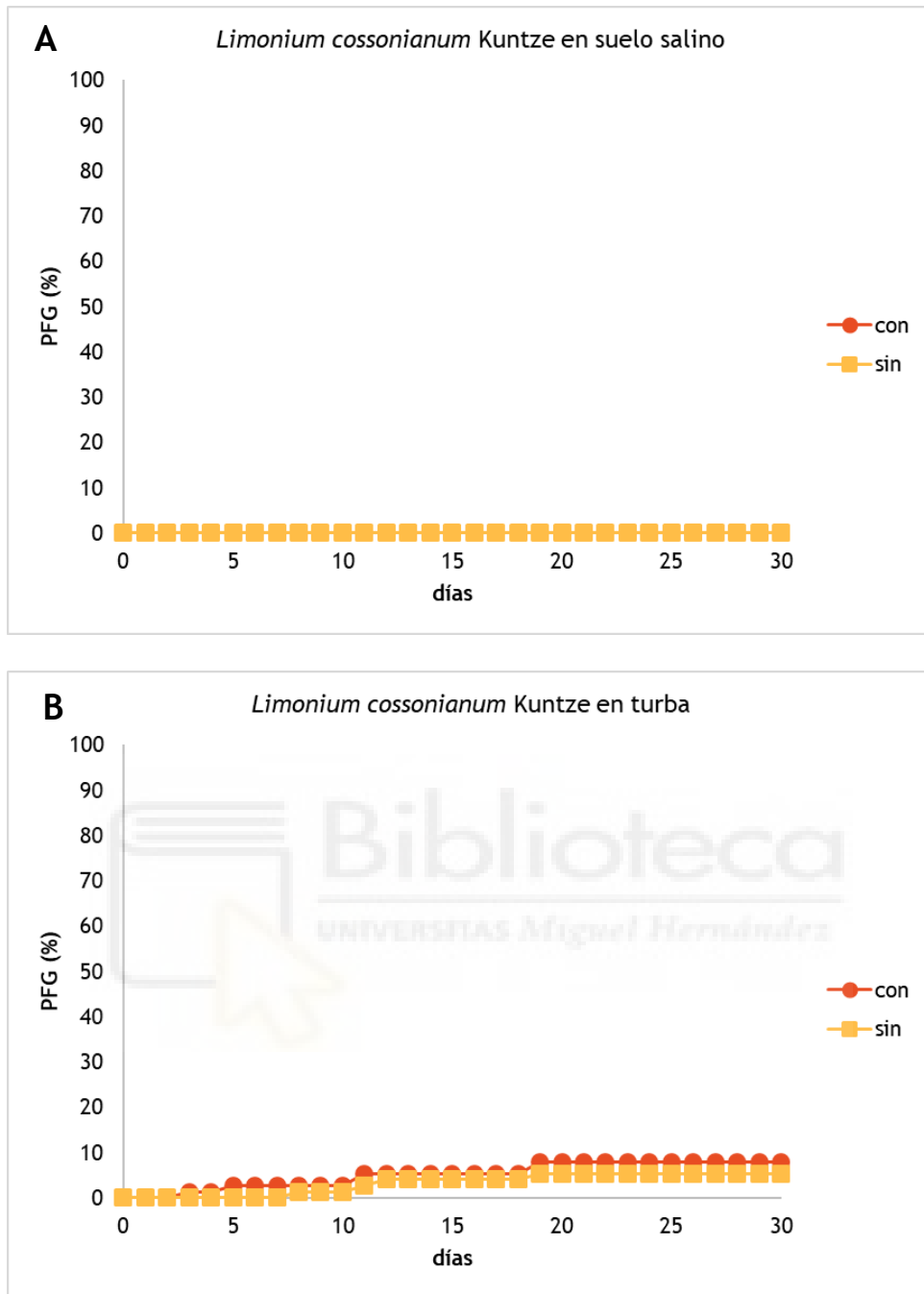


Figura 8. Porcentaje final de germinación (PFG) para la especie *Limonium cossonianum* Kuntze. durante 30 días en suelo salino (A) y en turba (B) con y sin biocostra.

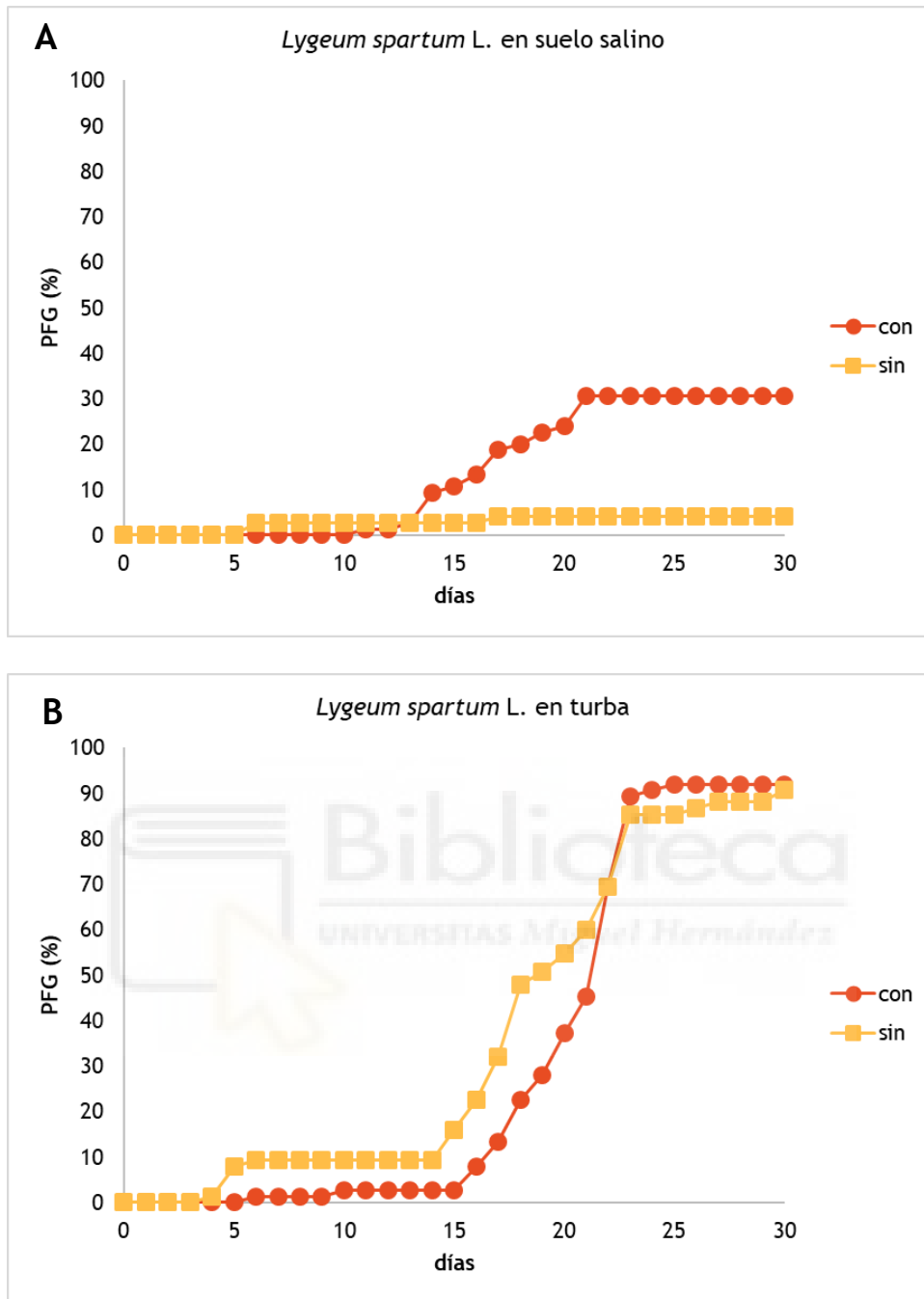


Figura 9. Porcentaje final de germinación (PFG) para la especie *Lygeum spartum* L. durante 30 días en suelo salino (A) y en turba (B) con y sin biocostra.

En general, en los ensayos de germinación realizados se obtuvo un alto PFG en la especie *L. spartum* seguido de *S. fruticosa*, *L. cossonianum* y *A. macrostachyum* (Figura 10). Según el tipo de suelo, *S. fruticosa* muestra un alto valor de PFG en suelo salino que en turba; mostrando un alto valor de PFG con presencia de biocostra tanto para suelo salino como para suelo turba (Figura 10). Para la especie *A. macrostachyum* los resultados obtenidos para suelo salino son prácticamente iguales, tanto con biocostra como sin ella. Cabe destacar que *A. macrostachyum* en turba sólo germinó en presencia de biocostra

(Figura 10). Respecto a la especie *L. cossonianum* en suelo salino no se obtuvo germinación, mientras que en turba se observó un alto valor de PFG en suelo con biocostra (Figura 10). Por último, *L. spartum* mostró un elevado PFG en turba, pero sin diferencias en presencia o ausencia de biocostra. En cambio, *L. spartum* en suelo salino mostró un alto valor de PFG en presencia de biocostra (Figura 10). No obstante, estos patrones de germinación no fueron significativos.

En cuanto a la especie *L. spartum* si hay diferencias significativas ($P < 0,05$) en la germinación de la especie en sal y en turba con biocostra y en la germinación sin biocostra entre los dos tipos de suelo (Figura 10). La especie *L. cossonianum* también obtuvo diferencias significativas ($P < 0,05$) en la germinación en sustrato con sal y sustrato con turba en presencia de biocostra (Figura 10).

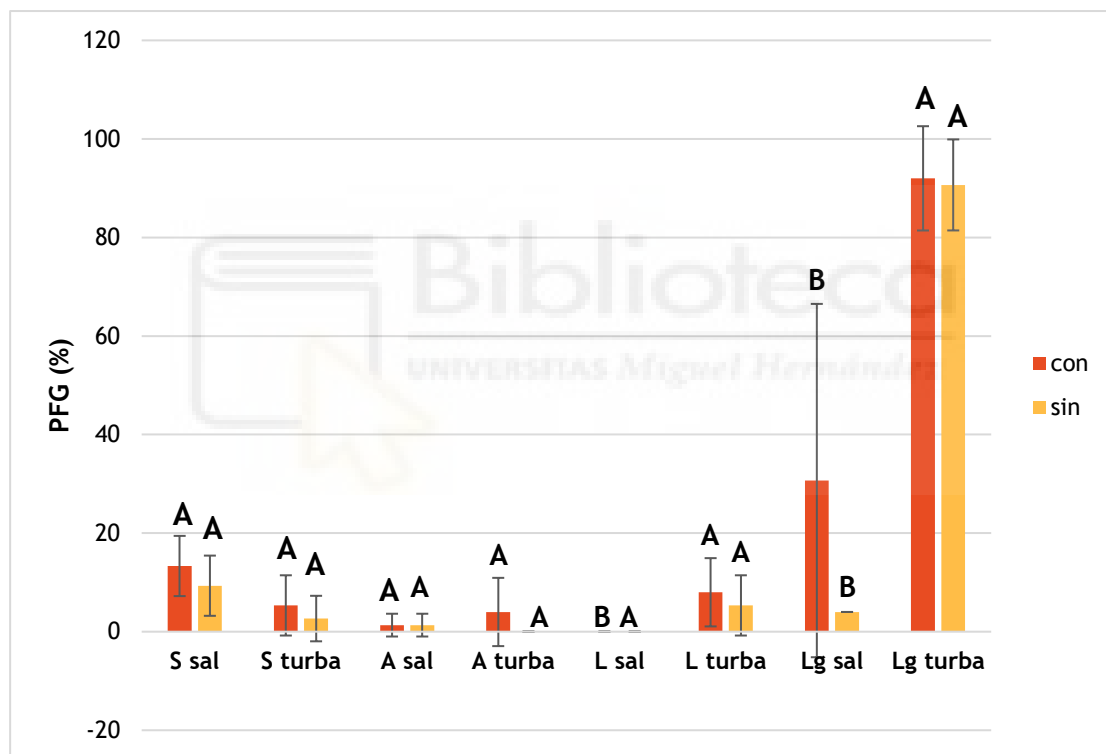


Figura 10. Porcentaje final de germinación (PFG) para *Salicornia fruticosa* (L.) L. en suelo salino (S sal), *S. fruticosa* en turba (S turba), *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit en suelo salino (A sal), *A. macrostachyum* en turba (A turba), *Limonium cossonianum* Kuntze en suelo salino (L sal), *L. cossonianum* en turba (L turba), *Lygeum spartum* L. en suelo salino (Lg sal) y *L. spartum* en turba en tratamiento con y sin biocostra. Letras diferentes indican diferencias significativas.

El TMG de *S. fruticosa* fue menor para suelo salino, obteniendo el mismo patrón para suelos con presencia de biocostra. Para *S. fruticosa* se observaron diferencias significativas ($P < 0,05$) en los valores de MTG en suelo salino y turba con y sin biocostra (Figura 11). A.

macrostachyum presentó un TMG menor en ausencia de biocostra en suelo salino, mostrando diferencias significativas ($P < 0,05$) tanto en suelo salino como en turba para biocostra y sin biocostra (Figura 11). *L. cossonianum* no obtuvo germinación en suelo salino, por lo que no se obtuvo TMG en este tipo de suelo. En cambio, para turba se obtuvo un TMG similar tanto para suelo salino como para turba (Figura 11). El TMG para *L. spartum* fue el más bajo de todas las especies, con muy poca diferencia con *S. fruticosa*. *L. spartum* en turba mostró un TMG menor en suelo con biocostra, pero sin presentar diferencias significativas. Igualmente, el MTG de *L. spartum* para suelo salino también fue menor en presencia de biocostra (Figura 11). Por último, *L. spartum* mostró diferencias significativas ($P < 0,05$) para suelo salino y turba con presencia de biocostra (Figura 11).

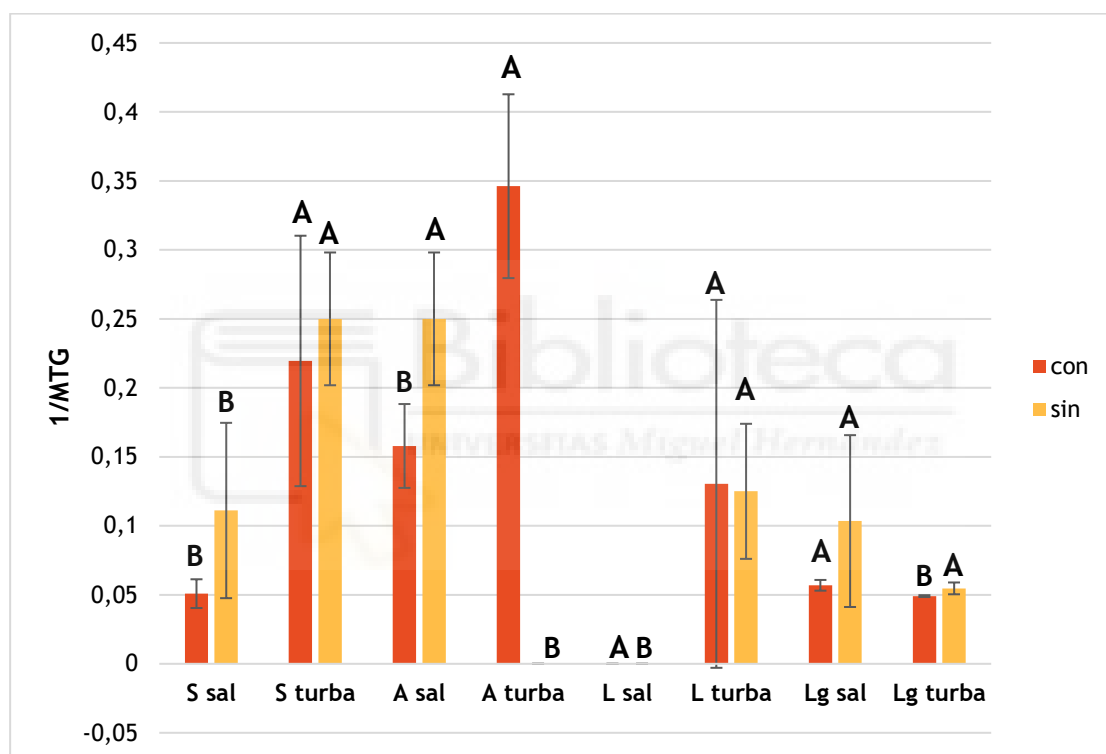


Figura 11. Tiempo medio de germinación (TMG) para *Salicornia fruticosa* (L.) L. en suelo salino (S sal), *S. fruticosa* en turba (S turba), *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen y G.Kadereit en suelo salino (A sal), *A. macrostachyum* en turba (A turba), *Limonium cossonianum* Kuntze en suelo salino (L sal), *L. cossonianum* en turba (L turba), *Lygeum spartum* L. en suelo salino (Lg sal) y *L. spartum* en turba en tratamiento con y sin biocostra. Letras diferentes indican diferencias significativas.

5. DISCUSIÓN

5.1. Organismos presentes en la biocostra.

El interés en las biocostras se ha visto incrementado a nivel global por la comunidad científica durante la última década, evidenciado por el aumento significativo de estudios realizados sobre estas asociaciones de organismos (Bowker et al., 2018). Cabe destacar la gran influencia que tuvo la publicación del primer libro que habló de las biocostras “Costras biológicas del suelo: estructura, función y manejo” (Belnap y Lange, 2003), dando a conocer mucho más a fondo a las biocostras y contribuyendo a la redacción de nuevos trabajos sobre estos organismos poco conocidos. A nivel nacional, el interés en las biocostras también se ha visto aumentado con la publicación de numerosos artículos científicos en los últimos años debido a la alta idoneidad del territorio español para su crecimiento (Cantón et al., 2022).

Todos estos estudios muestran la gran diversidad de organismos formadores de biocostra que habitan en las tierras áridas españolas, los cuales cambian de apariencia y dominancia dependiendo del régimen climático donde se encuentre (Belnap y Lange, 2003; Cantón et al., 2022). En el centro y sureste de España se distribuyen los líquenes formadores de biocostras situados en áreas de suelo desnudo entre los parches de vegetación (Maestre et al., 2011). Sin embargo, en las muestras estudiadas no han aparecido líquenes vinculados a la biocostra del medio salino. Estudios revelan como la biocostra cambia su composición si se encuentra situada cerca de plantas vasculares (e. g. *Stipa tenacissima* L.), incrementando su contenido en nutrientes y mejorando el microclima gracias a la sombra proporcionada por las plantas (Martínez-Sánchez et al., 1994; Maestre et al., 2002, 2009).

En España el conocimiento taxonómico de otros organismos de la biocostra como las cianobacterias no han sido tan estudiadas a nivel nacional, siendo muy pocos los estudios (Maestre et al., 2011). Sin embargo, la diversidad de estos organismos en la costra biológica del suelo puede llegar a ser muy alta (Maestre et al., 2006). En este trabajo se han determinado los géneros de las cianobacterias encontradas en la biocostra procedente del saladar de Agua Amarga, por lo que los organismos encontrados serían tolerantes a los medios salinos. En el presente TFG el género *Anabaena* sp. se ha identificado en la franja de vegetación de *A. macrostachyum* únicamente, siendo su presencia muy escasa, aunque descrita por Belnap (2003) como una de las más comunes en suelos salinos. Según Guiry (2023), algunas de las especies de este género son planctónicas, pero también crecen sobre suelos bentónicos y su hábitat es el agua dulce, pero se conocen varias especies de biotipos salobres. No obstante, su presencia en la zona de estudio seleccionada ha sido escasa. Por otro lado, el género *Aphanocapsa* sp. se identificó en las franjas más salinas del saladar de Agua Amarga, con una mayor presencia en las bandas dominadas por *S. fruticosa*, *A.*

macrostachyum y *L. cossonianum*. Ello indicaría que es un género resistente a altas concentraciones de sal, lo cual está apoyado por Baker (2017) al describirla en hábitats costeros salobres.

Además, el género *Calothrix sp.* se ha encontrado en todas las franjas de vegetación estudiadas, siendo un género bien adaptado a los ambientes salinos. Según Sihvonen et al. (2007), este género pertenece a un hábitat de agua dulce y marina, disponiéndose sobre plantas y sustratos duros, y pudiendo aparecer algunas especies del género en zonas intermareales marinas (Baker, 2017). Por tanto, podría mostrar una amplia plasticidad ecológica para aparecer en las diferentes franjas de vegetación caracterizadas en el saladar de Agua Amarga. Otro género identificado en la zona de estudio fue *Gloeocapsa sp.*, la cual principalmente se encuentra en hábitats de agua dulce y sobre rocas húmedas (Baker, 2017). Este género fue encontrado con gran presencia sobre las franjas menos salinas, demostrando que puede tolerar ciertas concentraciones de salinidad. En contraposición, *Lyngbya sp.* mostró una presencia mayor sobre las bandas de vegetación más salinas, aunque no presentara una gran abundancia. El género *Lyngbya sp.* es un género con un hábitat de distribución más amplio, ya que se puede encontrar en aguas dulces, salobres o marinas. Es más, es un género común en todo el mundo, especialmente en zonas halófilas, y es uno de los más comunes en suelos salobres (Belnap et al., 2003; Guiry, 2023).

Por otro lado, el género *Microcoleus sp.* también fue identificado en las biocostras estudiadas. Este género es de los más abundantes en este trabajo, ya que ha sido identificado en todas las franjas de vegetación estudiadas y ha presentado un mayor dominio en las franjas no suculentas. Esto indicaría que es capaz de colonizar al completo el gradiente salino, pero tolerando poco la salinidad debido a que ha mostrado una mayor abundancia en zonas con menores concentraciones de sal. Estos resultados estarían apoyados por diversos autores (Metting, 1991; García-Pichel et al., 2001; Belnap et al., 2003; Guiry, 2023), los cuales lo definen como un género bastante cosmopolita y común en zonas áridas y semiáridas caracterizadas por salinidad continental, que puede llegar a aparecer en lagos hipersalinos (Jørgensen et al., 1986). Otro de los géneros identificados ha sido *Oscillatoria sp.*, un género con una amplia gama de distribución en ambientes (i.e., desde agua dulce a marina y desde el plancton al bentos) (Baker, 2017). *Oscillatoria sp.* apareció a lo largo de todo el gradiente de salinidad, aunque su presencia fue más abundante en las zonas menos salinas, tratándose de una especie muy parecida a *Micocoleus sp.* en cuanto a distribución.

Finalmente, el género *Phormidium sp.* se identificó en la franja de *L. spartum*, mostrando una baja tolerancia a la salinidad respecto al resto de géneros identificados. Ello podría deberse a que su hábitat es principalmente el agua dulce, pese a que puede

encontrarse en el litoral marino y también se conocen varias especies extremófilas habitando en manantiales termales o suelos desérticos (Guiry, 2023). En esta misma banda de vegetación, dominada por *L. spartum*, también se identificó *Pseudanabaena sp.* con muy poca abundancia. Este género se caracteriza por presentar algunas especies extremófilas de lugares cálidos o hipersalinos (Baker, 2017) e, incluso, presenta especies con características tolerantes a ambientes hipersalinos (Molinari-Novoa, 2024). No obstante, nuestros resultados la sitúan en zonas menos salinas del saladar, por lo que la especie identificada no sería extremófila o tolerante a ambientes hipersalinos.

5.2. Efecto de la salinidad y las biocostras en la germinación.

Actualmente, diferentes trabajos tratan sobre cómo el gradiente de salinidad de ambientes salinos afecta directamente a la germinación de las diferentes bandas de vegetación (Flowers y Colmer, 2008; Monllor, 2012; González-Alcaraz, 2014; Koull y Chehema, 2016; Moreno et al., 2018, 2024). Así pues, la salinidad se presenta como un factor clave en la distribución de especies en los ambientes salinos. Parihar et al., (2015) concluyó que unas altas concentraciones de salinidad en el suelo tienen un efecto negativo en las especies de plantas, ya que pueden llegar a inhibir su crecimiento. Esto implicaría otros factores en la germinación como la toxicidad de los iones, cambios en la homeostasis, reducción del potencial hídrico, el efecto osmótico y un exceso de iones (Greenway y Munns, 1980). Sin embargo, las especies halófilas poseen rasgos morfológicos y fisiológicos que les permiten adaptarse a altas concentraciones de sal (Flowers y Colmer, 2008).

En general, los resultados obtenidos en este trabajo indican como según el tipo de suelo afecta al éxito germinativo de las especies en sus franjas de vegetación. Siendo el PFG mayor en las especies donde el sustrato no era salino (i.e., turba). Sin embargo, *S. fruticosa* obtuvo un mayor PFG en suelo salino; ello podría deberse a que esta especie se adaptaría mejor a altas salinidades (Ortiz et al., 1995). Por otro lado, *A. macrostachyum* mostró una germinación escasa en suelo salino, respecto a turba. Este patrón podría deberse a que poseen una buena adaptabilidad al suelo en concentraciones de sal, al igual que *S. fruticosa* (Nisar et al., 2019). Además, cabe destacar que las semillas *A. macrostachyum* presentaron una baja viabilidad, lo que estaría relacionado con el bajo PFG obtenido. En cuanto a *L. cossonianum*, únicamente se obtuvieron resultados de germinación en turba. Según Moreno et al. (2024), un aumento de la salinidad en el suelo disminuía el éxito germinativo de *L. cossonianum*. Finalmente, los resultados para *L. spartum* fueron significativos ($P < 0,05$), mostrando un aumento mayor de PFG en turba que en salinidad, afectando la salinidad del suelo en la germinación. Estos resultados son coincidentes con lo propuesto por Nedjimi (2013), el cual expuso que *L. spartum* reduce su PFG en condiciones de estrés salino.

Cabe destacar que en las zonas del árido y semiárido mediterráneo la salinidad en el suelo es un factor limitante en la germinación de semillas, debido a las fluctuaciones de las condiciones salinas relacionadas con la formación de las costras de sal. En este contexto, Nedjimi (2013) y Moreno *et al.*, (2024) afirman que las semillas depositadas en saladares o suelos con altas concentraciones de sal permanecen en estado de dormancia, esperando unas condiciones óptimas para la germinación. De modo que las abundantes precipitaciones de otoño permitirían el lixiviado salino y, por ende, la germinación de estas especies (Khan *et al.*, 1997).

Por otro lado, el efecto de las biocostras sobre la germinación de semillas ha dado lugar a controversias, ya que los resultados obtenidos en distintos trabajos son contradictorios entre ellos (McIlvanie, 1942; St. Clair, 1984; Harper y St. Clair, 1985; Sylla, 1987; Johansen, 1993; Zaady, 1997; Hawkes, 2004; Rivera-Aguilar *et al.*, 2005; Su *et al.*, 2009). Por ejemplo, McIlvanie (1942) y Sylla (1987) revelaron en sus trabajos como la biocostra sin alterar no favorecía a la germinación de semillas, debido a que la biocostra constituye una barrera física para la aparición de las plántulas demostrando en su experimento en invernadero como las radículas no podían penetrar la biocostra hasta la zona de suelo mineral, llegando a la misma conclusión que Johansen (1993). Zaady (1997) en su experimento de germinación de semillas sobre una superficie dominada por biocostra mostró como se reducían las probabilidades de germinación en ciertas especies, exponiendo como la inhibición en la germinación dependía de especies específicas de plantas. Igualmente, Hawkers (2004) mostró como la germinación dependía de la especie vegetal considerada. Por otro lado, St. Clair (1984) obtuvo resultados positivos en la germinación de semillas sobre biocostras bien conservadas, experimentando con tres especies de gramíneas sobre parcelas de biocostra no perturbada y sobre parcelas con perturbación. Además, Su *et al.*, (2009) también obtuvieron una germinación significativa sobre costras biológicas que sobre suelo sin biocostras.

En este marco, nuestros resultados, en general, han demostrado como las biocostras no tienen un efecto positivo sobre la germinación de especies halófitas en saladares del semiáridos. No obstante, se han observado diferencias significativas en el efecto del tipo de suelo y tipo de especie vegetal, así como la interacción entre estos para el PFG ($P < 0,05$). Es notable destacar que, en nuestro estudio se ha observado como el efecto de la biocostra combinado con el tipo de suelo en *L. spartum* si tiene un efecto positivo significativo, ayudando la biocostra a germinar las semillas de esta especie. Este resultado coincide con Gutterman (1993), que explica como las semillas de la familia Poaceae son capaces de penetrar entre las costras biológicas del suelo. Además, *L. cossonianum* también mostró resultados significativos ($P < 0,05$), pese a la baja germinación observada en esta especie

debido a la salinidad del sustrato. Así, la biocostra no pudo favorecer la germinación por las condiciones estresantes. Sin embargo, la germinación en turba para *L. cossonianum* estuvo sucintamente favorecida por la biocostra. Por tanto, el éxito germinativo depende mucho del tipo de sustrato más que de la biocostra, estando involucrado también el comportamiento de la especie en cada una de estas condiciones edáficas dependiendo de sus adaptaciones específicas. Además, también se han observado diferencias significativas en el efecto de la interacción entre el tipo de suelo y la presencia/ausencia de biocostra, así como la interacción entre el tipo de suelo y la especie vegetal para el MTG ($P < 0,05$), lo que apoyaría lo expuesto anteriormente.

6. CONCLUSIONES Y PROYECCIÓN FUTURA

Las cianobacterias presentes en las costras biológicas estudiadas han sido géneros tolerantes a la salinidad, distribuyéndose a lo largo del gradiente de salinidad de forma diferente. Esto es, en las zonas de mayor salinidad se identificaron los géneros *Aphanocapsa sp.* y *Lyngbya sp.*, mientras que en zonas menos salinas aparecieron *Gloeocapsa sp.*, *Phormidium sp.* y *Pseudanabaena sp.* Cabe destacar que a lo largo de todo el gradiente salino se identificaron los géneros *Microcoleus sp.*, *Oscillatoria sp.* y *Calothrix sp.* Además, el efecto de las biocostras fue, en general, no significativo para la germinación de las halófitas estudiadas. La concentración de sal en el suelo fue un factor determinante en la germinación de las especies, al margen de la presencia o ausencia de biocostra. Además, también depende de la especie vegetal y sus adaptaciones al medio salino. De modo que, se obtuvo un mayor éxito germinativo en condiciones no salinas (turba) que en condiciones estresantes (suelo salino).

En cuanto a la proyección futura de este estudio, sería interesante seguir estudiando el efecto de las biocostras en la germinación de especies halófitas. Los ensayos actuales realizados han tenido una duración de 30 días. Sin embargo, sería interesante ampliar este arco temporal, realizando ensayos similares durante 60 días o 90 días (por ejemplo). Además, realizar ensayos de germinación modificando las condiciones de riego (i.e., gradiente de estrés hídrico) o probar diferentes temperaturas podría aportar datos relevantes. Finalmente, también se podría ampliar la zona de estudio a otros saladares del sureste mediterráneo, intentando identificar más organismos en biocostras de estos hábitats y compararlos con resultados obtenidos en el presente TFG. Además, sería necesario hacer estudios más exhaustivos sobre la taxonomía de las cianobacterias determinadas, llegando a nivel de especie en su caracterización e, incluso, utilizando técnicas moleculares para su correcta identificación.

7. BIBLIOGRAFÍA

AEMET. M° de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Spain.

Álvarez-Rogel, J. (1997). *Relaciones suelo-planta en saladares del sureste de España*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia, España.

Aranibar, J. N., Otter, L., Macko, S. A., Feral, C. J. W., Epstein, H. E., Dowty, P. R., Eckardt, F., Shugart, H. H. y Swap, R. J. (2004) Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. *Global Change Biology* 10: 359-373.

Badía, D. (2011 - 2024). *iARASOL, programa interactivo para el estudio y clasificación de suelos de Aragón* (<http://www.suelosdearagon.com/>)

Baker, A. (2017). *Phycokey: una clave basada en imágenes para algas (PS Protista), cianobacterias y otros objetos acuáticos*. Centro de Biología de Agua Dulce de La Universidad de New Hampshire. <http://cfb.unh.edu/phycokey/phycokey.htm> 12 de junio de 2024.

Baumberger, T., Affre, L., Croze, T., Mesléard, F. (2012). Habitat requirements and population structure of the rare endangered *Limonium girardianum* in Mediterranean salt marshes. *Flora* 207: 283-293.

Belnap, J., Gardner, J. S. (1993) Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalist* 53: 40-47

Belnap, J., Lange, O. L. (2003). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg.

Belnap, J. (2006). Las funciones potenciales de las costras biológicas del suelo en los ciclos hidrológicos de las tierras secas. *Procesos hidrológicos: una revista internacional* 20(15): 3159-3178.

Belnap, J., Walker, B. J., Munson, S.M., Gill, R. A., (2014). Controls on sediment production in two U.S. deserts. *Aeolian Research* 14: 15-24.

Bergua, S. B., Piedrabuena, M. Á. P., Alfonso, J. L. M. (2018). Los saladares de Fuerteventura (islas Canarias, España): caracterización biogeográfica, conservación y amenazas. *Investigaciones Geográficas (Esp)* (70): 91-110.

Boeken, B., Lipchin C., Gutterman Y., Van Rooyen N. (1998) Annual plant community responses to density of small-scale soil disturbances in the Negev desert of Israel. *Oecologia* 114: 106-117.

Bowker, M. A., Reed, S. C., Belnap, J., Phillips, S. L. (2002). Temporal variation in community composition, pigmentation, and Fv/Fm of desert cyanobacterial soil crusts. *Microbial Ecology* 43(1): 13-25.

Bowker, M. A. (2007). Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology* 15(1): 13-23.

Bowker, M. A., Maestre, F. T. Escolar, C. (2010) Biological crusts as a model system for examining the biodiversity-ecosystem function relationship in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 405-417.

Bowker, M. A., Reed, S. C., Maestre, F. T. y Eldridge, D. J. (2018). Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant and Soil* 429: 1-7.

Cameron, R. E., Blank, G. B. (1967). Soil studies: microflora of desert regions, VIII. Distribution and abundance of desert microflora. *JPL Space Programs Summary* 37-44(4): 193-201.

- Cameron, R. E., Devaney, J. R. (1970). Antarctic soil algal crust: Scanning electron and optical microscope study. *Transactions of the American Microscopical Society* 89: 262-273.
- Cantón, Y., Chamizo, S., Rodríguez Caballero, E. (2022). *Biocostras en la España Peninsular*. Universidad de Almería, Almería.
- Cao, D., Baskin, C. C., Baskin, J. M., Yang, F., Huang, Z. (2012). Comparison of germination and seed bank dynamics of dimorphic seeds of the cold desert halophyte *Suaeda corniculata* subsp. *mongolica*. *Annals of Botany* 110(8): 1545- 1558.
- Castillo-Monroy, A. P., Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Gallardo, A. (2010). Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems: Insights from a Mediterranean grassland, *Plant and Soil* 333: 21-34.
- Castroviejo, S. (coord. gen.). 1986-2021. *Flora iberica* 2, 19. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Cebrián A. (2010). El patrimonio natural de Albacete como recurso turístico. *Gran Tour* 2: 62- 82.
- Chamizo, S., Cantón, Y., Miralles, I., Domingo, F. (2012). Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 49: 96-105.
- Chamizo, S., Cantón, Y., Rodríguez-Caballero, E., Domingo, F. (2016). Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems. *Ecohydrology* 9: 1208-1221.
- Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y. (2019). Non-rainfall water inputs: A key water source for biocrust carbon fixation. *Science of The Total Environment* 792: 148299.
- Chapman, V. J. (1974). *Salt marshes and salt desert of the world. 2nd edition*. Lehre, Stuttgart.
- Darrouzet-Nardi, A., Reed, S. C., Grote, E. E., Belnap, J. (2015). Observations of net soil exchange of CO₂ in a dryland show experimental warming increases carbon losses in biocrust soils. *Biogeochemistry* 126: 363-378.
- Deckers, J. A., Nachtergaele, F. O., Spaargaren, O. C. (eds) (1998). *World reference base for soil resources*. ISSS/ISRIC/ FAO, Acco, Leuven/Amersfoort.
- Deines, L., Rosentreter, R., Eldridge, D. J., Serpe, M. D. (2007). Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant and Soil* 295: 23-35.
- Eckert, R. E., Peterson, F. F., Meurisse, M. S., Stephens, J. L. (1986). Effects of soil-surface morphology on emergence and survival of seedlings in big sagebrush communities. *Journal of Range Management* 39: 414-420.
- Eldridge, D. J., Greene, R. S. B. (1994). Microbiotic soil crusts: A review of their role in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research* 32: 389-415.
- Elnaggar, A., El-Keblawy, A., Mosa, K. A., Soliman, S. (2018). Drought tolerance during germination depends on light and temperature of incubation in *Salsola imbricata*, a desert shrub of Arabian deserts. *Flora*, 249, 156-163.
- Escolar, C., Martínez, I., Bowker, M. A., Maestre, F. T. (2012). Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: implications for ecosystem

structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367(1606): 3087-3099.

Escudero, A., Martínez, I., de la Cruz, A., Otálora, M. G., Maestre, F. T. (2007). Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments* 70:18-28.

Evans, R. D., Johansen, J. R. (1999). Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(2): 183-225.

FAO-UNESCO-ISRIC (1988). *Soil map of the world, revised legend*. World soil resources n°. FAO, Rome, p 60.

Felde, V., Peth, S., Uteau, D., Drahorad, S., Felix-Henningsen, P. (2014). Soil microstructure as an under-explored feature of biological soil crust hydrological properties: Case study from the NW Negev Desert. *Biodiversity and Conservation* 23.

Delgado-Fernández, I. C., Luque, E. G., Mercado, F. G., Pedrosa, W. (2016). Influence of temperature and salinity on the germination of *Limonium tabernense* Erben from Tabernas Desert (Almería, SE Spain). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 218: 68-74.

Ferrenberg, S., Reed, S. C., Belnap, J., Schlesinger, W. H. (2015). Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 12116-12121.

Fletcher, J. E., Martin, W. P. (1948). Some effects of algae and molds in the rain-crust of desert soils. *Ecology* 29: 95-100.

Flowers, T. J., Colmer, T. D. (2008). Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179(4): 945-963.

García-Pichel, F., López-Cortés, A., Nübel, U. (2001). Phylogenetic and morphological diversity of cyanobacteria in soil desert crusts from the Colorado Plateau. *Applied Environmental Microbiology* 67: 1902-1910.

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(6140): 1574-1577.

Giménez Luque, E., Delgado-Fernández, I. C., Gómez Mercado, F. (2013). Effect of salinity and temperature on seed germination in *Limonium cossonianum*. *Botany* 91(1): 12-16.

Godínez-Alvarez, H., Morín, C., Rivera-Aguilar, V. (2012). Germination, survival and growth of three vascular plants on biological soil crusts from a Mexican tropical desert. *Plant Biology* 14(1): 157-162.

Gold, W. G., Bliss, L. C. (1995). Water limitations and plant community development in a polar desert. *Ecology* 76: 1558-1568.

González-Alcaraz, M. N., Jiménez-Cárceles, F. J., Álvarez, Y., Álvarez-Rogel, J. (2014). Gradients of soil salinity and moisture, and plant distribution, in a Mediterranean semiarid saline watershed: a model of soil-plant relationships for contributing to the management. *Catena* 115: 150-158.

Green T. G. A., Proctor M. C. F. (2016). Physiology of Photosynthetic Organisms Within Biological Soil Crusts: Their Adaptation, Flexibility, and Plasticity. En: Weber B., Büdel B., Belnap J. (eds) *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 22.

- Greenway, H., Munns, R. (1980). Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual review of plant physiology* 31(1): 149-190.
- Guiry, M. D. (2023). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>
- Gul, B., Ansari, R., Flowers, T. J., Khan, M. A. (2012). Germination strategies of halophyte seeds under salinity. *Environmental and Experimental Botany* 92: 4-18.
- Gupta, B., Huang, B. (2014). Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization. *International Journal of Genomics* 2014(1): 701596.
- Gutterman, Y. (1993). *Seed Germination in Desert Plants. Adaptations of Desert Organisms*. Springer, Berlin. pp. 253.
- Harper, K. T., Marble, J. R. (1988). A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands. En: Tueller, P. T. (ed.), *Vegetation Science Applications for Rangeland Analysis and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 136-169.
- Harper, K. T., St. Clair, L. L. (1985). *Cryptogamic Soil Crusts on Arid and Semiarid Rangelands in Utah: Effects on Seedling Establishment and Soil Stability*. Department of Botany Rangeland Science, Brigham Young University, Provo, UT.
- Hawkes, C. V. (2004). Effects of biological soil crusts on seed germination of four endangered herbs in a xeric Florida shrubland during drought. *Plant ecology* 170: 121-134.
- Isichei, A. O., (1990). The role of algae and cyanobacteria in arid lands. A review. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 4: 1-17.
- IUSS Working Group WRB (2015). *Base referencial mundial del recurso suelo 2014, Actualización 2015. Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos*. Informes sobre recursos mundiales de suelos 106. FAO, Roma.
- Johansen, J. R. (1993). Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America. *Journal of Phycology* 29: 140-147.
- Jørgensen, B.B., Cohen, Y., Revsbech, N. P. (1986). Transition from anoxygenic to oxygenic photosynthesis in a *Microcoleus chthonoplastes* cyanobacterial mat. *Applied and Environmental Microbiology*, 51(2), 408-417.
- Khan, M. A., Ungar, I. A. (1997). Effects of thermoperiod on recovery of seed germination of halophytes from saline conditions. *American Journal of Botany* 84(2): 279-283.
- Komárek, J., Kaštovský, J., Mareš, J., Johansen, J. R. (2014). Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia* 86(4): 295-335.
- Komárek, J., Anagnostidis, K. (2005) *Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales*. Elsevier GmbH, München. pp. 759.
- Koull, N., Chehma, A. (2016). Soil characteristics and plant distribution in saline wetlands of Oued Righ, northeastern Algeria. *Journal of Arid Land* 8(6): 948-959.
- Ladrón de Guevara, M., Lázaro, R., Quero, J. L., Ochoa, V., Gozalo, B., Berdugo, M., Uclés, O., Escolar, C., Maestre, F. T. (2014). Simulated climate change reduced the capacity of lichen-dominated biocrusts to act as carbon sinks in two semi-arid Mediterranean ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 23(7): 1787-1807.

- Li, X. R., Wang X. P., Li, T., Zhang, J. G. (2002). Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, north China. *Biology and Fertility of Soils* 35: 147-154.
- Li, W., Yamaguchi, S., Khan, M. A., An, P., Liu, X., Tran, L. S. P. (2016). Roles of Gibberellins and Abscisic Acid in Regulating Germination of Suaeda salsa Dimorphic Seeds Under Salt Stress. *Frontiers in plant science* 6: 1235.
- Liu, R., Wang, L., Tanveer, M., Song, J. (2018). Seed Heteromorphism: An Important Adaptation of Halophytes for Habitat Heterogeneity. *Frontiers in Plant Science* 9: 1515.
- Maestre, F. T., Bowker, M. A., Cantón, Y., Castillo-Monroy, A. P., Cortina, J., Escolar, C., Martínez, I. (2011). Ecology and functional roles of biological soil crusts in semiarid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments* 75(12): 1282-1291.
- Maestre, F. T., Bowker, M. A., Puche, M. D., Hinojosa, M. B., Martínez, I., García-Palacios, P., Castillo, A. P., Soliveres, S., Luzuriaga, A. L., Sánchez, A. M., Carreira J. A., Gallardo A., Escudero A. (2009). Shrub encroachment can reverse desertification in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology Letters* 12: 930-941.
- Maestre, F. T., Cortina, J. (2002). Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil* 241: 279-29
- Maestre, F. T., Escolar, C., de Guevara, M. L., Quero, J. L., Lázaro, R., Delgado-Baquerizo, M., Ochoa, V., Berdugo, M., Gozalo, B., Gallardo, A. (2013). Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology* 19(12): 3835-3847.
- Maestre, F. T., Martín, N., Beatriz Díez, B., López-Poma, R., Santos, F., Luque, I., Cortina, J. (2006). Watering, fertilization, and slurry inoculation promote recovery of biological crust function in degraded soils. *Microbial Ecology* 52: 365-377.
- Martínez Catena, M. D. P. (2020). *Distribución y grado de protección de las costras biológicas del suelo en el territorio peninsular español*. Trabajo fin de grado. Universidad de Almería.
- Martínez-Sánchez, J. J., Casares, P. M., Guerra, J., Gutiérrez, C. L., Ros, R. M., Hernández, B. J., Cano, M. J. A. (1994). Special habitat for bryophytes and lichens in the arid zones of Spain. *Lindbergia* 19: 116-121.
- Mcllvane, S. K. (1942). Grass seedling establishment, and productivity—overgrazed vs protected range soils. *Ecology* 23: 228-231.
- Mendoza-Aguilar, D. O., Cortina, J., Pando-Moreno, M. (2014). Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe. *Plant and Soil* 375(1-2): 267-274.
- Metting, B. (1991). Biological surface features of semiarid lands and deserts. En: *Semiarid lands and deserts: soil resource and reclamation*, J. Skujins (ed.). Marcel Dekker, New York. pp. 257-293.
- Miralles, I., Ladrón de Guevara, M., Chamizo, S., Rodríguez-Caballero, E., Ortega, R., van Wesemael, B., Cantón Y. (2018). Soil CO₂ exchange controlled by the interaction of biocrust successional stage and environmental variables in two semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 124: 11-23.
- Molinari Novoa, E. A. *AlgaeBase*. Publicación electrónica mundial, Universidad Nacional de Irlanda, Galway. <https://www.algaebase.org>.
- Monllor, M. (2012). *Análisis del comportamiento germinativo en especies halotolerantes*. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España

- Moreno, J., Terrones, A., Juan, A., Alonso, M. A. (2018). Halophytic plant community patterns in Mediterranean saltmarshes: shedding light on the connection between abiotic factors and the distribution of halophytes. *Plant and Soil* 430: 185-204.
- Moreno, J., Terrones, A., Juan, A. (2022). Germination patterns along a salinity gradient of closely-related halophytes in sympatry. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 264: 107690.
- Moreno, J., Terrones, A., Juan, A. (2024). Influence of abiotic factors on the germination of an endemic sea lavender: First steps to shape local assemblage. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 303: 108815.
- Nedjimi, B. (2013). Effect of salinity and temperature on germination of *Lygeum spartum*. *Agricultural Research* 2: 340-345.
- Nisar, F., Gul, B., Khan, M. A., Hameed, A. (2019). Germination and recovery responses of heteromorphic seeds of two co-occurring *Arthrocnemum* species to salinity, temperature and light. *South African Journal of Botany* 121: 143-151.
- Ordoñez Vargas, S. M. (2022). *Restauración de la biocostra mediante la inoculación de suelo con cianobacterias y estrategias de reducción del estrés ambiental*. Trabajo fin de grado. Universidad de Almería.
- Ortiz, R., Álvarez-Rogel, J., Alcaraz, F. (1995). Soil-vegetation relationships in two coastal salt marshes in Southeastern Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9(4): 481-493.
- Pardo, M. T., Caballero, J. M., Esteve Selma, M. Ángel, y Calvo, J. F. (2005). Procesos de colonización y extinción de plantas vasculares en los saladares del Guadalentín (SE ESPAÑA). *Anales de Biología* (27): 203-210.
- Parihar, P., Singh, S., Singh, R., Singh, V. P., Prasad, S. M. (2015). Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. *Environmental science and pollution research* 22: 4056-4075.
- Pennings, S. C., Grant M., Bertness, M. D. (2005). Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology* 93(1): 159-167.
- Pérez, F. L. (1997). Microbiotic crusts in the high equatorial Andes; and their influence on paramo soils. *Catena* 31: 173-198.
- Porta, J., López-Acevedo, M., Roquero, C. (2003). *Edafología para la agricultura y el medio ambiente* (3ª ed.). Edición Mundi-Prensa, Madrid.
- POWO (2024). *Plants of the World Online*. Facilitado por el Real Jardín Botánico de Kew. Publicado en Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org/>.
- Prasse, R., Bornkamm, R. (2000). Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecology* 150: 65-75.
- Průvǎlie, R. (2016). Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews* 161: 259-278.
- Reed, S. C., Coe, K. K., Sparks, J. P., Housman, D. C., Zelikova, T., Belnap, J. (2012). Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nature Climate Change* 2: 752-755.
- Reed, S.C., Delgado-Baquerizo, M., Ferrenberg, S. (2019). Biocrust science and global change, *New Phytologist* 223(3): 1047-1051.

- Rivas-Martínez, S. (2007). Mapa de series, geoserias y geopermaseries de vegetación de España. Memoria del mapa de vegetación potencial de España, Parte I. *Itinera Geobotánica* 17: 5-436.
- Rivera-Aguilar, V., Godínez-Alvarez, H., Manuell-Cacheux, I., Rodríguez-Zaragoza, 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.
- Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y., Chamizo, S., Afana, A., Solé-Benet, A. (2012). Effects of biological soil crusts on surface roughness and implications for runoff and erosion. *Geomorphology* 145: 81-89.
- Rodríguez-Caballero, E., Castro, A. J., Chamizo, S., Quintas-Soriano, C., Garcia-Llorente, M., Cantón, Y., Weber, B. (2017). Ecosystem services provided by biocrusts: From ecosystem functions to social values. *Journal of Arid Environments* 159: 45-53.
- Román Fernández, J.R. (2020). *Inoculación de cianobacterias formadoras de biocostra para restaurar suelos degradados de ecosistema áridos*. Tesis doctoral. Universidad de Almería.
- 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.
- Sihvonen, L. M., C. Lyra, D. P., Fewer, P., Rananiemi-Wacklin, J. M., Lehtimäki, M., Sivonen, W. K. (2007). Las cepas de los géneros de cianobacterias *Calothrix* y *Rivularia* aisladas del Mar Báltico muestran una diversidad críptica y están relacionadas lejanamente con *Gloeotrichia* y *Tolypothrix*. *Ecología microbológica* 61: 74-84.
- Skujins, J. (1991). Physical Properties of Arid Region: Soils. *Semiarid Lands and Deserts* 93-122.
- Song, J., Shi, W., Liu, R., Xu, Y., Sui, N., Zhou, J., Feng, G. (2017). The role of the seed coat in adaptation of dimorphic seeds of the euhalophyte *Suaeda salsa* to salinity. *Plant Species Biology* 32(2): 107-114.
- St. Clair, L. L., Webb, B. L., Johansen, J. R., Nebeker, G. T. (1984). Cryptogamic soil crusts: Enhancement of seedling establishment in disturbed and undisturbed areas. *Reclamation and Revegetation Research* 3: 129-136.
- Su, Y. G., Li, X. R., Zheng, J. G., Huang, G. (2009). The effect of biological soil crusts of different successional stages and conditions on the germination of seeds of three desert plants. *Journal of Arid Environments* 73(10): 931-936.
- Sylla, D. (1987). *Effect of microphytic crust on emergence of range grasses*. The University of Arizona.
- Teege, P., Kadereit, J. W., Kadereit, G. (2011). Tetraploid European *Salicornia* species are best interpreted as ecotypes of multiple origin. *Flora* 206: 910-920.
- Wang, F., Xu, Y., Wang, S., Shi, W., Liu, R., Feng, G., Song, J. (2015). Salinity affects production and salt tolerance of dimorphic seeds of *Suaeda salsa*. *Plant Physiology and Biochemistry* 95: 41-48.
- Wang, F., Yin, C.H., Song, Y.P., Li, Q., Tian, C.Y., Song J. (2018). Reproductive allocation and fruit-set pattern in the euhalophyte *Suaeda salsa* in controlled and field conditions. *Plant Byosistems* 152(4): 749-758.
- Weber, B., Büdel, B., Belnap, J. (2016). *Biological Soil Crusts: an Organizing Principle in Drylands*. Ecological Studies, vol. 226. Springer, Berlin Heidelberg New York.

West, N. E. (1990). Structure and function of mycophytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semiarid regions. *Advances in Ecological Research* 20: 179-223.

Williams, L. (2016). Biological soil crusts of arctic Svalbard and of Livingston Island, Antarctica. *Polar Biology* 40: 399-411.

Xu, Y., Zhao, Y., Duan, H., Sui, N., Yuan, F., Song, J. (2017). Transcriptomic profiling of genes in matured dimorphic seeds of euhalophyte *Suaeda salsa*. *BMC Genomics* 18: 727.

Zaady, E., Gutterman, Y., Boeken, B. (1997). The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert. *Plant and Soil* 190: 247-252.

Zhang, H., Zhang, G., Lü, X., Zhou, D., Han, X. (2015). Salt tolerance during seed germination and early seedling stages of 12 halophytes. *Plant and Soil* 388: 229-241.

Zia, S., Khan, M. A. (2004). Effect of light, salinity, and temperature on seed germination of *Limonium stocksii*. *Canadian Journal Botany* 82(2): 151-157.

