

Tecnologías ómicas para la exploración de la biocostra del suelo

Omic technologies for the exploration of the soil biocrust

Jaime Nefthalí Márquez-Godoy¹  y Román González-Escobedo^{1†} 

¹ Facultad de Zootecnia y Ecología, Universidad Autónoma de Chihuahua. Periférico Francisco R. Almada km 1. 31453 Chihuahua, Chihuahua, México.

† Autor para correspondencia (rgescobedo@uach.mx)

RESUMEN

Las tecnologías “ómicas” son herramientas novedosas que facilitan el estudio de las comunidades microbianas de distintos ecosistemas, particularmente de la costra biológica del suelo, también llamada biocostra. Entre estas tecnologías se encuentran la genómica, transcriptómica, proteómica, metabolómica y metagenómica, que son utilizadas para analizar la diversidad y las funciones que llevan a cabo los microorganismos a través del estudio de sus biomoléculas y vías metabólicas. Entre los microorganismos que habitan la biocostra destacan las cianobacterias, las cuales son un grupo de bacterias fototróficas encargadas de realizar procesos importantes en el suelo, tal como la fijación de nitrógeno atmosférico, carbono orgánico, síntesis de clorofila y ficobilinas, así como la producción de exopolisacáridos para mejorar la estabilidad y fertilidad del suelo. Por lo tanto, el objetivo de la presente revisión es el de explorar la diversidad y la función que desempeñan estas comunidades microbianas en la biocostra, particularmente las cianobacterias, destacando los estudios realizados mediante el uso de las tecnologías ómicas. El conocimiento generado en los últimos años a través de las tecnologías ómicas ha demostrado la limitada cobertura que presentan las técnicas moleculares tradicionales, resultando en una subestimación de la diversidad real de las comunidades microbianas. Además, se ha mejorado la comprensión de los procesos ecológicos desarrollados por los microorganismos en beneficio de la biocostra, así como las capacidades funcionales individuales y colectivas, las cuales servirán como línea base para

proponer estrategias importantes que solucionen la problemática de la degradación de los suelos.

Palabras clave: cianobacterias, fijación de nitrógeno, inoculación, restauración ecológica, suelos degradados.

SUMMARY

The "omics" technologies are novel tools that facilitate the study of microbial communities in different ecosystems, particularly the biological soil crust, also called biocrust. These technologies include genomics, transcriptomics, proteomics, metabolomics, and metagenomics, which are used to analyze the diversity and functions carried out by microorganisms through the study of their biomolecules and metabolic pathways. Among the microorganisms that inhabit the biocrust are the cyanobacteria, which are a group of phototrophic bacteria responsible for important processes in the soil, such as the fixation of atmospheric nitrogen, organic carbon, chlorophyll and phycobillin synthesis, as well as the production of exopolysaccharides to improve soil stability and fertility. Therefore, the objective of this review is to explore the diversity and role that these microbial communities play in the biocrust, particularly cyanobacteria, highlighting studies conducted using omics technologies. The knowledge generated in recent years through omics technologies has demonstrated the limited coverage of traditional molecular techniques, resulting in an underestimation of the real diversity of microbial communities. In addition, there has been an improvement in the understanding of the ecological

Cita recomendada:

Márquez-Godoy, J. N. y González-Escobedo, R. (2022). Tecnologías ómicas para la exploración de la biocostra del suelo. *Terra Latinoamericana*, 40, 1-13. e1062. <https://doi.org/10.28940/terra.v40i0.1062>

Recibido: 16 de octubre de 2021. Aceptado: 01 de febrero de 2022.
Revisión. Volumen 40, febrero de 2022.

processes developed by the microorganisms for the benefit of the biocrust, as well as the individual and collective functional capacities, which will serve as a baseline to propose important strategies to solve the problem of soil degradation.

Index words: cyanobacteria, degraded soils, ecological restoration, inoculation, nitrogen fixation.

INTRODUCCIÓN

Los suelos superficiales en su mayoría carentes de cubierta vegetal están habitados por una gran variedad de microorganismos, cuya fisiología y estilo de vida ha sido poco explorada y que resulta en características únicas capaces de brindar estabilidad y fertilidad al suelo, nos referimos a la costra biológica del suelo, también denominada biocostra. Esta biocostra es una extensa comunidad biótica formada por la asociación entre bacterias, algas, hongos, arqueas, líquenes y briofitas asociada a la superficie de los suelos. Siempre que los suelos tengan acceso directo al sol, las biocostras tienen el potencial de existir (Reed, Delgado y Ferrenberg, 2019); de hecho, diversos reportes han demostrado que las biocostras están presentes en todos los continentes como un componente crucial por las funciones que desempeñan, que van desde las biomas polares hasta los áridos (Reed *et al.*, 2019; Soliveres y Eldridge, 2020). Este éxito en el establecimiento en el suelo depende en gran medida de las características locales de cada hábitat, siendo de las más importantes la textura, el pH, los nutrientes del suelo, así como también la precipitación (Belnap, 2003).

En la biocostra se encuentran microorganismos pioneros como las cianobacterias, las cuales son un grupo de organismos procariontes particulares que cumplen un rol en la biocostra a través de la fijación de carbono y nitrógeno atmosférico, además de sintetizar exopolisacáridos, los cuales incrementan la fertilidad y retención de agua en el suelo, mejorando su estructura y estabilidad (Chamizo, Mugnai, Rossi, Certini, y De Philippis, 2018). Diversos estudios han señalado la importancia de las cianobacterias en diferentes ecosistemas por las funciones que desempeñan. Los procesos biológicos que se han documentado que realizan este grupo de microorganismos pueden ser utilizados en beneficio de la humanidad para responder preguntas de corte ecológico, por lo que resulta necesario profundizar en el conocimiento

de las funciones moleculares que desempeñan los microorganismos que integran la biocostra (Tiwari, Bhunia, Mondal, Gopikrishna y Indrama, 2019), mismas que han sido estudiadas a través de tecnologías avanzadas de alto rendimiento, mejor conocidas como tecnologías ómicas: genómica, transcriptómica, proteómica, metabolómica y metagenómica (Schwarz, Orf, Kopka y Hagemann, 2013). Las “ómicas” se han convertido en herramientas novedosas que han facilitado el estudio de los microorganismos presentes en las biocostras, por lo tanto, con el objetivo de explorar la diversidad y la función que desempeñan estas comunidades microbianas, particularmente de las cianobacterias, la presente revisión se enfoca en destacar los estudios realizados a través del aprovechamiento de las tecnologías ómicas en las biocostras.

Diversidad y Función de las Cianobacterias en la Biocostra

Uno de los componentes principales de la biocostra son las cianobacterias, un grupo de bacterias fototróficas que participan en la síntesis de clorofila y ficobilinas, así como también en la realización de algunos procesos importantes como la fijación de nitrógeno molecular atmosférico (Corvalán, Taboada y Aranibar, 2018). Estos microorganismos pueden colonizar, crecer rápidamente y sobrevivir en suelos desérticos pobres en minerales, además de ser fundamentales para mantener la estabilidad del suelo (Figura 1) (Belnap, 1995). Para lograr esto, las cianobacterias producen sustancias poliméricas extracelulares que ayudan a la formación de agregados del suelo y sirven para mejorar su estabilidad (Belnap y Gardner, 1993; Chamizo, Adessi, Mugnai, Simiani y De Philippis, 2019). Cuando el suelo se encuentra húmedo, las cianobacterias se trasladan a la superficie para realizar el proceso de la fotosíntesis y cuando el suelo se seca regresan a su ubicación original, este movimiento ayuda a la distribución de los exopolisacáridos, al aumento de la materia orgánica y a la formación de agregados y macroporos en el suelo (Chaudhary *et al.*, 2009; Zhao, Qin, Weber y Xu, 2014). Dentro del grupo de cianobacterias que participan en estas funciones destacan los géneros *Microcoleus*, *Phormidium*, *Schizothrix*, *Leptolyngbya*, *Nostoc*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Calothrix*, *Chroococcidiopsis*, *Myxosarcina*, *Gleocapsa*, entre otros (Hill *et al.*, 1997; Otero y Vincenzini, 2004; Rajeev *et al.*, 2013).

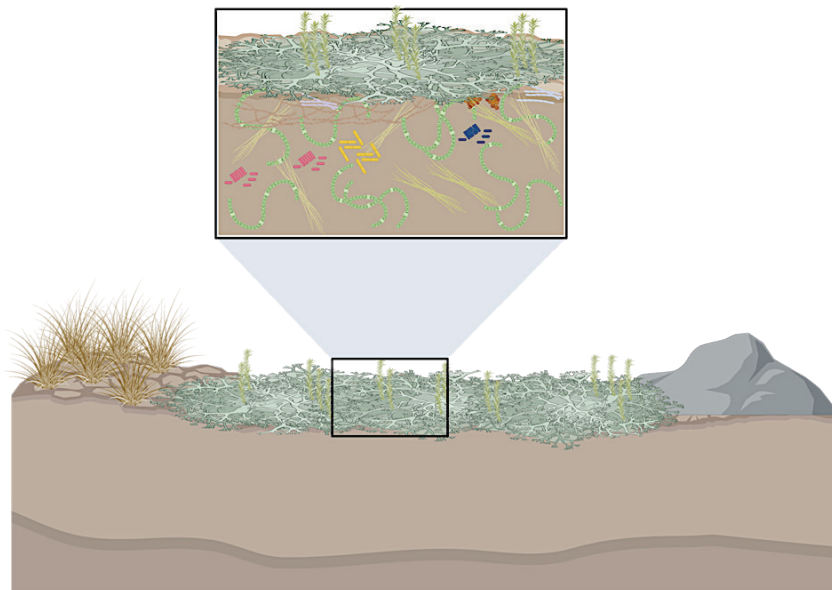


Figura 1. Comunidad biótica de la costra biológica del suelo. Elaborado con BioRender.com.
Figure 1. Biotic community of the biological soil crust. Created with BioRender.com.

A través de los años, se han utilizado un conjunto diverso de técnicas convencionales para el estudio de las comunidades microbianas de las biocostras, enfocadas en la observación y comparación por medio de claves taxonómicas y uso del microscopio, el aislamiento e identificación mediante marcadores moleculares individuales (16S ARNr bacteriano) o en conjunto mediante la tipificación multilocus de secuencias (MLST), así como también el uso de herramientas moleculares como la clonación, electroforesis en gel con gradiente desnaturizante (DGGE), amplificación al azar de fragmentos polimórficos de ADN (RAPD), fragmentos de restricción de longitud polimórfica (RFLP), entre otros, comúnmente utilizados para evaluar la diversidad taxonómica de los miembros de las comunidades microbianas. El Cuadro 1 presenta trabajos en los que se han recuperado algunos de los géneros más abundantes de cianobacterias identificados por las técnicas macroscópicas, microscópicas y moleculares previamente mencionadas, mismas que con el avance de las tecnologías de secuenciación de alto rendimiento se ha demostrado que poseen una cobertura estadística limitada, dando lugar a subestimaciones de la diversidad real de las comunidades microbianas en las biocostras.

Tecnologías Ómicas en el Estudio de las Biocostras

Las tecnologías tradicionales empleadas para el estudio de las comunidades microbianas resultan adecuadas como un primer acercamiento en el proceso de comprensión de los sistemas biológicos, sin embargo, para poder conocer y comprender mejor todo el proceso, es prioritario el uso de las tecnologías ómicas para realizar un análisis exhaustivo desde un punto de vista interdisciplinario (Karahalil, 2016). Las tecnologías ómicas, tal como la genómica, transcriptómica, proteómica, metabolómica y metagenómica utilizan potentes herramientas dirigidas a explorar la vasta diversidad microbiana y sus funciones por medio del estudio de las biomoléculas y las vías metabólicas que son llevadas a cabo por los miembros de la biocostra (Figura 2), permitiendo establecer un vínculo que ayude a comprender el proceso ecológico generado por esta comunidad de microorganismos (Biswas y Sarkar, 2018). Para la comprensión de estos procesos, se realizó la búsqueda y recopilación de artículos científicos en un rango de años del 2010-2021 enfocados en el uso de las tecnologías ómicas en la biocostra, incluidos en las bases de datos más importantes, tales como Scopus,

Web of Science, Consorcio Nacional de Recursos de Información Científica y Tecnológica (CONRICYT) y Google Scholar, utilizando las palabras clave “biocrust” y cada una de las tecnologías ómicas mencionadas previamente.

Genómica

La genómica se centra en la caracterización del ADN genómico para poder identificar variaciones de un organismo en un espacio y tiempo determinado (Ponce de León y Gutierrez, 2020). La secuenciación de Sanger fue la primera en ser utilizada para la obtención de las lecturas de secuenciación, sin embargo, con el surgimiento de las nuevas tecnologías de alto rendimiento, se logró la obtención de lecturas más largas, los costos se han reducido e incluso se ha logrado la secuenciación de una sola molécula de ADN, ampliando las aplicaciones potenciales en diversas áreas (Qiang-long, Shi, Peng y Fei-shi, 2014; Kehouk, Gibrat y Elloumi, 2017). Su aplicación en muestras ambientales, ha permitido la caracterización de cualquier organismo que tenga un rol dentro del ecosistema.

En el caso del microbioma de la biocostra, a través de las últimas décadas, la caracterización principal de las cianobacterias aisladas se ha enfocado en la descripción morfológica a través de análisis microscópico y molecular mediante el uso del gen 16S ARNr (Roncero-Ramos *et al.*, 2019). En cambio, en cuanto al estudio de las cianobacterias a través de la genómica, a la fecha de la presente revisión, sólo algunos genomas han sido secuenciados, principalmente de aquellos organismos que presentan una mayor abundancia en las biocostras y cuyo funcionamiento en el ecosistema ha sido estudiado extensamente por sus capacidades para el establecimiento y mantenimiento de la biocostra (Starkenburger *et al.*, 2011; Rozanov, Shipova, Bryanskaya y Peltek, 2019; Shang *et al.*, 2019; Churro, Semedo, Silva, Pereira y Leite, 2020). Tal es el caso del género *Microcoleus*, del cual se han secuenciado los genomas de las especies *M. vaginatus* y *M. asticus* sp. nov. En el caso de *M. vaginatus*, el borrador del genoma ensamblado presentó 6 698 929 pb, 5748 genes y un contenido promedio de GC del 46% (Starkenburger *et al.*, 2011), mientras que en el caso de *M. asticus* sp. nov, sus características genómicas fueron un tamaño de genoma de 7 502 480 pb, 7648 genes y un contenido de GC del 45.6% (Churro *et al.*, 2020).

Cuadro 1. Diversidad de cianobacterias identificadas en diferentes ecosistemas mediante técnicas tradicionales.

Table 1. Diversity of cyanobacteria identified in different ecosystems using traditional techniques.

Cianobacterias identificadas	Tipo de ecosistema	Localidad geográfica	Técnica de identificación	Referencia
<i>Microcoleus</i> , <i>Scytonema</i> , <i>Anabaena</i> y <i>Nostoc</i>	Bosque húmedo	Tami Nadu, India	Morfología microscópica	Vinoth <i>et al.</i> , 2020
<i>Microcoleus</i> , <i>Phormidium</i> y <i>Nostoc</i>	Matorral árido	Nevada, EUA	qPCR	Steven <i>et al.</i> , 2012
<i>Microcoleus</i> y <i>Leptolyngbya</i>	Desierto	Néguev, Israel	Secuenciación del gen 16S ARNr	Hagemann <i>et al.</i> , 2017
<i>Lyngbya birgei</i> , <i>M. vaginatus</i> , <i>Nostoc commune</i> , <i>Oscillatoria corakina</i> , <i>Phormidium allorgei</i> y <i>Scytonema tolypothrichoides</i>	Zonas áridas y semiáridas	Mendoza, Argentina	Microscopía y claves taxonómicas	Corvalán <i>et al.</i> , 2018
<i>Chroococciopsis</i> y <i>Nostoc</i>	Pastizal halófilo	Nuevo León, México	Descripción morfológica	Molina, Pando, Jurado, Cantú y Alanís, 2013
<i>Microcoleus</i> sp., <i>Leptolyngbya</i> sp. y <i>Haslea</i> sp.	Desierto	Wulanaodu, China	DGGE	Zhang, Cao y Zhang, 2013
<i>Prochlorothrix hollandica</i> y <i>M. vaginatus</i>	Desierto	Murcia, España	Biolog EcoPlate™	Bastida <i>et al.</i> , 2014

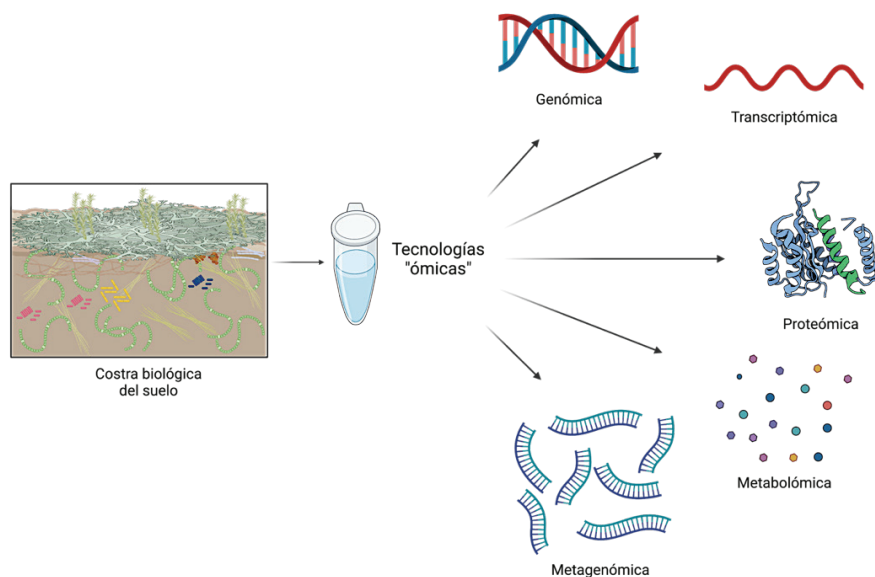


Figura 2. Tecnologías ómicas utilizadas para el estudio de la biocostra. Elaborado con BioRender.com.
Figure 2. Omic technologies used for the study of the biocrust. Created with BioRender.com.

Por otra parte, ha sido investigada la estrategia de supervivencia de *Nostoc flagelliforme* en condiciones extremas de desecación y radiación UV, su genoma secuenciado presentó 8 363 872 pb, ocho plásmidos que van de 28 479 a 805 120 pb, 6909 genes y un contenido promedio de GC de 41-43% (Shang *et al.*, 2019). Por último, se encuentra el genoma secuenciado de *Phormidium sp.*, otra cianobacteria filamentosa abundante en las biocostras, su genoma está compuesto por 4 384 607 pb, 3807 genes y su contenido promedio de GC es del 52% (Rozanov *et al.*, 2019). El análisis genómico de estas cianobacterias sugiere la presencia de múltiples genes involucrados en procesos de fotosíntesis, tolerancia a la desecación, respuesta a la radiación UV a través de maquinaria enzimática implicada en procesos de reparación de ADN, así como de otras características que contribuyen a que estos microorganismos sean componentes importantes de la biocostra (Starkenbug *et al.*, 2011; Shang *et al.*, 2019; Churro *et al.*, 2020).

Transcriptómica

El término transcriptómica se entiende como el conjunto completo de todas las moléculas de ARN que se expresan en una célula, tejido, órgano u organismo completo en una condición fisiológica determinada; además, la transcriptómica ambiental o

metatranscriptómica es el estudio de la variación en la expresión microbiana de los genes bajo condiciones específicas para capturar el ARNm total (Wang, Gerstein y Snyder, 2009; Van Verk, Hickman, Pieterse y Van Wees, 2013). La metodología implica básicamente la obtención del ARN, su purificación y cuantificación, la construcción de bibliotecas de ADNc y la secuenciación de alto rendimiento de los transcritos. Las consideraciones importantes para la selección de herramientas de transcriptómica son la rentabilidad, la sensibilidad, el alto rendimiento y la concentración mínima de ARN requerido (Yadav, Tanveer, Malviya y Yadav, 2018).

Se ha investigado la respuesta mostrada por *M. vaginatus* y *N. flagelliforme* frente a ciclos de desecación y rehidratación a través de análisis transcriptómico, encontrando que en periodos de desecación se presentó la inducción de genes implicados en la respuesta al estrés oxidativo y estrés osmótico, síntesis de polímeros de almacenamiento de C y N, así como el aumento del catabolismo del glucógeno (Rajeev *et al.*, 2013). Además, la inducción de genes también demostró una alta presencia de transcritos implicados en la formación de estructuras conocidas como acinetos y genes que codifican proteínas del fotosistema I (PSI), indicando la preparación de estos organismos a periodos de desecación (Shang *et al.*, 2019). Estos resultados apoyan la información

disponible del rol que cumplen *M. vaginatus* y *N. flagelliforme* en su ecosistema (Couradeau, Giraldo, De Martini y Garcia, 2019; Wu, Yu, Li, Wang y Liang, 2021), además de proporcionar conocimientos claves sobre su expresión funcional para predecir la respuesta que presentan ante las perturbaciones climáticas (Rajeev *et al.*, 2013; Shang *et al.*, 2019).

En el caso de la metatranscriptómica, se ha descrito la respuesta de la biocostra a diferentes condiciones ambientales en localidades del desierto de Moab, UT, EUA (Steven, Belnap y Kuske, 2018) y en zonas áridas de Roxby Downs al sur de Australia (Jordaan *et al.*, 2020). Steven *et al.* (2018) caracterizaron la expresión génica de la comunidad de la biocostra expuesta a perturbaciones a causa de la actividad antrópica y después de tiempos de humectación breves, encontrando en ambos casos variaciones en el metatranscriptoma. En el primer caso, el pisoteo crónico alteró el perfil funcional de la biocostra, mostrando una reducción significativa en la fijación del nitrógeno atmosférico; mientras que, en el segundo, se observó un incremento en los transcritos involucrados en los procesos de fotosíntesis y en la fijación de carbono, sugiriendo una rápida reanimación de la biocostra tras la hidratación incluso por tiempos breves. Esta misma condición de sequía se presentó en zonas desérticas de Australia, evidenciando que los organismos que integran la biocostra mantienen sus necesidades de energía no solo a través de la fotosíntesis en los eventos transitorios de hidratación, sino que también utilizan los gases atmosféricos en cantidades traza, como el hidrógeno (H_2), para conservar la energía y fijar el carbono de forma independiente a la fotosíntesis, demostrando la importancia ecológica y biogeoquímica de las biocostras al poder adaptarse a largos periodos de escasez de agua y energía (Jordaan *et al.*, 2020).

Proteómica

La proteómica tiene por objeto el estudio a gran escala de la estructura y el papel funcional de todas las proteínas de una célula, tejido, órgano u organismo completo en condiciones específicas (Wasinger *et al.*, 1995; Pandhal, Wright y Biggs, 2008). Al estar directamente implicadas en casi todos los procesos biológicos, el análisis exhaustivo de las proteínas proporciona una perspectiva global del funcionamiento del sistema biológico analizado (Babele, Kumar y

Chaturvedi, 2019). Las tecnologías son variadas, pero casi siempre se utilizan técnicas como electroforesis en gel de una y dos dimensiones, espectrofotometría de masas o cromatografía líquida (Schwarz *et al.*, 2013).

El estudio del proteoma en aislados de la biocostra es un área que no ha sido explorada hasta el momento, sin embargo, diversas investigaciones enfocadas en el perfil proteómico de *Nostoc punctiforme* ATCC 29133, un miembro recurrente de las biocostras, han revelado algunos de los mecanismos de adaptación a diferentes factores abióticos como el estrés por radiación UV (Wase, Pham, Ow y Wright, 2014) y la limitada concentración de nitrógeno atmosférico (Ow *et al.*, 2009; Sandh, Ramström y Stensjö, 2014). Estos mecanismos se ven reflejados en un aumento en la abundancia de las proteínas que participan en el mantenimiento de la homeostasis redox y de la plastocianina, así como también una elevada producción de escitonemina, la clorofila a, astaxantina, zeaxantina y β -caroteno (Wase *et al.*, 2014), esenciales para la fotoprotección, sugiriendo una estrategia de adaptación, misma que ha podido ser confirmada con los eventos transcriptómicos y metabolómicos de esta cianobacteria en su perseverancia por sobrevivir en ambientes hostiles (Shang *et al.*, 2019). Por otra parte, a través de la metaproteómica se ha reportado la función y composición microbiana en biocostras dominadas por musgos y líquenes, principalmente por *Fulgensia desertorum* y *Squamarina cartilaginea*, el análisis de los péptidos mostró una mayor abundancia de la ribulosa-1,5 bifosfato carboxilasa (RuBisCO), enzima implicada en el proceso de fijación de carbono, misma que ha sido detectada en altas abundancias a través de la metagenómica en biocostras de otras localidades (Bay *et al.*, 2021; Meier, Imminger, Gillor y Woebken, 2021). Además, se pudo identificar la comunidad bacteriana en la biocostra, dominada por los filos Cianobacteria, Proteobacteria y Actinobacteria (Bastida *et al.*, 2014), reportados como los más frecuentes en las biocostras (Baran *et al.*, 2015; Becerra-Absalón, Muñoz, Montejano y Mateo, 2019).

Metabolómica

La metabolómica es el estudio de todos los procesos químicos en los que se detectan, identifican y cuantifican todos los metabolitos endógenos y exógenos presentes en un sistema biológico en un

momento específico (Carroll, Case, Zhang y Atsumi, 2018), particularmente revolucionando el campo de la ecología microbiana gracias a los avances tecnológicos que permiten relacionar la composición de metabolitos de una muestra con la diversidad microbiana que la compone (Baran *et al.*, 2015).

El análisis metabólico de los sistemas biológicos implica la obtención de un perfil metabólico mediante técnicas analíticas para conocer el estado del sistema, estos procesos analíticos consisten en técnicas de separación de alto rendimiento utilizando la electroforesis, cromatografía de gases (GC-MS) y cromatografía líquida (LC-MS) acopladas con la espectrometría de masas, así como la resonancia magnética nuclear (RMN), esto permite la identificación de perfiles metabólicos de diferente naturaleza química. Las actividades metabólicas regularmente están controladas por la cantidad de enzimas, esto quiere decir que, la metabolómica está más relacionada con la fisiología de los organismos que otras de las tecnologías ómicas (Schwarz *et al.*, 2013; Burgess, Rankin y Weidt, 2014).

En este sentido, Baran *et al.* (2015) examinaron la composición metabólica y la preferencia de sustratos por parte de siete aislados de biocostras del desierto de Moab, UT, pertenecientes a diversos filos como Cianobacteria (*Microcoleus*), Proteobacteria (*Bosea* y *Methylobacterium*), Actinobacteria (*Modestobacter* y *Arthrobacter*) y Firmicutes (dos cepas de *Bacillus*). Se identificó que *Microcoleus*, especie pionera y productora primaria de la biocostra libera diversos metabolitos, los cuales representan un recurso importante y variado para el reclutamiento de microorganismos heterótrofos que participan en funciones complementarias necesarias para el mantenimiento y supervivencia de la biocostra. Además, se encontró que las bacterias tienen preferencias específicas por diferentes sustratos, esto mismo ha sido ya reportado en biocostras de otras localidades geográficas (García-Pichel y Wojciechowski, 2009; Goldfarb *et al.*, 2011; Rao *et al.*, 2016), lo que ayuda a mantener la diversidad y estructura de las comunidades que habitan la biocostra (Baran *et al.*, 2015). En otro estudio realizado, se evaluó el perfil metabólico de la biocostra expuesta a eventos de hidratación en distintas etapas de sucesión de la biocostra, esto permitió correlacionar funcionalmente la estructura de la comunidad microbiana con la química ambiental de la biocostra. Se encontró que el evento de hidratación

de la biocostra desencadenó una cascada inmediata de actividades microbianas, marcadas por un cambio en la estructura de la comunidad y en la identificación de 85 diferentes metabolitos detectados de acuerdo con la etapa de sucesión de la biocostra, entre los más abundantes fueron ácidos grasos como palmitato, miristato, estearato, laurato y decanoato, aminoácidos polares (glutamina, glutamato, asparagina, aspartato y lisina), nucleobases (uridina, guanosina y citidina), así como salicilato, pantotenato, nicotinato, xantina y creatinina (Swenson, Karaoz, Swenson, Bowen y Northen, 2018b), algunos han sido previamente detectados como metabolitos producidos por los géneros *Nostoc* (Liaimer, Jensen y Dittmann, 2016), *Microcoleus* (Baran *et al.*, 2015) y *Scytonema* (Abed, Palinska y Köster, 2018) en la biocostra.

Otro de los estudios metabólicos consistió en evaluar la retención de los metabolitos secundarios en la biocostra, mediada por la liberación de exopolisacáridos y subsecuente formación de la matriz exopolimérica realizada por los microorganismos (Swenson *et al.*, 2018a), la cual resulta importante ya que mantiene unidas las partículas del suelo y permite sobrevivir a los largos periodos de sequía (Kumar, Kastanek y Adhikary, 2018). Los resultados demostraron que la sorción de metabolitos fue más exitosa en la parte superior de la biocostra, se identificaron metabolitos de diversas clases, tales como aminoácidos, ácidos orgánicos, nucleósidos, nucleótidos, nucleobases, carbohidratos, cofactores y vitaminas, lo cual puede facilitar la recuperación de la comunidad de organismos tras la exposición a eventos de hidratación, mejorando la supervivencia de la biocostra y la retención de nutrientes (Swenson *et al.*, 2018a).

Metagenómica

El estudio de la metagenómica se centra en el análisis genómico total de los microorganismos mediante la extracción directa del ADN de una muestra de un origen en particular, ayudando a identificar la diversidad microbiana y su funcionalidad, sin necesidad de recurrir al aislamiento de los microorganismos en una caja Petri (Wooley, Godzik y Friedberg, 2010; Thomas, Gilbert y Meyer, 2012). La metagenómica puede ser dirigida hacia un marcador molecular específico, por ejemplo, el gen 16S ARNr, la región espaciadora transcrita interna (ITS), o bien, a la entera

información genómica de todos los microorganismos presentes en la muestra biológica analizada (Thomas *et al.*, 2012; Milani *et al.*, 2018).

Los estudios centrados en abordar la problemática global de la degradación de los suelos se han enfrentado a que hoy en día muchos aspectos continúan desconocidos en lo que se refiere al estudio y aprovechamiento de las comunidades microbianas de la biocostra, su diversidad aún resulta desconocida o se encuentra mal caracterizada, por lo que la identificación y el seguimiento de las funciones que desempeñan los organismos que habitan la biocostra son los primeros pasos a considerarse (Mehda *et al.*, 2021). En este sentido, el conocimiento del microbioma de las biocostras, sobre todo de aquellas de regiones geográficas poco exploradas con condiciones ambientales extremas contribuye a la caracterización integral para la elaboración de propuestas que impacten en la restauración de los suelos degradados por procesos naturales y humanos (Giraldo-Silva, Nelson, Barger y Garcia, 2019).

Becerra-Absalón *et al.* (2019) analizaron la diversidad de cianobacterias en biocostras de dos localidades con condiciones ambientales extremas en el sur del desierto chihuahuense, a través de una estrategia en la que incluyeron el aislamiento de los microorganismos y un análisis metagenómico mediante el gen 16S ARNr. Los resultados mostraron diferencias en la composición y abundancia de las localidades muestreadas, una localidad estuvo dominada por cianobacterias con heterocistos tales como *Nostoc* y *Scytonema*, mientras que en la otra localidad además de la presencia de *Nostoc*, *Scytonema* y otras cianobacterias con heterocistos, se encontró dominada por el género *Chroococcidiopsis*. Algunas de las funciones reportadas de estos microorganismos en las biocostras destacan sus estrategias de supervivencia a condiciones de desecación y radiación UV a través de la producción de enzimas y diversas moléculas implicadas en el mantenimiento y reparación celular, las cuales han sido reportadas gracias al desarrollo de las tecnologías ómicas (Wase *et al.*, 2014; Shang *et al.*, 2019). De igual forma, se realizó un estudio en el desierto del Sahara en el que se logró el aislamiento e identificación morfológica y metagenómica de miembros que han sido encontrados en biocostras de diferentes localidades geográficas (*Microcoleus steenstrupii*, *Microcoleus vaginatus*, *Scytonema*

hyalinum, *Tolypothrix distorta*, *Calothrix* sp., entre otros); sin embargo, además de la identificación, se realizó una evaluación de la resistencia al calor extremo y a la desecación, encontrando que la mayoría de las especies resisten temperaturas elevadas, y que además especies como *S. hyalinum*, *M. steenstrupii*, *Pseudophormidium* sp., *N. commune* y *Nodosilinea* muestran una resiliencia después de una etapa de rehidratación, lo que los convierte en candidatos potenciales para su evaluación *in vivo* como una alternativa de inoculación para evitar la degradación de los suelos (Mehda *et al.*, 2021).

Otra estrategia importante en la ecología de la restauración utilizando biocostras, es el mecanismo de formación y adaptación en la sucesión temprana y la estructura de la comunidad presente en la biocostra. Nelson, Giraldo-Silva y Garcia (2021) analizaron el efecto que tiene *Microcoleus vaginatus* (productor primario, pionero y selectivo en la formación de biocostras) sobre las bacterias heterótrofas de la biocostra a través del intercambio de nutrientes, encontrando un cambio significativo en la composición de la comunidad de la biocostra a diferentes niveles taxonómicos en los tratamientos que incluyeron una adición de nitrógeno y de fósforo comparados con el control. Se encontró que, en condiciones de abundancia de ciertos recursos, algunos de los miembros de la comunidad de la biocostra simplemente son retirados, dando lugar a taxones que participen en otras funciones necesarias para el mantenimiento de la biocostra (Schulz-Bohm *et al.*, 2018; Zhalnina *et al.*, 2018; Nelson *et al.*, 2021).

Por otra parte, la metagenómica basada en la secuenciación de escopeta (shotgun sequencing) ha permitido responder preguntas ecológicas distintas a la identificación global de la comunidad de la biocostra. En un estudio realizado en el desierto de Nevada, EUA, se evaluó la integridad de la comunidad microbiana de la biocostra tras una exposición de 10 años a concentraciones elevadas de CO₂, relacionando este efecto con una importante reducción en la abundancia de las cianobacterias en comparación con los controles ambientales, reflejando cambios en la abundancia de las cianobacterias y otros cambios no evaluados en miembros de la biocostra como hongos, algas y líquenes, los cuales pueden responder de forma positiva a la alteración en las condiciones de CO₂, resultando en una ventaja competitiva e influyendo

en la estructura y función de la biocostra. Además, la asignación funcional permitió identificar diversas categorías relacionadas con la respuesta al estrés oxidativo por parte de la comunidad microbiana de la biocostra (Steven *et al.*, 2012).

El papel que desempeñan las bacterias que no pertenecen al filo Cianobacteria también resulta de gran interés, en un estudio conducido con las bacterias quimiosintéticas y fotosintéticas de la biocostra (principalmente dominado por las clases *Thermoleophilia*, *Actinobacteria* y *Acidimicrobiia*) en diferentes gradientes de aridez en el desierto de Negev y las colinas de Judea en Israel, se encontró que las comunidades bacterianas varían en su capacidad de utilizar la luz solar, además de los compuestos orgánicos e inorgánicos como fuentes de obtención de energía. Estas bacterias organoheterótrofas presentaron un perfil funcional con lecturas abundantes que codifican para la subunidad grande de la enzima RuBisCO, así como para diferentes hidrogenasas (por ejemplo, NADH deshidrogenasas, succinato deshidrogenasas y oxidasas terminales), aumentando su abundancia relativa a medida que aumentaron las condiciones de severidad a lo largo del gradiente de aridez evaluado (Bay *et al.*, 2021).

Esta capacidad mixotrófica de diversos taxones no cianobacteriales de la biocostra para sobrevivir a largos periodos de sequía fue demostrado por Meier *et al.* (2021) también en muestras del desierto de Negev, Israel, evidenciando los procesos quimiolitotróficos que son llevados a cabo, tales como la oxidación del hidrógeno atmosférico y en menor medida la del monóxido de carbono, para utilizarlos como fuente de energía que les permitan sobrevivir a condiciones extremas. En diversos taxones identificados se encontraron genes que codifican para la subunidad grande de la RuBisCO, implicada en la fijación de CO₂ (Yuan, Ge, Chen, O'Donnell y Wu, 2012; Xiao *et al.*, 2014), genes implicados en la síntesis de bacterioclorofila, bacteriorhodopsina, heliorhodopsinas, la β-caroteno di-oxigenasa, entre otros, así como genes relacionados con el aprovechamiento de los compuestos inorgánicos para la generación de energía y de genes implicados en la latencia y persistencia microbiana por su potencial para la esporulación (Barák, Ricca y Cutting, 2005; Knight y Goddard, 2016), revelando un amplio espectro de mecanismos de supervivencia de estos microorganismos a la desecación (Meier *et al.*, 2021).

Generación de Inóculos de Cianobacterias para Regenerar la Biocostra

La problemática de los suelos degradados es un fenómeno que avanza muy rápido en todos los ecosistemas, principalmente en zonas áridas y semiáridas del mundo. Diversas estrategias han sido empleadas con el propósito de contrarrestar esta degradación, siendo una de las más novedosas e innovadoras la de la inoculación de cianobacterias, utilizadas para la rehabilitación de suelos perturbados por efectos naturales y antrópicos por sus peculiares rasgos fisiológicos y capacidad de resiliencia (Chamizo *et al.*, 2019). Se han reportado diversas investigaciones acerca de la inoculación de cianobacterias en diferentes ecosistemas, las cuales están relacionados con la estabilización y mejora de la costra biológica del suelo, destacando a aquellas cianobacterias que tienen capacidades importantes para la fijación de nitrógeno y carbono, así como para la generación de exopolisacáridos, los cuales ayudarán a mejorar la estabilidad del suelo y al establecimiento de los demás microorganismos que habitan la biocostra (Rossi, Li, Liu y De Philippis, 2017).

CONCLUSIONES

El conocimiento acerca de la diversidad y función de los microorganismos que habitan la biocostra representa una importante área de oportunidad para aprovechar las capacidades funcionales que desarrollan en beneficio del mantenimiento de su comunidad. Por una parte, el estudio de las biocostras de los distintos ecosistemas a través de las tecnologías ómicas ha demostrado que con el uso de las técnicas de identificación tradicionales existe una subestimación de la diversidad de los microorganismos que en ella habitan. Por otra parte, gracias a las tecnologías basadas en el estudio del genoma, transcriptoma, proteoma, metaboloma y metagenoma se han podido determinar las capacidades funcionales individuales y colectivas, estos hallazgos podrán ser aprovechados para atender la problemática de degradación de los suelos, convirtiéndose en una alternativa importante y novedosa que ayude a la recuperación de los suelos.

DECLARACIÓN DE ÉTICA

No aplicable.

CONSENTIMIENTO PARA PUBLICACIÓN

No aplicable.

DISPONIBILIDAD DE DATOS

No aplicable.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Conceptualización, investigación y preparación del borrador original: J.N.M.G. Supervisión, visualización, revisión y edición: R.G.E.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, No. Beca 883966). A la Facultad de Zootecnia y Ecología de la Universidad Autónoma de Chihuahua. A los dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios realizados.

LITERATURA CITADA

- Abed, R. M., Palinska, K. A., & Köster, J. (2018). Characterization of microbial mats from a desert Wadi ecosystem in the Sultanate of Oman. *Geomicrobiology Journal*, *35*(7), 601-611. <https://doi.org/10.1080/01490451.2018.1435755>
- Babele, P. K., Kumar, J., & Chaturvedi, V. (2019). Proteomic de-regulation in cyanobacteria in response to abiotic stresses. *Frontiers in Microbiology*, *10*, 1315. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01315>
- Barák, I., Ricca, E., & Cutting, S. M. (2005). From fundamental studies of sporulation to applied spore research. *Molecular Microbiology*, *55*(2), 330-338. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2004.04445.x>
- Baran, R., Brodie, E. L., Mayberry-Lewis, J., Hummel, E., Da Rocha, U. N., Chakraborty, R., ... Northen, T. R. (2015). Exometabolite niche partitioning among sympatric soil bacteria. *Nature Communications*, *6*, 8289. <https://doi.org/10.1038/ncomms9289>
- Bastida, F., Jehmlich, N., Ondoño, S., von Bergen, M., García, C., & Moreno, J. L. (2014). Characterization of the microbial community in biological soil crusts dominated by *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt and *Squamarina cartilaginea* (With.) P. James and in the underlying soil. *Soil Biology and Biochemistry*, *76*, 70-79. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.004>
- Bay, S. K., Waite, D. W., Dong, X., Gillor, O., Chown, S. L., Hugenholtz P., & Greening, C. (2021). Chemosynthetic and photosynthetic bacteria contribute differentially to primary production across a steep desert aridity gradient. *The ISME Journal*, *15*, 3339-3356. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-01001-0>
- Becerra-Absalón, I., Muñoz-Martín, M., Montejano, G., & Mateo, P. (2019). Differences in the cyanobacterial community composition of biocrusts from the drylands of Central Mexico. Are there endemic species?. *Frontiers in Microbiology*, *10*, 937. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00937>
- Belnap, J. (1995). Surface disturbances: their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment*, *37*(1), 39-57. <https://doi.org/10.1007/BF00546879>
- Belnap, J. (2003). The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *1*(4), 181-189. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0181:TWA YFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0181:TWA YFD]2.0.CO;2)
- Belnap, J., & Gardner, J. S. (1993). Soil microstructure in soil of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalist*, *53*(1), 40-47.
- Biswas, R., & Sarkar, A. (2018). 'Omics' tools in soil microbiology: the state of the art. In: T. Adhya, B. Lal, B. Mohapatra, D. Paul, & S. Das. (Eds.). *Advances in Soil Microbiology: Recent Trends and Future Prospects. Microorganisms for Sustainability* (pp. 35-64). Singapore: Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-6178-3_3
- Burgess, K., Rankin, N., & Weidt, S. (2014). Metabolomics. In S. Padmanabhan (Ed.). *Handbook of pharmacogenomics and stratified medicine* (pp. 181-205). London, UK: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386882-4.00010-4>
- Carroll, A. L., Case, A. E., Zhang, A., & Atsumi, S. (2018). Metabolic engineering tools in model cyanobacteria. *Metabolic Engineering*, *50*, 47-56. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2018.03.014>
- Chamizo, S., Adessi, A., Mugnai, G., Simiani, A., & De Philippis, R. (2019). Soil type and cyanobacteria species influence the macromolecular and chemical characteristics of the polysaccharidic matrix in induced biocrusts. *Microbial Ecology*, *78*(2), 482-493. <https://doi.org/10.1007/s00248-018-1305-y>
- Chamizo, S., Mugnai, G., Rossi, F., Certini, G., & De Philippis, R. (2018). Cyanobacteria inoculation improves soil stability and fertility on different textured soils: gaining insights for applicability in soil restoration. *Frontiers in Environmental Science*, *6*, 49. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00049>
- Chaudhary, V. B., Bowker, M. A., O'Dell, T. E., Grace, J. B., Redman, A. E., Rillig, M. C., & Johnson, N. C. (2009). Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications*, *19*(1), 110-122. <https://doi.org/10.1890/07-2076.1>

- Churro, C., Semedo-Aguiar, A. P., Silva, A. D., Pereira-Leal, J. B., & Leite, R. B. (2020). A novel cyanobacterial geosmin producer, revisiting Geo A distribution and dispersion patterns in Bacteria. *Scientific Reports*, 10, 8679. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64774-y>
- Corvalán-Videla, M. E., Taboada, M. Á., & Aranibar, J. N. (2018). Diversidad de cianobacterias en costras biológicas de suelo de la ecorregión del Monte Central (Mendoza, Argentina). *Lilloa*, 55(2), 30-46. <http://dx.doi.org/10.30550/j.lil/2018.55.2/4>
- Couradeau, E., Giraldo-Silva, A., De Martini, F., & Garcia-Pichel, F. (2019). Spatial segregation of the biological soil crust microbiome around its foundational cyanobacterium, *Microcoleus vaginatus*, and the formation of a nitrogen-fixing cyanosphere. *Microbiome*, 7, 55. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0661-2>
- Garcia-Pichel, F., & Wojciechowski, M. F. (2009). The evolution of a capacity to build supra-cellular ropes enabled filamentous cyanobacteria to colonize highly erodible substrates. *PLoS One*, 4(11), e7801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007801>
- Giraldo-Silva, A., Nelson, C., Barger, N. N., & Garcia-Pichel, F. (2019). Nursing biocrusts: isolation, cultivation, and fitness test of indigenous cyanobacteria. *Restoration Ecology*, 27(4), 793-803. <https://doi.org/10.1111/rec.12920>
- Goldfarb, K. C., Karaoz, U., Hanson, C. A., Santee, C. A., Bradford, M. A., Treseder, K. K., ... Brodie, E. L. (2011). Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance. *Frontiers in Microbiology*, 2, 94. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2011.00094>
- Hagemann, M., Henneberg, M., Felde, V. J., Berkowicz, S. M., Raanan, H., Pade, N., ... Kaplan, A. (2017). Cyanobacterial populations in biological soil crusts of the northwest Negev Desert, Israel-effects of local conditions and disturbance. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(6), fiw228. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw228>
- Hill, D. R., Keenan, T. W., Helm, R. F., Potts, M., Crowe, L. M., & Crowe, J. H. (1997). Extracellular polysaccharide of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) inhibits fusion of membrane vesicles during desiccation. *Journal of Applied Phycology*, 9(3), 237-248. <https://doi.org/10.1023/A:1007965229567>
- Jordaan, K., Lappan, R., Dong, X., Aitkenhead, I. J., Bay, S. K., Chiri, E., ... Greening, C. (2020). Hydrogen-oxidizing bacteria are abundant in desert soils and strongly stimulated by hydration. *mSystems*, 5(6), e01131-20. <https://doi.org/10.1128/mSystems.01131-20>
- Karahalil, B. (2016). Overview of systems biology and omics technologies. *Current Medicinal Chemistry*, 23(37), 4221-4230.
- Kchouk, M., Gibrat, J. F., & Elloumi, M. (2017). Generations of sequencing technologies: from first to next generation. *Biology and Medicine*, 9(3), 395. <https://doi.org/10.4172/0974-8369.1000395>
- Knight, S. J., & Goddard, M. R. (2016). Sporulation in soil as an overwinter survival strategy in *Saccharomyces cerevisiae*. *FEMS Yeast Research*, 16(1), fov102. <https://doi.org/10.1093/femsyr/fov102>
- Kumar, D., Kastanek, P., & Adhikary, S. P. (2018). Exopolysaccharides from cyanobacteria and microalgae and their commercial application. *Current Science*, 115(2), 234-241.
- Liaimer, A., Jensen, J. B., & Dittmann, E. (2016). A genetic and chemical perspective on symbiotic recruitment of cyanobacteria of the genus *Nostoc* into the host plant *Blasia pusilla* L. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1693. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01693>
- Mehda, S., Muñoz-Martín, M. Á., Oustani, M., Hamdi-Aïssa, B., Perona, E., & Mateo, P. (2021). Microenvironmental conditions drive the differential cyanobacterial community composition of biocrusts from the Sahara desert. *Microorganisms*, 9(3), 487. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9030487>
- Meier, D. V., Imminger, S., Gillor, O., & Woecklen, D. (2021). Distribution of mixotrophy and desiccation survival mechanisms across microbial genomes in an arid biological soil crust community. *mSystems*, 6(1), e00786-20. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00786-20>
- Milani, C., Duranti, S., Mangifesta, M., Lugli, G. A., Turrioni, F., Mancabelli, L., ... Ventura, M. (2018). Phylotype-level profiling of lactobacilli in highly complex environments by means of an internal transcribed spacer-based metagenomic approach. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(14), e00706-18. <https://doi.org/10.1128/AEM.00706-18>
- Molina-Guerra, V. M., Pando-Moreno, M., Jurado-Ybarra, E., Cantú-Silva, I., & Alanís-Rodríguez, E. (2013). Costras biológicas del suelo en pastizales gipsófilos del noreste de México. *Ciencia UANL*, 16(63), 89-97.
- Nelson, C., Giraldo-Silva, A., & Garcia-Pichel, F. (2021). A symbiotic nutrient exchange within the cyanosphere microbiome of the biocrust cyanobacterium, *Microcoleus vaginatus*. *The ISME Journal*, 15(1), 282-292. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00781-1>
- Otero, A., & Vincenzini, M. (2004). *Nostoc* (cyanophyceae) goes nude: extracellular polysaccharides serve as a sink for reducing power under unbalanced C/N metabolism. *Journal of Phycology*, 40(1), 74-81. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.2003.03-067.x>
- Ow, S. Y., Noirel, J., Cardona, T., Taton, A., Lindblad, P., Stensjö, K., & Wright, P. C. (2009). Quantitative overview of N₂ fixation in *Nostoc punctiforme* ATCC 29133 through cellular enrichments and iTRAQ shotgun proteomics. *Journal of Proteome Research*, 8(1), 187-198. <https://doi.org/10.1021/pr800285v>
- Pandhal, J., Wright, P. C., & Biggs, C. A. (2008). Proteomics with a pinch of salt: a cyanobacterial perspective. *Saline Systems*, 4(1), 1-18. <https://doi.org/10.1186/1746-1448-4-1>
- Ponce de León, F. A., & Gutierrez, G. A. (2020). Genómica y producción animal. *Revista Peruana de Biología*, 27(1), 015-020. <https://doi.org/10.15381/rpb.v27i1.17574>
- Qiang-long, Z., Shi, L., Peng, G., & Fei-shi, L. (2014). High-throughput sequencing technology and its application. *Journal of Northeast Agricultural University*, 21(3), 84-96. [https://doi.org/10.1016/S1006-8104\(14\)60073-8](https://doi.org/10.1016/S1006-8104(14)60073-8)
- Rajeev, L., Da Rocha, U. N., Klitgord, N., Luning, E. G., Fortney, J., Axen, S. D., ... Mukhopadhyay, A. (2013). Dynamic cyanobacterial response to hydration and dehydration in a desert biological soil crust. *The ISME Journal*, 7(11), 2178-2191. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.83>
- Rao, S., Chan, Y., Bugler, D. C., Bhatnagar, A., Bhatnagar, M., & Pointing, S. B. (2016). Microbial diversity in soil, sand dune and rock substrates of the Thar Monsoon desert, India. *Indian*

- Journal of Microbiology*, 56(1), 35-45. <https://doi.org/10.1007/s12088-015-0549-1>
- Reed, S. C., Delgado-Baquerizo, M., & Ferrenberg, S. (2019). Biocrust science and global change. *New Phytologist*, 223(3), 1047-1051. <https://doi.org/10.1111/nph.15992>
- Roncero-Ramos, B., Muñoz-Martín, M. Á., Chamizo, S., Fernández-Valbuena, L., Mendoza, D., Perona, E., ... Mateo, P. (2019). Polyphasic evaluation of key cyanobacteria in biocrusts from the most arid region in Europe. *PeerJ*, 7, e6169. <https://doi.org/10.7717/peerj.6169>
- Rossi, F., Li, H., Liu, Y., & De Philippis, R. (2017). Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal. *Earth-Science Reviews*, 171, 28-43. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.05.006>
- Rozanov, A. S., Shipova, A. A., Bryanskaya, A. V., & Peltek, S. E. (2019). Metagenome-assembled genome sequence of *Phormidium* sp. strain SL48-SHIP, isolated from the microbial mat of Salt Lake Number 48 (Novosibirsk Region, Russia). *Microbiology Resource Announcements*, 8(31), e00651-19. <https://doi.org/10.1128/MRA.00651-19>
- Sandh, G., Ramström, M., & Stensjö, K. (2014). Analysis of the early heterocyst Cys-proteome in the multicellular cyanobacterium *Nostoc punctiforme* reveals novel insights into the division of labor within diazotrophic filaments. *BMC Genomics*, 15(1), 1064. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1064>
- Schulz-Bohm, K., Gerards, S., Hundscheid, M., Melenhorst, J., de Boer, W., & Garbeva, P. (2018). Calling from distance: attraction of soil bacteria by plant root volatiles. *The ISME Journal*, 12(5), 1252-1262. <https://doi.org/10.1038/s41396-017-0035-3>
- Schwarz, D., Orf, I., Kopka, J., & Hagemann, M. (2013). Recent applications of metabolomics toward cyanobacteria. *Metabolites*, 3(1), 72-100. <https://doi.org/10.3390/metabo3010072>
- Shang, J. L., Chen, M., Hou, S., Li, T., Yang, Y. W., Li, Q., ... & Qiu, B. S. (2019). Genomic and transcriptomic insights into the survival of the subaerial cyanobacterium *Nostoc flagelliforme* in arid and exposed habitats. *Environmental Microbiology*, 21(2), 845-863. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14521>
- Soliveres, S., & Eldridge, D. J. (2020). Dual community assembly processes in dryland biocrust communities. *Functional Ecology*, 34(4), 877-887. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13521>
- Starkenburger, S. R., Reitenga, K. G., Freitas, T., Johnson, S., Chain, P. S., Garcia-Pichel, F., & Kuske, C. R. (2011). Genome of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus* FGP-2, a photosynthetic ecosystem engineer of arid land soil biocrusts worldwide. *Journals of Bacteriology*, 193(17), 4569-4570. <https://doi.org/10.1128/JB.05138-11>
- Steven, B., Belnap, J., & Kuske, C. R. (2018). Chronic physical disturbance substantially alters the response of biological soil crusts to a wetting pulse, as characterized by metatranscriptomic sequencing. *Frontiers in Microbiology*, 9, 2382. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02382>
- Steven, B., Gallegos-Graves, L. V., Yeager, C. M., Belnap, J., Evans, R. D., & Kuske, C. R. (2012). Dryland biological soil crust cyanobacteria show unexpected decreases in abundance under long-term elevated CO₂. *Environmental Microbiology*, 14(12), 3247-3258. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12011>
- Swenson, T. L., Couradeau, E., Bowen, B. P., De Philippis, R., Rossi, F., Mugnai, G., & Northen, T. R. (2018a). A novel method to evaluate nutrient retention by biological soil crust exopolymeric matrix. *Plant and Soil*, 429(1), 53-64. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3537-x>
- Swenson, T. L., Karaoz, U., Swenson, J. M., Bowen, B. P., & Northen, T. R. (2018b). Linking soil biology and chemistry in biological soil crust using isolate exometabolomics. *Nature Communications*, 9(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02356-9>
- Thomas, T., Gilbert, J., & Meyer, F. (2012). Metagenomics-a guide from sampling to data analysis. *Microbial Informatics and Experimentation*, 2(1), 1-12. <https://doi.org/10.1186/2042-5783-2-3>
- Tiwari, O. N., Bhunia, B., Mondal, A., Gopikrishna, K., & Indrama, T. (2019). System metabolic engineering of exopolysaccharide-producing cyanobacteria in soil rehabilitation by inducing the formation of biological soil crusts: a review. *Journal of Cleaner Production*, 211, 70-82. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2018.11.188>
- Van Verk, M. C., Hickman, R., Pieterse, C. M. J., & Van Wees, S. C. (2013). RNA-Seq: revelation of the messengers. *Trends in Plant Science*, 18(4), 175-179. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.02.001>
- Vinoth, M., Sivasankari, S., Ahamed, A. K. K., Al-Arjani, A. B. F., Abd Allah, E. F., & Baskar, K. (2020). Biological soil crust (BSC) is an effective biofertilizer on *Vigna mungo* (L.). *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27(9), 2325-2332. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.04.022>
- Wang, Z., Gerstein, M., & Snyder, M. (2009). RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nature Reviews Genetics*, 10(1), 57-63. <https://doi.org/10.1038/nrg2484>
- Wase, N., Pham, T. K., Ow, S. Y., & Wright, P. C. (2014). Quantitative analysis of UV-A shock and short term stress using iTRAQ, pseudo selective reaction monitoring (pSRM) and GC-MS based metabolite analysis of the cyanobacterium *Nostoc punctiforme* ATCC 29133. *Journal of Proteomics*, 109, 332-355. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.06.024>
- Wasinger, V. C., Cordwell, S. J., Cerpa-Poljak, A., Yan, J. X., Gooley, A. A., Wilkins, M. R., ... Humphery-Smith, I. (1995). Progress with gene-product mapping of the Mollicutes: *Mycoplasma genitalium*. *Electrophoresis*, 16(1), 1090-1094. <https://doi.org/10.1002/elps.11501601185>
- Wooley, J. C., Godzik, A., & Friedberg, I. (2010). A primer on metagenomics. *PLoS Computational Biology*, 6(2), e1000667. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000667>
- Wu, S., Yu, K., Li, L., Wang, L., & Liang, W. (2021). Enhancement of exopolysaccharides production and reactive oxygen species level of *Nostoc flagelliforme* in response to dehydration. *Environmental Science and Pollution Research*, 28, 34300-34308. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-13051-0>

- Xiao, K. Q., Bao, P., Bao, Q. L., Jia, Y., Huang, F. Y., Su, J. Q., & Zhu, Y. G. (2014). Quantitative analyses of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RubisCO) large-subunit genes (*cbbL*) in typical paddy soils. *FEMS Microbiology Ecology*, 87(1), 89-101. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12193>
- Yadav, D., Tanveer, A., Malviya, N., & Yadav, S. (2018). Overview and principles of bioengineering: the drivers of omics technologies. In D. Barh, & V. Azevedo Omics (Eds.). *Omics technologies and bio-engineering: volume 1: towards improving quality of life* (pp. 3-33). London, UK: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804659-3.00001-4>
- Yuan, H., Ge, T., Chen, C., O'Donnell, A. G., & Wu, J. (2012). Significant role for microbial autotrophy in the sequestration of soil carbon. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(7), 2328-2336. <https://doi.org/10.1128/AEM.06881-11>
- Zhalnina, K., Louie, K. B., Hao, Z., Mansoori, N., da Rocha, U. N., Shi, S., ... Brodie, E. L. (2018). Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature Microbiology*, 3(4), 470-480. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3>
- Zhang, Y., Cao, C. Y., & Zhang, P. (2013). Denaturing gradient gel electrophoresis detects bacterial and cyanobacterial diversities in biological soil crusts in a semiarid desert, China. *Advanced Materials Research*, 726-731, 3680-3684. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.726-731.3680>
- Zhao, Y., Qin, N., Weber, B., & Xu, M. (2014). Response of biological soil crusts to raindrop erosivity and underlying influences in the hilly Loess Plateau region, China. *Biodiversity and Conservation*, 23(7), 1669-1686. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0680-z>