

REVISIÓN DE LA FUNCIÓN DE LAS COMUNIDADES MICROBIANAS DEL SUELO A TRAVÉS DE LA GESTIÓN DE LA TIERRA Y COMPILACIÓN METODOLÓGICA AVANZADA

REVIEW OF THE ROLE OF SOIL MICROBIAL COMMUNITIES
THROUGH LAND MANAGEMENT AND ADVANCED
METHODOLOGICAL COMPILATION

Gobinath Chandrakasan*
Juan Fernando García Trejo
Humberto Aguirre Becerra
Enrique Rico García

Universidad Autónoma de Querétaro, México.

**gobinath.chandrakasan@uaq.mx*

Resumen

En tiempos recientes ha crecido el interés por las estructuras de las comunidades microbianas del suelo, las cuales son determinantes para la agricultura moderna. Su importancia radica en que aportan estabilidad a los agroecosistemas y aumentan la producción de cultivos para satisfacer la alta demanda de alimentos y energía. Gracias al estudio metagenómico del suelo, el patrón espacial y las características moleculares de las comunidades microbianas pueden fungir como indicadores (biomarcadores) de los procesos ecosistémicos para monitorear y gestionar sosteniblemente la salud del suelo. En este sentido, la presente revisión describe las estrategias teóricas y metodológicas empleadas para evaluar y comprender la distribución y evolución de bacterias, hongos, nematodos y arqueas. El objetivo del trabajo es promover prácticas agrícolas que aprovechen dicha diversidad para el correcto funcionamiento de la biología del suelo y, más ampliamente, de los servicios del ecosistema.

Palabras clave: bacterias, diversidad microbiana del suelo, interacción planta-microbios, manejo de la tierra, nutrientes del suelo.

Abstract

There is a growing interest in the challenges associated with structures of soil microbial communities that contribute to the stability of agroecosystems and increase crop production to meet the high demand for food and energy in modern agriculture. Currently, major advances in soil metagenomics and spatial patterning of microbial communities and community-level molecular features can be exploited as "biomarker" indicators of ecosystem processes for sustainable health monitoring. This review describes the past, present and ongoing theoretical and methodological strategies used to evaluate and better understand the distribution and evolution of bacteria, fungi, nematodes and archaea with the aim of promoting agricultural practices that use said diversity for the proper functioning of the soil biology and, more broadly, ecosystem services.

Keywords: bacteria, soil-microbial diversity, plant-microbes interaction, land management, soil nutrient.

Introducción

Las comunidades microbianas del suelo (CMS) poseen patrones espaciales estructurados, desde la escala micro hasta la global, basados en la distribución de la microflora del suelo en relación con el espacio y la heterogeneidad ambiental [1], [2], [3]. La materia orgánica del suelo (MOS) asociada a elementos como el nitrógeno (N), el fósforo (P) y el azufre (S) aporta algunos efectos benéficos: el aumento de la capacidad de intercambio iónico, la retención de agua, la mejora de la agregación y la reducción de la erosión, así como el potencial de captar gases de efecto invernadero [4].

Varios grupos de investigación han contribuido a este tema al publicar informes agrícolas donde se evalúa la adaptación de los suelos a diversos tratamientos de labranza [5], [6]. En [7] se evaluó la composición de las comunidades de bacterias, acidobacterias y hongos en varios tipos de suelo (humedal, de bosque y cultivo); se determinó que el cultivo agrícola de los humedales modifica los nutrientes del suelo (C, N y P) e influye en la diversidad y estructura de las CMS. El estudio confirmó los efectos del cambio de uso del suelo (la transición de humedales a tierras de cultivo y plantaciones forestales) en el microbioma. A microescala, factores como la porosidad, el acondicionamiento de C del sustrato, la disponibilidad de nutrientes y el nivel de protección de los agregados de microorganismos de las perturbaciones circundantes variaron entre los diferentes microhábitats [8]. En los bosques, ecosistemas semiáridos, el patrón de la biota y los nutrientes del suelo están correlacionados con los lugares de vegetación que crean islas de fertilidad [9].



Las alteraciones de las prácticas de gestión agrícola afectan las funciones estructurales del suelo, incluida su agregación; de esta forma, la conversión de un terreno forestal a agrícola tiende a perjudicar la diversidad microbiana [10]. Dicha afectación se debe a que genera un cambio de especies microbianas fisiológicamente adaptadas a entornos de baja energía; en consecuencia, estos organismos requieren una estricta regulación transcripcional, generación de energía y rápida biosíntesis de ADN, ARN y proteínas durante los periodos de disponibilidad.



El objetivo del trabajo es promover prácticas agrícolas que aprovechen estudios que van desde el metagenómico del suelo, el patrón espacial, hasta las características moleculares de las comunidades microbianas para el correcto funcionamiento de la biología del suelo y, más ampliamente, de los servicios del ecosistema.

Un enfoque multidimensional que vincule la taxonomía, la función y un conjunto más amplio de variables ambientales podría permitir a los investigadores describir la diversidad, ocupación de nichos y factores ecológicos en los suelos agrícolas. Por ejemplo, a través de prácticas de gestión de la tierra es posible explorar los filos copiotróficos dominantes: las *Proteobacterias*, *Acidobacterias*, *Planctomicetos*, *Bacteroidetes* y *Firmicutes* observados en respuesta a la entrada de nutrientes, como la fertilización con N [11]. Las funciones microbianas pueden clasificarse como “amplias” (hidrólisis de disacáridos) o “estrechas” (nitrificación, fijación de nitrógeno y la oxidación de metano). Por su parte, los *verrucomicrobios* en suelos oligotróficos, lo que están positivamente correlacionados con el ciclo de compuestos recalcitrantes de C y negativamente con el metabolismo del N [12].

Durante la última década, las técnicas de genómica ambiental han proporcionado un mayor entendimiento de la composición microbiana (bacterias, hongos, nematodos, arqueas, entre otros) (Figura 1). En este sentido, el presente trabajo se propone examinar el conocimiento actual de la función microbiana del suelo y categorizar las prácticas avanzadas de gestión de la tierra para taxones filogenéticos y funcionales específicos.

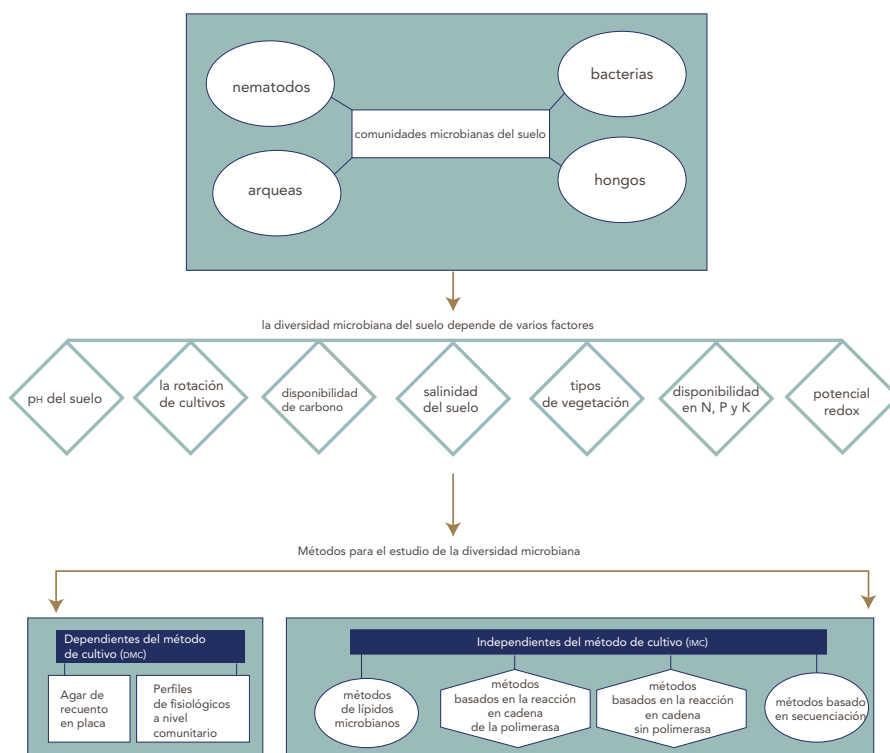


FIGURA 1. Diversidad microbiana del suelo: estrategia metodológica, panorama espacial e interés funcional.

Métodos de estudio de la diversidad microbiana

Las CMS pueden identificarse a través de caracterizaciones bioquímicas y moleculares, tanto independientes del método de cultivo (IMC) como dependientes del mismo (DMC) [13]. La secuenciación de nueva generación está dirigida a las regiones hipervariables del gen que codifica el ARNR 16S. Esta herramienta ha sido aplicada a la exploración de la composición, diversidad y distribución de la comunidad microbiana, al igual que a la descripción de las funciones de los microbios en diversos ecosistemas [14]. Por otro lado, los análisis más frecuentes en los estudios son:

- Huellas moleculares por electroforesis en gel de gradiente desnaturalizante (DGGE por sus siglas en inglés).
- PCR cuantitativo (reacción en cadena de la polimerasa).
- Polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción terminal.
- Composición de la comunidad (secuenciación de illumina).
- Huellas bioquímicas de ésteres metílicos de ácidos grasos.



TABLA 1.

Informes sobre cambios en las propiedades microbianas del suelo tras la conversión de bosques a cultivos agrícolas, así como los métodos utilizados.

Asimismo, se ha dispuesto de perfiles fisiológicos a nivel de comunidad y patrones de consumo de nutrientes del suelo (*biolog-ecoplates*) para estudiar la diversidad microbiana en el terreno [15], [16], [17].

Con las técnicas de pirosecuenciación es posible definir los atributos ecológicos de los grupos seleccionados, a la vez que clasificar los parámetros ambientales con base en la precisión de sus distribuciones espaciales. Esta metodología reveló una posible brecha entre las actividades de los microorganismos del suelo e hizo evidente que las especies poco abundantes podían ser altamente activas en el suelo. Por otra parte, las combinaciones de pirosecuenciación y estudios basados en Illumina se han empleado para determinar la diversidad y las distribuciones espaciales de las comunidades microbianas [18].

SISTEMAS	MÉTODOS	BACTERIA/ ARQUEA	HONGOS	CONCLUSIÓN	PAÍS Y REFERENCIA
Bosque de abetos -agricultura orgánica	Longitud-heterogeneidad-PCR	-	-	La estructura de la comunidad bacteriana es específica en el uso del suelo. La actividad enzimática es mayor en la capa orgánica del suelo forestal.	Finlandia [20]
Bosque Montano -cultivos diversos	DGGE	Disminución	Disminución	Cambios en la estructura y función de las CMS. La DGGE está vinculada al uso del suelo, no a la ubicación.	Argentina [21]
Bioma de la selva amazónica	q PCR	Incremento / disminución	-	No hay diferencias significativas en las estructuras funcionales para las fracciones del suelo y el tiempo.	Brasil [22]
Parque Regional de Massaciucoli Toscana	Huellas de ADN	Incremento	Incremento	Grandes diferencias en la riqueza y diversidad de las comunidades bacterianas y fúngicas.	Italia [23]
Meseta tibetana	Ácido graso fosfolípido	Incremento	Incremento	Las variables totales de la capa orgánica del bosque aumentaron (bacterias, hongos, etc.).	China [24]
Borneo malayo	PCR, secuencia Illumina	Incremento / disminución	-	No aminora la diversidad de bacterias, pero sí las diferencias en los grupos taxonómicos y los cambios en la composición de la comunidad.	Asia [25]

El creciente interés por la tecnología de microarreglos se debe a la complejidad de las CMS, así como a la diversidad de genes funcionales y de expresión génica según los patrones de diseño de las sondas. Este estudio permite encontrar vínculos entre las proxy (enzimas y respiración basal) y la abundancia de genes funcionales. Por otra parte, el impacto de los regímenes de cultivo sobre el C del suelo y las comunidades microbianas está mediado por la distribución del tamaño de los agregados: mayormente pronunciado en los macro-agregados que en los micro-agregados. A su vez, la hibridación fluorescente *in situ* (FISH por sus siglas en inglés) en combinación con la técnica dirigida al ARNr 16S se aprovechó para estudiar la estructura de las CMS y la dinámica de la actividad de microbios específicos (bacterias nitrificantes, bacterias reductoras de sulfato, organismos acumuladores de polifosfato). Así, la combinación de FISH con la tinción de la biomasa microbiana total que posee una alta afinidad por el ADN facilita el reconocimiento de microorganismos activos [19].

El microbioma en el suelo: diversidad, distribución e impacto

La estructura de las CMS está estrechamente relacionada con el tipo de vegetación, calidad de la MOS, región geográfica, temperatura, agua, disponibilidad de nutrientes y pH del suelo. Por otra parte, en [26] se examinaron los suelos a nivel general y de la rizosfera. Se implementaron métodos de perfiles fisiológicos (placas BioLog Eco) y enfoques basados en el ADN (pirosecuenciación) para medir los cambios en las comunidades bacterianas durante el crecimiento de rizosferas de soja en el campo.

El análisis de ácidos grasos de fosfolípidos (PLFA) sirve para cuantificar la biomasa microbiana y la composición de la comunidad, especialmente en sedimentos y suelos [27]. Los enfoques moleculares sugieren que las comunidades bacterianas de la rizosfera sufrieron cambios significativos a nivel de filo, mientras las *Proteobacterias* resultaron dominantes, las *Acidobacterias* y los *Firmicutes* fueron inferiores durante el crecimiento. En paralelo, el análisis de las unidades taxonómicas operativas mostró que en las comunidades bacterianas de la rizosfera, al igual que *Bacillus*, *Bradyrhizobium* y *Rhizobium*, las rizobacterias promotoras del creci-



miento vegetal (PGPR por sus siglas en inglés) cambiaron de manera específica para cada etapa. Estos informes evidenciaron la correlación existente entre las comunidades bacterianas de la rizosfera y el crecimiento de la planta de soja.

Las comunidades fúngicas del suelo son esenciales para la retención de nutrientes (lixiviación de N y pérdidas de N_2O), dado que proporcionan rutas de transporte y reciclaje de C; asimismo, estos especímenes son más resistentes a las perturbaciones del cambio climático (como la sequía) que sus contrapartes de manejo intensivo dominado por bacterias [28]. El incremento de la proporción hongos-bacterias en el suelo se ha relacionado con el aumento del C y, consecuentemente, con la proporción C:N; el mismo efecto se extiende a diversas aportaciones orgánicas como el compostaje a base de coníferas, los regímenes de humedad del suelo y recubrimiento de cultivos con arveja [29]. En pocas palabras, la acumulación de C en el suelo da mayor soporte a la diversidad de las CMS en comparación a las zonas de cultivo circundantes [30].

En [31] se describió un experimento de campo a largo plazo en el que se compararon los sistemas de agricultura ecológica y convencional en busca de correlaciones entre la abundancia de taxones y el régimen de fertilización. Los resultados exhibieron una mayor presencia de filos bacterianos y varios taxones fúngicos en los suelos fertilizados con estiércol. En otras instancias, se han empleado enfoques moleculares para revelar el rol funcional de los hongos asociados a las raíces que participan en la dinámica del C del ecosistema del bosque boreal. Una comparación cuantitativa, basada en PCR, de la abundancia de hongos y bacterias a lo largo de un gradiente de pH del suelo reveló que tres grupos principales (*Ascomycetos*, *Basidiomycetos* y *Quitridiomycetos*) gobernaban la comunidad fúngica, independientemente del pH [32].

Otro punto de vista sugiere que los árboles de bosques templados se asocian con comunidades de hongos (micorrízicos arbusculares, HMA o ectomicorrízicos) para facilitar su acceso a nutrientes y agua, alterando así el C del suelo y el ciclo de nutrientes [33]. Por su parte, en los bosques tropicales, la proporción de N inorgánico a orgánico del suelo estuvo fuertemente influenciada por la estructura de suelo, flora y clima (SFC) [34]; asimismo, los efectos de las ectomicorrízicas (ECM) en el ciclo del N permitieron la monodominancia de las especies de árboles en un bosque montano tropical [35].

Los nematodos son un importante, abundante y diverso grupo de invertebrados, miembros de la comunidad biótica del suelo y cuya evaluación composicional podría proporcionar una visión única de los procesos biológicos del suelo. Esta consecuencia se debe a que diferentes grupos de nematodos están especializados según sus fuentes de alimento, por lo que desempeñan roles esenciales en el ecosistema. Además, las comunidades cumplen diversos objetivos que los distinguen como valiosos bioindicadores de la salud del suelo, por ejemplo, el suministro de alimento a múltiples hongos, bacterias y parásitos de plantas. En este sentido, algunos investigadores han realizado estudios basados en la secuenciación de eucariotas, incluidos los nematodos, utilizando ADN ambiental extraído directamente de suelos y sedimentos. El experimento hizo posible establecer una huella metabólica de nematodos, lo que permite la cuantificación funcional de la biomasa, la actividad metabólica y el flujo de energía de c en la red alimentaria del suelo [36], [37].

Las arqueas desempeñan funciones ecológicas fundamentales en la MOS que implican energía, pH y factores geoquímicos, incluida la oxidación o la reducción de metales, así como la alteración de las condiciones químicas del entorno. La comparación global de las arqueas del suelo realizada en [38] determinó que el 2 % de las 454 secuencias obtenidas eran arqueas debido al cebador 16s generalizado que se utilizó, lo que indica una abundancia relativa menor en comparación con las bacterias.

TABLA 2.

Técnicas actuales y emergentes utilizadas en la detección de las CMS y sus correspondientes modelos de cultivo.

DIVERSIDAD MICROBIANA	SESIÓN	MÉTODO	RESULTADOS	CULTIVO Y CITACIÓN
Bacteria, arquea	Sesión de drenaje (abril), sesión inundada (agosto)	PCR (16S rARN) y pirosecuencia	La actividad microbiana, la presencia de procariontas, la diversidad y la estructura de la comunidad se modificaron en función de la estación, el pH y la fertilización a largo plazo.	<i>Oryza sativa</i> [39]
Bacteria, hongos	Fertilizante inorgánico y fertilizante orgánico, sin control de fertilizantes	Amplificación de genes y secuencia profunda	Se alteraron significativamente las propiedades del suelo, los índices de riqueza y composición microbiana.	<i>Oryza sativa</i> [40]
Nematodos	Labranza convencional, labranza cero y orgánica	Meta-código de barras y análisis morfológico	Se reportaron doce nematodos con un umbral de similitud del 99 %, 3034 únicos y 30 familias. El análisis morfológico recuperó 21 familias de nematodos.	<i>Triticum</i> , <i>Glycine</i> , <i>Vicia villosa</i> [41]



Bacteria	Suelo en su totalidad y rizosfera	PCR y secuencia Illumina Miseq	La abundancia relativa de la mayoría de los filos bacterianos se incrementó significativamente en los suelos de la rizosfera y en su totalidad.	<i>Glycine</i> y <i>Zea mays</i> [42]
Bacteria, hongos	Abril, junio, septiembre (efecto de diferentes labranzas (0-5, 5-10, 10-20 cm))	PLFA	Los PLFA bacterianos fueron el registro más bajo, mientras que los PLFA fúngicos fueron mayores en septiembre, como lo muestra la relación hongos:bacterias con el aumento de la fertilización con N.	<i>Zea mays</i> [43]
Hongos	De septiembre a junio (trigo) y de junio a agosto (leguminosas)	Secuenciación de genes y PLFA	Los efectos de las rotaciones de cultivos de cobertura aumentaron varias OTU de AMF en el suelo sub-superficial. Se reportó temporada de cultivo de trigo a diferencia del barbecho registrado en verano. No hubo aumento significativo de carbón orgánico del suelo.	<i>Triticum</i> , <i>Fabaceae</i> [44]

AMF: hongos micorrízicos arbusculares; OTU: unidades taxonómicas operacionales; PLFA: ácidos grasos de fosfolípidos (por sus siglas en inglés).

Mejora de la interacción planta-microbios

Las plantas interactúan con las CMS tan intensa, recíproca y frecuentemente [45] que resulta necesario un análisis integrado basado en el tipo funcional de las plantas, composición de la CMS y procesos biogeoquímicos del suelo. Un estudio de este tipo permitiría comprender los efectos de las retroalimentaciones por encima y por debajo del suelo en su función ecológica [46], [47].

En [48] se mostró que la incorporación de los microbios en los modelos biogeoquímicos mejoraba sustancialmente la predicción de la dinámica del C del suelo. La evidencia sugiere que una mayor diversidad de plantas permite el aprovechamiento del C y, a su vez, puede producir impactos positivos en los microorganismos asociados a las raíces (hongos micorrízicos arbusculares y bacterias Gram negativas) [49]. Dichos microorganismos absorben el C recién fotosintetizado, contribuyendo así al ciclo de C al introducirlo al sistema del suelo. Estas interacciones se producen entre las PGPR y la raíz, mediando la adquisición de nutrientes y la tolerancia a las enfermedades por parte de la planta. Las rizobacterias (*Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Herbaspirillum* y *Pseudomonas*) son un grupo diverso de microbios [50] que participan en la estimulación del crecimiento de las plantas mediante la fijación del

N_2 atmosférico; asimismo, están implicadas en la producción de fitohormonas, el antagonismo contra los patógenos, solubilización del fosfato, producción de sideróforos y formación de biopelículas. Las raíces de las plantas liberan una variedad de compuestos a la rizosfera que sirven como fuentes de C y energía para los microorganismos [51].

Conclusión

Las CMS participan en cuantiosos procesos edáficos imprescindibles de los agroecosistemas, por lo que su diversidad es fundamental para mantener una óptima calidad del suelo. Esta revisión engloba la distribución espacial junto con estudios ecológicos como las prácticas de manejo de la tierra, las interacciones planta-microbio y las estrategias metodológicas avanzadas. Los métodos modernos de adquisición de datos permiten un mejor análisis de la función microbiana del suelo y proporcionan información sobre las prácticas agrícolas que permitirán aumentar la producción de alimentos de forma sostenible. Una visión completa de los atributos ecológicos y las distribuciones espaciales de las CMS debería mejorar la predicción de los cambios, su estructura y, a su vez, el funcionamiento del suelo.

Declaración de interés en competencia

Los autores declaran que no tienen competencia financiera conocida, intereses ni relaciones personales que influyeran el trabajo reportado en este documento.

Declaración del autor

No tenemos ningún conflicto de interés en la publicación de este artículo en esta revista. Todos los autores han accedido a su publicación.



Referencias

- [1] M. Miransari, "Soil microbes and the availability of soil nutrients", *Acta Physiologiae Plantarum*, vol. 35, pp. 3075–3084, 2013.
- [2] E. E. Kuramae, E. Yergeau, L. C. Wong, A. S. Pijl, J. A. van Veen y G. A. Kowalchuk, "Soil characteristics more strongly influence soil bacterial communities than land-use type", *FEMS microbiology Ecology*, vol. 79, pp. 12–24, 2012.
- [3] A. M. Keith, B. Boots, C. Hazard, R. Niechoj, J. Arroyo, G. D. Bending, T. Bolger, J. Breen, N. Clipson, F. M. Doohan y C. T. Griffin, "Cross-taxa congruence, indicators and environmental gradients in soils under agricultural and extensive land management", *European Journal of Soil Biology*, vol. 49, pp. 55–62, 2011.
- [4] D. Finn, P. M. Kopittke, P. G. Dennis y R. C. Dalal, "Microbial energy and matter transformation in agricultural soils", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 111, pp. 176–192, 2017.
- [5] B. Küstermann, J. C. Munch y K. J. Hülsbergen, "Effects of soil tillage and fertilization on resource efficiency and greenhouse gas emissions in a long-term field experiment in Southern Germany", *European Journal of Agronomy*, vol. 49, pp. 61–73, 2013.
- [6] K. J. Van Groenigen, A. Hastings, D. Forristal, B. Roth, M. Jones y P. Smith, "Soil C storage as affected by tillage and straw management: An assessment using field measurements and model predictions", *Agriculture, Ecosystem & Environment*, vol. 140, pp. 218–225, 2011.
- [7] X. Sui, R. Zhang, B. Frey, L. Yang, M. H. Li y H. Ni, "Land use change effects on diversity of soil bacterial, Acidobacterial and fungal communities in wetlands of the Sanjiang Plain, northeastern China", *Scientific Reports*, vol. 9(1), pp. 1–14, 2019.
- [8] A. P. Smith, E. Marín, M. A. De Graaff y T. C. Balser, "Microbial community structure varies across soil organic matter aggregate pools during tropical land cover change", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 77, pp. 292–303, 2014.
- [9] M. Delgado, F. Covelo, F. T. Maestre y A. Gallardo,

- “Biological soil crusts affect small-scale spatial patterns of inorganic N in a semiarid Mediterranean grassland”, *Journal of Arid Environment*, vol. 91, pp. 147–150, 2013.
- [10] J. L. Rodrigues, V. H. Pellizari, R. Mueller, K. Baek, E. D. Jesus, F. S. Paula, B. Mirza, G. S. Hamaoui Jr., S. M. Tsai, B. Feigl y J. M. Tiedje, “Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 110, no. 3, pp. 988–993, 2013.
- [11] S. Frenk, A. Dag, U. Yermiyahu, I. Zipori, Y. Hadar y D. Minz, “Seasonal effect and anthropogenic impact on the composition of the active bacterial community in Mediterranean orchard soil”, *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 91, no. 9, pp. 1–12, 2015.
- [12] N. Fierer, J. Ladau, J. C. Clemente, J. W. Leff, S. M. Owens, K. S. Pollard, R. Knight, J. A. Gilbert y R. L. McCulley, “Reconstructing the microbial diversity and function of pre-agricultural tallgrass prairie soils in the United States”, *Science*, vol. 342, no. 6148, pp. 621–624, 2013.
- [13] R. Jacoby, M. Peukert, A. Succurro, A. Koprivova y S. Kopriva, “The role of soil microorganisms in plant mineral nutrition-current knowledge and future directions”, *Frontiers in Plant Science*, vol. 8, pp. 1–19, 2017.
- [14] J. F. Biddle, S. Fitz, S. C. Schuster, J. E. Brenchley y C. H. House, “Metagenomic signatures of the Peru Margin subseafloor biosphere show a genetically distinct environment”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 105, pp. 10583–10588, 2008.
- [15] Lagomarsino, S. Grego y E. Kandeler, “Soil organic carbon distribution drives microbial activity and functional diversity in particle and aggregate-size fractions”, *Pedobiologia*, vol. 55, no. 2, pp. 101–110, 2012.
- [16] R. M. Peralta, C. Ahn y P. M. Gillevet, “Characterization of soil bacterial community structure and physicochemical properties in created and natural wetlands”, *Science of the Total Environment*, vol. 443, pp. 725–732, 2013.
- [17] Y. Wang, H. F. Sheng, Y. He, J. Y. Wu, Y. X. Jiang, N. F. Y. Tam y H. W. Zhou,



“Comparison of the levels of bacterial diversity in freshwater, intertidal wet-land, and marine sediments by using millions of Illumina tags”, *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 78, no. 23, pp. 8264–8271, 2012.

- [18] A. K. Bartram, M. D. Lynch, J. C. Stearns, G. Moreno-Hagelsieb y J. D. Neufeld, “Generation of multi-million 16S rRNA gene libraries from complex microbial communities by assembling paired-end Illumina reads”, *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 77, pp. 3846–3852, 2011.
- [19] T. Zhang, M. F. Shao y L. Ye, “454 Pyrosequencing reveals bacterial diversity of activated sludge from 14 sewage treatment plants”, *ISME Journal*, vol. 6, no. 6, pp. 1137–1147, 2011.
- [20] K. Wallenius, H. Rita, A. Mikkonen, K. Lappi, K. Lindström, H. Hartikainen, A. Raateland y R. M. Niemi, “Effects of land use on the level, variation and spatial structure of soil enzyme activities and bacterial communities”, *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 43, no. 7, pp. 1464–1473, 2011.
- [21] M. S. Montecchia, O. S. Correa, M. A. Soria, S. D. Frey, A. F. García y J. L. Garland, “Multivariate approach to characterizing soil microbial communities in pristine and agricultural sites in Northwest Argentina”, *Applied Soil Ecology*, vol. 47, no. 3, pp. 176–183, 2011.
- [22] D. Goss, L. W. Mendes, C. D. Borges, J. L. Rodrigues y S. M. Tsai, “Amazon forest-to-agriculture conversion alters rhizosphere microbiome composition while functions are kept”, *FEMS microbiology*, vol. 95, no. 3, pp. 1–13, 2019.
- [23] F. Vitali, G. Mastromei, G. Senatore, C. Caroppo y E. Casalone, “Long lasting effects of the conversion from natural forest to poplar plantation on soil microbial communities”, *Microbiological Research*, vol. 182, pp. 89–98, 2016.
- [24] R. He, K. Yang, Z. Li, M. Schädler, W. Yang, F. Wu, B. Tan, L. Zhang y Z. Xu, “Effects of forest conversion on soil microbial communities depend on soil layer on the eastern Tibetan Plateau of China”, *PloS one*, vol. 12, no. 10, pp. 1–13, 2017.
- [25] L. Lee Cruz, D. P. Edwards, B. M. Tripathi y J. M. Adams, “Impact of logging and forest conversion to oil palm

- plantations on soil bacterial communities in Borneo", *Applied Environmental Microbiology*, vol. 79, no. 23, pp. 7290–7297, 2013.
- [26] Sugiyama, Y. Ueda, T. Zushi, H. Takase y K. Yazaki, "Changes in the bacterial community of soybean rhizospheres during growth in the field", *PLoS One*, vol. 9, pp. 1–9, 2014.
- [27] N. Lewe, S. Hermans, G. Lear, L. T. Kelly, G. Thomson Laing, B. Weisbrod, S. A. Wood, R. A. Keyzers y J. R. Deslippe, "Phospholipid fatty acid (PLFA) analysis as a tool to estimate absolute abundances from compositional 16S rRNA bacterial metabarcoding data", *Journal of Microbiological Methods*, vol. 188, pp. 106271, 2021.
- [28] Williams y K. Hedlund, "Indicators of soil ecosystem services in conventional and organic arable fields along a gradient of landscape heterogeneity in southern Sweden", *Applied Soil Ecology*, vol. 65, pp. 1–7, 2013.
- [29] M. A. Cregger, C. W. Schadt, N. G. McDowell, W. T. Pockman y A. T. Classen, "Response of the soil microbial community to changes in precipitation in a semiarid ecosystem", *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 78, no. 24, pp. 8587–8594, 2012.
- [30] L. D'Acunto, M. Semmartin y C. M. Ghersa, "Uncultivated margins are source of soil microbial diversity in an agricultural landscape", *Agriculture, Ecosystem & Environment*, vol. 220, pp. 1–7, 2016.
- [31] M. Hartmann, B. Frey, J. Mayer, P. Mäder y F. Widmer, "Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming", *The ISME journal*, vol. 9, pp. 1177–1194, 2014.
- [32] J. Rousk, P. C. Brookes y E. Bååth, "Investigating the mechanisms for the opposing pH relationships of fungal and bacterial growth in soil", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 42, no. 6, pp. 926–934, 2010.
- [33] R. P. Phillips, E. Brzostek y M. Midgley, "The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests", *New Phytologist*, vol. 199, no. 1, pp. 41–51, 2013.
- [34] B. G. Waring, R. Adams, S. Branco y J. S. Powers, "Scale-dependent variation in nitrogen cycling and soil fungal communities along



gradients of forest composition and age in regenerating tropical dry forests", *New Phytologist*, vol. 209, no. 2, pp. 845–854, 2016.

- [35] Corrales, S. A. Mangan, B. L. Turner y J. W. Dalling, "An ectomycorrhizal nitrogen economy facilitates monodominance in a neotropical forest", *Ecology Letters*, vol. 19, no. 4, pp. 383–392, 2016.
- [36] H. Ferris, "Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web", *European Journal of Soil Biology*, vol. 46, no. 2, pp. 97–104, 2010.
- [37] H. Ferris, S. Sánchez Moreno y E. B. Brennan, "Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production", *Applied Soil Ecology*, vol. 61, pp. 16–25, 2012.
- [38] S. T. Bates, D. Berg Lyons, J. G. Caporaso, W. A. Walters, R. Knight y N. Fierer, "Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil", *The ISME journal*, vol. 5(5), pp. 908–917, 2010.
- [39] J. H. Ahn, J. Song, B. Y. Kim, M. S. Kim, J. H. Joa y H. Y. Weon, "Characterization of the bacterial and archaeal communities in rice field soils subjected to long-term fertilization practices", *Journal of Microbiology*, vol. 50(5), pp. 754–765, 2012.
- [40] J. Wang, Y. Song, T. Ma, W. Raza, J. Li, J. G. Howland, Q. Huang y Q. Shen, "Impacts of inorganic and organic fertilization treatments on bacterial and fungal communities in a paddy soil", *Applied Soil Ecology*, vol. 112, pp. 42–50, 2017.
- [41] A. M. Treonis, S. K. Unangst, R. M. Kepler, J. S. Buyer, M. A. Cavigelli, S. B. Mirsky y J. E. Maul, "Characterization of soil nematode communities in three cropping systems through morphological and DNA metabarcoding approaches", *Scientific Reports*, vol. 8(1), pp. 1–12, 2018.
- [42] J. Liu, Z. Yu, Q. Yao, X. Hu, W. Zhang, G. Mi, X. Chen y G. Wang, "Distinct soil bacterial communities in response to the cropping system in a Mollisol of northeast China", *Applied Soil Ecology*, vol. 119, pp. 407–416, 2017.
- [43] B. Sun, S. Jia, S. Zhang, N. B. McLaughlin, X. Zhang, A. Liang, X. Chen, S. Wei y S. Liu, "Tillage, seasonal and depths effects on soil microbial properties in black soil of Northeast China", *Soil*

- and Tillage Research, vol. 155, pp. 421–428, 2016.
- [44] Somenahally, J. I. DuPont, J. Brady, J. McLawrence, B. Northup y P. Gowda, "Microbial communities in soil profile are more responsive to legacy effects of wheat-cover crop rotations than tillage systems", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 123, pp. 126–135, 2018.
- [45] Q. Guo, L. Yan, H. Korpe-lainen, Ü. Niinemets y C. Li, "Plant-plant interactions and N fertilization shape soil bacterial and fungal communities", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 128, pp. 127–138, 2019.
- [46] S. M. Juice, C. A. Walter, K. E. Allen, D. M. Berardi, T. W. Hudiburg, B. N. Sulman y E. R. Brzostek, "A new bioenergy model that simulates the impacts of plant-microbial interactions, soil carbon protection, and mechanistic tillage on soil carbon cycling", *Global Change Biology Bioenergy*, vol. 14(3), pp. 346–363, 2022.
- [46] T. R. Sveen, T. Netherway, J. Juhanson, J. Oja, P. Borgström, M. Viketoft, J. Strengbom, R. Bommarco, K. Clemmensen, S. Hallin y M. Bahram, "Plant-microbe interactions in response to grassland herbivory and nitrogen eutrophication", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 156, pp. 1–10, 2021.
- [46] O. Hararuk, M. J. Smith y Y. Q. Luo, "Microbial models with data-driven parameters predict stronger soil carbon responses to climate change", *Global Change Biology*, vol. 21(6), pp. 2439–2453, 2015.
- [48] P. G. Mellado, M. Lange, D. Bachmann, A. Gockele, S. Karlowsky, A. Milcu, C. Piel, C. Roscher, J. Roy y G. Gleixner, "Plant diversity generates enhanced soil microbial access to recently photosynthesized carbon in the rhizosphere", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 94, pp. 122–132, 2016.
- [49] M. M. Qaisrani, A. Zaheer, M. S. Mirza, T. Naqqash, T. B. Qaisrani, M. K. Hanif, G. Rasool, K. A. Malik, S. Ullah, M. S. Jamal y Z. Mirza, "A comparative study of bacterial diversity based on culturable and culture-independent techniques in the rhizosphere of maize (*Zea mays L.*)", *Saudi Journal of Biological Science*, vol. 26(7), pp. 1344–1351, 2019.
- [50] T. E. Cheeke, R. P. Phillips, E. R. Brzostek, A. Rosling, J. D. Bever y P. Fransson, "Domi-



nant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function", *New Phytologist*, vol. 214(1), pp. 432–442, 2017.