



INTRODUCCIÓN A LA BIOLOGÍA Y MICROBIOLOGÍA DE SUELOS

**Rosmery Katherine Cruz O'Byrne
Nelson Virgilio Piraneque Gambasica
Sonia Esperanza Aguirre Forero**

Colección Ciencias Agrarias
Serie: Agronomía

Catalogación en la publicación – Biblioteca Nacional de Colombia

Cruz O'Byrne, Rosmery Katherine, autor

Introducción a la biología y microbiología de suelos / Rosmery Katherine Cruz O'Byrne, Nelson Virgilio Piraneque Gambasica, Sonia Esperanza Aguirre Forero -- Primera edición -- Santa Marta : Editorial Unimagdalena, 2023.

1 recurso en línea : archivo de texto: PDF -- (Ciencias agrarias. Agronomía)

Incluye referencias bibliográficas.

ISBN 978-958-746-574-7 (pdf) -- 978-958-746-575-4 (e-pub)

1. Biología de suelos 2. Microbiología de suelos 3. Agricultura sostenible 4. Sostenibilidad I. Piraneque Gambasica, Nelson Virgilio, autor II. Aguirre Forero, Sonia Esperanza, autor

CDD: 578.757 ed. 23

O-BoBN- a1106420

Primera edición, enero de 2023

2023 © Universidad del Magdalena. Derechos Reservados.

Editorial Unimagdalena

Carrera 32 n.º 22-08

Edificio de Innovación y Emprendimiento

(57 - 605) 4381000 Ext. 1888

Santa Marta D.T.C.H. - Colombia

editorial@unimagdalena.edu.co

<https://editorial.unimagdalena.edu.co/>

Colección Ciencias Agrarias, serie: Agronomía

Rector: Pablo Vera Salazar

Vicerrector de Investigación: Jorge Enrique Elías-Caro

Diseño de Editorial: Luis Felipe Márquez Lora

Diagramación: Eduard Hernández Rodríguez

Diseño de portada: Orlando Javier Contreras Cantillo

Corrección de estilo: Juan Diego Mican González

Santa Marta, Colombia, 2023

ISBN: 978-958-746-574-7 (pdf)

ISBN: 978-958-746-575-4 (epub)

DOI: [10.21676/9789587465747](https://doi.org/10.21676/9789587465747)

Hecho en Colombia - Made in Colombia

La UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA, en su calidad de editora y titular de derechos patrimoniales de autor, y en su propósito de contribuir con la difusión y divulgación del conocimiento, la producción intelectual y la educación, dispone autorizar la reproducción impresa o digital del presente libro, de manera total o parcial, así como su distribución, difusión o comunicación pública (puesta a disposición) en medio impreso o digital de manera libre y gratuita, en tanto se mantenga la integridad del texto y se dé la correspondiente cita a sus autores y mención institucional. Queda prohibida la comercialización o venta a cualquier título de este material.



Las opiniones expresadas en esta obra son responsabilidad de los autores y no compromete al pensamiento institucional de la Universidad del Magdalena, ni genera responsabilidad frente a terceros.

Agradecimientos

Nuestros más sinceros agradecimientos a todas las personas que hacen parte de nuestra trayectoria familiar y profesional; principalmente, a nuestros estudiantes, a quienes va dirigido este módulo, con los que convivimos y son nuestro estímulo para seguir aprendiendo, y para quienes fue pensado con el objetivo de transmitir y compartir el conocimiento. También, a todos los profesionales que han trabajado en la disciplina y sobre los cuales se basa esta obra. Igualmente, a todos aquellos que intervienen de manera directa y técnica para que la biología y microbiología de suelo sea conocida por un amplio número de personas que busquen la reducción del hambre, la producción y el consumo responsable, la acción por el clima y mejorar la vida de los ecosistemas terrestres.

Presentación

La seguridad alimentaria, tanto a nivel mundial como nacional, es un reto. Solo en Colombia, antes de la pandemia por el COVID-19 el 54,2 % de la población vivía con algún grado de inseguridad alimentaria¹. De estos, 6,2 millones tienen necesidades de seguridad alimentaria y nutrición (agravada por la pandemia), y 3,5 millones tienen un grado de inseguridad alimentaria aguda, que se espera que para 2021 haya ascendido a 10 millones, extendiéndose a zonas urbanas y periurbanas². Partiendo de ello, es prioridad establecer leyes y programas de erradicación del hambre, así como fomentar la agricultura familiar y el desarrollo agrícola sostenible con énfasis en adaptación al cambio climático como un enfoque integral que incluya acciones para la conservación del suelo, recurso vital en la producción de alimentos y regulación de los ciclos biogeoquímicos.

1. Asociación Nacional de Industriales [ANDI]. (2021). *La Cámara de Alimentos de la ANDI y ABACO presentan estudios sobre la situación nutricional en Colombia en el marco de la Alianza por la Nutrición Infantil «Alimentando Sueños»*. <http://www.andi.com.co/Home/Noticia/17140-la-camara-de-alimentos-de-la-andi-y-abaco>

2. OCHA. (2021). *Panorama de las necesidades humanitarias: Colombia*. <https://www.humanitarianresponse.info/es/operations/colombia/document/colombia-pnh-hno-panorama-de-necesidades-humanitarias-mar-2021>

La sostenibilidad ambiental está estrechamente ligada a la biota edáfica, por lo que fortalecer el conocimiento en el área es una de las estrategias para mantener los rendimientos agrícolas y otros servicios ecosistémicos. No existe contradicción entre la sostenibilidad y el adecuado manejo agrícola; por el contrario, los organismos del suelo protegen las reservas de carbono y liberan nutrientes para las plantas, mantienen la estructura del recurso y son decisivos en los ciclos biogeoquímicos como el del nitrógeno, en el que transforman las formas puras en amonio y nitrato para ser absorbidos por los vegetales. En síntesis, los organismos del suelo aportan una serie de servicios ecosistémicos esenciales para preservar la vida.

El módulo argumenta la importancia de la biota del suelo, la sostenibilidad de la producción agropecuaria y la conservación del ecosistema. Se presentan tres unidades académicas que sintetizan los principios básicos de la disciplina a través de un material de aprendizaje metodológico y didáctico que permite que el estudiante identifique, describa y reconozca los organismos del suelo. A su vez, fortalece la línea de suelos en los programas de ciencias agrícolas, pecuarias, ambientales y naturales, sin excluir a los demás interesados en el tema que puedan acceder al contenido, seleccionado de forma minuciosa de acuerdo con la experticia de los autores y la práctica docente, y disfrutarlo. Si bien se tiene consciencia de que este aporte aún puede mejorar, se reconoce su utilidad para facilitar el proceso de aprendizaje y crear expectativas en el lector que incentiven la profundización del tema.

Con miras a facilitar el proceso de aprendizaje y dinamizar la autonomía del estudiante, el texto está dirigido a la formación del futuro profesional con un enfoque contextual y en un escenario de aplicación a ciencias agrarias y ambientales. Considerando todo lo anterior, los autores expresan que es

una revisión bibliográfica del tema, en la que reconocen la propiedad intelectual de los textos consultados por medio de la referenciación. De igual modo, se hace énfasis en que la intención del material es académica-didáctica para desarrollar pensamiento crítico y científico en los estudiantes.

Contenido

Agradecimientos	4
Presentación	5
Unidad 1. Introducción a la biología de suelos	16
Objetivo de la unidad	16
Destreza del criterio de desempeño	16
Actividades de reconocimiento	17
Visión histórica sobre la biología de suelos	17
El suelo como hábitat.....	20
Comunidades del suelo y sus roles	21
Microflora y microfauna	22
Virus.	23
Bacterias.	24
Hongos.	31
Nemátodos.....	36
Protozoos.	39
Rotíferos.....	42
Tardígrados.....	44
Mesofauna	46
Ácaros.....	47
Colémbolos.....	50
Proturanos.	53
Dipluros.....	54
Enquitréidos.	56
Pseudoescorpiones.....	57

Macrofauna	58
Lombrices de tierra.....	59
Hormigas.....	63
Termitas.....	65
Escarabajos.	67
Miriápodos.	69
Isópodos.....	71
Larvas de insectos.	72
Megafauna.....	74
Red trófica del suelo.....	77
Resumen de la unidad 1	79
Cuestionario de la unidad 1	79
Referencias de la unidad 1	85
 Unidad 2. Introducción a la microbiología de suelos...	109
Objetivo de la unidad	109
Destreza del criterio de desempeño.....	109
Actividades de reconocimiento	109
Visión histórica sobre la microbiología de suelos...	110
Estudios de diversidad microbiana en suelos.....	116
Ciclo de nutrientes	118
Ciclo del carbono	119
Descomposición de residuos y mineralización de carbono.	121
Materia orgánica del suelo y la humificación.....	122
Ciclo del nitrógeno	126
Mineralización de nitrógeno (amonificación) e inmovilización.....	127
Fijación biológica de nitrógeno.....	130
Nitrificación.....	131
Desnitrificación.....	134
Ciclo del fósforo	136

Mineralización e inmovilización de fósforo.....	136
Solubilización de fósforo.....	140
Oxidación y reducción de fósforo.....	142
Ciclo del azufre.....	142
Mineralización e inmovilización de azufre.	144
Oxidación y reducción de azufre.	146
Relaciones simbióticas en el suelo.....	147
Rizobacterias y bacterias endófitas	147
Micorrizas	149
Resumen de la unidad 2	151
Cuestionario de la unidad 2	152
Referencias de la unidad 2	158

Unidad 3. Conceptos biológicos en la sostenibilidad

del suelo	170
Objetivo de la unidad	170
Destreza del criterio de desempeño.....	170
Actividades de reconocimiento	171
Indicadores biológicos de calidad del suelo.....	171
Interrelaciones microbianas en el suelo	174
Organismos del suelo y sostenibilidad de los agroecosistemas.....	179
Regulación climática.....	183
Microorganismos en la agricultura.....	186
Estrategias de conservación para la promoción de la biodiversidad del suelo: énfasis en el trópico seco...	191
Aplicación directa de materia orgánica.....	193
Compost.....	193
Abonos verdes.	195
Biocarbón o biochar	200
Uso de microorganismos	202

Incorporación de policultivos y sistemas agroforestales.....	203
Clasificación y ventajas de los sistemas agroforestales.....	206
Ordenamientos agroforestales.....	207
Estrategias educativas y políticas	208
Resumen de la unidad 3	211
Cuestionario de la unidad 3.....	211
Textos sugeridos	212
Videos sugeridos	212
Referencias de la unidad 3	213

Lista de tablas

Tabla 1. Porcentaje de componentes del citoplasma y pared celular en plantas.....	123
Tabla 2. Interacciones microbianas del suelo entre dos organismos	179
Tabla 3. Efectos de la aplicación de enmiendas de compost al suelo	194

Lista de figuras

Figura 1. Clasificación esquemática de la biota del suelo basada en el ancho del cuerpo	22
Figura 2. Tipos de bacteria según su forma	25

Figura 3. Ejemplos de proteobacterias del suelo (alphaproteobacterias, Rhizobiales). A) Nódulos de <i>Sinorhizobium meliloti</i> en las raíces de la leguminosa <i>Medicago truncatula</i> ; B) <i>Sinorhizobium meliloti</i> ; C) <i>Rhizobium leguminosarum</i>	29
Figura 4. Ejemplos de hongos del suelo. A) <i>Sarcoscypha coccinea</i> (Ascomycota); B) Micorrizas de <i>Cenococcum geophilum</i> (Ascomycota) en raíces de <i>Betula ermanii</i> ; C) Hifas de <i>C. aeophilum</i> extendidas desde un esclerodio; D) <i>Xerocomus pruinatus</i> (Basidiomycota); E) Ectomicorrizas de <i>X. pruinatus</i> (Basidiomycota) en raíces de <i>Fagus</i> sp.....	33
Figura 5. Ejemplos de nemátodos del suelo. A) Bacterívoro <i>Acrobeles mariannae</i> (Rhabditida); B) Fungívoro <i>Aphelenchus</i> sp. (Rhabditida); C) Herbívoro <i>Helicotylenchus pseudorobustus</i> (Rhabditida); D) Omnívoro <i>Prodorylaimus filarum</i> (Dorylaimida); E) Parásito de plantas <i>Belonolaimus longicaudatus</i> (Rhabditida); F) Predador de otros nemátodos <i>Mylonchulus sigmaturus</i> (Dorylaimida).....	38
Figura 6. Ejemplos de protozoos del suelo. A) Ameba testada <i>Euglypha rotunda</i> (Cercozoa); B) Ameba desnuda <i>Mayorella</i> sp. (Amoebozoa); C) Ciliado <i>Pseudoplatyophrya nana</i> (Ciliophora)	41
Figura 7. Ejemplos de rotíferos del suelo. A) <i>Philodina roseola</i> (Bdelloidea), reconocido por su capacidad de entrar en estado de anhidrobiosis en respuesta a la desecación; B) <i>Adineta</i> sp. (Bdelloidea); C) <i>Habrotrocha</i> sp. (Bdelloidea)	43
Figura 8. Ejemplo de tardígrado de suelos <i>Paramacrobiotus richtersi</i> . A) Estado activo; B) Estado anhidrobiótico con formación de capa protectora (tun) .	45

Figura 9. Ejemplos de ácaros. A) Fungívoro y detritívoro <i>Scheloribates pallidulus</i> (Oribátida, Acariforme); B) Predador <i>Dissoloncha superbus</i> (Mesostigmata, Parasitiforme)	49
Figura 10. Ejemplos de colémbolos. A) <i>Orchesella villosa</i> (Entomobryomorpha); B) <i>Monobella grassei</i> (Poduromorpha); C) <i>Katiannina macgillivrayi</i> (Symphypleona); D) <i>Neelus murinus</i> (Neelipleona)	51
Figura 11. Ejemplo de proturano <i>Acerentomon</i> sp. (Acerentomata)	54
Figura 12. Ejemplos de dipluros. A) <i>Campodea augens</i> (Campodeidae); B) <i>Gollumjapyx smeagol</i> (Japygidae)	55
Figura 13. Ejemplo de enquitréido <i>Enchytraeus albidus</i> .	56
Figura 14. Ejemplos de pseudoescorpiones. A) <i>Chthonius delmastroi</i> ; B) <i>Roncus sardous</i>	58
Figura 15. Ejemplos de lombrices de tierra. A) <i>Eisenia foetida</i> (Lumbricidae); B) <i>Amyntas whitteni</i> (Megascolecidae); C) <i>Eudrilus eugeniae</i> (única especie de Eudrilidae); D) <i>Martiodrilus tenkatei</i> (Glossoscolecidae).....	60
Figura 16. Ejemplos de hormigas. A) Depredadora <i>Odontomachus</i> sp.; B) Cortadora de hojas <i>Atta laevigata</i> (hormiga culona); C) Especializada en melaza <i>Lasius niger</i> , que cuida de los pulgones.....	64
Figura 17. Ejemplos de termitas. A) <i>Anoplotermes</i> sp. (Termitidae); B) <i>Reticulitermes</i> sp. (Rhinotermitidae); C) <i>Mastotermes darwiniensis</i> (Mastotermitidae); D) <i>Stolotermes ruficeps</i> (Termopsidae)	66

Figura 18. Ejemplos de escarabajos del suelo. A) Depredador <i>Pseudoxyscheila</i> sp. (Carabidae); B) Depredador <i>Nicrophorus concolour</i> (Silphidae); C) Fungívoro <i>Liodopria</i> sp. (Leiodidae); D) Coprófago pelotero <i>Scarabaeus laticollis</i> (Scarabaeidae)	69
Figura 19. Ejemplos de miriápodos. A) <i>Gigantomorpha immanis</i> (Diplopoda); B) <i>Scolopendra cingulata</i> (Chilopoda); C) <i>Scutigera</i> sp. (Symphyla); D) Miembro de la familia Pauropodidae (Pauropoda)	70
Figura 20. Ejemplos de isópodos del suelo. A) <i>Porcellio scaber</i> (Oniscidea, Porcellionidae); B) <i>Armadillidium vulgare</i> (Oniscidea, Armadillidiidae)	72
Figura 21. Ejemplos de larvas de insectos. A) <i>Eleodes</i> sp. (Coleoptera); B) <i>Delia radicum</i> (Diptera); C) <i>Duponchelia fovealis</i> (Coleoptera)	73
Figura 22. Ejemplos de megafauna del suelo. A) Topo (Talpidae); B) Musaraña <i>Blarina brevicauda</i> (Soricidae); C) Rata topo desnuda <i>Heterocephalus glaber</i> (Bathyergidae); D) Rata topo de Damara <i>Fukomys damarensis</i> (Bathyergidae); E) Salamandras <i>Salamandra salamandra</i> ; F) Cecilias <i>Caecilia pulchraserrana</i> (Gymnophiona, Caeciliidae); G) Serpiente ciega <i>Ramphotyphlops braminus</i> (Typhlopidae); H) Lagarto sin patas <i>Lialis burtonis</i> (Pygopodidae)	76
Figura 23. Red trófica de las comunidades del suelo	78
Figura 24. Ciclo del carbono	120
Figura 25. Mecanismo para la formación y protección de sustancias húmicas	125
Figura 26. Propiedades de las sustancias húmicas	126
Figura 27. Ciclo del nitrógeno	128
Figura 28. Ciclo del fósforo	137

Figura 29. Ciclo del azufre.....	143
Figura 30. Propiedades y procesos biológicos en relación con la calidad del suelo y la sostenibilidad	172
Figura 31. Vínculos entre las variables esenciales de la biodiversidad del suelo (anillo exterior) y los sectores políticos (parte superior de la figura) mediante el uso de indicadores ecológicos del suelo (centro de la figura).	174
Figura 32. Procesos biológicos del suelo: interrelaciones y funciones de los organismos en el ecosistema.....	175
Figura 33. Actividades esenciales en el suelo y los organismos involucrados.....	182
Figura 34. Relación entre las comunidades, los servicios y las funciones ecosistémicas del suelo	184
Figura 35. Ejemplo de rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal según su clasificación.....	189
Figura 36. Nabo forrajero (<i>Raphanus sativus</i>) como abono verde en Tibasosa, Boyacá.....	197
Figura 37. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo que pueden modificarse después de la adición de biocarbón	202

Unidad 1. Introducción a la biología de suelos

Objetivo de la unidad

Al finalizar el estudio y la comprensión de los temas, el estudiante debe:

- a. Definir biología y microbiología de suelos.
- b. Describir el suelo de forma holística como un sistema biológico.
- c. Discutir sobre el rol de los organismos en el suelo y el ambiente.
- d. Establecer la diferencia entre la microfauna, mesofauna, macrofauna y megafauna del suelo con algunos ejemplos.

Destreza del criterio de desempeño

- El estudiante reconoce la vida en el suelo y su importancia en el ecosistema.
- El estudiante explica e identifica los organismos del suelo.

Actividades de reconocimiento

1. ¿Qué sabes de la biota del suelo?
2. ¿Cuántos organismos edáficos puedes nombrar?
3. ¿Qué conoces de la red trófica del suelo?
4. ¿Puedes describir por qué son importantes los organismos del suelo?
5. La pedosfera es uno de los principales reservorios globales de biodiversidad. ¿Por qué es tan importante esta característica?

Visión histórica sobre la biología de suelos

La primera historia sobre el suelo y su biota fue escrita en Oriente, donde los eruditos fueron reconocidos en las primeras cortes reales chinas (Paul, 2007). Los antiguos chinos poseían un conocimiento sofisticado acerca de los suelos y su relación con el crecimiento de las plantas (Coleman *et al.*, 2018a) y, en reconocimiento de la importancia de la actividad biológica en los suelos, consideraban a las lombrices de tierra como «ángeles de la tierra» (Blakemore, 2002). Los griegos, por su parte, creían que había cuatro elementos básicos (tierra, aire, fuego y agua) y, entendiendo el papel de las lombrices en la descomposición de la materia orgánica, Aristóteles las consideró como los «intestinos de la tierra» (Edwards, 1998).

Los griegos y los romanos también tenían una clara diferenciación de las capacidades productivas de diferentes tipos de suelos (Coleman *et al.*, 2018a). Se refirieron como «grasos» a los suelos buenos y como «magros» a aquellos que poseían menor calidad (Whitney, 1925). Para los escritores romanos, *humus* se refería a suelo o tierra. Virgilio (79-19 a. C.), en su obra *Georgics*, nombró al suelo arcilloso *pinguis humus* y usó

las palabras *humus*, *solum* o *terra* para las nociones de suelo y tierra. Columela, en el siglo I d. C., señaló: «El trigo necesita dos pies de buen humus» (Feller, 1997).

El conocimiento se estancó en Europa durante los mil quinientos años anteriores al Renacimiento a finales del siglo XV, cuando se marcó el final del mundo medieval occidental con el surgimiento de la perspectiva de que las leyes que gobiernan el mundo están sujetas a estudio. El concepto de controles biológicos y abióticos que pueden ser estudiados e influenciados por los humanos marcó el comienzo del conocimiento actual de la biota del suelo y sus procesos (Paul, 2007). La palabra «humus» parece haber entrado en el vocabulario científico europeo en el siglo XVIII, encontrándose en la *Enciclopedia* de Diderot y d'Alembert (vol. 8) de 1765 como:

Humus, historia natural, esta palabra latina a menudo es tomada prestada por los naturalistas (incluso en francés) y denota el molde, la tierra del jardín, la tierra formada por descomposición de la planta. Se refiere a la tierra marrón u oscura en la superficie del suelo. Refiérase al moho o al moho vegetal (Feller, 1997, p. 16).

A principios del siglo XIX, las principales autoridades con una visión biológica de los suelos eran Leeuwenhoek, Linnaeus y otros predarwinianos, y luego el propio Darwin (Coleman *et al.*, 2018a). En 1881, Charles Darwin publicó su último libro, titulado *La formación de moho vegetal a través de la acción de las lombrices, con observaciones sobre sus hábitos*, resultado de varias décadas de observaciones y mediciones detalladas sobre las lombrices de tierra y las ciencias naturales (Feller *et al.*, 2003). Darwin describió la importancia de las actividades de las lombrices de tierra en la formación del suelo

y el humus, así como el papel de la excavación y la actividad digestiva (bioturbación) en la fertilidad, los procesos geológicos y el entierro de restos arqueológicos (Brown *et al.*, 2003; Vidal *et al.*, 2011). A partir de sus observaciones, Darwin se convirtió en el precursor de la biología del suelo, considerado por Yarilov (1936) como uno de los fundadores de la ciencia moderna del suelo y por Ghilarov (1983) como el verdadero fundador de la ecología de suelos.

La primera visión científica de los suelos como cuerpos naturales que se desarrollan bajo la influencia del clima y la actividad biológica que actúa sobre sustratos geológicos surgió en Rusia con el trabajo de Dokucháyev y sus seguidores (Feller, 1997), en Europa con las descripciones de Müller del desarrollo del horizonte del suelo (Tandarich *et al.*, 2002), y en Inglaterra con las observaciones de Darwin sobre la clasificación textural a través de actividades animales que resultaron en el desarrollo de los horizontes (Johnson y Schaetzl, 2015).

En la década de 1920, con el desarrollo teórico a través del Atlántico, las ideas de la pedogénesis ganaron un amplio reconocimiento en los Estados Unidos (Coleman *et al.*, 2018a), y en 1941 Jenny publicó *Factores formadores de suelo*, una obra clásica donde plasma las ideas de Dokucháyev y formula la famosa ecuación fundamental de los factores formadores del suelo:

$$s = f(cl, o, r, p, t),$$

donde s = estado de una masa de suelo en un momento determinado; f = función; cl = clima; o = organismos; r = relieve; p = material parental, y t = tiempo (Jenny, 1941).

Jenny enfatizó la importancia de la biota del suelo, y desde la publicación de su trabajo la investigación en ecología del suelo ha experimentado un «renacimiento», a medida que se reconoce ampliamente la importancia de la actividad biológica, su formación, la dinámica de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes (Coleman *et al.*, 2018a).

El suelo como hábitat

El suelo (pedosfera) puede ser definido como la interacción entre los organismos vivos (biosfera), las rocas y los minerales (litosfera), el agua (hidrosfera) y el aire (atmósfera). Así, representa un sistema altamente complejo y heterogéneo donde la intensidad de sus interacciones es regulada por el clima (Voroney y Heck, 2015). La compleja naturaleza física y química de este recurso, con una estructura porosa, una inmensa superficie y un suministro extremadamente variable de materiales orgánicos, alimentos, agua y productos químicos, proporciona una variedad de hábitats para una multitud de organismos (Orgiazzi *et al.*, 2016). Entonces, el hábitat del suelo no es más que la totalidad de organismos vivos que lo habitan, incluidas plantas, animales y microorganismos, y su entorno abiótico (Voroney y Heck, 2015).

La pedosfera es uno de los principales reservorios globales de biodiversidad (Bardgett y Van der Putten, 2014; FAO, 2015b). Alberga al menos la cuarta parte de la diversidad biológica del planeta, y más del 40 % de los organismos vivos en los ecosistemas terrestres están asociados durante su ciclo de vida directamente con los suelos (Decaëns *et al.*, 2006; FAO, 2015b). Actualmente, este recurso es considerado como un ser vivo que puede albergar en 1 m² más de

1.000 especies de invertebrados (FAO, 2015a; 2015b), y en un solo gramo puede contener kilómetros de hifas de hongos, más de 10^9 células bacterianas y arqueales, y organismos que pertenecen a decenas de miles de especies diferentes (Voroney y Heck, 2015).

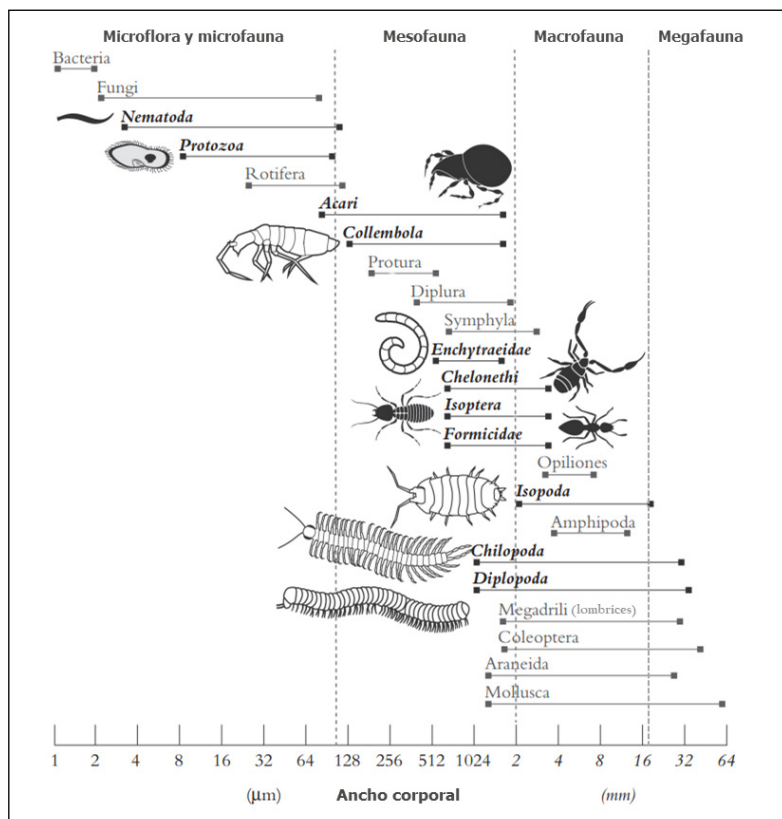
Comunidades del suelo y sus roles

Las comunidades de suelo son sistemas jerárquicos donde varios tipos de organismos habitan volúmenes críticamente diferentes (FAO *et al.*, 2020). El número, la composición y la diversidad de especies en un ecosistema particular dependen de muchos factores, como la temperatura, la humedad, la acidez, el contenido de nutrientes y la naturaleza de los sustratos orgánicos (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Si bien es evidente que las comunidades del suelo son tan diversas tanto en tamaño como en cantidad de especies, todavía existe una incertidumbre sustancial sobre el número real de estas. Las investigaciones sobre la fauna presente se han visto limitadas por su inmensa diversidad, su pequeño tamaño y el desafío técnico de identificarla (Orgiazzi *et al.*, 2016). Esto genera algunas dificultades cuando se trata de describir o cuantificar los conjuntos de fauna del suelo y la estructura de la red trófica.

Sin embargo, existen diferentes formas con las que se intenta clasificar la fauna del suelo. Entre ellas se destaca la clasificación de acuerdo con el ancho corporal. Los organismos presentes en este recurso poseen un ancho corporal que varía de 20 nm (0,02 μ m) a 20-30 cm (200-300 mm) y tradicionalmente se dividen en cuatro clases de tamaño: microfauna, mesofauna, macrofauna y megafauna (Swift *et al.*, 1979) (figura 1).

Figura 1. Clasificación esquemática de la biota del suelo basada en el ancho del cuerpo



Fuente: Nielsen (2019).

Microflora y microfauna

La microfauna del suelo son aquellos organismos con un ancho corporal menor a 0,1 mm (100 μm) (Swift *et al.*, 1979). Los grupos predominantes son los protozoos (Protozoa) y los nemátodos (Nematoda) (10 μm a 0,1 mm), pero los rotíferos

(Rotífera) y los tardígrados (Tardigrada) son comunes en algunos tipos de ecosistemas (Nielsen, 2019). También incluye a la microflora (microorganismos), representada por los virus, las bacterias y los hongos (Fungi) (20 nm a 10 μ m) (FAO *et al.*, 2020). Este tipo de organismos viven principalmente en la solución del suelo (agua gravitacional, capilar e higroscópica), y participan en la descomposición de la materia orgánica, así como en la meteorización de los minerales del suelo (Coleman *et al.*, 2018b; FAO *et al.*, 2020).

Virus.

Los virus son partículas de material genómico de ADN o ARN dentro de una capa de proteína, a veces contenida dentro de una envoltura de lípidos. Al depender de la maquinaria de la célula huésped para la replicación, una partícula viral libre resulta biológicamente inerte y está sujeta a degradación biológica y ambiental (FAO *et al.*, 2020). Estas partículas afectan a casi todos los organismos de la Tierra y tienen una gran influencia en la agricultura, la salud y los procesos biogeoquímicos. Sin embargo, se sabe muy poco sobre ellas en un contexto ambiental, y aún menos sobre su diversidad y ecología en el suelo (Starr *et al.*, 2019).

El primer esfuerzo por estudiar los virus del suelo fue realizado por Williamson *et al.* (2003) a través de microscopía de epifluorescencia, y desde ese momento se han examinado otros aspectos de la ecología viral del suelo. Con la misma técnica, se han reportado abundancias entre $1,31 \times 10^9$ y $4,17 \times 10^9$ virus/g de peso seco en suelos forestales y entre $8,7 \times 10^8$ y $1,1 \times 10^9$ virus/gramo en suelos agrícolas (Williamson *et al.*, 2005). Asimismo, otro estudio reportó abundancias virales en suelos desérticos entre $2,2 \times 10^3$ y $1,1 \times 10^7$ virus/g (Gonzalez-Martin *et al.*, 2013).

Investigaciones más recientes realizadas por Starr *et al.* (2019), en las que se aplican técnicas moleculares, sugieren que los virus de ARN del suelo son diversos y abundantes e infectan principalmente hongos y algunas bacterias. No obstante, es posible que también infecten a vertebrados y plantas. Con base en la filogenia viral, gran parte de la diversidad identificada fue de la familia Narnaviridae, que puede parasitar hongos, y Leviviridae, que puede infectar proteobacterias.

Aunque los avances metodológicos recientes han mejorado enormemente la capacidad para estudiar las comunidades virales del suelo en los últimos años, aún no se han explorado en detalle las contribuciones de la ecología viral del suelo a las redes tróficas, los ciclos de nutrientes, la salud y la calidad del recurso (Emerson, 2019). Sin embargo, Roy *et al.* (2020) reportan haber hallado indicios del papel de los virus en los ciclos del nitrógeno (N) y carbono (C) al identificar una correlación entre la abundancia de virus con el contenido de estos elementos en el suelo, así como con la relación C:N. Otros investigadores afirman que cuando la infección viral causa la muerte de la célula huésped, puede movilizar carbono celular en un proceso que quizás ha sido pasado por alto en el ciclo del carbono (Starr *et al.*, 2019).

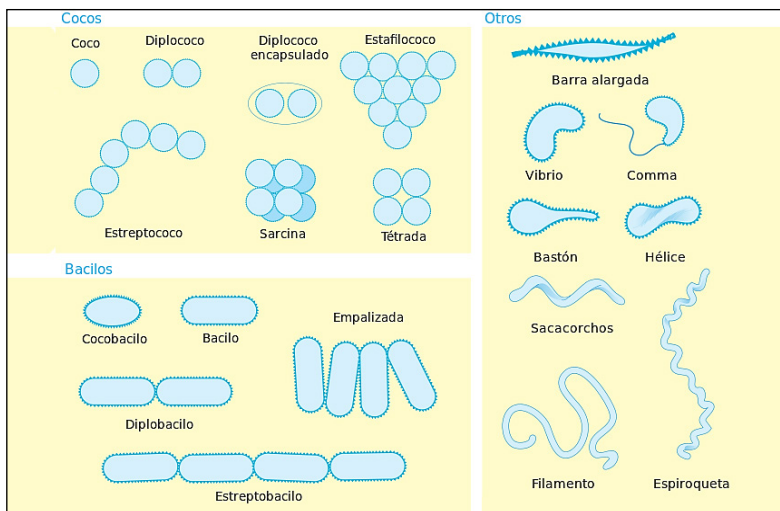
Bacterias.

Las bacterias son procariotas que comprenden organismos microscópicos, unicelulares o con las células formando asociaciones simples. La mayoría de las bacterias tienen un diámetro de 0,2 μm y una longitud entre 2-8 μm . Poseen una variedad de formas: redondas o esféricas (cocos), barras (bacilos) y otras como vibrios, espiroquetas que pueden adherirse entre sí formando diversos arreglos bacterianos (figura 2). Sin embargo, muchas bacterias pueden asumir varias formas

(pleomórficas) en respuesta a las condiciones del entorno (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Este tipo de microorganismos existen en la Tierra billones de años antes que las plantas y los animales, y poseen diversas formas de metabolismo que los hacen altamente adaptables a diferentes condiciones ambientales (Madigan *et al.*, 2015). Se encuentran en todos los entornos del planeta, desde aguas termales y respiradores de aguas profundas hasta la atmósfera y la nieve ártica. También pueden colonizar plantas, animales y humanos como patógenos, simbioses o simplemente formando una comunidad comensal. Algunas son capaces de vivir sin oxígeno (anaerobios), mientras que otras dependen de este elemento para crecer (aerobios), e incluso en algunos casos logran adaptarse para vivir en presencia o ausencia de oxígeno (anaerobios facultativos) (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 2. Tipos de bacteria según su forma



Fuente: Ruiz (2013).

Desde una perspectiva funcional, las bacterias se clasifican en tres grupos principales: fotoautótrofas, como las cianobacterias, que utilizan el dióxido de carbono (CO_2) atmosférico como fuente de carbono y lo fijan utilizando energía luminosa, produciendo compuestos orgánicos que pueden ser utilizados por otros organismos (similar a la fotosíntesis de las plantas); quimioautótrofas o quimiolitótrofas, que utilizan CO_2 atmosférico como fuente de carbono (similar a las fotoautótrofas), pero obtienen energía de la oxidación de compuestos inorgánicos como amoníaco (NH_3), hierro y azufre, y la utilizan para la fijación de CO_2 y la producción de compuestos orgánicos, y quimioheterótrofas o quimioorganótrofas, que utilizan materiales orgánicos como fuente de energía y de carbono (similar a los animales) (Graham *et al.*, 2016; Madigan *et al.*, 2015).

Algunas especies de bacterias producen endosporas o exosporas. Si se descompone el término «endospora», se tiene, por una parte, el prefijo «endo», que significa «dentro», y, por otra parte, «espora», que se refiere a la «estructura inactiva», por lo que las endosporas son estructuras de resistencia formada dentro de la célula. Por el contrario, las exosporas se desarrollan externamente (Orgiazzi *et al.*, 2016). Las esporas son entonces estructuras especializadas resistentes a condiciones de calor, deshidratación, congelación, productos químicos tóxicos, enzimas y radiación ultravioleta que les permiten a las bacterias proteger su material genético hasta que las condiciones óptimas retornen y puedan reformarse (germinar y prosperar nuevamente) (Hobot, 2015; Orgiazzi *et al.*, 2016).

Las bacterias forman parte de la microflora vital en la rizosfera al participar en los ciclos biogeoquímicos de nutrientes durante los cuales liberan elementos esenciales para su reciclaje. También descomponen la materia orgánica muerta, son

los únicos microorganismos capaces de la fijación biológica de nitrógeno y son responsables de mitigar la toxicidad de los metales pesados (Hassan *et al.*, 2017; Orgiazzi *et al.*, 2016). Además, las bacterias promueven el crecimiento y mejoran la productividad de las plantas mediante la secreción de reguladores de crecimiento, lo que también ayuda a la absorción de nutrientes por las plantas (Nadeem *et al.*, 2014). Constituyen el grupo de microorganismos más abundante en el suelo (Allison, 1973), y sus filos más diversos y abundantes son las proteobacterias, los firmicutes, las actinobacterias y las cianobacterias (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Las proteobacterias son el filo bacteriano más grande y diverso, y contienen aproximadamente el 30 % del número total de especies bacterianas (Brenner *et al.*, 2005). Son bacterias gram-negativas que prevalecen en muchos ecosistemas del suelo, incluidas las rizosferas y los suelos salinos y semiáridos (Mhete *et al.*, 2020). Están relacionadas con una amplia gama de funciones involucradas en el ciclo del carbono, el nitrógeno y el azufre (Spain *et al.*, 2009). Entre estas se encuentran las alphaproteobacterias, representadas por el orden Rhizobiales, que son bacterias fijadoras de nitrógeno que forman nódulos en las raíces donde se produce este proceso (figura 3) (Liu y Liu, 2013).

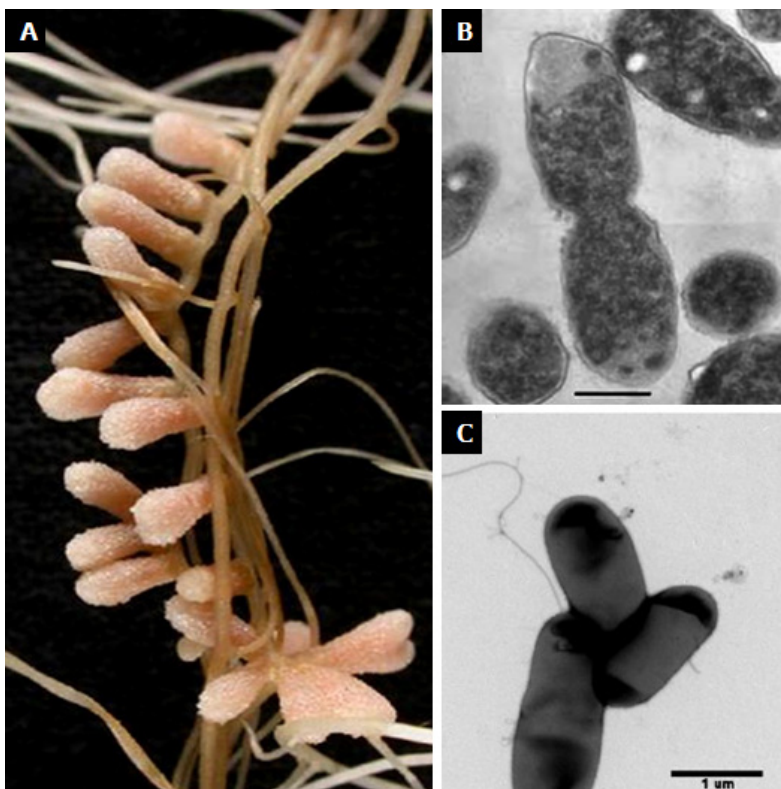
También cabe destacar, entre las proteobacterias, a las betaproteobacterias. A menudo, estas tienen capacidades de degradación versátiles, como las pertenecientes al género *Nitrosomonas*, importantes en el ciclo del nitrógeno por transformar amonio (NH_4^+) a nitrito (NO_2^-), volviendo el nitrógeno más disponible para las plantas (Locey, 2005; Philippon *et al.*, 2019). Asimismo, las gammaproteobacterias tienen una versatilidad metabólica y son importantes en la renovación de carbono orgánico y los procesos de ciclo del nitrógeno y el

azufre (Baker *et al.*, 2015). Entre ellas se encuentran las *Pseudomonas*, que tienen la capacidad de degradar y producir un espectro completo de compuestos, haciendo que estas especies tengan potencial en aplicaciones industriales, biorremediación, producción de polímeros y compuestos de bajo peso molecular, y biocontrol (Novik *et al.*, 2015).

Otras proteobacterias del suelo son las deltaproteobacterias. Aunque se detectan en cantidades relativamente bajas en comparación con otras clases de proteobacterias, tienen una función importante en el ecosistema. Por ejemplo, el orden Myxococcales comprende bacterias degradantes orgánicas y reductoras de azufre que habitan en el suelo (Mhete *et al.*, 2020).

En el filo de los firmicutes los géneros más representativos son *Bacillus* (aerobios estrictos o anaerobios facultativos) y *Clostridium* (anaeróbicos obligados), productores de endosporas (Chen, 2005; Orgiazzi *et al.*, 2016; Vos *et al.*, 2009). La mayoría de las especies de *Bacillus* que causan contaminación de alimentos son habitantes del suelo (ej., *B. cereus*). Algunas especies, debido a su patogenicidad en algunos insectos, se han utilizado con éxito en la agricultura para el control de plagas (ej., *B. popilliae*, *B. lentimorbus* y *B. thuringiensis*), y otras pueden ser peligrosas, como *B. anthracis*, que es considerada el arma biológica más letal para los seres humanos por ser el origen del ántrax (Orgiazzi *et al.*, 2016). *B. subtilis* desempeña un rol en los ciclos de nutrientes al solubilizar el fósforo del suelo, mejorar la fijación de nitrógeno y producir sideróforos que promueven el crecimiento vegetal y suprimen el de patógenos (Hashem *et al.*, 2019). Otras bacterias firmicutes fijadoras de nitrógeno también están presentes en los géneros *Clostridium* y *Paenibacillus* (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 3. Ejemplos de proteobacterias del suelo (alphaproteobacterias, Rhizobiales). A) Nódulos de *Sinorhizobium meliloti* en las raíces de la leguminosa *Medicago truncatula*; B) *Sinorhizobium meliloti*; C) *Rhizobium leguminosarum*



Fuente: Cheng *et al.* (2007), Delestre *et al.* (2015) y Maróti y Kondorosi (2014).

Las actinobacterias son un filo que consta de muchas bacterias gram-positivas que desempeñan un papel vital en el ciclo de compuestos orgánicos y se han relacionado con la

producción de materia orgánica del suelo, incluida la fabricación de los pigmentos negros llamados melanina, que se asocia con el ácido húmico del suelo (Shivlata y Satyanarayana, 2015). El nicho ecológico de la mayoría de las actinobacterias es la zona aeróbica del suelo, y se caracterizan por la producción de enzimas extracelulares que degradan macromoléculas complejas que se encuentran comúnmente en los suelos (ej., caseína, almidón, quitina, celulosa y lignocelulosa). Además, sintetizan y excretan miles de metabolitos, como los antibióticos. Este filo incluye a los géneros *Streptomyces*, capaces de producir una amplia variedad de antibióticos, y *Frankia*, que comprende bacterias fijadoras de nitrógeno que forman simbiosis de raíces con plantas (Orgiazzi *et al.*, 2016).

El filo de las cianobacterias constituye un grupo de bacterias fototróficas, evolutivamente antiguas, morfológicamente diversas y ecológicamente importantes (García-Pichel, 2009). Esto es posible debido a la presencia de clorofila, que también se encuentra en otros organismos fotosintéticos como algas y plantas. Las cianobacterias tienen la distinción de ser los fósiles más antiguos con más de 3,5 mil millones de años y han sido importantes en la configuración del curso de la evolución, así como en el cambio ecológico a lo largo de la historia de la Tierra. De hecho, el oxígeno atmosférico del que depende la especie humana fue generado por numerosas cianobacterias a través de la fotosíntesis. Además, la estructura fotosintética de las células vegetales, el cloroplasto, evolucionó a partir de antepasados de las cianobacterias (Orgiazzi *et al.*, 2016). En el suelo, participan en el ciclo del nitrógeno al convertir el nitrógeno atmosférico inerte en NH_3 (fijación de nitrógeno) que las plantas pueden utilizar. Este proceso no puede ocurrir en presencia de oxígeno, por lo que el nitrógeno se fija en células especializadas llamadas heterocistos, las cuales tienen

una pared especialmente engrosada que contiene un entorno anaeróbico (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Las cianobacterias establecen simbiosis con grupos de plantas ampliamente diseminados dentro del reino vegetal, incluidos los hongos (líquenes y un hongo no liquenizado, *Geosiphon*), briofitas, un helecho acuático, un grupo de gimnospermas, las cícadas y una planta con flores (la angiosperma, *Gunnera*) (Adams *et al.*, 2013; Bergman, 2002; Rai *et al.*, 2000). Un ejemplo son las cianobacterias filamentosas del género *Nostoc*, que colonizan una variedad de órganos de las plantas (Adams *et al.*, 2013). Estas bacterias fototróficas desempeñan un papel particularmente importante como productores primarios en áreas desérticas, donde actúan como organismos pioneros en la formación de comunidades biológicas de la corteza del suelo (biocorteza) (Büdel *et al.*, 2016). En estos entornos, mejoran las funciones del recurso aumentando el contenido de carbono y nitrógeno, la agregación y estabilidad del suelo y su estado hídrico (Chamizo *et al.*, 2012; Mager y Thomas, 2011). Muchas de estas funciones están relacionadas con su capacidad para secretar grandes cantidades de exopolisacáridos (EPS) (Rossi *et al.*, 2018).

Hongos.

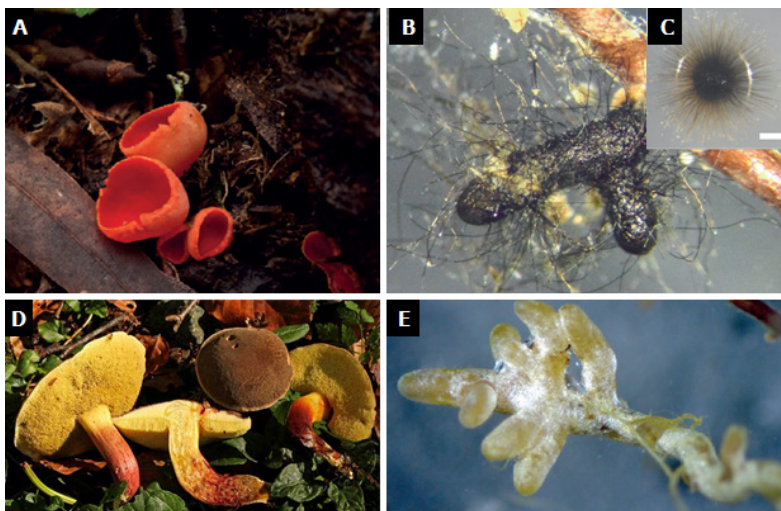
Los hongos son un grupo muy diverso de organismos eucariotas pertenecientes al reino Fungi. Hasta el momento se han descrito alrededor de 100.000 especies, y las estimaciones sobre el número total de especies oscilan entre 0,8 y 3,8 millones (Blackwell, 2011; Hawksworth y Lücking, 2017). Pueden ser tanto microscópicos como macroscópicos (cuerpos fructíferos o esporóforos) (Orgiazzi *et al.*, 2016), y es probable que la gran mayoría de las especies de hongos registradas hasta ahora pasen al menos una parte de su ciclo de vida en el sue-

lo. Estos organismos tienen papeles ecológicos fundamentales como descomponedores, mutualistas o patógenos de plantas y animales (FAO *et al.*, 2020). Como descomponedores, cumplen una tarea crucial en el ciclo de los nutrientes, y si bien están particularmente involucrados en el ciclo del carbono, el nitrógeno y el fósforo, también participan en la mayoría de los otros ciclos elementales del suelo (Ritz, 2005).

Como los hongos son heterótrofos que dependen del carbono fotosintético como fuente de alimento, las interacciones directas e indirectas con las plantas son una parte importante de su ecología. Los factores climáticos, seguidos de las variables edáficas y espaciales, constituyen los mejores predictores de la riqueza fúngica y la composición de la comunidad a escala global (Tedersoo *et al.*, 2014). A escala local, entretanto, la diversidad vegetal puede verse como uno de los principales impulsores de la riqueza fúngica (Hiiesalu *et al.*, 2014; Prober *et al.*, 2015). Los hongos más abundantes del suelo son los ascomicetos (filo Ascomycota) y basidiomicetos (Basidiomycota), aunque también pueden encontrarse otros filos como Glomeromycota, Zygomycota, Chytridiomycota y Blastocladiomycota (Orgiazzi *et al.*, 2016).

El filo Ascomycota se constituye como el grupo más grande de hongos con más de 64.000 especies descritas (Orgiazzi *et al.*, 2016). Este incluye levaduras y hongos filamentosos, hongos que se asocian con algas y cianobacterias que forman simbiosis con líquenes, especies de micorrizas, saprofitos y patógenos de plantas y animales (figura 4) (Money, 2016). Muchas especies son hongos septados que producen esporas sexuales (ascosporas) formadas en estructuras en forma de saco (ascos) y también pequeñas esporas asexuales (conidios). Algunas especies son asexuales y no forman ascos ni ascosporas (McConnaughey, 2014).

Figura 4. Ejemplos de hongos del suelo. A) *Sarcoscypha coccinea* (Ascomycota); B) Micorrizas de *Cenococcum geophilum* (Ascomycota) en raíces de *Betula ermanii*; C) Hifas de *C. aeophilum* extendidas desde un esclerodio; D) *Xerocomus pruinatus* (Basidiomycota); E) Ectomicorrizas de *X. pruinatus* (Basidiomycota) en raíces de *Fagus* sp.



Fuente: Obase *et al.* (2017), Orgiazzi *et al.* (2016) y Serrano (2012).

El filo Basidiomycota contiene más de 31.000 especies descritas. Incluye levaduras, hongos filamentosos, especies que se asocian con termitas y hormigas, especies de micorrizas y patógenos de animales, seres humanos y plantas (ej., las royas y el carbón) (figura 4) (Money, 2016). Los basidiomicetos son hongos septados que en su mayoría tienen un cuerpo fructífero (basidiocarpio) con un casquete en forma de paraguas (píleo), que se apoya en un tallo (estipe) donde se producen las esporas (Orgiazzi *et al.*, 2016). Algunos Basidiomycota también se reproducen asexualmente (McConnaughey, 2014).

El filo Glomeromycota es un grupo monofilético de hongos del suelo que se encuentran entre los microorganismos más importantes de la Tierra (Taylor *et al.*, 2015). Comprenden 240 especies pertenecientes a 17 géneros, entre los que se destacan *Glomus*, *Rhizopaghus*, *Sclerocystis*, *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Cetraspora* y *Acaulospora* (Orgiazzi *et al.*, 2016). Su importancia radica en que son biotróficos obligados y, por tanto, establecen una simbiosis mutualista con más del 90 % de las especies vegetales superiores (Vilela, 2021). Además, se cree que fueron cruciales en la colonización inicial del reino terrestre por plantas (Taylor *et al.*, 2015).

Las asociaciones biotróficas de estos hongos implican la formación de estructuras especializadas (*arbuscules*) que son efectivas en el intercambio de nutrientes y se han identificado en fósiles de plantas de hace 410 millones de años (Taylor *et al.*, 2015). Forman esporas asexuales relativamente grandes (hasta 1 mm) en el suelo, pero se desconoce la reproducción sexual (Volk, 2013). En todo caso, el registro fósil de estas esporas da fe de la diversidad temprana del grupo, así como del significado funcional de varios caracteres y patrones observados en las asociaciones micorrícicas modernas (Taylor *et al.*, 2015).

El filo Zygomycota representa un grupo heterogéneo, principalmente de saprobios que por lo general se encuentran en el suelo o en asociación con plantas, hongos, animales o humanos como patógenos oportunistas. Además, algunos son parásitos facultativos u obligados. Estos últimos, en particular, son especialmente hospedadores de artrópodos y hongos (Voigt y Kirk, 2014). Se han descrito más de 1.000 especies en este filo, la mayoría halladas en el suelo, siendo predominantes los géneros *Mucor*, *Mortierella* y *Rhizopus*, que son extremadamente comunes y reportados en casi todos los estudios micológicos del suelo. Incluye dos clases principales: los zigomicetos, que

comprenden el orden Mucorales (el más estudiado), y los tricomícetos (Orgiazzi *et al.*, 2016). Una característica única de este filo es la zigospora, que se forma dentro de una estructura llamada zigosporangio después de la fusión de hifas especializadas llamadas gametangias durante la reproducción sexual (Deacon, 2013). A menudo la zigospora madura tiene paredes gruesas y pasa por un periodo de inactividad antes de la germinación. Sin embargo, la reproducción asexual ocurre con mucha más frecuencia que la reproducción sexual en los zigomícetos (Orgiazzi *et al.*, 2016).

El filo Chytridiomycota, conocidos como quitridios, son hongos aeróbicos que operan como saprótrofos y patógenos en hábitats de agua dulce, salobre y marinos, y también son abundantes en el suelo. Son reconocidos como los hongos verdaderos más antiguos, y la gama de huéspedes de quitridios patógenos incluye otros hongos, algas, plantas y anfibios (Gould, 2009; Money, 2016). Se caracterizan por su estado asexual, representado por una zoospora móvil con un solo flagelo (Deacon, 2013). Aunque se consideran generalmente hongos acuáticos, prosperan en la red capilar alrededor de las partículas del suelo. Se han descrito alrededor de 700 especies, incluidas aquellas que viven en bosques templados y selvas tropicales (Orgiazzi *et al.*, 2016).

El filo Blastocladiomycota (blastoclados), junto con Chytridiomycota y Neocallimastigomycota, son hongos acuáticos que producen zoosporas flageladas. Además de vivir en hábitats de agua dulce, pueden encontrarse en el barro y el suelo, donde operan como saprótrofos, descomponen desechos de plantas y animales o parasitan artrópodos (Money, 2016). Se han descrito menos de 200 especies, y actualmente no se dispone de una evaluación fiable de su abundancia en el suelo (Money, 2016).

Nemátodos.

Los nemátodos son el grupo de animales más abundante en el suelo y en los ecosistemas acuáticos, y representan alrededor del 80 % de todos los animales de la Tierra (FAO *et al.*, 2020). Generalmente, las especies de nemátodos del suelo poseen una longitud <1 mm, aunque también pueden encontrarse con longitudes de hasta 5 mm (Nielsen, 2019). Tienen una población estimada de $4,40 \times 10^{20}$ individuos, que dependen de las películas de agua que rodean las partículas del suelo para su actividad e intercambio de gases (Orgiazzi *et al.*, 2016; Van den Hoogen *et al.*, 2019).

Estos organismos habitan los suelos superficiales de todo el mundo, con mayor abundancia en las regiones subárticas en comparación con regiones templadas o tropicales (Van den Hoogen *et al.*, 2019). Estudios de la distribución de especies de nemátodos del suelo evidencian que la mayoría son endémicas y solo una pequeña fracción son cosmopolitas. El clima, la vegetación y la física del suelo y las características químicas contribuyen a determinar la idoneidad del hábitat de cada comunidad de especies de nemátodos (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Los nemátodos tienen la capacidad de aprovechar muchas fuentes de alimento: son herbívoros, fungívoros, bacterívoros, depredadores de otros nemátodos y animales más pequeños, omnívoros y parásitos tanto de animales como de plantas, predominando los grandes órdenes Panagrolaimida, Rhabditida, Mononchida y Dorylaimida (figura 5) (Orgiazzi *et al.*, 2016; Van den Hoogen *et al.*, 2019). Esta capacidad se debe en gran medida a sus adaptaciones morfológicas y estrategias de supervivencia. Los nemátodos sobreviven a condiciones extremas cerrando su metabolismo, alterando sus vías bioquímicas y la forma del cuerpo y entrando en un estado de latencia (criptobiosis), que es reversible cuando vuelven las

condiciones ambientales favorables. Mientras se encuentran en criptobiosis, pueden ser dispersados por el viento (Orgiazzi *et al.*, 2016).

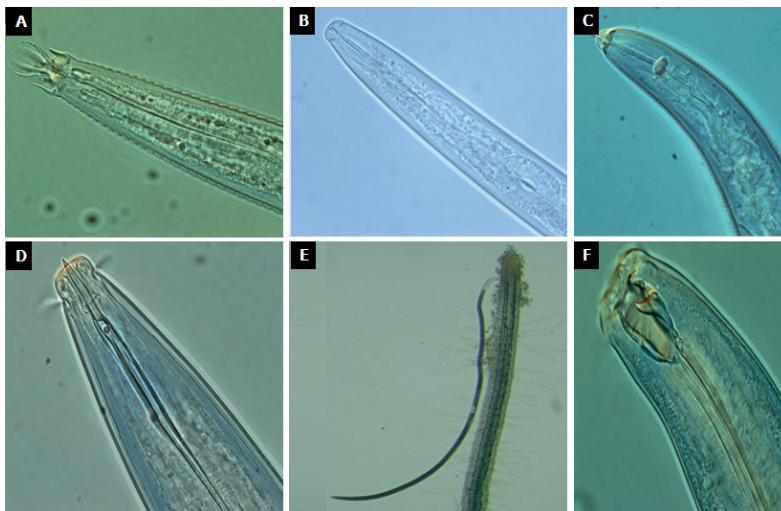
La abundancia de nemátodos del suelo generalmente disminuye al aumentar la profundidad y la distancia de las plantas, ya que muchos de ellos se concentran principalmente en la rizosfera (Coleman y Wall, 2015). Una vez están muy cerca de las raíces de las plantas, estos organismos son atraídos por ciertos factores químicos asociados con el crecimiento vegetal, particularmente el CO₂ y algunos aminoácidos. Estos factores pueden difundirse a través del suelo y tener un efecto atrayente sobre los nemátodos presentes a varios centímetros de la raíz (Agrios, 2005).

Dada la amplia gama de funciones tróficas que desempeñan, son importantes contribuyentes a una serie de funciones del ecosistema. De hecho, las numerosas investigaciones respecto a sus características y los rasgos de su ciclo de vida han dado como resultado el desarrollo de índices de calidad del suelo basados en la composición de su comunidad (FAO *et al.*, 2020; Orgiazzi *et al.*, 2016). Por ejemplo, las especies que se reproducen rápidamente en respuesta a una adición rica en nutrientes al suelo son «colonizadores», mientras que las especies con ciclos de vida largos y bajas tasas de reproducción son «persistentes» (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Los nemátodos son un componente importante en los ciclos de nutrientes del suelo, específicamente en los ciclos de carbono, nitrógeno y fósforo (Orgiazzi *et al.*, 2016; Song *et al.*, 2017). Por un lado, el consumo de bacterias por parte de estos organismos aumenta la tasa de descomposición de los compuestos químicos de la materia orgánica (mineralización de carbono y nitrógeno) en el suelo (Orgiazzi *et al.*, 2016). Por otro lado, los nemátodos retienen mayores cantidades de

nitrógeno de lo que necesitan, por lo que este se expulsa como NH_3 , que después de la nitrificación puede ser consumido fácilmente por plantas y bacterias (Ferris, 2010). De manera similar, se ha demostrado que la lixiviación de nitrógeno aumenta con la biomasa de nemátodos (De Vries *et al.*, 2013). También se ha establecido que la presencia de nemátodos aumenta significativamente la disponibilidad neta de nitrógeno y fósforo, así como la producción de biomasa vegetal en comparación con su ausencia (Gebremikael *et al.*, 2016).

Figura 5. Ejemplos de nemátodos del suelo. A) Bacterívoro *Acrobeles mariannae* (Rhabditida); B) Fungívoro *Aphelenchus* sp. (Rhabditida); C) Herbívoro *Helicotylenchus pseudorobustus* (Rhabditida); D) Omnívoro *Prodorylaimus filarum* (Dorylaimida); E) Parásito de plantas *Belonolaimus longicaudatus* (Rhabditida); F) Predador de otros nemátodos *Mylonchulus sigmaturus* (Dorylaimida)



Fuente: Foissner (1999) y Orgiazzi *et al.* (2016).

Respecto al carbono, los nemátodos son importantes en su dinámica debido al gran tamaño de su población mundial (FAO *et al.*, 2020). Respiran alrededor de 110 megatoneladas de carbono, equivalentes a aproximadamente 15 % del carbono liberado por los combustibles fósiles (Van den Hoogen *et al.*, 2019). Como consumidores, los nemátodos contribuyen en el flujo de carbono desde los microorganismos y la materia en descomposición hacia los animales de niveles tróficos superiores (Ferris, 2010). Además, se han demostrado niveles mayores de lixiviación de carbono orgánico disuelto cuando existe una mayor biomasa de nemátodos bacterívoros (De Vries *et al.*, 2013).

Muchas especies de nemátodos participan en la regulación biológica (FAO *et al.*, 2020). Si bien pueden ser fitopatógenos de cultivos agrícolas y aquellos que son fungívoros pueden afectar el crecimiento de las plantas indirectamente a través de la destrucción de hongos micorrícicos arbusculares (HMA) u otros hongos benéficos, también pueden ser agentes de control biológico (FAO *et al.*, 2020; Orgiazzi *et al.*, 2016). En ese orden de ideas, existen especies que son beneficiosas para el control de hongos, bacterias y poblaciones de insectos perjudiciales (Abate *et al.*, 2017; Yeates *et al.*, 2009).

Protozoos.

Los protistas son uno de los miembros de la biodiversidad del suelo menos estudiados debido a desafíos metodológicos, especialmente su aislamiento de la matriz (Geisen *et al.*, 2017). Hasta ahora se han registrado alrededor de 1.600 especies de protozoos del suelo, muchas de las cuales tienen adaptaciones especiales al entorno. Dependiendo del recurso, el número de protozoos varía de 10.000 a 1.000.000 de individuos por gramo de masa seca (Foissner, 2014), y aunque se

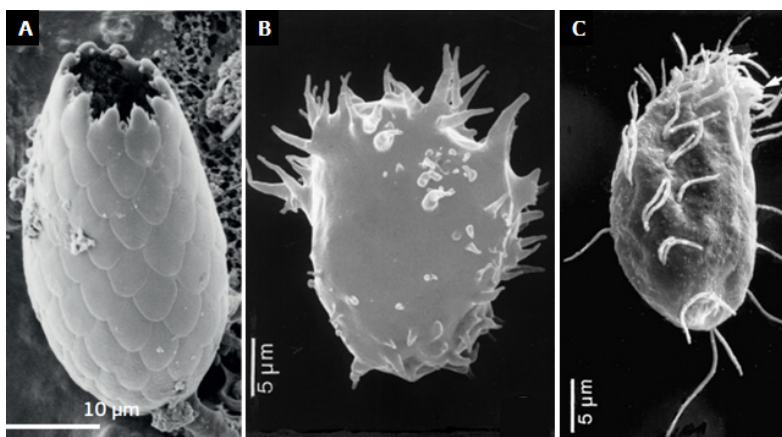
considera que se distribuyen principalmente en los pocos centímetros superiores del perfil del suelo, también se encuentran a profundidades de más de 200 metros en ambientes de aguas subterráneas (Sinclair y Ghiorse, 1989).

Los protozoos son en su mayoría heterótrofos, unicelulares y eucariotas, y suelen tener una longitud de 10 a 50 μm , pero las muestras más grandes pueden medir hasta 1 mm (Geisen *et al.*, 2017). Estos organismos son parafléticos, poseen discrepancias críticas en su agrupación taxonómica y se clasifican en al menos siete diferentes linajes de nivel de reino (Nielsen, 2019; Pawlowski *et al.*, 2012). Los protozoos del suelo de vida libre pertenecen principalmente a los grupos Amoebozoa, Ciliophora y Cercozoa, pero hay cada vez más pruebas de que Apicomplexa también puede ser abundante en algunos ecosistemas. A través de estas unidades taxonómicas hay una variación sustancial en la morfología, con cuatro tipos principales reconocidos: amebas desnudas, amebas testadas, ciliados y flagelados (figura 6) (Bonkowski, 2004).

La mayoría de los protozoos se alimentan predominantemente de bacterias y, al ser considerados como los principales consumidores de las bacterias en los suelos, forman la base del canal de la red trófica bacteriana. Sin embargo, representan una gama mucho más amplia de gremios de alimentación que incluye hongos, cianobacterias, algas, materia orgánica, otros protozoos e incluso fauna del suelo multicelular (Wilkinson y Mitchell, 2010). Además, cumplen un importante papel en el ciclo de nutrientes, específicamente en el del nitrógeno. Investigaciones realizadas por Kuikman y Van Veen (1989) señalan que los protozoos, al consumir bacterias, producen un aumento en el contenido de nitrógeno orgánico en el suelo y, por consiguiente, un aumento en la absorción de ese elemento

por las plantas, lo que los lleva a concluir que la alimentación de los protozoos estimula fuertemente la mineralización y la reposición del nitrógeno bacteriano.

Figura 6. Ejemplos de protozoos del suelo. A) Ameba testada *Euglypha rotunda* (Cercozoa); B) Ameba desnuda *Mayorella* sp. (Amoebozoa); C) Ciliado *Pseudoplatyophrya nana* (Ciliophora)



Fuente: Foissner (1999) y Orgiazzi *et al.* (2016).

En otros estudios realizados por Koller *et al.* (2013) se encontró que los protozoos movilizaban nitrógeno al consumir bacterias, y dicho elemento se translocaba a las plantas a través de los HMA, demostrando así una interacción entre los protozoos y los HMA. Estos autores también hallaron que la presencia de protozoos tanto en la materia orgánica como en la zona cercana a la raíz de las plantas estimula la fotosíntesis y la translocación de carbono desde la planta a través de los HMA a la materia orgánica, lo que resulta en una mayor asignación de tal elemento a las raíces y hacia la rizosfera,

aumentando así la explotación de nutrientes. Así, la capacidad de los protistas para mejorar el ciclo de nutrientes y promover el crecimiento de las plantas los hace potenciales bioestimulantes en la agricultura (Gao *et al.*, 2019).

Estos organismos también participan en la regulación biológica del suelo (FAO *et al.*, 2020) toda vez que su depredación de las comunidades bacterianas da forma a la composición de estas (Geisen *et al.*, 2018). Asimismo, trabajos recientes sugieren que diferentes taxones protistas tienen una preferencia de alimentación especializada, por lo que podrían estructurar el microbioma de una manera específica de especie (Schulz-Bohm *et al.*, 2017). Esto ha conllevado a que investigadores consideren el uso de protozoos como agentes de control biológico inducido (Jousset *et al.*, 2008).

Rotíferos.

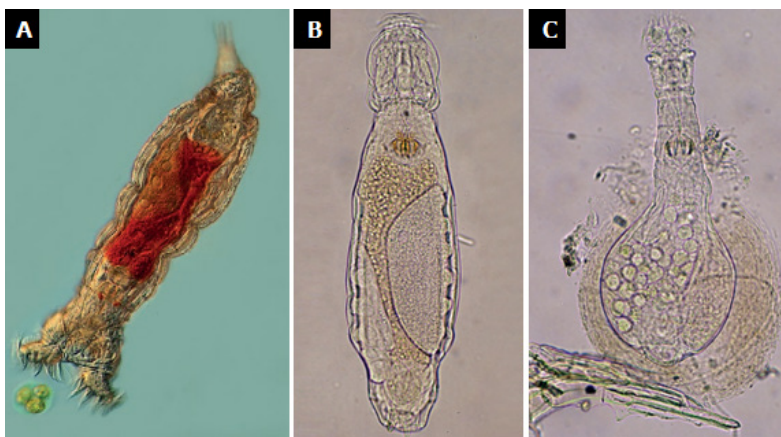
Los rotíferos son organismos invertebrados y multicelulares diminutos, de largo entre 0,05-3 mm, y en el suelo solo se encuentran donde existe una proporción significativa de películas de agua (Segers, 2007; Wallace *et al.*, 2015). Aunque generalmente se los considera organismos acuáticos y es posible que no figuren en los principales compendios de la biota del suelo, son un componente genuino de la microfauna que habita en él (Dindal, 1991; Wallwork, 1976). Debido a su tamaño, forma y hábitat, pueden confundirse con protozoos (Wallace *et al.*, 2015). Su cuerpo en su mayor parte es transparente y se subdivide en cabeza, tronco y pie (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Se pueden observar en grandes cantidades, particularmente en suelos húmedos y musgos, pero también pueden aparecer en suelos secos. Viven en prácticamente todos los hábitats terrestres, sobre todo cerca de la superficie (Orgiazzi

et al., 2016). Es posible encontrarlos en la hojarasca, musgos, líquenes e incluso en ambientes extremos donde se alimentan de bacterias o pequeñas células de algas. Algunos son depredadores de ciliados u otros rotíferos (Orgiazzi *et al.*, 2016; Segers, 2007).

Más del 90 % de los rotíferos del suelo son del orden Bdelloidea (Coleman *et al.*, 2018b), y aunque necesitan agua para vivir activamente, tienen la capacidad para sobrevivir periodos prolongados de desecación a través de un proceso llamado anhidrobiosis (un tipo de criptobiosis) en el que forman una capa protectora llamada «tun» (figura 7) (Orgiazzi *et al.*, 2016). Al estar en ese estado, pueden ser transportados fácilmente a otros hábitats y, cuando se elimina el estrés, se rehidratan y se vuelven activos (Coleman *et al.*, 2018b).

Figura 7. Ejemplos de rotíferos del suelo. A) *Philodina roseola* (Bdelloidea), reconocido por su capacidad de entrar en estado de anhidrobiosis en respuesta a la desecación; B) *Adineta* sp. (Bdelloidea); C) *Habrotrocha* sp. (Bdelloidea)



Fuente: Foissner (1999) y Orgiazzi *et al.* (2016).

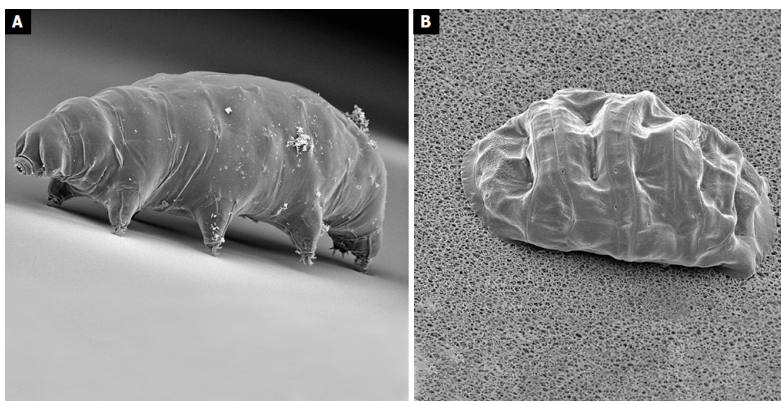
La mayoría de los rotíferos, en particular los bdelloides, solo se pueden identificar en vida. Esto ha obstaculizado su estudio de manera significativa en la medida en que se sabe poco de su papel en el funcionamiento de los sistemas del suelo (Orgiazzi *et al.*, 2016). Debido a sus altos niveles de población y su rápido metabolismo, los rotíferos probablemente cumplen una función importante en el ciclo de nutrientes en los suelos (Wallace *et al.*, 2015).

Tardígrados.

Los tardígrados son animales invertebrados microscópicos con longitud corporal variable desde 50 μm hasta 1.200 μm en adultos (ambos excluyendo el último par de patas). Los adultos maduros tienen un promedio de 250-500 μm , con muy pocas especies que superan los 800 μm (Nelson *et al.*, 2015). Los tardígrados son comunes tanto en sistemas marinos como en los de agua dulce, pero también en las películas de agua que rodean las partículas del suelo (Orgiazzi *et al.*, 2016). Debido a su apariencia, movimientos lentos y hábitat, se los conoce como «osos de agua» (figura 8).

Estos organismos se encuentran predominantemente en la superficie, de 1 a 3 cm de muchos suelos de pastizales, pero ciertos géneros (ej., *Macrobiotus*) son numerosos a profundidades de hasta 10 cm en los bosques de coníferas subalpinos (Ito y Abe, 2001). Se han encontrado tardígrados en grandes cantidades (hasta 2.000 por 10 m^2 de superficie del suelo) y están particularmente asociados con líquenes, musgos, hepáticas y angiospermas en roseta (Nelson y Adkins, 2001; Nelson y Higgins, 1990). Muchas especies son herbívoras y se alimentan de material vegetal como algas y musgos, mientras que otras pueden alimentarse de bacterias, hongos, nemátodos, rotíferos, protozoos y detritos (Garey *et al.*, 2008; Nelson *et al.*, 2015).

Figura 8. Ejemplo de tardígrado de suelos *Paramacrobiotus richtersi*. A) Estado activo; B) Estado anhidrobiótico con formación de capa protectora (tun)



Fuente: Schill y Hengherr (2018).

Los tardígrados se encuentran entre la microfauna del suelo más conocida, en gran parte debido a su apariencia atractiva y su asombrosa capacidad para sobrevivir en condiciones extremas entrando en un estado latente (quiescencia o criptobiosis y diapausa), lo que les permite vivir por hasta 200 años (Nelson *et al.*, 2015; Orgiazzi *et al.*, 2016). Se han descrito cuatro tipos de criptobiosis: anoxibiosis (bajos niveles de oxígeno), criobiosis (bajas temperaturas), osmobiosis (altas presiones osmóticas, salinidad) y anhidrobiosis (carencia de agua) (Guidetti *et al.*, 2011). La diapausa en los tardígrados es inducida por factores ambientales y resulta en enquistamiento y huevos en reposo (Guidetti *et al.*, 2008). Se ha demostrado que estos animales pueden sobrevivir sumergidos en helio líquido ($-272\text{ }^{\circ}\text{C}$), nitrógeno líquido ($-253\text{ }^{\circ}\text{C}$) y aire líquido ($-190\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Rahm, 1923; 1924; 1926). También existen especies que exhiben una resistencia a presiones

atmosféricas bajas y altas (de 200-280 hPa a 7.500 MPa) (Jönsson *et al.*, 2008; Ono *et al.*, 2008), altas dosis de radiación ionizante y rayos X (5.000 GY) (Horikawa *et al.*, 2006; May *et al.*, 1964) y altas dosis de radiación ultravioleta (75-88 kJ/m²) (Altiero *et al.*, 2011).

Su resistencia a la radiación cósmica y al vacío ha llevado a los tardígrados a formar parte de varias expediciones espaciales. Por ejemplo, fueron utilizados en el proyecto TARDIS en 2007 como parte de la misión rusa FOTON-M3, patrocinada por la Agencia Espacial Europea (ESA), y en el experimento Tardkiss en 2011, que incluyó el proyecto BIODIS, patrocinado por la Agencia Espacial Italiana. La revelación de que estos pequeños animales sobrevivieron a la exposición al duro entorno espacial ha dado más apoyo a la «teoría de la panspermia», que sostiene que las «semillas de la vida» podrían haberse extendido entre planetas y, para algunos, representa un posible origen de la vida en la Tierra (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Se desconoce la función de los tardígrados en los ciclos de nutrientes del suelo, pues son raros los estudios al respecto en los distintos hábitats donde estos organismos aparecen. Sin embargo, se puede sugerir que, al consumir diferentes especies como alimento, contribuyen a la regulación biológica.

Mesofauna

La mesofauna del suelo son aquellos organismos con un ancho corporal entre 0,1-2 mm (Swift *et al.*, 1979). Son microartrópodos y, en contraste con la microfauna, ocupan los poros del suelo llenos de aire y forman microagregados coprogénicos (turba sedimentaria), aumentan la superficie de interacciones bioquímicas activas y participan en la transformación de la materia orgánica (FAO *et al.*, 2020; Nielsen,

2019). Los más abundantes y diversos miembros de la mesofauna son los ácaros (Acari) y los colémbolos (Collembola). Sin embargo, también hay otros miembros importantes como los proturanos (Protura), los dipluros (Diplura), los enquitréidos (Enchytraeidae) y los pseudoescorpiones (Chelonethi) (Nielsen, 2019).

Ácaros.

Los ácaros (Acari) son microartrópodos pertenecientes a los arácnidos. Tienen cuerpos redondeados o alargados y están cubiertos por una estructura rígida (exoesqueleto o cutícula) (Orgiazzi *et al.*, 2016). Viven en hábitats grandes y continuos como el suelo y las capas de hojarasca, y generalmente tienen una capacidad de dispersión limitada debido a su tamaño y a la ausencia de alas. También forman parte de comunidades en hábitats irregulares, que son aquellos separados por distancias mayores que la capacidad de caminar de los ácaros, tales como troncos en descomposición, estiércol, cuerpos fructíferos de hongos, nidos de insectos, vertebrados y otras concentraciones de materia orgánica como agujeros de árboles, flujos de savia y otros hábitats especializados asociados con plantas (OConnor, 2009). Se dispersan de diversas formas, lo que les permite cubrir grandes distancias, incluyendo su transporte en mamíferos, aves e insectos (foresia) y la dispersión pasiva por viento o corrientes de agua (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Se han descrito alrededor de 48.000 especies y se estima que solo se han reportado formalmente entre el 5-10 % de todas las existentes (OConnor, 2009). Los ácaros se encuentran entre los primeros animales en colonizar sustratos minerales y orgánicos emergentes (Orgiazzi *et al.*, 2016). En el suelo pueden llegar a 100.000 individuos por metro cuadrado, pero

su biomasa es baja (aproximadamente 2 g de peso húmedo/m²) (Curry, 1994; FAO *et al.*, 2020). La mayor parte del conocimiento sobre los ácaros del suelo proviene de zonas templadas, pero incluso para esta amplia región, la diversidad y funcionalidad de las comunidades de ácaros son poco conocidas (FAO *et al.*, 2020).

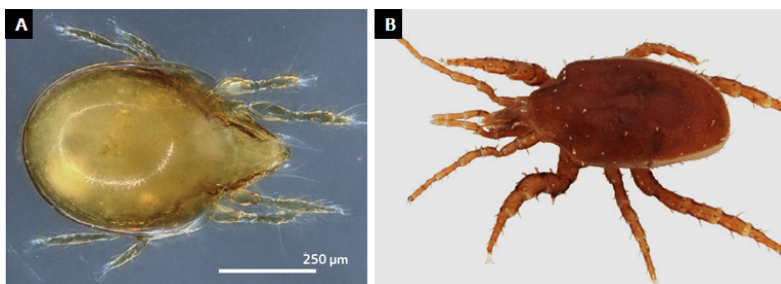
La mayoría de las especies se caracterizan por hábitos de alimentación claramente definidos y su contribución a los ciclos del carbono, el nitrógeno y el calcio (OConnor, 2009; Orgiazzi *et al.*, 2016). Aquellos que habitan en el suelo son principalmente detritívoros o fungívoros, y se alimentan directamente de materiales orgánicos en descomposición o de hongos y microorganismos que crecen sobre ellos. También pueden ser depredadores de nemátodos, pequeños anélidos, colémbolos, otros ácaros y huevos de insectos. Son importantes en la dispersión de agentes bacterianos y fúngicos de descomposición orgánica: al consumir estos sustratos, ingieren bacterias y esporas que a menudo pueden pasar sin digerir y se dispersan a través de la deposición asociada de gránulos fecales (OConnor, 2009).

En los suelos se encuentran representantes de los superórdenes Acariformes y Parasitiformes (figura 9) (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). Uno de los grupos de ácaros del suelo mejor estudiados son los oribátidos (Oribatida, Acariformes), los cuales son relativamente grandes y suelen ser los más abundantes, sobre todo en suelos forestales ricos en materia orgánica (FAO *et al.*, 2020).

Además de contribuir a la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes, los oribátidos mejoran el crecimiento de hongos en la hojarasca y estimulan la recuperación de comunidades microbianas del suelo después de fuertes perturbaciones (Kun, 2015; Maraun *et al.*, 1998). También

aportan a la fragmentación de la hojarasca y producen abundantes gránulos fecales enriquecidos de nutrientes envueltos en una membrana peritrófica rica en quitina, los cuales se descomponen lentamente, persisten en el perfil del suelo durante mucho tiempo, actúan como fertilizante de liberación lenta y favorecen la formación de agregados estables (Coleman, 2008; Hågvar, 2016; Maaß *et al.*, 2015).

Figura 9. Ejemplos de ácaros. A) Fungívoro y detritívoro *Scheloribates pallidulus* (Oribátida, Acariforme); B) Predador *Dissololncha superbus* (Mesostigmata, Parasitiforme)



Fuente: Orgiazzi *et al.* (2016).

Los ácaros depredadores se encuentran principalmente en dos órdenes: Mesostigmata (Parasitiformes), que incluye ácaros que viven tanto del suelo como de las plantas, y Prostigmata (Acariformes: Trombidiformes), que comprende especies que se encuentran parcial o totalmente en el suelo o en la hojarasca (Ruf y Beck, 2005; Walter y Proctor, 2013). Desempeñan un papel en la transformación del carbono a través de sus efectos sobre la fauna herbívora y descomponedora de la que se alimentan, y debido a su eficiencia en la asimilación de dicho elemento (FAO *et al.*, 2020; Moore *et al.*, 2005; Osler y Sommerkorn, 2007). También participan en el ciclo del nitrógeno

y otros nutrientes como el cadmio, pues se ha demostrado que este último se bioacumula en este tipo de organismos (Zhu *et al.*, 2016). Los ácaros depredadores que viven en el suelo son más conocidos por su función en la regulación de la fauna herbívora. En los ecosistemas gestionados, se crían y utilizan como agentes de biocontrol de invertebrados herbívoros que pasan la vida enteramente en el suelo (FAO *et al.*, 2020).

Colémbolos.

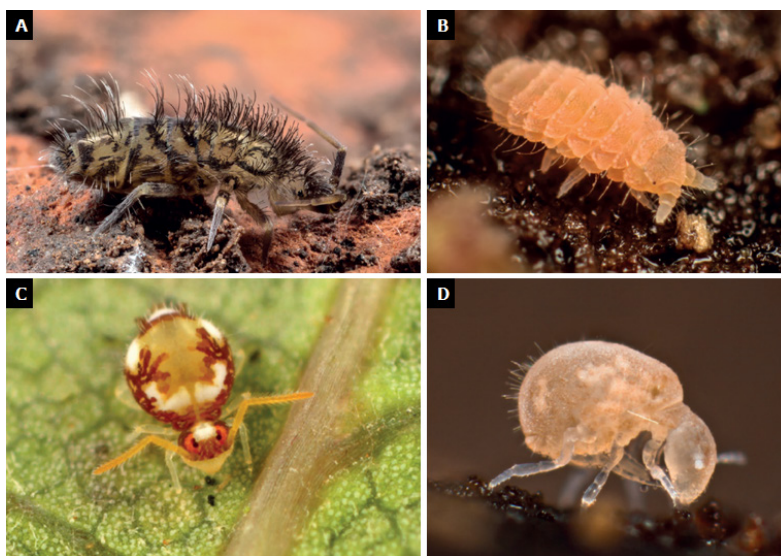
Los colémbolos son pequeños hexápodos sin alas (0,12-17 mm) pertenecientes a los artrópodos (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). Algunas especies tienen la capacidad para saltar distancias significativas gracias a la fúrcula que se encuentra ventralmente en el abdomen. Puede estar escondida debajo de este, mantenida en su lugar por un mecanismo de captura especial que se libera si se altera la cola de resorte, lo que hace que el animal salte. Sin embargo, la fúrcula está ausente en varios grupos (Nielsen, 2019).

Es un grupo menos diverso que los ácaros, con alrededor de 8.500 especies descritas (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). Se encuentran en una gran variedad de hábitats: desde la Antártida y las islas subantárticas hasta selvas tropicales, playas cálidas y desiertos. Además de estar muy extendidos, son los hexápodos más abundantes del mundo y pueden encontrarse hasta 40.000 individuos/m² de suelo de pastizal templado o de bosque (Orgiazzi *et al.*, 2016). Sin embargo, se ha reportado la asombrosa cantidad de 670.000 individuos/m² en suelos ornitogénicos de la isla Signy en la Antártida (Petersen y Luxton, 1982).

Los colémbolos se clasifican en cuatro órdenes que difieren en su morfología: Entomobryomorpha (cuerpo cilíndrico, segmentado con apéndices largos), Poduromorpha (cuerpo

cilíndrico, segmentado con apéndices cortos), Symphypleona (cuerpos esféricos con apéndices largos) y Neelipleona (cuerpos esféricos con antenas cortas) (figura 10) (Salmon, 2021).

Figura 10. Ejemplos de colémbolos. A) *Orchesella villosa* (Entomobryomorpha); B) *Monobella grassei* (Poduromorpha); C) *Katiannina macgillivrayi* (Symphypleona); D) *Neelus murinus* (Neelipleona)



Fuente: Orgiazzi *et al.* (2016).

Tienen cuatro formas de vida ecomorfológicas según sus nichos tróficos. La primera de ellas es la atmobiótica, con especies de grandes de cuerpos pigmentados redondos o alargados, fúrcula y ojos bien desarrollados que habitan plantas, troncos y ramas de árboles, pero que también se pueden encontrar en la superficie de la hojarasca. La segunda es la epedáfica, cuyas especies son pigmentadas de tamaño mediano o grande con

fúrcula bien desarrollada, pero patas y antena más pequeñas que la forma de vida anterior, y habitan las capas superiores de hojarasca o la superficie de los troncos caídos.

La tercera forma de vida es la hemidáfica, que corresponde a especies de tamaño mediano o pequeño con menos pigmentación, patas acortadas y número reducido de ocelos, y habitan materia descompuesta o madera podrida. La cuarta es la eudáfica, de individuos ciegos y especies no pigmentadas con cuerpo alargado de tamaño mediano o pequeño y fúrcula reducida o ausente, que habitan principalmente las capas minerales superiores del suelo (Potapov *et al.*, 2018). Las especies atmobióticas y epedáficas también se denominan grupo epi-geico, mientras que las hemiedáficas y eudáficas se consideran grupo edáfico (FAO *et al.*, 2020).

La mayoría de los colémbolos son consumidores de hifas de hongos, microalgas, bacterias y/o vegetación en descomposición. Algunas especies pueden alimentarse directamente de material vegetal o son depredadores de nemátodos o de otros colémbolos y sus huevos (FAO *et al.*, 2020; Orgiazzi *et al.*, 2016). Ecológicamente, no son tan importantes como las lombrices de tierra en los procesos de descomposición, pero aún son responsables de hasta el 30 % de la respiración total de invertebrados del suelo, dependiendo del hábitat (Orgiazzi *et al.*, 2016). Entre las funciones de estos organismos en el suelo se encuentra la transformación del carbono directamente por la aceleración de los procesos de descomposición de la materia orgánica al ingerir material vegetal y excrementos de animales, y al producir heces. Indirectamente, alteran el ciclo del carbono al aumentar la superficie de material vegetal muerto ingerido para que sea más accesible al ataque microbiano y al inocular microorganismos en el material por descomponer (FAO *et al.*, 2020).

Por lo demás, los colémbolos mejoran la mineralización del nitrógeno directamente a través de la excreta (amoníaco y ácido úrico) e indirectamente al interactuar con microorganismos, aumentando así la disponibilidad de nitratos en el suelo y fomentando el crecimiento de las plantas (FAO *et al.*, 2020; Kaneda y Kaneko, 2011). También contribuyen en el ciclo del fósforo, el calcio y el magnesio durante la descomposición de la hojarasca, que ocasiona la movilización de dichos nutrientes (Pieper y Weigmann, 2008). Asimismo, alteran la estructura del suelo mediante la descomposición de la materia orgánica y la trituración del material vegetal, y con la adición de gránulos fecales, que al mismo tiempo es beneficioso para las plantas al proporcionar nutrientes de liberación lenta por la acción de los microorganismos (Maaß *et al.*, 2015; Siddiky *et al.*, 2012). Además, favorecen la regulación biológica por medio de su alimentación (FAO *et al.*, 2020).

Proturanos.

Los proturanos son pequeños hexápodos primitivos con un tamaño entre 0,5-2,5 mm que no poseen antenas, alas u ojos (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). Los segmentos posteriores de sus patas delanteras están cubiertos por sensillas, lo que les permite utilizar estas extremidades como órganos sensoriales. En el lado dorsal de la cabeza hay otro par de órganos sensoriales importantes (pseudoculi) cuyas funciones no se comprenden bien (Orgiazzi *et al.*, 2016). Estos organismos están estrechamente relacionados con los colémbolos e insectos, con unas 700 especies conocidas (Nielsen, 2019).

La clase Protura incluye tres subórdenes, liderados por Acentromata (figura 11), seguido de Sinentomata y Eosentomata. Se encuentran en suelos húmedos, hojarasca, humus, musgo y madera en descomposición en bosques, pastizales y suelos

agrícolas (Orgiazzi *et al.*, 2016). Se ven favorecidos por suelos ricos en materia orgánica con abundancias de hasta 85.000/m², donde se alimentan principalmente de hifas de hongos y, a su vez, son presas importantes de fauna más grande. Sin embargo, la biomasa rara vez supera unos pocos miligramos por metro cuadrado (Nielsen, 2019). Son parte de la comunidad de descomponedores y ayudan a descomponer la materia orgánica y el material vegetal muerto (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 11. Ejemplo de proturano *Acerentomon* sp. (Acerentomata)



Fuente: Orgiazzi *et al.* (2016).

Dipluros.

Los dipluros (Diplura) son un orden cosmopolita numéricamente pequeño de hexápodos (Gibb, 2015). No poseen alas ni ojos, y el cuerpo puede tener longitudes entre 0,3-1 cm, aunque la especie más grande puede medir más de 2 cm. Poseen cuerpo estrecho y alargado, generalmente blanco o incoloro, y se caracterizan porque en algunas familias el abdomen termina con un par de cercos (Gibb, 2015; Orgiazzi *et al.*, 2016). Consta de alrededor de 1.000 especies nombradas, pero generalmente ocurren en abundancias muy bajas (<50 individuos/m² de

suelo) (Nielsen, 2019). Incluye cuatro familias: Campodeidae, Japygidae, Procampodeidae y Projapygidae (Gibb, 2015). Los cercos pueden ser un par de pinzas (Japygidae) o filamentosos (Campodeidae) (figura 12). Algunas especies de Japygidae son robustas y de color más oscuro, y a menudo se confunden con tijeretas (Insecta, Dermaptera) (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Los especímenes viven en la madera, hojarasca, debajo de troncos y rocas, en la superficie o en capas más profundas del suelo, en musgos o en nidos de termitas y hormigas (Orgiazzi *et al.*, 2016). La mayoría de las especies son herbívoros o detritívoros, pero algunas tienen mandíbulas bien desarrolladas y son depredadores de otra fauna del suelo como nemátodos, pequeños artrópodos y enquitréidos (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). También pueden consumir micelio de hongos y detritos de plantas. Los campodeidos se consideran fitófagos, mientras que los japygidos se reportan como depredadores y probablemente usen sus cercos para capturar presas. A menudo forman parte de la comunidad de descomponedores, ayudando a reciclar material vegetal muerto (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 12. Ejemplos de dipluros. A) *Campodea augens* (Campodeidae); B) *Gollumjapyx smeagol* (Japygidae)



Fuente: Orgiazzi *et al.* (2016) y Sendra y Reboleira (2014).

Enquitréidos.

Los enquitréidos o «lombrices blancas», al igual que las lombrices de tierra, son una familia importante de oligoquetos terrestres (figura 13). Tienen una longitud entre 10-20 mm, constan de alrededor de 700 especies y anatómicamente son similares a las lombrices de tierra (Coleman y Wall, 2015). Se supone que alrededor del 80 % de los Enchytraeidae son microbívoros, y el otro 20 %, saprófagos, lo que implica que las bacterias y los hongos forman una parte importante de su dieta (Didden, 1993; Maraun *et al.*, 2003).

Figura 13. Ejemplo de enquitréido *Enchytraeus albidus*



Fuente: Orgiazzi *et al.* (2016).

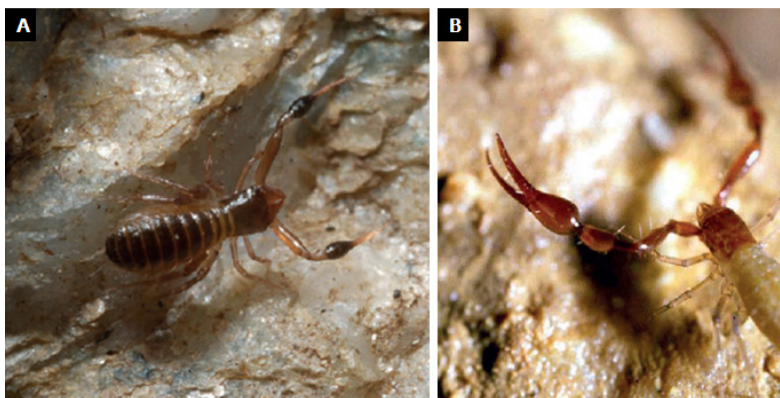
Se cree que han surgido en climas templados fríos, donde se encuentran comúnmente en suelos forestales húmedos ricos en materia orgánica y se concentran en las capas superiores (0-5 cm) (Coleman y Wall, 2015; Orgiazzi *et al.*, 2016). Actualmente, varias especies se distribuyen globalmente desde las regiones subárticas a las tropicales (Coleman y Wall, 2015). Se han encontrado densidades entre 1.000 individuos/m² de suelo agrícola de cultivo intensivo y 140.000 individuos/m² de suelo de páramo de turba (Van Vliet *et al.*, 1995).

Estas lombrices cumplen una función importante en la estructura del suelo por su actividad excavadora, la producción de heces fecales y el transporte, la ingestión y la mezcla de partículas minerales y orgánicas (Pelosi y Römbke, 2016). A su vez, tienen efectos significativos en la dinámica de la materia orgánica al alimentarse de hongos y bacterias, lo que ocasiona un aumento de la actividad metabólica microbiana y el recambio que acelera la liberación de nutrientes (Coleman y Wall, 2015).

Pseudoescorpiones.

Los pseudoescorpiones o «falsos escorpiones» son pequeños arácnidos de hasta 6,35 mm de longitud que se parecen a los escorpiones, pero no tienen postabdomen alargado con una picadura venenosa al final (figura 14) (MDC, 2014; Orgiazzi *et al.*, 2016). Viven debajo de la corteza y las piedras, en la hojarasca, en las cuevas, debajo de rocas y en el suelo. También se encuentran a menudo en musgo y líquenes, en hormigueros y nidos de abejas y en las madrigueras de mamíferos terrestres (Orgiazzi *et al.*, 2016). Ocasionalmente, se observan en los hogares, a donde llegan después de montar moscas domésticas y otros insectos voladores. Algunas especies viven con mamíferos y aves, alimentándose de sus piojos y otros parásitos (MDC, 2014).

Figura 14. Ejemplos de pseudoescorpiones. A) *Chthonius delmastroi*; B) *Roncus sardous*



Fuente: Orgiazzi *et al.* (2016).

Se han descrito alrededor de 3.400 especies de pseudoescorpiones pertenecientes a 27 familias. Son cosmopolitas, pero su mayor diversidad se encuentra en los trópicos. Su densidad en los suelos es baja, encontrándose menos de 300 individuos/m² (Orgiazzi *et al.*, 2016). Son depredadores, se alimentan de pequeños insectos, ácaros y larvas, y a menudo se consideran beneficiosos para los humanos cuando se alimentan de varias especies de plagas (MDC, 2014; Orgiazzi *et al.*, 2016).

Macrofauna

La macrofauna del suelo abarca a aquellos organismos con un ancho corporal entre 2-20 mm (Swift *et al.*, 1979). Son invertebrados grandes, entre los que se encuentran lombrices de tierra (Megadrili), hormigas (Formicidae), termitas (Isoptera), escarabajos (Coleoptera), miriápodos (Myriapoda), isópodos (Isopoda) y larvas de insectos (FAO *et al.*, 2020;

Orgiazzi *et al.*, 2016). Incluyen transformadores de material vegetal muerto, depredadores, algunos herbívoros e ingenieros de ecosistemas que se mueven a través del suelo causando perturbación y aumento de la permeabilidad del agua y la aireación, creando nuevos hábitats para organismos más pequeños. Sus heces son puntos críticos de diversidad y actividad microbiana (FAO *et al.*, 2020) .

Lombrices de tierra.

Las lombrices de tierra son animales invertebrados segmentados que pertenecen al filo Annelida, clase Clitellata, orden Crassicitellata (FAO *et al.*, 2020). Se estiman entre 10.400 y 11.200 especies en aproximadamente 800 géneros y 38 familias, compuestas por 7.000 lombrices de tierra verdaderas (Orgiazzi *et al.*, 2016). Estos invertebrados varían en tamaño desde unos pocos milímetros hasta alrededor de 2-3 m para *Amyntas mekongianus* y *Megascolides australis* (lombriz gigante de Gippsland). Sin embargo, la mayoría de las especies miden entre 5-15 cm de largo (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016).

Son comunes en la mayoría de los ecosistemas, excepto en los desiertos cálidos y las regiones polares, y generalmente dominan la biomasa animal de los suelos (Nielsen, 2019). Son organismos semiacuáticos que requieren suficiente agua para mantener la humedad cuticular y permitir el intercambio de gases. Esto plantea algunas limitaciones sobre los lugares donde pueden prosperar, y parecen incapaces de sobrevivir periodos prolongados con potenciales hídricos del suelo por debajo de $-0,1$ MPa (Lavelle y Spain, 2001). Sin embargo, algunas especies tienen rasgos adaptativos como quiescencia o diapausa, o construyen cámaras donde pueden sobrevivir durante condiciones estresantes (Nielsen, 2019).

La densidad poblacional suele estar en el rango de 100-500 individuos/m² y puede llegar a 2.000 en pastos templados de Nueva Zelanda o huertos irrigados en Australia. La biomasa viva suele oscilar entre 30-100 g/m², con valores máximos entre 200-400 g/m² (Orgiazzi *et al.*, 2016). Ecológicamente, las familias Lumbricidae y Megascolecidae son más importantes en Asia, Australia, Europa y América del Norte, mientras que Eudrilidae y Glossoscolecidae son las más importantes en África subsahariana y América del Sur, respectivamente (figura 15) (Nielsen, 2019). Se destaca la lombriz roja californiana *Eisenia foetida* (Lumbricidae), ampliamente usada en lombricultura y como vermicompost.

Figura 15. Ejemplos de lombrices de tierra. A) *Eisenia foetida* (Lumbricidae); B) *Amyntas whitteni* (Megascolecidae); C) *Eudrilus eugeniae* (única especie de Eudrilidae); D) *Martiodrilus tenkatei* (Glossoscolecidae)



Fuente: Bantaowong *et al.* (2020), Bikolano (2018), González *et al.* (2017) y Orgiazzi *et al.* (2016).

Se alimentan de materia orgánica muerta, ya sea depositada como desecho en la superficie del suelo o mezclada. Las lombrices de tierra pueden ingerir grandes cantidades de desecho y/o suelo y se clasifican como animales saprófagos o detritívoros (FAO *et al.*, 2020). De hecho, pueden ingerir suelo de hasta 20 a 30 veces su propio peso todos los días y más de 1.000 toneladas al año (Orgiazzi *et al.*, 2016). Además, mientras ingieren suelo y materia orgánica, también consumen bacterias y hongos (FAO *et al.*, 2020).

Las lombrices de tierra se han clasificado en tres grupos funcionales, cada uno con un hábitat preferido (Orgiazzi *et al.*, 2016). El primero son los epigéicos, los cuales viven en la capa de desecho, un ambiente relativamente duro y expuesto. Son lombrices pequeñas y de colores uniformes, pigmentadas de verde, azul o rojizo dependiendo de si habitan en pastizales o bosques. Contrarrestan una alta tasa de mortalidad con alimentos de alta calidad (hojarasca), lo que les permite crecer y reproducirse rápidamente. El segundo son los anécicos, que se alimentan de la hojarasca que mezclan con el suelo y viven en túneles verticales creados dentro de este último. Son individuos grandes con una pigmentación oscura y fuertes músculos excavadores, y con bajas tasas de crecimiento y mortalidad.

El tercero son los endogéicos, que son lombrices no pigmentadas que se alimentan del suelo y que viven completamente dentro de él, en un entorno más amortiguado y predecible que la hojarasca, pero donde la calidad de los alimentos es mucho menor. Incluyen pequeñas lombrices de tierra filiformes que ingieren selectivamente suelo rico en materia orgánica fina (polihúmicos), las de tamaño mediano que se alimentan del suelo sin selección (mesohúmicos), y las muy grandes, que viven hasta una profundidad de 30-60 cm, donde la calidad

extremadamente baja de su alimento se compensa con condiciones ambientales constantes (oligohúmicos).

Su intensa actividad de excavación y alimentación puede transformar profundamente el ambiente circundante, lo que resulta en cambios marcados en la biodiversidad y funciones asociadas. Además, las lombrices afectan la estructura del suelo, la dinámica de la materia orgánica y la actividad de otros organismos en la red trófica y, por lo tanto, contribuyen a la salud del recurso (Tondoh *et al.*, 2019). Por ello, han sido clasificadas en los grupos funcionales de «ingenieros de ecosistemas» (Lavelle *et al.*, 2016). Tanto la agregación como la porosidad son afectados por la actividad de estos organismos, con importantes consecuencias para el flujo de agua, nutrientes y gases, y la erosionabilidad.

Las lombrices contribuyen además de manera directa a las transformaciones de carbono gracias a que su actividad permite la degradación y descomposición de la materia orgánica ingerida, y a la incorporación de materia orgánica y mezcla con el suelo (FAO *et al.*, 2020). La digestión de la materia orgánica en el interior de estos animales se basa en una interacción mutualista con los microorganismos que habitan en su tracto digestivo (Lavelle *et al.*, 2006). En particular, las lombrices anécicas, que se alimentan de materia orgánica de la superficie del suelo, incorporan carbono a la profundidad. También producen gránulos de carbonato de calcio en sus entrañas, interactuando así con el carbono inorgánico (FAO *et al.*, 2020).

Por lo demás, la descomposición de la materia orgánica en el interior de las lombrices de tierra, indirectamente mediada por una intensificación de la actividad microbiana, conduce a una mineralización y liberación de otros nutrientes que están disponibles para plantas y microorganismos (FAO *et al.*, 2020). Se ha demostrado que las lombrices pueden aumentar

el recambio de nitrógeno y liberar cantidades considerables de nitrato (NO_3^-) y NH_4^+ (Wu *et al.*, 2017). Resultados similares se encontraron para el fósforo (Ros *et al.*, 2017) y el silicio (Hu *et al.*, 2018).

Hormigas.

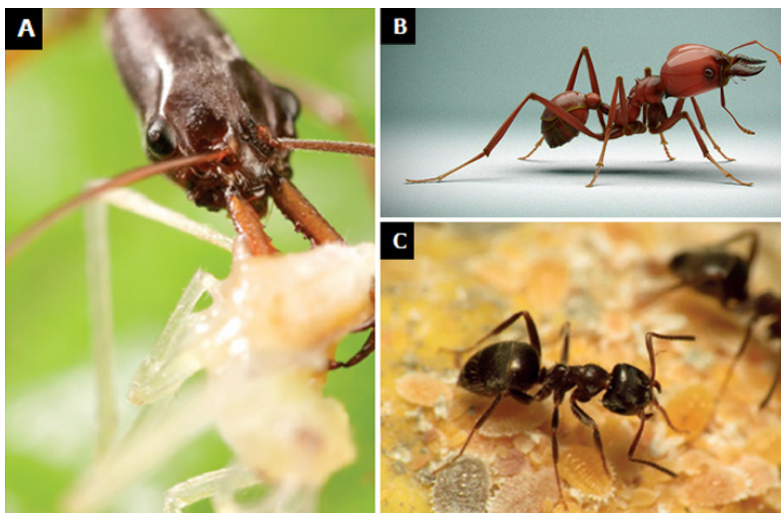
Las hormigas son insectos eusociales pertenecientes a una sola familia (Formicidae) que viven en colonias complejas de diferentes tamaños con una clara división de roles (castas) (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). En la mayoría de los casos la ubicación de la colonia es fija, pero algunas hormigas, incluidas ciertas especies de hormigas rojas, no forman colonias fijas (Nielsen, 2019). Pueden tener nidos arbóreos (en las copas de los árboles), epigéicos (en la superficie del suelo) o hipogéicos (subterráneos) (Orgiazzi *et al.*, 2016). Estos insectos son termófilos, ectotermos, y presentan una gama amplia de tipos de alimentación, aunque la mayoría son herbívoros o depredadores de otras hormigas, termitas, colémbolos, ácaros y otros insectos (FAO *et al.*, 2020; Nielsen, 2019).

Hay hormigas especializadas en néctar, savia y melaza secretada por insectos chupadores, a los cuales también sirven como protectores. Otras cortan hojas que utilizan como sustrato para el crecimiento de hongos de los que se alimentan (figura 16) (FAO *et al.*, 2020; Orgiazzi *et al.*, 2016). Estas últimas son algunas de las más impresionantes entre las hormigas que anidan en el suelo, especialmente las del género *Atta*, que construyen nidos muy grandes de hasta 300 m² de área superficial y excavan una gran cantidad de suelo (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Se han descrito alrededor de 15.000 especies de hormigas, aunque se cree que existen aproximadamente 20.000 especies (FAO *et al.*, 2020). Tienen distribuciones geográficas amplias,

pero son particularmente comunes en los bosques tropicales y pastizales áridos, y se ausentan por completo de ambientes fríos como las regiones polares y los ecosistemas alpinos (Nielsen, 2019). La diversidad de especies varía entre las regiones del mundo, con picos en América del Sur, África central, Sudáfrica y Australia. A menudo se piensa que la biomasa de hormigas en las selvas tropicales es mayor que la de todos los vertebrados de la selva juntos (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 16. Ejemplos de hormigas. A) Depredadora *Odontomachus* sp.; B) Cortadora de hojas *Atta laevigata* (hormiga culona); C) Especializada en melaza *Lasius niger*, que cuida de los pulgones



Fuente: Orgiazzi *et al.* (2016) y Porcel (2014).

Las hormigas, junto con las termitas y las lombrices de tierra, también han sido denominadas «ingenieros de ecosistemas» (Lavelle *et al.*, 2016). Debido a su gran abundancia

y afinidad para modificar el paisaje circundante, pueden afectar sustancialmente los conjuntos de fauna del suelo y el funcionamiento de los ecosistemas (Nielsen, 2019). Por ejemplo, Sanabria *et al.* (2014) encontraron en la sabana colombiana que las hormigas pueden afectar cinco servicios ecosistémicos basados en el suelo: suministro de nutrientes, almacenamiento y regulación del agua, mantenimiento de la estructura, servicios de regulación del clima y biodiversidad, y actividad biológica.

Estos insectos pueden afectar el ciclo de nutrientes en al menos dos formas. La primera es mediante la construcción de nidos, que implica la trituración de material vegetal muerto, lo que permite los procesos de descomposición realizados por hongos y bacterias. La segunda tiene que ver con el hecho de que representan un gran porcentaje de los alimentos para los pequeños vertebrados como ranas y lagartos (FAO *et al.*, 2020; Orgiazzi *et al.*, 2016). También influyen en la estructura del suelo debido a que muchas especies de hormigas construyen nidos de varios tamaños y profundidades.

Termitas.

Las termitas o isópteros son insectos de longitud entre 2-20 mm con cuerpo suave y colores que varían de blanco muy pálido a marrón oscuro o negro (Orgiazzi *et al.*, 2016). Junto con las lombrices de tierra y las hormigas, son el tercer grupo principal de invertebrados que mueven el suelo (Coleman y Wall, 2015). Se han reconocido más de 2.700 especies, de las cuales la mayoría están asociadas a los suelos (Nielsen, 2019). Comprenden siete familias; Mastotermitidae, Hodo-termitidae, Termopsidae, Serritermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Termitidae (figura 17) (Costa-Leonardo y Haifig, 2010).

Figura 17. Ejemplos de termitas. A) *Anoplotermes* sp. (Termitidae); B) *Reticulitermes* sp. (Rhinotermitidae); C) *Mastotermes darwiniensis* (Mastotermitidae); D) *Stolotermes ruficeps* (Termopsidae)



Fuente: Fiprodefo (2020), Lewis (2009), Orgiazzi *et al.* (2016) y Taylor (2014).

Son insectos eusociales cuyos individuos representan castas y cumplen diferentes roles funcionales, como las hormigas, pero tienen una distribución geográfica más restringida (Nielsen, 2019). Son abundantes y diversos en las partes más cálidas del mundo, particularmente en los biomas subtropicales y tropicales (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). Así, las termitas han sido denominadas análogos tropicales de las lombrices de tierra porque alcanzan una gran abundancia en los trópicos y procesan grandes cantidades de material vegetal muerto (Coleman y Wall, 2015). Sin embargo, no se

encuentran en muchas regiones templadas y nunca en las polares (Orgiazzi *et al.*, 2016).

De acuerdo con su nutrición, las termitas se dividen en tres categorías: especies que se alimentan de madera, especies que se alimentan de plantas y humus, y especies cultivadoras de hongos (Coleman y Wall, 2015). Debido a que la mayor parte de su comida tiene un alto contenido de carbono, las termitas también se benefician de los microbios intestinales simbióticos que fijan nitrógeno para ayudar en la adquisición del elemento. Además, la asociación con microorganismos intestinales y protozoos contribuye a tasas de asimilación muy altas (54-93 %) de otras fuentes de alimentos altamente recalcitrantes, como lignina, celulosa y hemicelulosa (Wood *et al.*, 1983).

Al alimentarse, tienen un efecto positivo en el suelo transformando su estructura, descomponiendo los residuos vegetales y ayudando a su estabilización (Orgiazzi *et al.*, 2016). Su actividad mejora además la actividad microbiana y la liberación de nutrientes minerales como NH_4^+ y NO_3^- . Los suelos manejados por estos «ingenieros» a menudo están enriquecidos con partículas finas, así como con materia orgánica y cationes intercambiables (calcio, magnesio, potasio y sodio) en comparación con el suelo circundante (De Bruyn y Conacher, 1990; FAO *et al.*, 2020).

Escarabajos.

Los escarabajos son hexápodos pertenecientes al orden Coleoptera. Son insectos holometábolos, es decir que poseen distintos estadios: huevo, larva, pupa y adulto (White, 2009). Se caracterizan por poseer alas anteriores endurecidas (élitros) que cubren su cuerpo. La mayoría de los coleópteros miden menos de 5 mm de largo, aunque hay escarabajos de hasta 160 mm (ej., *Dynastes hercules*) (Orgiazzi *et al.*, 2016). Pueden

encontrarse en todos los hábitats, excepto en las profundidades de los mares salados (Hagen *et al.*, 1999).

Se han descrito más de 370.000 especies y se estima que existen alrededor de 1,5 millones en total (Orgiazzi *et al.*, 2016; Stork *et al.*, 2015). Además, se constituyen como el orden de organismos más grande y diverso del planeta, representando aproximadamente el 40 % de las especies de insectos y el 30 % de todas las especies animales descritas. Si bien los coleópteros presentan colores variables, la mayoría de las especies que viven en el suelo son de color marrón o negro (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Los escarabajos pueden explotar una amplia variedad de fuentes de alimentos disponibles en su hábitat. En especial, las familias Carabidae y Staphylinidae (depredadores), Leiodidae (fungívoros) y Scarabaeidae (carroñeros, coprófagos) están bien adaptadas al ambiente del suelo (figura 18) (Gressitt, 2021; Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). Algunos escarabajos carroñeros (Silphidae) y peloteros (Scarabaeidae), por su parte, construyen nidos en el suelo. Asimismo, ciertos coleópteros, como los miembros de la familia Staphylinidae, viven únicamente en cuevas, mientras que otros son mirmecófilos (amantes de las hormigas) o termitófilos (amantes de las termitas) y viven en sus colmenas (Orgiazzi *et al.*, 2016).

La abundancia y la biomasa de los escarabajos en recursos efímeros y ricos en nutrientes, como la carroña y el estiércol, es muy alta. Estos insectos contribuyen significativamente a los procesos de descomposición, y la coprofagia puede aumentar la mineralización de la hojarasca al incrementar la actividad microbiana y la asimilación general de carbono, como en el caso de la subfamilia Scarabaeinae (FAO *et al.*, 2020; Tixier *et al.*, 2015). Adicionalmente, ayudan a reducir las emisiones de gases de efecto invernadero de los suelos (GEI) (Slade *et al.*, 2016).

Figura 18. Ejemplos de escarabajos del suelo. A) Depredador *Pseudoxyeila* sp. (Carabidae); B) Depredador *Nicrophorus concolour* (Silphidae); C) Fungívoro *Liodopria* sp. (Leiodidae); D) Coprófago pelotero *Scarabaeus laticollis* (Scarabaeidae)



Fuente: Graça (2021), Orgiazzi *et al.* (2016), Ramirez (2020) y Vladimirov (2017).

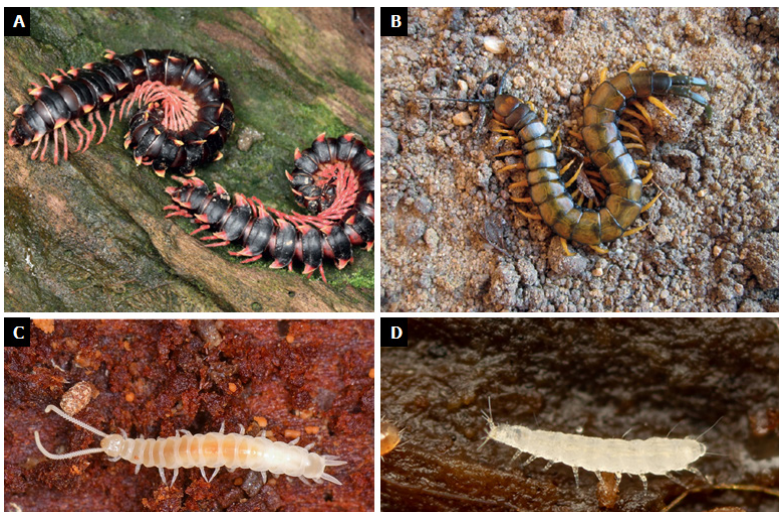
Miriápodos.

Los miriápodos son artrópodos de tamaño entre 0,5-385 mm con cuerpos segmentados alargados y muchas patas (de ocho pares hasta 750 pares). Consisten en cuatro clases: los milpiés (Diplopoda), los ciempiés (Chilopoda), los sínfilos (Symphyla) y los paurópodos (Pauropoda) (figura 19) (Orgiazzi *et al.*, 2016). Los milpiés y los ciempiés son los más abundantes y diversos con aproximadamente 12.000 y 3.000 especies, respectivamente, mientras que los sínfilos y los paurópodos son menos comunes con alrededor 200 y 800 especies, respectivamente, ya que son muy sensibles a los cambios

en las propiedades del suelo y a la disponibilidad de alimento (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016).

Se encuentran en casi todos los hábitats terrestres, excepto en la Antártida. Las especies más grandes excavan, mientras que las más pequeñas y delgadas usan grietas y espacios en el suelo. Se pueden encontrar en capas profundas y superficiales. Todos prosperan con alta humedad, temperaturas estables y bajos niveles de radiación ultravioleta; por lo tanto, se encuentran típicamente debajo de piedras, troncos y cortezas, en la hojarasca, y en huecos de árboles, tocones y cuevas. Algunas especies de milpiés y ciempiés pueden trepar a los árboles (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 19. Ejemplos de miriápodos. A) *Gigantomorpha immanis* (Diplopoda); B) *Scolopendra cingulata* (Chilopoda); C) *Scutigera* sp. (Symphyla); D) Miembro de la familia Pauropodidae (Pauropoda)



Fuente: Kuwahara (2019), Orgiazzi *et al.* (2016) y Tizón (2018).

Los miriápodos tienen diferentes preferencias de alimentación. Los Diplopoda se alimentan principalmente de materia orgánica en descomposición, pero algunos pueden alimentarse de tejidos vegetales. La mayoría producen secreciones venenosas o gas de ácido prúsico (cianuro de hidrógeno) para la defensa (Gibb y Oseto, 2020; Nielsen, 2019). Los milpiés, a través de sus actividades de alimentación, procesos intestinales y excreción, pueden regular el ciclo del carbono del suelo y otros nutrientes como nitrógeno y fósforo. Además, contribuyen en la abundancia de microorganismos (Wang *et al.*, 2018).

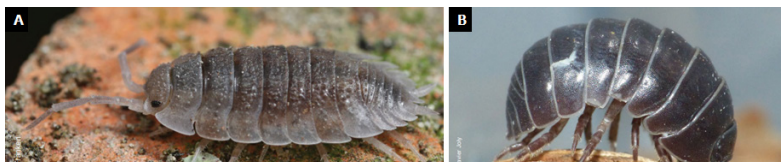
Los miembros de la clase Chilopoda son predominantemente depredadores. El primer par de patas para caminar son apéndices modificados (forcípulas) que funcionan como garras venenosas y contienen el veneno que se usa para atrapar e inmovilizar a sus presas, aunque algunas especies pueden vivir, por ejemplo, de la hojarasca y la materia orgánica en descomposición durante parte del año (Gibb y Oseto, 2020; Nielsen, 2019). Algunas especies de Pauropoda y Symphyla pueden ser plagas importantes de cultivos agrícolas. Por un lado, los paurópodos son fungívoros, si bien algunas especies se alimentan de pequeños animales o chupan líquidos del material vegetal en descomposición, mientras que los sínfilos se alimentan de raíces o son saprófagos (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Isópodos.

Los isópodos son el orden más diverso de crustáceos. Son pequeños artrópodos con tamaño promedio entre 5-15 mm, con algunas especies más pequeñas que pueden alcanzar los 1-2 mm (Nielsen, 2019; Orgiazzi *et al.*, 2016). Son habitantes comunes de arroyos, manantiales, estanques, lagos y hábitats subterráneos (Wellborn *et al.*, 2015). Los isópodos semiterrestres y terrestres forman un grupo monofilético, el suborden

Oniscidea, que cuenta con 3.637 especies descritas (figura 20) (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 20. Ejemplos de isópodos del suelo. A) *Porcellio scaber* (Oniscidea, Porcellionidae); B) *Armadillidium vulgare* (Oniscidea, Armadillidiidae)



Fuente: FAO *et al.* (2020).

Los isópodos ocupan todos los hábitats, y la riqueza de especies aumenta desde las zonas templadas frías a las templado-cálidas y las tropicales. Son animales crepusculares o nocturnos y pasan el día mayormente escondidos debajo de piedras, troncos caídos, cortezas sueltas o grietas. Son importantes saprófagos, de manera que se encuentran en mayor número alimentándose de materia orgánica en descomposición de origen vegetal o animal (Orgiazzi *et al.*, 2016). En muchos ecosistemas terrestres, los oniscídeos desempeñan un papel importante en el ciclaje de nutrientes a través de la descomposición mecánica y química de la hojarasca y al mejorar la actividad microbiana (Orgiazzi *et al.*, 2016; Zimmer, 2007).

Larvas de insectos.

Los insectos en su mayoría están vinculados al suelo durante su ciclo de vida. Algunos ponen huevos en este recurso o lo usan como sustrato para hibernar. Se pueden encontrar larvas de hemípteros, lepidópteros (mariposas), dípteros (ej., moscas), coleópteros y neurópteros (figura 21) (Orgiazzi *et al.*,

2016). Las actividades de excavación de las larvas de insectos pueden alterar la porosidad del suelo y los patrones de infiltración. Algunos dípteros contribuyen a la transformación del carbono a través de la descomposición de la hojarasca y el estiércol (FAO *et al.*, 2020). Las larvas de hemípteros, lepidópteros, coleópteros y algunos dípteros se caracterizan por ser herbívoras: pueden alimentarse de raíces y hojas de las plantas, por lo que muchas especies son consideradas plagas agrícolas. En el caso de los neurópteros, sus larvas son mayormente depredadoras (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 21. Ejemplos de larvas de insectos. A) *Eleodes* sp. (Coleoptera); B) *Delia radicum* (Diptera); C) *Duponchelia fovealis* (Coleoptera)



Fuente: Jacinto (2011), Orgiazzi *et al.* (2016), Quiroga y Posada (2013), Renoult (2016) y Stocks y Hodges (2018).

Megafauna

La megafauna del suelo son aquellos organismos con un ancho corporal mayor a 20 mm (2 cm) y rara vez superan 1 kg de peso (Orgiazzi *et al.*, 2016; Swift *et al.*, 1979). Son vertebrados que crean heterogeneidad espacial en la superficie del suelo y en su perfil a través del movimiento (FAO *et al.*, 2020). Estos animales a menudo tienen una morfología adaptada a la excavación y a la vida bajo tierra (fosorial); por ejemplo, garras largas, cola corta y/o pelo (a veces sin pelo) para mamíferos y un cuerpo plano, delgado o sin extremidades para arrastrarse en el suelo o la hojarasca para anfibios y reptiles. A veces tienen ojos muy pequeños o incluso los han perdido por completo, en cuyo caso desarrollan órganos especiales como pelo o tentáculos sensoriales, receptores bioeléctricos, narices sensibles e incluso sistemas de ecolocalización para detectar a sus presas en la oscuridad (Lacey *et al.*, 2001).

Los vertebrados del suelo están conformados por mamíferos, entre los que se encuentran topos (Talpidae), musarañas (Soricidae) y algunos roedores como la rata topo desnuda *Heterocephalus glaber* (Bathyergidae) y la rata topo de Damara *Fukomys damarensis* (Bathyergidae), los cuales son las únicas dos especies de mamíferos que tienen comportamiento eusocial. También se incluyen en esta categoría anfibios como las salamandras y las cecilias (orden Gymnophiona) y reptiles como las serpientes ciegas y los lagartos sin patas (figura 22). Entretanto, algunos mamíferos, como liebres, conejos, erizos y zorros, si bien pueden construir sus guaridas en el suelo, no forman parte de su megafauna. Los vertebrados que pueden ser incluidos en esta categoría son solo los que utilizan el recurso como hábitat y lugar de alimentación (Orgiazzi *et al.*, 2016).

El suelo es la fuente perfecta de alimento para la megafauna. Tanto los topos como las musarañas tienen un gran apetito por los invertebrados debido a su alta tasa metabólica. Las lombrices de tierra, las termitas, las hormigas, las larvas de insectos, los ciempiés y los isópodos son las principales presas de los vertebrados del suelo. Además, suelen comer orugas y caracoles terrestres (Orgiazzi *et al.*, 2016). Una excepción es la rata topo desnuda, que se alimenta principalmente de los tubérculos de las plantas (Bennett y Faulkes, 2000). De esta forma, la megafauna repercute directamente en los suelos mientras cavan en busca de comida o crean refugio, o indirectamente mientras buscan alimento. También cumplen una función en el crecimiento y la biomasa de las plantas, mejoran la heterogeneidad del suelo e influyen en otros vertebrados (FAO *et al.*, 2020).

La captura y la retención de materia orgánica y su descomposición dentro de las estructuras físicas son probablemente los procesos más importantes controlados por vertebrados que perturban el suelo. Las semillas, la materia orgánica, los excrementos de insectos, las heces de los animales y los sedimentos a menudo quedan atrapados en fosas y depresiones excavadas, donde también se acumulan el suelo y el agua, lo que hace que la materia orgánica entre en contacto con bacterias y hongos (FAO *et al.*, 2020). La perturbación aumenta inicialmente la respiración del suelo al removerlo y activar los microorganismos presentes. Sin embargo, a medida que las fosas y depresiones envejecen, la captura de desechos y humedad aumenta diferentes formas de carbono del suelo, particularmente las más lábiles (James *et al.*, 2009). Además, los cadáveres y las heces de los vertebrados son una fuente de nutrientes y energía de alta calidad para los invertebrados y microorganismos (Orgiazzi *et al.*, 2016).

Figura 22. Ejemplos de megafauna del suelo. A) Topo (Talpidae); B) Musaraña *Blarina brevicauda* (Soricidae); C) Rata topo desnuda *Heterocephalus glaber* (Bathyergidae); D) Rata topo de Damara *Fukomys damarensis* (Bathyergidae); E) Salamandras *Salamandra salamandra*; F) Cecilias *Caecilia pulchraserrana* (Gymnophiona, Caeciliidae); G) Serpiente ciega *Ramphotyphlops braminus* (Typhlopidae); H) Lagarto sin patas *Lialis burtonis* (Pygopodidae)



Fuente: Acosta-Galvis *et al.* (2019), AuMarc (2018), Doboš (2021) y Orgiazzi *et al.* (2016).

Si bien la actividad de la megafauna contribuye al ciclaje de nutrientes, afecta negativamente a la estructura del suelo y en algunos casos el mismo ciclaje. La excavación realizada por los vertebrados, por ejemplo, elimina la vegetación y las costras superficiales y predispone la superficie a la erosión por el viento y el agua (FAO *et al.*, 2020). El material que se extrae de la superficie a menudo sofoca la vegetación existente, lo que además lleva a la superficie un suelo pobre en recursos, con niveles más bajos de carbono y nitrógeno (Platt *et al.*, 2016). Sin embargo, la deposición de suelo alterado sobre la vegetación existente inicia un proceso de descomposición que puede aumentar la proporción C:N, lo que lleva a la inmovilización de nutrientes (FAO *et al.*, 2020).

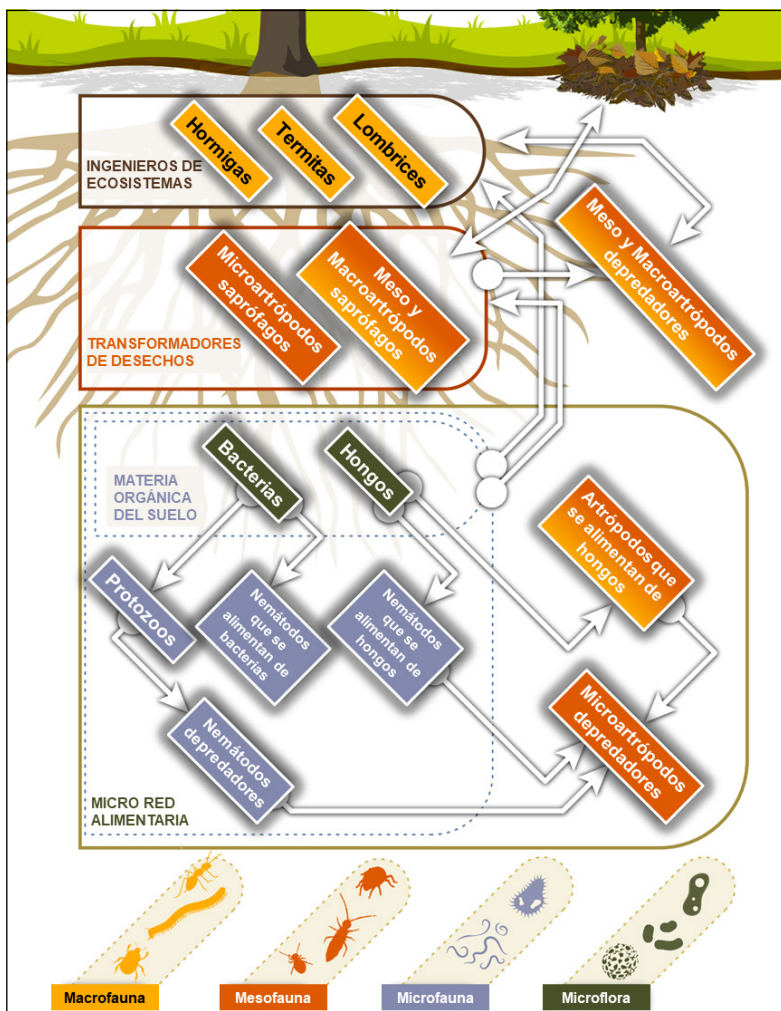
Red trófica del suelo

El enfoque de la red trófica es esencial en los estudios de ecología comunitaria porque proporciona una forma de describir, cuantificar y analizar la dinámica y la persistencia de la biodiversidad del suelo y su papel en el funcionamiento del ecosistema. Como complemento a la información suministrada anteriormente, la figura 23 muestra un modelo simplificado de los miembros de la comunidad del suelo agrupados en la red trófica y su diferenciación funcional.

En primer lugar, la microrred alimentaria incluye bacterias y hongos, que se encuentran en la base de la red trófica y descomponen la materia orgánica, y sus depredadores directos: los protozoos y nemátodos. En segundo lugar, están los transformadores de desechos, que incluyen artrópodos que fragmentan la basura y crean nuevas superficies para el ataque microbiano. Finalmente se encuentran los ingenieros de ecosistemas, como las termitas, las lombrices de tierra y las hor-

migas, que modifican la estructura del suelo mejorando la circulación de nutrientes, energía, gases y agua (FAO *et al.*, 2020).

Figura 23. Red trófica de las comunidades del suelo



Fuente: FAO *et al.* (2020).

Resumen de la unidad 1

Los organismos del suelo se agrupan en una cadena de relaciones, cada uno con una diferenciación funcional significativa debido a una variedad de nichos ecológicos en el ecosistema, en términos tanto de tamaño como de variedad de recursos proporcionados. Las comunidades de microflora y la fauna del suelo, junto con las plantas, representan el componente vivo del recurso, cuya variabilidad y rol da como resultado un sistema altamente complejo y heterogéneo clave para la prestación de diversos servicios ecosistémicos ligados a las actividades de transformaciones de carbono, ciclaje de nutrientes, estructuración del suelo y regulación biológica.

La microbiota cumple un papel esencial en la descomposición de la materia orgánica y en la biomineralización. La mesofauna, entretanto, participa activamente en la transformación de la materia orgánica, la formación de microagregados y el incremento de superficie de interacciones bioquímicas activas. La macrofauna, por su parte, es clave para el incremento de la porosidad del suelo, que garantiza la permeabilidad del agua, la aireación y la creación de microhábitats. Por último, la megafauna, por su movimiento en el perfil, se convierte en el principal agente de renovación y distribución del suelo.

Cuestionario de la unidad 1

1. El Convenio sobre la Diversidad Biológica de las Naciones Unidas (1992) define el término «diversidad biológica» como

la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos

de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas (pp. 3-4).

Los suelos son uno de los principales reservorios globales de la biodiversidad, y más del 40 % de los organismos vivos en los ecosistemas terrestres están asociados durante su ciclo de vida directamente con los suelos. ¿Qué proporción de diversidad biológica del planeta alberga el recurso suelo?

- 1/4.
 - 2/4.
 - 3/4.
 - 4/4.
2. Las comunidades del suelo constituyen un sistema jerárquico donde varios tipos de organismos habitan volúmenes críticamente diferentes. El número, la composición y la diversidad de especies en un ecosistema particular dependen de muchos factores, entre los que se encuentran:
 - Temperatura y viento.
 - Contenido de nutrientes y precipitación.
 - Humedad y contenido de nutrientes.
 - Temperatura y contenido de arcillas.
 3. Aquellos organismos del suelo que cumplen una función ecosistémica esencial en la descomposición de la materia orgánica y en la biometeorización de minerales, encontrándose principalmente en la solución, ya sea en el agua gravitacional, capilar e higroscópica del suelo, corresponden a:
 - Mesofauna.
 - Megafauna.
 - Macrofauna.
 - Microfauna.

4. Las bacterias, para el correcto funcionamiento de su metabolismo, necesitan una fuente de carbono. ¿Cómo se conocen a aquellas bacterias que son capaces de utilizar compuestos inorgánicos reducidos como fuente de energía y CO_2 como fuente de carbono? Entre ellas se encuentran *Nitrobacter* y *Nitrosomonas*:
 - Quimioautótrofas.
 - Quimioorganótrofas.
 - Heterótrofas.
 - Autótrofas.
5. Las bacterias son procariotas unicelulares o con las células formando asociaciones simples. Se encuentran en todos los entornos del planeta, desde aguas termales y respiradores de aguas profundas hasta la atmósfera y la nieve ártica. También pueden colonizar plantas, animales y humanos. Algunas viven sin oxígeno (anaerobios) y otras dependen de él para crecer (aerobios). Además, son capaces de adaptarse para vivir en presencia o ausencia de oxígeno (anaerobios facultativos). Estos microorganismos pueden tener una variedad de formas; sin embargo, existen bacterias que pueden asumir varias formas en respuesta a las condiciones del entorno. ¿Cómo se conoce a la capacidad de alterar su morfología?
 - Polimorfismo.
 - Heteromorfia.
 - Pleomorfismo.
 - Heteromorfismo.
6. La fijación biológica de nitrógeno (FBN) es un proceso en el cual la enzima nitrogenasa cataliza la conversión de N_2 en NH_3 , el cual puede ser asimilado fácilmente por las plantas. Este proceso está restringido a un solo tipo de organismos del suelo. ¿Cuál es?

- Hongos.
 - Bacterias.
 - Protozoos.
 - Nemátodos.
7. Las bacterias forman parte de la microflora vital en la rizosfera al participar en los ciclos biogeoquímicos de nutrientes, durante los cuales liberan elementos esenciales para su reciclaje. Constituyen el grupo de microorganismos más abundante en el suelo. ¿Cuál de los siguientes filos encontrados en los suelos es el más grande y diverso?
- Actinobacteria.
 - Firmicutes.
 - Proteobacteria.
 - Cyanobacteria.
8. Algunas especies de bacterias se caracterizan por la producción de endosporas: estructuras especializadas resistentes a condiciones de calor, deshidratación, congelación, productos químicos tóxicos, enzimas y radiación ultravioleta que les permiten proteger su material genético hasta que las condiciones óptimas retornen y puedan reformarse (germinar y prosperar nuevamente). El filo bacteriano Firmicutes posee géneros productores de esporas. ¿Cuál de los siguientes es uno de ellos?
- *Clostridium*.
 - *Mycoplasma*.
 - *Rhizobium*.
 - *Nitrosomonas*.
9. Los hongos son un grupo muy diverso de organismos eucariotas pertenecientes al reino Fungi. Tienen papeles ecológicos fundamentales como descomponedores,

mutualistas o patógenos de plantas y animales. Según su metabolismo, los hongos son heterótrofos:

- Verdadero.
- Falso.

10. Los hongos son organismos esenciales del suelo con alrededor de 100.000 especies, y las estimaciones sobre el número total de especies oscilan entre 0,8 y 3,8 millones. Es probable que la gran mayoría de las especies de hongos registradas hasta ahora pasen al menos una parte de su ciclo de vida en el suelo. Los hongos más abundantes en el suelo son de los filos:

- Zygomycota y Ascomycota.
- Ascomycota y Blastocladiomycota.
- Basidiomycota y Ascomycota.
- Zygomycota y Blastocladiomycota.

11. ¿Cuál es el filo de hongos caracterizados por un cuerpo fructífero con un casquete en forma de paraguas (píleo) que se apoya en un tallo (estipe) donde se producen las esporas?

- Basidiomycota.
- Ascomycota.
- Glomeromycota.
- Zygomycota.

12. Muchos organismos son capaces de establecer interacciones biológicas simbióticas mutualistas. Un ejemplo de ellos son hongos pertenecientes al filo _____, los cuales son biotróficos obligados y, por tanto, establecen una simbiosis mutualista con más del 90 % de las especies vegetales superiores. Las asociaciones biotróficas de estos hongos implican la formación de estructuras especializadas (*arbuscules*) que son efectivas en el intercambio de nutrientes.

- Zygomycota.
 - Basidiomycota.
 - Glomeromycota.
 - Chytridiomycota.
13. Aquellos organismos del suelo que se encuentran principalmente en los poros llenos de aire y participan en la transformación de la materia orgánica pertenecen a la:
- Microfauna.
 - Mesofauna.
 - Macrofauna.
 - Megafauna.
14. Los _____ cumplen una función importante en la estructura del suelo por su actividad excavadora, la producción de heces fecales y el transporte, la ingestión y la mezcla de partículas minerales y orgánicas. Al igual que las lombrices de tierra, son una familia importante de oligoquetos terrestres conocidos como «lombrices blancas»:
- Enquitréidos.
 - Dipluros.
 - Proturanos.
 - Colémbolos.
15. La intensa actividad de excavación de estos organismos en el suelo y su alimentación transforma el ambiente circundante, ocasionando perturbación y aumento de la infiltración de agua y la aireación del suelo, por lo que se les considera «ingenieros de ecosistemas»:
- Lombrices, hongos y ácaros.
 - Hormigas, lombrices y termitas.
 - Protozoos, termitas y hormigas.
 - Plantas, hormigas y lombrices.

16. Las lombrices de tierra son animales invertebrados segmentados, comunes en la mayoría de los ecosistemas, excepto en los desiertos cálidos y las regiones polares, y generalmente dominan la biomasa animal de los suelos. Según su hábitat, se clasifican en tres grupos funcionales. ¿Cuál *no* es uno de ellos?:

- Epigéicos.
- Anécicos.
- Endogéicos.
- Litogéicos.

17. La macrofauna del suelo son aquellos organismos con un ancho corporal entre 2-20 mm. Incluyen transformadores de material vegetal muerto, depredadores, algunos herbívoros e ingenieros de ecosistemas. Dentro de sus comunidades se encuentran insectos eusociales (individuos que representan castas y tienen diferentes roles funcionales). ¿Cuáles son?:

- Abejas y escarabajos.
- Termitas y hormigas.
- Escarabajos y termitas.
- Isópodos y abejas.

Referencias de la unidad 1

- Abate, B. A., Wingfield, M. J., Slippers, B. y Hurley, B. P. (2017). Commercialisation of entomopathogenic nematodes: should import regulations be revised? *Biocontrol Science and Technology*, 27(2), 149-168. <https://doi.org/10.1080/09583157.2016.1278200>
- Acosta-Galvis, A. R., Torres, M. y Pulido-Santacruz, P. (2019). A new species of *Caecilia* (Gymnophiona, Caeciliidae) from the Magdalena valley region of Colombia. *ZooKeys*, 884, 135-157. <https://doi.org/10.3897/zookeys.884.35776>

- Adams, D. G., Bergman, B., Nierzwicki-Bauer, S. A., Duggan, P. S., Rai, A. N. y Schüssler, A. (2013). Cyanobacterial-Plant Symbioses. En E. Rosenberg, E. F. DeLong, S., Lory, E. Stackebrandt y F. Thompson (Eds.), *The Prokaryotes* (pp. 359-400). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30194-0_17
- Agrios, G. N. (2005). Parasitism and disease development. En G. N. Agrios (Ed.), *Plant Pathology* (pp. 77-104). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047378-9.50008-7>
- Allison, F. E. (1973). Microflora of Soils. En F. E. Allison (Ed.), *Developments in Soil Science: Soil Organic Matter and Its Role in Crop Production* (pp. 41-54). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)70561-0](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)70561-0)
- Altiero, T., Guidetti, R., Caselli, V., Cesari, M. y Rebecchi, L. (2011). Ultraviolet radiation tolerance in hydrated and desiccated eutardigrades. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49(s1), 104-110. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2010.00607.x>
- AuMarc, M. (2018). *Serpiente ciega tropical*. <https://www.naturalista.mx/photos/25282>
- Baker, B. J., Lazar, C. S., Teske, A. P. y Dick, G. J. (2015). Genomic resolution of linkages in carbon, nitrogen, and sulfur cycling among widespread estuary sediment bacteria. *Microbiome*, 3(1), 14. <https://doi.org/10.1186/s40168-015-0077-6>
- Bantaowong, U., Chanabun, R. y Panha, S. (2020). *Amyntas whiteni*, a new species of earthworm from Mawlamyine, Myanmar (Clitellata: Megascolecidae). *Raffles Bulletin of Zoology*, S(35), 17-21. <https://lkcnhm.nus.edu.sg/wp-content/uploads/sites/10/app/uploads/2020/03/s35rbz17-21.pdf>
- Bardgett, R. D. y Van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505-511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>

- Bennett, N. C. y Faulkes, C. G. (2000). *African Mole-Rats: Ecology and Eusociality*. Cambridge University Press.
- Bergman, B. (2002). The *Nostoc-Gunnnera* Symbiosis. En A. N. Rai, B. Bergman y U. Rasmussen (Eds.), *Cyanobacteria in Symbiosis* (pp. 207-232). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/0-306-48005-0_12
- Bikolano, M. (2018). *African Night Crawler*. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:African_Night_Crawler_2.jpg
- Blackwell, M. (2011). The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American Journal of Botany*, 98(3), 426-438. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000298>
- Blakemore, R. J. (2002). *Cosmopolitan Earthworms: An Eco-taxonomic Guide to the Peregrine Species of the World*. VermEcology.
- Bonkowski, M. (2004). Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162(3), 617-631. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01066.x>
- Brenner, D. J., Staley, J. T. y Krieg, N. R. (2005). Classification of Prokaryotic Organisms and the Concept of Bacterial Speciation. En D. R. Boone, R. W. Castenholz y G. M. Garrity (Eds.), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (pp. 2-32). Springer.
- Brown, G. G., Feller, C., Blanchart, E., Deleporte, P. y Chernyanskii, S. S. (2003). With Darwin, earthworms turn intelligent and become human friends: The 7th international symposium on earthworm ecology – Cardiff – Wales – 2002. *Pedobiologia*, 47(5-6), 924-933. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00282>
- Büdel, B., Dulić, T., Darienko, T., Rybalka, N. y Friedl, T. (2016). Cyanobacteria and Algae of Biological Soil Crusts. En B. Weber, B. Büdel y J. Belnap (Eds.), *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands* (pp. 55-80). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_4

- Chamizo, S., Cantón, Y., Miralles, I. y Domingo, F. (2012). Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 49, 96-105. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.02.017>
- Chen, J.-S. (2005). Nitrogen Fixation in the Clostridia. En W. Klipp, B. Masepohl, J. R. Gallon y W. E. Newton (Eds.), *Genetics and Regulation of Nitrogen Fixation in Free-Living Bacteria. Nitrogen Fixation: Origins, Applications, and Research Progress*, vol. 2 (pp. 53-64). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/1-4020-2179-8_3
- Cheng, J., Sibley, C. D., Zaheer, R. y Finan, T. M. (2007). A *Sinorhizobium meliloti minE* mutant has an altered morphology and exhibits defects in legume symbiosis. *Microbiology*, 153(2), 375-387. <https://doi.org/10.1099/mic.0.2006/001362-0>
- Coleman, D. C. (2008). From peds to paradoxes: Linkages between soil biota and their influences on ecological processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(2), 271-289. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.08.005>
- Coleman, D. C., Callaham, M. A. y Crossley, D. A. (2018a). Introduction to Soil: Historical Overviwe, Soil Science Basics, and the Fitness of the Soil Environment. En *Fundamentals of Soil Ecology* (pp. 1-20). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805251-8.00001-6>
- Coleman, D. C., Callaham, M. A. y Crossley, D. A. (2018b). Secondary Production: Activities of Heterotropic Organisms – The Soil Fauna. En D. C. Coleman, M. A. Callaham y D. A. Crossley (Eds.), *Fundamentals of Soil Ecology* (pp. 77-171). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805251-8.00004-1>

- Coleman, D. C. y Wall, D. H. (2015). Soil Fauna: Occurrence, Biodiversity, and Roles in Ecosystem Function. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 111-149). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00005-0>
- Costa-Leonardo, A. M. y Haifig, I. (2010). Pheromones and Exocrine Glands in Isoptera. En G. Litwack (Ed.), *Vitamins & Hormones* (Vol. 83) (pp. 521-549). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0083-6729\(10\)83021-3](https://doi.org/10.1016/S0083-6729(10)83021-3)
- Curry, J. P. (1994). *Grassland Invertebrates: Ecology, Influence on Soil*. Springer.
- De Bruyn, L. y Conacher, A. J. (1990). The role of termites and ants in soil modification – a review. *Soil Research*, 28(1), 55-93. <https://doi.org/10.1071/SR9900055>
- De Vries, F. T., Thébault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M. A., Bjørnlund, L., Bracht Jørgensen, H., Brady, M. V., Christensen, S., De Ruiter, P. C., d'Hertefeldt, T., Frouz, J., Hedlund, K., Hemerik, L., Hol, W. H. G., Hotes, S., Mortimer, S. R., Setälä, H., Sgardelis, S. P.,... Bardgett, R. D. (2013). Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(35), 14296-14301. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305198110>
- Deacon, J. W. (2013). *Fungal Biology* (4.^a ed.). Wiley-Blackwell.
- Decaëns, T., Jiménez, J. J., Gioia, C., Measey, G. J. y Lavelle, P. (2006). The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology*, 42(s1), S23-S38. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.001>
- Delestre, C., Laugraud, A., Ridgway, H., Ronson, C., O'Callaghan, M., Barrett, B., Ballard, R., Griffiths, A., Young, S., Blond, C., Gerard, E. y Wakelin, S. (2015). Genome sequence of the clover symbiont *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* strain CC275e. *Standards in Genomic Sciences*, 10(1), 121. <https://doi.org/10.1186/s40793-015-0110-1>

- Didden, W. A. M. (1993). Ecology of terrestrial Enchytraeidae. *Pedobiologia*, 37, 2-29.
- Dindal, D. L. (1991). *Soil Biology Guide*. Wiley.
- Doboš, M. (2021). *Salamandra común*. <https://colombia.inaturalist.org/observations/97705351>
- Edwards, C. A. (1998). *Earthworm Ecology*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781482285246>
- Emerson, J. B. (2019). Soil Viruses: A New Hope. *MSystems*, 4(3), e00120-19. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00120-19>
- FAO. (2015a). *5 razones por las que el suelo es clave para el futuro sostenible del planeta*. FAO. <http://www.fao.org/sustainable-development-goals/news/detail-news/es/c/277124/>
- FAO. (2015b). *Soils and Biodiversity*. FAO. <https://www.fao.org/3/av127e/av127e.pdf>
- FAO, ITPS, GSBI, CBD y EC. (2020). *State of knowledge of soil biodiversity – Status, challenges and potentialities*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>
- Feller, C. (1997). The concept of soil humus in the past three centuries. *Advances in Geoecology*, 29, 15-46.
- Feller, C., Brown, G. G., Blanchart, E., Deleporte, P. y Chernyanskii, S. S. (2003). Charles Darwin, earthworms and the natural sciences: various lessons from past to future. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 99(1-3), 29-49. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00143-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00143-9)
- Ferris, H. (2010). Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *Journal of Nematology*, 42(1), 63-67. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22736838>
- Fiprolefo. (2020). *Termita subterránea (Reticulitermes sp.)*. <https://geoportal.fiprolefo.gob.mx/pofmet/gpfu/plagas/reticulitermes-sp/>

- Foissner, W. (1999). Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 95-112. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00032-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00032-8)
- Foissner, W. (2014). Protozoa. En *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences* (pp. 1-12). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09130-2>
- Gao, Z., Karlsson, I., Geisen, S., Kowalchuk, G. y Jousset, A. (2019). Protists: Puppet Masters of the Rhizosphere Microbiome. *Trends in Plant Science*, 24(2), 165-176. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.10.011>
- Garcia-Pichel, F. (2009). Cyanobacteria. En M. Schaechter (Ed.), *Encyclopedia of Microbiology* (pp. 107-124). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00250-9>
- Garey, J. R., McInnes, S. J. y Nichols, P. B. (2008). Global diversity of tardigrades (Tardigrada) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 101-106. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9123-0>
- Gebremikael, M. T., Steel, H., Buchan, D., Bert, W. y De Neve, S. (2016). Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions. *Scientific Reports*, 6(1), 32862. <https://doi.org/10.1038/srep32862>
- Geisen, S., Mitchell, E. A. D., Adl, S., Bonkowski, M., Dunthorn, M., Ekelund, F., Fernández, L. D., Jousset, A., Krashevskaya, V., Singer, D., Spiegel, F. W., Walochnik, J. y Lara, E. (2018). Soil protists: a fertile frontier in soil biology research. *FEMS Microbiology Reviews*, 42(3), 293-323. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuy006>

- Geisen, S., Mitchell, E. A. D., Wilkinson, D. M., Adl, S., Bonkowski, M., Brown, M. W., Fiore-Donno, A. M., Heger, T. J., Jassey, V. E. J., Krashevskaya, V., Lahr, D. J. G., Marcisz, K., Mulot, M., Payne, R., Singer, D., Anderson, O. R., Charman, D. J., Ekelund, F., Griffiths, B. S.,... Lara, E. (2017). Soil protistology rebooted: 30 fundamental questions to start with. *Soil Biology and Biochemistry*, 111, 94-103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.04.001>
- Ghilarov, M. S. (1983). Darwin's *Formation of Vegetable Mould* – its philosophical basis. En J. E. Satchell (Ed.), *Earthworm Ecology* (pp. 1-4). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5965-1_1
- Gibb, T. (2015). Insect Identification Techniques. En T. Gibb (Ed.), *Contemporary Insect Diagnostics* (pp. 67-151). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-404623-8.00004-1>
- Gibb, T. J. y Oseto, C. (2020). Classification of insects and mites. En T. Gibb y C. Oseto (Eds.), *Insect Collection and Identification* (pp. 129-145). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816570-6.00004-6>
- González, O., Díaz, D. y Bouza, H. (2017). *El comportamiento de la lombriz roja californiana (Eisenia foetida)*. <https://universidadagricola.com/el-comportamiento-de-la-lombriz-roja-californiana-eisenia-foetida/>
- Gonzalez-Martin, C., Teigell-Perez, N., Lyles, M., Valladares, B. y Griffin, D. W. (2013). Epifluorescent direct counts of bacteria and viruses from topsoil of various desert dust storm regions. *Research in Microbiology*, 164(1), 17-21. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2012.08.009>
- Gould, A. B. (2009). Fungi: Plant Pathogenic. En M. Schaechter (Ed.), *Encyclopedia of Microbiology* (pp. 457-477). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00347-3>
- Graça, A. (2021). *Scarabaeus laticollis*. <https://colombia.inaturalist.org/observations/94911005>

- Graham, E. B., Knelman, J. E., Schindlbacher, A., Siciliano, S., Breulmann, M., Yannarell, A., Beman, J. M., Abell, G., Philippot, L., Prosser, J., Foulquier, A., Yuste, J. C., Glanville, H. C., Jones, D. L., Angel, R., Salminen, J., Newton, R. J., Bürgmann, H., Ingram, L. J.,... Nemergut, D. R. (2016). Microbes as Engines of Ecosystem Function: When Does Community Structure Enhance Predictions of Ecosystem Processes? *Frontiers in Microbiology*, 7, 214. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00214>
- Gressitt, J. L. (2021). *Coleopteran*. Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/animal/beetle>
- Guidetti, R., Altiero, T. y Rebecchi, L. (2011). On dormancy strategies in tardigrades. *Journal of Insect Physiology*, 57(5), 567-576. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.03.003>
- Guidetti, R., Boschini, D., Altiero, T., Bertolani, R. y Rebecchi, L. (2008). Diapause in tardigrades: a study of factors involved in encystment. *Journal of Experimental Biology*, 211(14), 2296-2302. <https://doi.org/10.1242/jeb.015131>
- Hagen, K. S., Mills, N. J., Gordh, G. y McMurtry, J. A. (1999). Terrestrial Arthropod Predators of Insect and Mite Pests. En T. S. Bellows y T. W. Fisher (Eds.), *Handbook of Biological Control* (pp. 383-503). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012257305-7/50063-1>
- Hågvar, S. (2016). From Litter to Humus in a Norwegian Spruce Forest: Long-Term Studies on the Decomposition of Needles and Cones. *Forests*, 7(9), 186. <https://doi.org/10.3390/f7090186>
- Hashem, A., Tabassum, B. y Fathi Abd_Allah, E. (2019). *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26(6), 1291-1297. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.05.004>

- Hassan, T. U., Bano, A. y Naz, I. (2017). Alleviation of heavy metals toxicity by the application of plant growth promoting rhizobacteria and effects on wheat grown in saline sodic field. *International Journal of Phytoremediation*, 19(6), 522-529. <https://doi.org/10.1080/15226514.2016.1267696>
- Hawksworth, D. L. y Lücking, R. (2017). Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. *Microbiology Spectrum*, 5(4). <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>
- Hiiesalu, I., Pärtel, M., Davison, J., Gerhold, P., Metsis, M., Moora, M., Öpik, M., Vasar, M., Zobel, M. y Wilson, S. D. (2014). Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: associations with grassland plant richness and biomass. *New Phytologist*, 203(1), 233-244. <https://doi.org/10.1111/nph.12765>
- Hobot, J. A. (2015). Bacterial Ultrastructure. En Y. W. Tang, M. Sussman, D. Liu, I. Poxton y J. Schwartzman (Eds.), *Molecular Medical Microbiology* (pp. 7-32). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397169-2.00002-0>
- Horikawa, D. D., Sakashita, T., Katagiri, C., Watanabe, M., Kikawada, T., Nakahara, Y., Hamada, N., Wada, S., Funayama, T., Higashi, S., Kobayashi, Y., Okuda, T. y Kuwabara, M. (2006). Radiation tolerance in the tardigrade *Milnesium tardigradum*. *International Journal of Radiation Biology*, 82(12), 843-848. <https://doi.org/10.1080/09553000600972956>
- Hu, L., Xia, M., Lin, X., Xu, C., Li, W., Wang, J., Zeng, R. y Song, Y. (2018). Earthworm gut bacteria increase silicon bioavailability and acquisition by maize. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, 215-221. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.07.015>
- Ito, M. T. y Abe, W. (2001). Micro-distribution of Soil Inhabiting Tardigrades (Tardigrada) in a Sub-alpine Coniferous Forest of Japan. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*, 240(3-4), 403-407. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00048>

- Jacinto, V. (2011). *Delia radicum*. <https://ecuador.inaturalist.org/photos/2000170>
- James, A. I., Eldridge, D. J. y Hill, B. M. (2009). Foraging animals create fertile patches in an Australian desert shrubland. *Ecography*, 32(5), 723-732. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05450.x>
- Jenny, H. (1941). *Factors of Soil Formation*. McGraw-Hill.
- Johnson, D. L. y Schaetzl, R. J. (2015). Differing views of soil and pedogenesis by two masters: Darwin and Dokuchaev. *Geoderma*, 237-238, 176-189. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.08.020>
- Jönsson, K. I., Rabbow, E., Schill, R. O., Harms-Ringdahl, M. y Rettberg, P. (2008). Tardigrades survive exposure to space in low Earth orbit. *Current Biology*, 18(17), R729-R731. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.06.048>
- Jousset, A., Scheu, S. y Bonkowski, M. (2008). Secondary metabolite production facilitates establishment of rhizobacteria by reducing both protozoan predation and the competitive effects of indigenous bacteria. *Functional Ecology*, 22(4), 714-719. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01411.x>
- Kaneda, S. y Kaneko, N. (2011). Influence of Collembola on nitrogen mineralization varies with soil moisture content. *Soil Science and Plant Nutrition*, 57(1), 40-49. <https://doi.org/10.1080/00380768.2010.551107>
- Koller, R., Rodriguez, A., Robin, C., Scheu, S. y Bonkowski, M. (2013). Protozoa enhance foraging efficiency of arbuscular mycorrhizal fungi for mineral nitrogen from organic matter in soil to the benefit of host plants. *New Phytologist*, 199(1), 203-211. <https://doi.org/10.1111/nph.12249>
- Kuikman, P. J. y Van Veen, J. A. (1989). The impact of protozoa on the availability of bacterial nitrogen to plants. *Biology and Fertility of Soils*, 8(1), 13-18. <https://doi.org/10.1007/BF00260510>

- Kun, M. E. (2015). Do oribatid mites enhance fungal growth in *Austrocedrus chilensis* leaf litter? *Systematic and Applied Acarology*, 20(2), 171. <https://doi.org/10.11158/saa.20.2.3>
- Kuwahara, R. (2019). *Familia Pauropodidae*. <https://www.naturalis-ta.mx/photos/53104286>
- Lacey, E., Patton, J. y Cameron, G. (2001). Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents. *Australian Mammalogy*, 23(1), 75-76. https://doi.org/10.1071/AM01075_BR
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P. y Rossi, J.-P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42(s1), S3-S15. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002>
- Lavelle, P., Spain, A., Blouin, M., Brown, G., Decaëns, T., Grimaldi, M., Jiménez, J. J., McKey, D., Mathieu, J., Velasquez, E. y Zangerlé, A. (2016). Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil. *Soil Science*, 181(3/4), 91-109. <https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000155>
- Lavelle, P. y Spain, A. V. (2001). *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers.
- Lewis, V. R. (2009). Isoptera. En V. Resh y R. Cardé (Eds.), *Encyclopedia of Insects* (pp. 535-538). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00152-1>
- Liu, Z. y Liu, J. (2013). Evaluating bacterial community structures in oil collected from the sea surface and sediment in the northern Gulf of Mexico after the *Deepwater Horizon* oil spill. *MicrobiologyOpen*, 2(3), 492-504. <https://doi.org/10.1002/mbo3.89>
- Locey, B. J. (2005). Nitrites. En P. Wexler (Ed.), *Encyclopedia of Toxicology* (pp. 232-235). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-369400-0/00686-4>

- Maaß, S., Caruso, T. y Rillig, M. C. (2015). Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiologia*, 58(2-3), 59-63. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.03.001>
- Madigan, M. T., Martinko, J. M., Bender, K. S., Buckley, D. H. y Stahl, D. A. (2015). *Brock Biology of Microorganisms* (14.^a ed.). Pearson.
- Mager, D. M. y Thomas, A. D. (2011). Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: A review of their role in dryland soil processes. *Journal of Arid Environments*, 75(2), 91-97. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.10.001>
- Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A. y Scheu, S. (2003). Adding to 'the enigma of soil animal diversity': fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology*, 39(2), 85-95. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(03\)00006-2](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(03)00006-2)
- Maraun, M., Visser, S. y Scheu, S. (1998). Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance. *Applied Soil Ecology*, 9(1-3), 175-181. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00072-9](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00072-9)
- Maróti, G. y Kondorosi, E. (2014). Nitrogen-fixing *Rhizobium*-legume symbiosis: are polyploidy and host peptide-governed symbiont differentiation general principles of endosymbiosis? *Frontiers in Microbiology*, 5, 326. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00326>
- May, R. M., Maria, M. y Guimard, J. (1964). Actions différentielles des rayons x et ultraviolets sur le tardigrade *Macrobiotus areolatus*, al'état et desséché. *Bull Biol France Belgique*, 98, 349-367.
- McConnaughey, M. (2014). Physical Chemical Properties of Fungi. En M. Caplan (Ed.), *Reference Module in Biomedical Sciences* (pp. 1-3). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801238-3.05231-4>
- MDC. (2014). *Pseudoscorpions*. <https://mdc.mo.gov/discover-nature/field-guide/pseudoscorpions>

- Mhete, M., Eze, P. N., Rahube, T. O. y Akinyemi, F. O. (2020). Soil properties influence bacterial abundance and diversity under different land-use regimes in semi-arid environments. *Scientific African*, 7, e00246. <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2019.e00246>
- Money, N. P. (2016). Fungal Diversity. En S. Watkinson, L. Boddy y N. Money (Eds.), *The Fungi* (pp. 1-36). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-382034-1.00001-3>
- Moore, J. C., McCann, K. y De Ruiter, P. C. (2005). Modeling trophic pathways, nutrient cycling, and dynamic stability in soils. *Pedobiologia*, 49(6), 499-510. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.05.008>
- Naciones Unidas. (1992). Convenio sobre la Diversidad Biológica de las Naciones Unidas. <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf>
- Nadeem, S. M., Ahmad, M., Zahir, Z. A., Javaid, A. y Ashraf, M. (2014). The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnology Advances*, 32(2), 429-448. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.12.005>
- Nelson, D. R. y Adkins, R. G. (2001). Distribution of Tardigrades within a Moss Cushion: Do Tardigrades Migrate in Response to Changing Moisture Conditions? *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*, 240(3-4), 493-500. <https://doi.org/10.1078/0044-5231-00058>
- Nelson, D. R., Guidetti, R. y Rebecchi, L. (2015). Phylum Tardigrada. En J. Thorp y C. Rogers (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (pp. 347-380). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00017-6>
- Nelson, D. R. y Higgins, R. P. (1990). Tardigrada. En D. Dindal (Ed.), *Soil Biology Guide* (pp. 393-419). Wiley.

- Nielsen, U. (2019). Soil and Its Fauna. En U. Nielsen (Ed.), *Soil Fauna Assemblages: Global to Local Scales* (pp. 1-41). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108123518.002>
- Novik, G., Savich, V. y Kiseleva, E. (2015). An Insight into Beneficial *Pseudomonas* bacteria. En M. Manjur (Ed.), *Microbiology in Agriculture and Human Health*. InTech. <https://doi.org/10.5772/60502>
- Obase, K., Douhan, G. W., Matsuda, Y. y Smith, M. E. (2017). Progress and Challenges in Understanding the Biology, Diversity, and Biogeography of *Cenococcum geophilum*. En L. Tedersoo (Ed.), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* (pp. 299-317). https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_14
- OConnor, B. M. (2009). Mites. En V. Resh y R. Cardé (Eds.), *Encyclopedia of Insects* (pp. 643-649). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00178-8>
- Ono, F., Saigusa, M., Uozumi, T., Matsushima, Y., Ikeda, H., Saini, N. L. y Yamashita, M. (2008). Effect of high hydrostatic pressure on to life of the tiny animal tardigrade. *Journal of Physics and Chemistry of Solids*, 69(9), 2297-2300. <https://doi.org/10.1016/j.jpcs.2008.04.019>
- Orgiazzi, A., Bardgett, R. D., Barrios, E., Behan-Pelletier, V., Briones, M. J. I., Chotte, J.-L., De Deyn, G. B., Eggleton, P., Fierer, N., Fraser, T., Hedlund, K., Jeffery, S., Johnson, N. C., Jones, A., Kandeler, E., Kaneko, N., Lavelle, P., Lemanceau, P., Miko, L.,... Wall, D. H. (2016). *Global Soil Biodiversity Atlas*. European Commission. <https://www.globalsoilbiodiversity.org/atlas-introduction>
- Osler, G. H. R. y Sommerkorn, M. (2007). Toward a Complete Soil C and N Cycle: Incorporating the Soil Fauna. *Ecology*, 88(7), 1611-1621. <http://www.jstor.org/stable/27651278>

- Paul, E. A. (2007). Soil microbiology, ecology, and biochemistry in perspective. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 3-24). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50005-6>
- Pawlowski, J., Audic, S., Adl, S., Bass, D., Belbahri, L., Berney, C., Bowser, S. S., Cepicka, I., Decelle, J., Dunthorn, M., Fiore-Donno, A. M., Gile, G. H., Holzmann, M., Jahn, R., Jirků, M., Keeling, P. J., Kostka, M., Kudryavtsev, A., Lara, E.,... De Vargas, C. (2012). CBOL Protist Working Group: Barcoding Eukaryotic Richness beyond the Animal, Plant, and Fungal Kingdoms. *PLoS Biology*, 10(11), e1001419. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001419>
- Pelosi, C. y Römbke, J. (2016). Are *Enchytraeidae* (*Oligochaeta*, *Annelida*) good indicators of agricultural management practices? *Soil Biology and Biochemistry*, 100, 255-263. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.06.030>
- Petersen, H. y Luxton, M. (1982). A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos*, 39(3), 288-388. <https://doi.org/10.2307/3544689>
- Philippon, A., Jacquier, H., Ruppé, E. y Labia, R. (2019). Structure-based classification of class A beta-lactamases, an update. *Current Research in Translational Medicine*, 67(4), 115-122. <https://doi.org/10.1016/j.retram.2019.05.003>
- Pieper, S. y Weigmann, G. (2008). Interactions between isopods and collembolans modulate the mobilization and transport of nutrients from urban soils. *Applied Soil Ecology*, 39(2), 109-126. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.11.012>
- Platt, B. F., Kolb, D. J., Kunhardt, C. G., Milo, S. P. y New, L. G. (2016). Burrowing Through the Literature. The Impact of Soil-Disturbing Vertebrates on Physical and Chemical Properties of Soil. *Soil Science*, 181(3/4), 175-191. <https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000150>

- Porcel, J. (2014). *Atta laevigata*. [https://www.behance.net/gallery/14451201/CG-ANT-\(Atta-laevigata\)](https://www.behance.net/gallery/14451201/CG-ANT-(Atta-laevigata))
- Potapov, A. M., Korotkevich, A. Yu. y Tiunov, A. V. (2018). Non-vascular plants as a food source for litter-dwelling Collembola: Field evidence. *Pedobiologia*, 66, 11-17. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.12.005>
- Prober, S. M., Leff, J. W., Bates, S. T., Borer, E. T., Firn, J., Harpole, W. S., Lind, E. M., Seabloom, E. W., Adler, P. B., Bakker, J. D., Cleland, E. E., DeCrappeo, N. M., DeLorenze, E., Hagenah, N., Hautier, Y., Hofmockel, K. S., Kirkman, K. P., Knops, J. M. H., La Pierre, K. J.,... Fierer, N. (2015). Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters*, 18(1), 85-95. <https://doi.org/10.1111/ele.12381>
- Quiroga, D. y Posada, F. J. (2013). Damage of the false Wireworm *Eleodes pos. omissoides* Blaisdell (Coleoptera: Tenebrionidae) upon seeds of grasses and legumes. *Revista U.D.C.A Actualidad y Divulgación Científica*, 16(2), 391-400. <https://revistas.udca.edu.co/index.php/ruadc/article/download/911/1096>
- Rahm, P. G. (1923). Biologische und Physiologische Beiträge zur Kenntnis der Moosfauna. *Z Alg Physiol*, 20, 1-34.
- Rahm, P. G. (1924). Weitere physiologische Versuche mit niederen Temperaturen Ein Beitrag zur Lösung des Kalteproblems. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 29, 106-111.
- Rahm, P. G. (1926). Die Trochenstarre (Anabiose) de moostierwelt (ihr Verlauf. ihre Bedeutung und ihr Unterschied on der Cystebildung). *Biologisches Zentralblatt*, 46, 452-477.
- Rai, A. N., Söderbäck, E. y Bergman, B. (2000). Tansley Review No. 116: Cyanobacterium-plant symbioses. *New Phytologist*, 147(3), 449-481. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00720.x>
- Ramirez, M. (2020). Género *Pseudoxycheila*. <https://colombia.inaturalist.org/observations/67114648>

- Renoult, D. (2016). *Duponchelia fovealis*. <https://www.naturalista.mx/photos/3873786>
- Ritz, K. (2005). Fungi. En D. Hillel (Ed.), *Encyclopedia of Soils in the Environment* (pp. 110-119). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00147-8>
- Ros, M. B. H., Hiemstra, T., Van Groenigen, J. W., Chareesri, A. y Koopmans, G. F. (2017). Exploring the pathways of earthworm-induced phosphorus availability. *Geoderma*, 303, 99-109. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.05.012>
- Rossi, F., Mugnai, G. y De Philippis, R. (2018). Complex role of the polymeric matrix in biological soil crusts. *Plant and Soil*, 429(1-2), 19-34. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3441-4>
- Roy, K., Ghosh, D., DeBruyn, J. M., Dasgupta, T., Wommack, K. E., Liang, X., Wagner, R. E. y Radosevich, M. (2020). Temporal Dynamics of Soil Virus and Bacterial Populations in Agricultural and Early Plant Successional Soils. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1494. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01494>
- Ruf, A. y Beck, L. (2005). The use of predatory soil mites in ecological soil classification and assessment concepts, with perspectives for oribatid mites. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 62(2), 290-299. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2005.03.029>
- Ruiz, M. (2013). *Bacterial morphology diagram*. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bacterial_morphology_diagram-es.svg
- Salmon, S. (2021). *Collembola: actors of soil life*. Encyclopedia of the Environment. <https://www.encycopedie-environnement.org/en/life/collembola-actors-of-soil-life/>
- Sanabria, C., Lavelle, P. y Fonte, S. J. (2014). Ants as indicators of soil-based ecosystem services in agroecosystems of the Colombian Llanos. *Applied Soil Ecology*, 84, 24-30. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.07.001>

- Schill, R. O. y Hengherr, S. (2018). Environmental Adaptations: Desiccation Tolerance. En R. Schill (Ed.), *Water Bears: The Biology of Tardigrades* (pp. 273-293). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-95702-9_10
- Schulz-Bohm, K., Geisen, S., Wubs, E. R. J., Song, C., De Boer, W. y Garbeva, P. (2017). The prey's scent – Volatile organic compound mediated interactions between soil bacteria and their protist predators. *The ISME Journal*, 11(3), 817-820. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.144>
- Segers, H. (2007). Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*, 1564(1), 1-104. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1564.1.1>
- Sendra, A. y Reboleira, A. S. (2014). La extensión y los límites de la fauna en los hábitats subterráneos. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 38(3-4), 203-224. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=4941157>
- Serrano, F. (2012). *Xerocomus pruinatus*-Setasy Sitios. <https://www.setasy-sitios.com/setas-y-sitios/b%C3%BAsqueda-de-especies/x/xerocomus-pruinatus>
- Shivlata, L. y Satyanarayana, T. (2015). Thermophilic and alkaliphilic *Actinobacteria*: biology and potential applications. *Frontiers in Microbiology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01014>
- Siddiky, Md. R. K., Kohler, J., Cosme, M. y Rillig, M. C. (2012). Soil biota effects on soil structure: Interactions between arbuscular mycorrhizal fungal mycelium and collembola. *Soil Biology and Biochemistry*, 50, 33-39. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.001>
- Sinclair, J. L. y Ghiorse, W. C. (1989). Distribution of aerobic bacteria, protozoa, algae, and fungi in deep subsurface sediments. *Geomicrobiology Journal*, 7(1-2), 15-31. <https://doi.org/10.1080/01490458909377847>

- Slade, E. M., Riutta, T., Roslin, T. y Tuomisto, H. L. (2016). The role of dung beetles in reducing greenhouse gas emissions from cattle farming. *Scientific Reports*, 6(1), 18140. <https://doi.org/10.1038/srep18140>
- Song, D., Pan, K., Tariq, A., Sun, F., Li, Z., Sun, X., Zhang, L., Olusanya, O. A. y Wu, X. (2017). Large-scale patterns of distribution and diversity of terrestrial nematodes. *Applied Soil Ecology*, 114, 161-169. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.013>
- Spain, A. M., Krumholz, L. R. y Elshahed, M. S. (2009). Abundance, composition, diversity and novelty of soil *Proteobacteria*. *The ISME Journal*, 3(8), 992-1000. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.43>
- Starr, E. P., Nuccio, E. E., Pett-Ridge, J., Banfield, J. F. y Firestone, M. K. (2019). Metatranscriptomic reconstruction reveals RNA viruses with the potential to shape carbon cycling in soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(51), 25900-25908. <https://doi.org/10.1073/pnas.1908291116>
- Stocks, S. D. y Hodges, A. (2018). *European pepper moth or southern European marsh pyralid*. https://entnemdept.ufl.edu/creatures/veg/leps/european_pepper_moth.htm
- Stork, N. E., McBroom, J., Gely, C. y Hamilton, A. J. (2015). New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7519-7523. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502408112>
- Swift, M. J., Heal, O. W. y Anderson, J. M. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology*, 5, 372.
- Tandarich, J. P., Darmody, R. G., Follmer, L. R. y Johnson, D. L. (2002). Historical Development of Soil and Weathering Profile Concepts from Europe to the United States of America. *Soil Science Society of America Journal*, 66(2), 335-346. <https://doi.org/10.2136/sssaj2002.3350>

- Taylor, C. (2014). *Termopsidae*. <http://taxondiversity.fieldofscience.com/2014/02/termopsidae.html>
- Taylor, T. N., Krings, M. y Taylor, E. L. (2015). Glomeromycota. En T. Taylor, M. Krings y E. Taylor (Eds.), *Fossil Fungi* (pp. 103-128). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387731-4.00007-4>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N. S., Wijesundera, R., Ruiz, L. V., Vasco-Palacios, A. M., Thu, P. Q., Suija, A., Smith, M. E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Põldmaa, K.,... Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346(6213), 1256688. <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
- Tixier, T., Bloor, J. M. G. y Lumaret, J.-P. (2015). Species-specific effects of dung beetle abundance on dung removal and leaf litter decomposition. *Acta Oecologica*, 69, 31-34. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.08.003>
- Tizón, S. (2018). Género *Scutigerella*. <https://www.naturalista.mx/observations/29340200>
- Tondoh, J. E., Dimobe, K., Guéi, A. M., Adahe, L., Baidai, Y., N'Dri, J. K. y Forkuor, G. (2019). Soil Health Changes Over a 25-Year Chronosequence from Forest to Plantations in Rubber Tree (*Hevea brasiliensis*) Landscapes in Southern Côte d'Ivoire: Do Earthworms Play a Role? *Frontiers in Environmental Science*, 7, 73. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00073>
- Van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., De Goede, R. G. M., Adams, B. J., Ahmad, W., Andriuzzi, W. S., Bardgett, R. D., Bonkowski, M., Campos-Herrera, R., Cares, J. E., Caruso, T., De Brito Caixeta, L., Chen, X., Costa, S. R., Creamer, R.,... Crowther, T. W. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), 194-198. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>

- Van Vliet, P. C. J., Beare, M. H. y Coleman, D. C. (1995). Population dynamics and functional roles of Enchytraeidae (Oligochaeta) in hardwood forest and agricultural ecosystems. *Plant and Soil*, 170(1), 199-207. <https://doi.org/10.1007/BF02183067>
- Vidal, E., Montanari, R. y Paz, J. (2011). Darwin's contribution to Soil Biology. *Geophysical Research Abstracts*, 13. <https://meetin-gorganizer.copernicus.org/EGU2011/EGU2011-11931.pdf>
- Vilela, L. A. F. (2021). Molecular and cellular changes of arbuscular mycorrhizal fungi-plant interaction in cadmium contamination. En M. Hasanuzzaman y M. N. Vara (Eds.), *Handbook of Bioremediation* (pp. 277-283). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819382-2.00017-X>
- Vladimirov, N. (2017). *Liodopria serricornis*. <https://colombia.inaturalist.org/photos/26946638>
- Voigt, K. y Kirk, P. M. (2014). FUNGI | Classification of Zygomycetes: Reappraisal as Coherent Class Based on a Comparison between Traditional *versus* Molecular Systematics. En C. Batt y M. L. Tortorello (Eds.), *Encyclopedia of Food Microbiology* (pp. 54-67). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384730-0.00136-1>
- Volk, T. J. (2013). Fungi. En S. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 624-640). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00062-9>
- Voroney, R. P. y Heck, R. J. (2015). The Soil Habitat. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 15-39). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00002-5>
- Vos, P., Garrity, G., Jones, D., Krieg, N. R., Ludwig, W., Rainey, F. A., Schleifer, K.-H. y Whitman, W. (2009). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology: Volume 3: The Firmicutes* (2.^a ed.). Springer-Verlag.
- Wallace, R. L., Snell, T. W. y Smith, H. A. (2015). Phylum Rotifera. En J. H. Thorp y C. Rogers (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (pp. 225-271). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00013-9>

- Wallwork, J. A. (1976). *The Distribution and Diversity of Soil Fauna*. Academic Press.
- Walter, D. E. y Proctor, H. C. (2013). *Mites: Ecology, Evolution & Behaviour*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7164-2>
- Wang, M., Fu, S., Xu, H., Wang, M. y Shi, L. (2018). Ecological functions of millipedes in the terrestrial ecosystem. *Biodiversity Science*, 26(10), 1051-1059. <https://doi.org/10.17520/biods.2018086>
- Wellborn, G. A., Witt, J. D. S. y Cothran, R. D. (2015). Class Malacostraca, Superorders Peracarida and Syncarida. En J. H. Thorp y C. Rogers (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (pp. 781-796). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00031-0>
- White, D. S. (2009). Coleoptera (Beetles) in Aquatic Ecosystems. En G. Likens (Ed.), *Encyclopedia of Inland Waters* (pp. 144-156). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00160-5>
- Whitney, M. (1925). *Soil and Civilization: A Modern Concept of the Soil and the Historical Development of Agriculture*. Van Nostrand.
- Wilkinson, D. M. y Mitchell, E. A. D. (2010). Testate Amoebae and Nutrient Cycling with Particular Reference to Soils. *Geomicrobiology Journal*, 27(6-7), 520-533. <https://doi.org/10.1080/01490451003702925>
- Williamson, K. E., Radosevich, M. y Wommack, K. E. (2005). Abundance and Diversity of Viruses in Six Delaware Soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(6), 3119-3125. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.6.3119-3125.2005>
- Williamson, K. E., Wommack, K. E. y Radosevich, M. (2003). Sampling Natural Viral Communities from Soil for Culture-Independent Analyses. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(11), 6628-6633. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.11.6628-6633.2003>

- Wood, T. G., Johnson, R. A. y Anderson, J. M. (1983). Modification of soils in Nigerian savanna by soil-feeding *Cubitermes* (isopoda, termitidae). *Soil Biology and Biochemistry*, 15(5), 575-579. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(83\)90052-4](https://doi.org/10.1016/0038-0717(83)90052-4)
- Wu, X., Cao, R., Wei, X., Xi, X., Shi, P., Eisenhauer, N. y Sun, S. (2017). Soil drainage facilitates earthworm invasion and subsequent carbon loss from peatland soil. *Journal of Applied Ecology*, 54(5), 1291-1300. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12894>
- Yarilov, A. A. (1936). Charles Darwin—the founder of soil science. *Pochvovedenie*, 4, 17-23.
- Yeates, G. W., Ferris, H., Moens, T. y Putten, W. H. van der. (2009). The role of nematodes in ecosystems. En *Nematodes as environmental indicators* (pp. 1-44). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781845933852.0001>
- Zhu, D., Ke, X., Wu, L., Christie, P. y Luo, Y. (2016). Biological transfer of dietary cadmium in relation to nitrogen transfer and ¹⁵N fractionation in a soil collembolan-predatory mite food chain. *Soil Biology and Biochemistry*, 101, 207-216. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.026>
- Zimmer, M. (2007). Nutrition in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): an evolutionary-ecological approach. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 77(4), S1464793102005912. <https://doi.org/10.1017/S1464793102005912>

Unidad 2. Introducción a la microbiología de suelos

Objetivo de la unidad

Al finalizar el estudio y la comprensión de los temas, el estudiante debe:

- a. Definir la microbiología de suelos.
- b. Determinar la influencia de los microorganismos en los procesos edáficos.
- c. Establecer el papel de los microorganismos en aspectos clave como la descomposición de la materia orgánica y el desenvolvimiento de los ciclos biogeoquímicos.

Destreza del criterio de desempeño

- El estudiante reconoce la vida en el suelo y su importancia en el ecosistema.
- El estudiante explica e identifica los microorganismos del suelo.

Actividades de reconocimiento

1. Exponga: ¿por qué los suelos de climas fríos tienden a acumular más material orgánico?

2. ¿Cómo relaciona el contenido de materia orgánica y la biota del suelo?
3. En la descomposición de la materia orgánica, factores como el ambiente (ej., humedad y temperatura), pH, tipo o clase de residuos, relación C:N y biota del suelo son fundamentales. Realice un gráfico donde se relacionen y se caracterice cada factor.
4. ¿Qué sabe de los hongos simbióticos del suelo?
5. ¿Sabe cómo participan los microorganismos en la asimilación del fósforo en las plantas?

Visión histórica sobre la microbiología de suelos

El campo de la microbiología está definido principalmente por la escala física de los organismos de su estudio. Partiendo de ello, esencialmente inicia con el desarrollo del microscopio. Sin embargo, también incluye el estudio de las propiedades de los microorganismos que se pueden observar macroscópica o indirectamente; por ejemplo, las consecuencias metabólicas, las enfermedades y los productos de la actividad microbiana. Considerando esto último, la historia de la microbiología incluye fermentaciones y otros procesamientos de alimentos, preservación de materiales de la descomposición microbiana y conceptos de enfermedad y contagio (Summers, 2009).

Las fermentaciones se remontan al 6000 a. C., cuando los babilonios, sin saberlo, usaban microorganismos en la fermentación para elaborar bebidas alcohólicas con cebada (Miller, 2013). También se tiene conocimiento de que en los 3000 a. C. los egipcios elaboraron pan a partir del trigo y cebada, y en la Mesopotamia se producía queso (Belderok *et al.*, 2000; Romero y Mestres, 2004). Asimismo, diversas fuentes escritas de la antigüedad griega y romana hablan de gérmenes invisibles que

transmiten enfermedades contagiosas. Por ejemplo, Lucrecio (96-55 a. C.), en su obra *De rerum natura*, hace varias alusiones a «semillas de enfermedad». Luego, en el Renacimiento europeo, Girolamo Frascatorius, en su libro *De contagione et contagionis* (1546), dice que las enfermedades contagiosas se deben a «gérmenes vivos» que pasan de diversas maneras de un individuo a otro. Estos inicios de explicación que renunciaban a invocar causas sobrenaturales fueron probablemente catalizados por la introducción en Europa de la sífilis, una enfermedad en la que estaba clara la necesidad de contacto para su contagio, aunque la «cosa» que se transmitía en la enfermedad siguió siendo objeto de conjeturas durante mucho tiempo (Láñez, 2005).

En ese momento aún no se desarrollaba el microscopio. No obstante, los hongos en ciertas formas pueden verse fácilmente sin esta herramienta. Así, estos organismos recibieron un estudio temprano. El primer libro exclusivamente sobre hongos, *Theatrum Fungorum*, publicado en 1675 por J. F. van Starbeck, se basó en gran medida en los dibujos de Charles de'Egeluse preparados ya en 1601 (Paul, 2007). La primera referencia segura sobre el microscopio (1621) se debe a Constantijn Huygens, quien relata que el inglés Cornelis Drebbel tenía en su taller un instrumento magnificador, que recibió el nombre de *microscopium* en 1625 (Láñez, 2005). Leeuwenhoek (1675) es reconocido como el primero en ver bacterias en sus microscopios de diseño propio. Observó los pequeños «animálculos» en agua natural y en agua modificada con un sustrato (pimiento o caldo de carne) (Paul, 2007).

Robert Hooke fue el otro microscopista acreditado como fundador del campo de la microbiología con su famoso libro *Micrographia*, publicado en 1665, que asombró con ilustraciones dibujadas de sus observaciones microscópicas. La más

famosa de ellas, que muestra la estructura microscópica del corcho, se ha tomado como el comienzo de la teoría celular de la vida, posteriormente desarrollada por Schleiden y Schwann (Summers, 2009). Ese mismo año, Hooke publicó un trabajo sobre los cuerpos fructíferos de los hongos y, en 1724, las esporas se conocían como agentes reproductores de hongos. Las asociaciones hongo-raíz fueron notadas por autores anteriores, pero en 1877 Pfeffer reconoció su naturaleza simbiótica, y en 1885 Franck acuñó la palabra «micorriza». Más tarde, este último autor también distinguió entre asociaciones ecto y endo, una clasificación que todavía es aplicable en la literatura actual y extensa sobre este tema (Paul, 2007).

Luego sigue un periodo de cultivo de microorganismos hasta finales del siglo XIX, cuando Pasteur y Koch encabezaron el logro de cristalizar a la microbiología como ciencia experimental bien asentada (Láñez, 2005). Louis Pasteur (1830-1890), al desacreditar la teoría de la generación espontánea, sentó las bases de esta ciencia. Desarrolló vacunas contra la rabia e investigó muchos problemas de microbiología alimentaria. Pasteur, junto a Liebig, habían postulado que el proceso de nitrificación era de naturaleza bacteriana, y tiempo después Schloesing y Müntz descubrieron que el contenido de NH_3 de las aguas residuales pasadas a través de un filtro de arena no se había alterado durante 20 días. Después de este periodo, el NH_3 se transformó en NO_3^- , pero el proceso podía detenerse con una pequeña cantidad de cloroformo y reiniciarse mediante extracto de suelo, lo que demostró que este cambio se debía a microorganismos o, como decían, «fermentos organizados» (Paul, 2007).

Robert Koch (1843-1910) es reconocido por llevar a cabo el estudio de las infecciones de heridas para determinar si eran de origen parasitario (bacteriano), y en 1881 informó

que podía crecer colonias individuales (cultivos puros) de bacterias en la superficie de corte esterilizada de una rodaja de papa (Summers, 2009). En 1887 Richard Julius Petri, un ayudante de Koch, inventó las cajas Petri que facilitarían el aislamiento de los microorganismos y son usadas hasta hoy en día (Láñez, 2005). Por lo demás, a Koch se le atribuye el método para determinar la relación causa-efecto de enfermedades, el cual se recoge en los denominados postulados de Koch, los que demuestran la causa de la enfermedad producida por un microorganismo.

Después aparecieron los medios selectivos y de enriquecimiento gracias a Winogradsky y Beijerinck, quienes hoy son reconocidos por ser miembros fundadores de la fisiología y ecología microbiana (Láñez, 2005; Paul, 2007). Serguéi Winogradsky (1856-1953) ha sido considerado el fundador de la microbiología del suelo por sus contribuciones a la nitrificación, la fijación anaeróbica de N_2 y la oxidación del azufre. Este investigador logró aislar dos tipos de bacterias involucradas en la nitrificación, con la idea de que obtenían carbono a partir del CO_2 . Por lo tanto, también estableció la autotrofia en microorganismos. Luego, en el periodo 1872-1876, Cohn publicó el primer estudio completo del contenido bacteriano del suelo, y en 1886 Adametz aisló hongos del suelo, mostró que eran abundantes y les dio nombres (Paul, 2007).

Hellriegel y Wilfarth, en 1888, cultivaron arvejas en ausencia de un suministro fijo de nitrógeno, lo que demuestra que las leguminosas obtenían este elemento de la atmósfera, mientras que la avena no tenía esta capacidad. Los autores sabían que las arvejas tenían nódulos, pero no podían aislar las bacterias que contenían, algo que en ese mismo año lograría Martinus Willem Beijerinck, llamándolas *Bacillus radicicola* (ahora *Rhizobium*). Esto mostró la dependencia del ciclo

del nitrógeno de las bacterias, y después se complementó el conocimiento sobre este proceso cuando Goppelsröder observó que los nitratos eran reducidos a nitritos en presencia de materia orgánica del suelo (Paul, 2007). En 1886, Gayon y Dupetit desarrollaron aún más el conocimiento, lo que condujo a los estudios de desnitrificación mediante el aislamiento en cultivos puros de dos cepas de bacterias desnitrificantes (Payne, 1986).

El primer libro de texto que incluyó la microbiología del suelo fue el de Löhnis, *Vorlesunen über Landwirtschaftliche Bakteriologi*, publicado en 1910 y 1913 y que en 1923 fue traducido al inglés con el nombre *Libro de texto de bacteriología agrícola*. Esta obra contiene descripciones de bacterias, hongos y protozoos y una discusión de las relaciones de los microorganismos con su entorno. Asimismo, Jacob Goodale Lipman (1874-1939), quien estableció el Departamento de Química y Bacteriología del Suelo en la Universidad de Rutgers en 1901, estaba especialmente interesado en los efectos de los organismos del suelo sobre su fertilidad y el crecimiento de las plantas. Su libro de 1911, titulado *Las bacterias en relación con la vida en el campo*, fue el primer tratado estadounidense en este campo. Más tarde, en la década de 1920, Charles Thom hizo un estudio detallado de los hongos del suelo, especialmente *Penicillium* y *Aspergillus*, los hongos dominantes en la mayoría de las placas de agar. Waksman también publicó extensamente sobre hongos del suelo y actinomicetos (Paul, 2007).

Waksman (1952) denominó el periodo de 1890 a 1910 como la edad de oro de la microbiología del suelo, cuando se identificaron los representantes de la biota que llevaban a cabo los principales procesos biogeoquímicos. Los años desde 1910 hasta la Segunda Guerra Mundial fueron testigos del empleo de microbiólogos del suelo en numerosas instituciones

nuevas en muchas partes del mundo. Esto condujo a un mejor conocimiento de la distribución global y los efectos de la gestión sobre los organismos capaces de crecer en el medio de laboratorio. El desarrollo y uso de la microscopía directa llevó a la comprensión de que aproximadamente solo el 1 % de la población del suelo podía cultivarse en medios de laboratorio (Paul, 2007).

Los efectos de los factores ambientales en la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo fueron descritos por Waksman en su libro de 1932 titulado *Principios de microbiología del suelo* y en el libro de Waksman y Starkey de 1931 titulado *El suelo y el microbio*. El periodo entre las dos guerras mundiales vio trabajos sobre interacciones microbianas y transformaciones de nutrientes. Así, el volumen completo de Fred, Baldwin y McCoy de 1932 sobre *Bacterias del nódulo de la raíz y plantas leguminosas* preparó el escenario para el éxito continuo en la fijación simbiótica de N₂. Sin embargo, los intentos de medir muchos de los procesos microbianos en el suelo se vieron frustrados por la inexactitud de las técnicas de medición en relación con la gran cantidad de nutrientes presentes. El científico Artturi Ilmari Virtanen recibió el Premio Nobel de Química en 1945 por sus contribuciones importantes a la nutrición de las leguminosas, especialmente el papel de los rizobios en la fijación de N₂. Lie y Mulder (1971), en *Fijación biológica de nitrógeno en hábitats naturales y agrícolas*, proporcionan un registro de los muchos avances realizados en ese campo (Paul, 2007).

En los libros *Introducción a la microbiología del suelo*, publicados en 1961 y 1977, Martin Alexander continuó la organización general utilizada por Waksman en sus primeros volúmenes. Configuró la sección sobre el ambiente del suelo y las bacterias, los actinomicetos, los hongos, las algas, los protozoos

y los virus en una sección titulada «Ecología microbiana» y reconoció la multitud de interacciones entre microorganismos y microorganismos-plantas. La década de 1960 vio además una afluencia de nuevos científicos que trabajaron en la fijación simbiótica y asimbiótica de N_2 , el ciclo de azufre, la rizosfera, las micorrizas y los efectos de herbicidas, pesticidas y contaminantes en la población microbiana (Paul, 2007).

El uso de ^{15}N y sustratos e inhibidores alternativos para interacciones enzimáticas específicas hizo posible por primera vez la cuantificación de los procesos en el ciclo del nitrógeno a los niveles que ocurren en el suelo. Sin embargo, la disponibilidad de métodos aún obstaculizaba la prueba de conceptos relacionados con las poblaciones y la diversidad microbiana, y no fue hasta el nacimiento de la metodología del ácido nucleico que se dio un gran impulso al conocimiento sobre diversidad microbiana.

Estudios de diversidad microbiana en suelos

A raíz del descubrimiento y desarrollo de los métodos dependientes de cultivo, la diversidad microbiana del suelo se estudiaba mediante técnicas de aislamiento, en las cuales se intentaba cultivar microorganismos a nivel de laboratorio a través de medios sintéticos. No obstante, los microbiólogos han coincidido en que en este método no se puede representar correctamente la estructura de la comunidad, y por lo tanto la diversidad microbiana es malinterpretada (Dolci *et al.*, 2015). La razón principal es la falta de conocimiento de las condiciones reales bajo las cuales la mayoría de los microorganismos crecen en su hábitat natural y la dificultad de desarrollar medios de cultivo que se asemejen exactamente a estos ambientes (Ercolini, 2004). En consecuencia, las especies que se

encuentran en cantidades reducidas a menudo son superadas en número en condiciones *in vitro* por especies microbianas más abundantes, y algunas especies probablemente no podrán crecer, aunque se encuentren en un estado viable y quizás metabólicamente activo en la matriz suelo (Dolci *et al.*, 2015).

Por estas razones, la tendencia ahora es hacia métodos independientes del cultivo, porque se cree que superan los problemas asociados con el cultivo selectivo y el aislamiento de bacterias a partir de muestras de suelos. El estudio de matrices complejas bajo este enfoque implica que los microorganismos se detectan en la matriz mediante el análisis directo del ADN y el ARN total sin ningún paso de cultivo, es decir, se basa en protocolos en los que el material genético se extrae directamente del sustrato. De esta manera, la imagen final de la microbiota de los ecosistemas será más realista y confiable (Dolci *et al.*, 2015). Sin embargo, la detección, identificación y caracterización tanto fenotípica como genotípica de cepas aisladas sigue siendo de gran importancia.

El análisis de ADN se puede utilizar para investigar la presencia de microorganismos sin distinguir entre células viables y muertas debido a la estabilidad de esta molécula. En este sentido, un enfoque basado en el análisis de ADN describe la historia de una muestra, que expone todas las especies que tuvieron éxito. En contraste, el ARN es un mejor indicador de la vitalidad y actividad microbiana ya que se degrada rápidamente tras la muerte celular (Cocolin *et al.*, 2013). Así, en los últimos años, la biología molecular ha abarcado una gama de tecnologías basadas en ADN y ARN que están revolucionando la forma en que se estudian los microorganismos.

La perspectiva más reciente es la secuenciación de alto rendimiento, también llamada secuenciación de nueva generación o secuenciación masiva, que permite secuenciar de

miles a miles de millones de lecturas de fragmentos de ADN en bruto en una sola ejecución, lo que conduce a una gran cantidad de información y a un perfil más exhaustivo de las comunidades microbianas. En la secuenciación, fragmentos cortos se amplifican usando cebadores de PCR universales dirigidos a genes marcadores conocidos, principalmente rARN 16S para procariotas e ITS para hongos, permitiendo que las comunidades microbianas se estudien desde un punto de vista tanto de la biodiversidad como de similitud filogenética (Dolci *et al.*, 2015).

Ciclo de nutrientes

El ciclo de nutrientes es la transformación de los nutrientes contenidos en los minerales del lecho rocoso original y en la biomasa muerta en moléculas simples o compuestos que son asimilables por plantas y otros organismos (FAO *et al.*, 2020). Los procesos de rotación y el movimiento de nutrientes (mineralización, inmovilización) dependen del clima, las propiedades físicas (textura, estructura) y los parámetros químicos (pH, materia orgánica, capacidad de intercambio catiónico [CIC]) de los suelos, la cubierta vegetal, la composición química de las plantas y las diversidades taxonómicas y funcionales de microorganismos y fauna del suelo (Colman y Schimel, 2013). Las interacciones entre la microflora y la fauna son reguladores clave de los mecanismos del ciclo de los nutrientes, siendo a su vez estas interacciones influenciadas por variables abióticas y factores de calidad de los recursos (Coleman *et al.*, 2018).

El elemento nutritivo o metálico puede encontrarse en cuatro compartimentos dentro del ecosistema del suelo: atmósfera, materia orgánica (viva y muerta), nutrientes disponibles

y minerales (primarios y secundarios) (Plante, 2007). Los suelos contienen las mayores reservas de carbono de la tierra y otras reservas de macronutrientes (nitrógeno, fósforo y potasio) y micronutrientes (hierro, manganeso, boro, molibdeno, cobre, zinc, cloro, níquel, azufre y cobalto) (FAO *et al.*, 2020). El ciclo de estos elementos puede ser alterado por el contenido de humedad y la temperatura del suelo, ya que estos factores impactan directamente en la actividad biológica microbiana. En este contexto, el calentamiento global puede modificar el ciclo de los nutrientes.

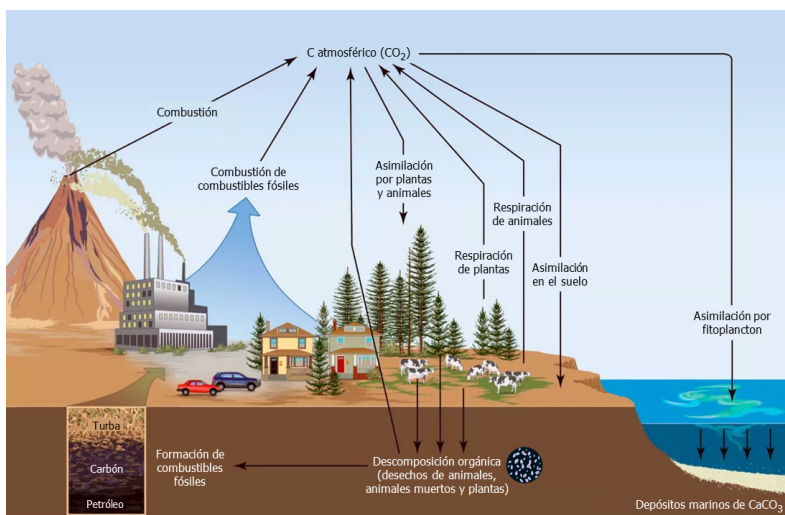
La degradación del suelo es uno de los desafíos globales que enfrenta la humanidad, el cual se ha demostrado que afecta los ciclos biogeoquímicos interrelacionados de carbono, nitrógeno y fósforo (Berhe *et al.*, 2018; Quinton *et al.*, 2010). La urbanización igualmente puede tener un impacto en el ciclo de nutrientes a través de efectos indirectos como el aumento de la temperatura y la deposición de nitrógeno debido al tráfico, así como efectos directos mediante prácticas de manejo que alteran los parámetros biofísico-químicos del suelo (Bittman *et al.*, 2019). Las invasiones de plantas no nativas también pueden alterar el ciclo de nutrientes (Jo *et al.*, 2017), así como el uso excesivo de fertilizantes, que a su vez puede inducir toxicidad para las plantas (FAO *et al.*, 2020). Gran cantidad de estos excesos se pierden por lixiviación o escorrentía, lo que conduce a la eutrofización de los suelos y de aguas subterráneas y superficiales.

Ciclo del carbono

El ciclo del carbono consiste en la transferencia de este elemento en diferentes formas entre la atmósfera, los organismos vivos (biosfera) y el suelo (pedosfera) (figura 24) (Orgiazzi

et al., 2016). El carbono se depositó en la Tierra en formas orgánicas e inorgánicas a partir de cometas y asteroides carbonosos, que contenían compuestos complejos tales como hidrocarburos y ácidos orgánicos, así como compuestos aminoácidos para la evolución de las formas de vida celular. La degradación térmica de los cometas y asteroides que entraban en la atmósfera terrestre era la fuente inicial de CO_2 , el cual resulta ser el primer componente activo importante del ciclo global del carbono (Horwath, 2007).

Figura 24. Ciclo del carbono



Fuente: Enciclopedia Británica (2008).

El nivel de concentración de CO_2 atmosférico es un equilibrio entre la fijación de carbono a través de la fotosíntesis y la pérdida del elemento a través de la respiración. No obstante, las actividades humanas han modificado significativamente el ciclo global del carbono al aumentar la liberación de CO_2

mediante la quema de combustibles fósiles y las actividades industriales (Trivedi *et al.*, 2018). Por lo tanto, el presupuesto global actual de carbono está desequilibrado.

La fotosíntesis convierte el carbono inorgánico en carbono orgánico a través de la producción primaria bruta (PPB). Parte de este carbono se devuelve a la atmósfera como CO₂ respirado por las plantas, y el resto se convierte en biomasa vegetal, denominada producción primaria neta (PPN). Los microorganismos autótrofos de vida libre como las algas también contribuyen a la PPB y a la PPN. Por otro lado, la producción secundaria neta (PSN) es el consumo de PPN por la fauna y los microorganismos. De tal forma, la reserva permanente de carbono en un ecosistema se define como PPB menos la pérdida respiratoria de autótrofos (fotosintetizadores) y descomponedores (heterótrofos) y se denomina producción neta del ecosistema (PNE).

Los microorganismos y la fauna del suelo consumen (descomponen) la mayor parte de la PPN. La conservación selectiva de algunos componentes vegetales resistentes como la lignina y la actividad de los microorganismos producen precursores de sustancias húmicas que pueden persistir durante miles de años. Estas últimas son importantes reservas de carbono estable; de hecho, constituyen dos tercios de las reservas terrestre de este elemento (Horwath, 2007).

Descomposición de residuos y mineralización de carbono.

La descomposición puede verse como un proceso en cascada por el cual el material orgánico muerto primario experimenta una sucesión de transformaciones físicas y químicas en el suelo que conducen a la mineralización de parte del recurso y al almacenamiento de compuestos resistentes como el

humus (Schaefer *et al.*, 2009). El proceso de mineralización a través de la biomasa microbiana se basa en parte en la acción de descomposición de la fauna del suelo, principalmente mesofauna y macrofauna, que provocan la fragmentación de los residuos vegetales, aumentando el área de contacto para la acción de los microorganismos. La mineralización del carbono está estrechamente ligada a la liberación de nitrógeno, fósforo y azufre y puede ser impulsada por los requisitos microbianos de carbono y nutrientes para el mantenimiento, el crecimiento y la producción de metabolitos extracelulares, incluidas las enzimas (Vitousek *et al.*, 2010).

Los diversos componentes de las aportaciones de las plantas al suelo varían enormemente como fuente de energía y nutrientes para las PSN. La mayoría de los insumos de las plantas son polímeros como la celulosa y la lignina, que contienen pocos nutrientes esenciales para facilitar la descomposición (Horwath, 2007). Constituyentes citoplásmicos como azúcares, compuestos amino y los ácidos orgánicos comprenden hasta el 10 % del peso seco de los residuos vegetales (tabla 1).

La renovación de las aportaciones de carbono al suelo a menudo depende del sustrato y por lo tanto sigue una cinética de reacción de primer orden. Las proteínas y los azúcares se degradan rápidamente y exhiben altas tasas de renovación, mientras que el recambio de polímeros como la celulosa, la lignina y el peptidoglicano, que requieren amplias series de enzimas y sucesión microbiana, tienen tasas de recambio más largas (Chesworth *et al.*, 2008).

Materia orgánica del suelo y la humificación.

Los descomponedores del suelo actúan como el equipo de «gestión de residuos» de un ecosistema. La descomposición de las entradas de plantas y los microorganismos en el

suelo cumplen una función importante en el mantenimiento del presupuesto global de carbono al reciclar la mayor parte del CO₂ fijado a través de la PPN de regreso a la atmósfera (Chesworth *et al.*, 2008). El carbono fijado como PPN y convertido a PSN se descompone a una tasa muy similar a la cantidad producida anualmente. Una pequeña fracción de PPN y PSN se preserva como carbono del suelo estable en forma de materia orgánica a través de un proceso llamado humificación (Chesworth *et al.*, 2008; Horwath, 2007). La formación de sustancias húmicas es el resultado de muchos eventos de oxidación e hidrólisis que crean materiales con mayor contenido de carbono e hidrógeno y menor contenido de oxígeno en comparación con el tejido animal, microbiano y vegetal original (figura 25) (Horwath, 2007).

Tabla 1. Porcentaje de componentes del citoplasma y pared celular en plantas

Componente	Porcentaje (%)
Ceras y pigmentos	1
Aminoácidos, azúcares, nucleótidos, etcétera	5
Almidón	2-20
Proteínas	5-7
Hemicelulosa	15-20
Celulosa	4-50
Lignina	8-20
Compuestos secundarios	2-30

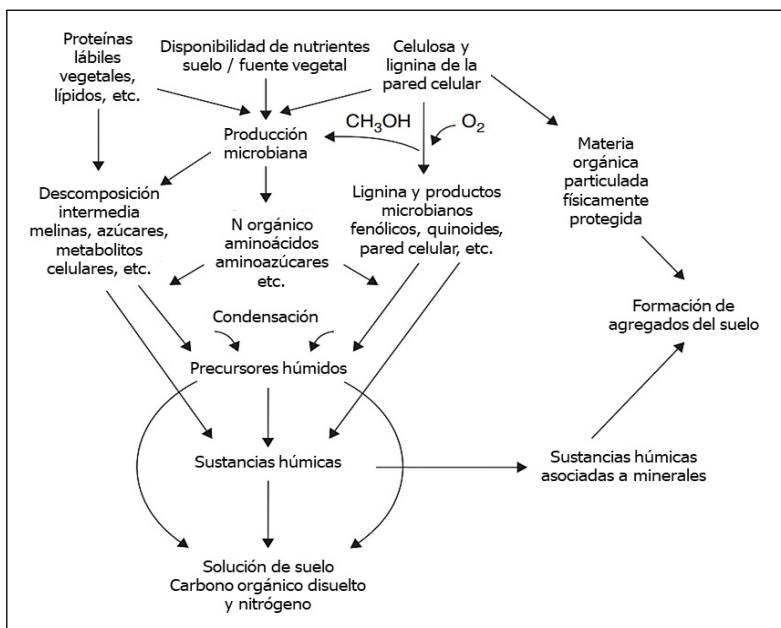
Fuente: Horwath (2002).

Durante la formación de la materia orgánica del suelo (MOS), nutrientes como el nitrógeno, el fósforo y el azufre son incorporados en su estructura. Así, la MOS está conformada de aproximadamente 50-55 % de carbono, 5 % de hidrógeno, 33 % de oxígeno, 4,5 % de nitrógeno y 1 % de azufre y fósforo. Además, otros metales y micronutrientes, como calcio, zinc y cobre, están presentes en cantidades mucho más pequeñas. Debido a que la MOS es un reservorio de nutrientes esenciales, contribuye directamente al crecimiento de plantas y microorganismos a través de su efecto sobre las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Chesworth *et al.*, 2008; Horwath, 2007).

Las sustancias húmicas son el mayor componente de la MOS (60 %) y se consideran un constituyente clave del ecosistema terrestre, siendo responsable de gran cantidad de reacciones químicas complejas en el suelo (Trevisan *et al.*, 2010). No se pueden descomponer fácilmente debido a sus interacciones íntimas con las fases minerales del suelo y son químicamente complejas para ser utilizadas por microorganismos. Una de las características más llamativas de estas sustancias es su capacidad para interactuar con iones metálicos, óxidos, hidróxidos, compuestos minerales y orgánicos (Albers *et al.*, 2008).

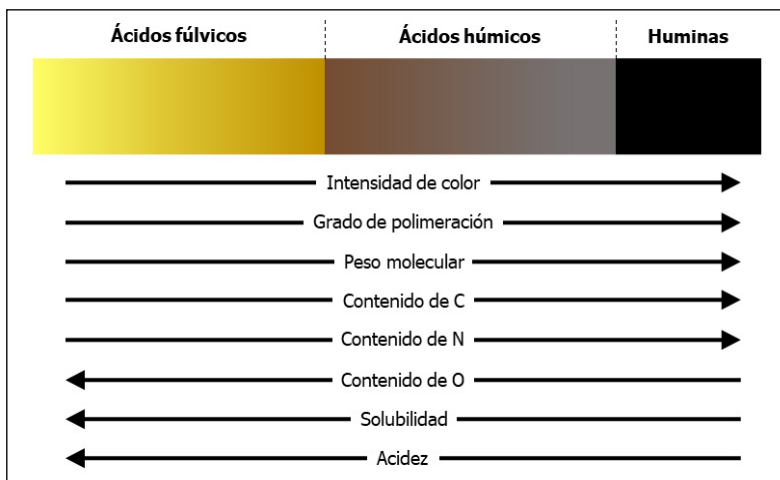
La lignina es probablemente el principal precursor de las sustancias húmicas que, en función de su solubilidad, se pueden clasificar en ácidos húmicos (insolubles por debajo de pH 2), ácidos fúlvicos (solubles a cualquier pH) y huminas (insolubles en agua) (Tranvik, 2014). Estas últimas, en particular, son la parte del humus más resistente a la descomposición. Una comparación entre las propiedades de estas sustancias se muestra en la figura 26.

Figura 25. Mecanismo para la formación y protección de sustancias húmicas



Fuente: Horwath (2007).

La biomasa de hongos y bacterias es generalmente más alta en regiones con altos contenidos de MOS y pH más bajo. Estas existencias de materia orgánica se encuentran entre los principales impulsores de la acumulación de biomasa microbiana y de una gran abundancia de nemátodos en las regiones de latitudes altas (Van den Hoogen *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2013). Los suelos de todo el mundo contienen niveles muy variables de materia orgánica, que van desde porcentajes muy bajos en suelos desérticos hasta porcentajes extremadamente altos en suelos forestales boreales (FAO *et al.*, 2020).

Figura 26. Propiedades de las sustancias húmicas

Fuente: elaboración propia con base en Stevenson (1982) y Tremolada *et al.* (2012).

Ciclo del nitrógeno

El nitrógeno es un nutriente crítico para el crecimiento de las plantas ya que es parte de la molécula de clorofila y es necesario para la producción de aminoácidos y proteínas (FAO *et al.*, 2020). Su ciclo implica transferencias globales a gran escala entre la atmósfera y la biosfera, y aunque existe en gran cantidad en la atmósfera, los suelos y las aguas de la Tierra, más del 99 % del elemento se encuentra en forma de N_2 y no está disponible para la mayoría de los organismos vivos, incluidas las plantas (Bottomley y Myrold, 2007; Robertson y Groffman, 2007). Para transformar N_2 en nitrógeno reactivo, el triple enlace debe romperse para que el elemento pueda unirse con carbono, hidrógeno y oxígeno y formar los componentes básicos de la vida. En el mundo prehumano, el N_2 se

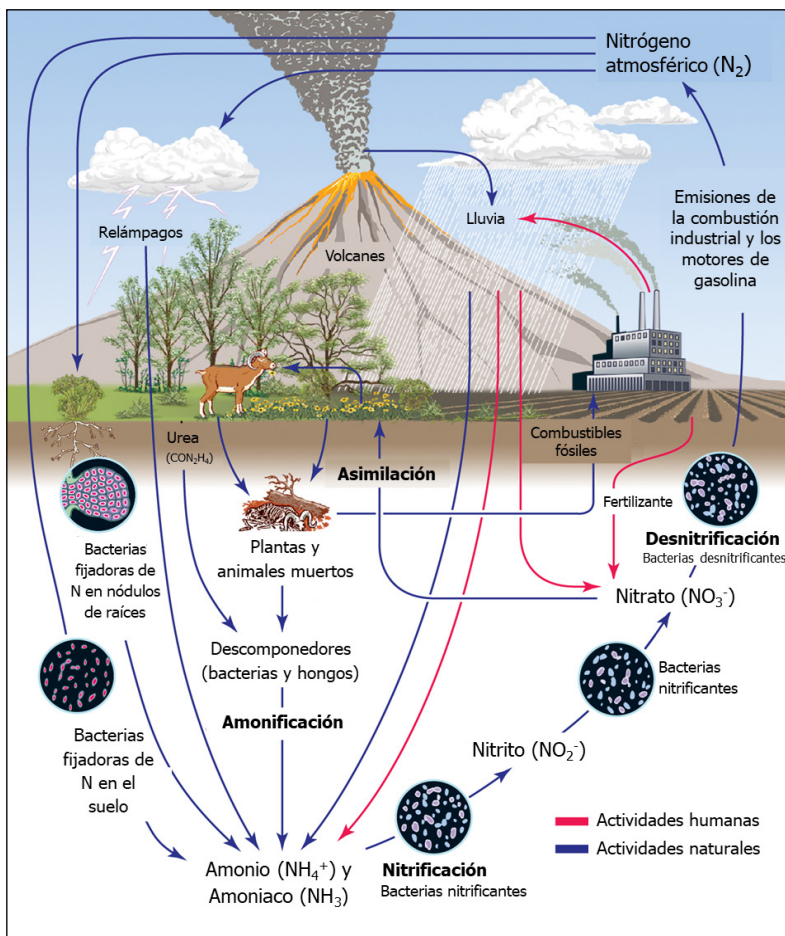
transformó en nitrógeno reactivo a través de la descarga de los rayos y por fijación biológica de nitrógeno (FBN) (Bottomley y Myrold, 2007).

Muy pocos organismos poseen el complejo enzimático de fijación de nitrógeno necesario para llevar a cabo la FBN. En el pasado, el nitrógeno reactivo no se acumulaba globalmente porque el proceso microbiano de desnitrificación (mediante el cual el NO_3 se convierte a N_2) ocurría aproximadamente a la misma velocidad que la FBN. Sin embargo, durante los últimos 100 años, la entrada anual de nitrógeno reactivo creado antropogénicamente ha aumentado drásticamente como consecuencia de la elevación modesta del uso de leguminosas en la agricultura, así como por el considerable incremento en la combustión de combustibles fósiles y el uso de fertilizantes nitrogenados (Bottomley y Myrold, 2007). El hecho de que la fijación de N_2 , tanto biológica como industrial, supere con creces las tasas históricas de desnitrificación es la razón principal por la que el nitrógeno se ha convertido en un importante contaminante moderno (Galloway *et al.*, 2003). Además de la fijación, los procesos de asimilación, amonificación, nitrificación y desnitrificación constituyen el ciclo del nitrógeno (figura 27).

Mineralización de nitrógeno (amonificación) e inmovilización.

La amonificación es el primer paso en la descomposición del nitrógeno orgánico, en el cual se mineraliza a NH_3 y NH_4^+ gracias a la acción de los microorganismos. Si bien estos últimos atacan la biomasa muerta (detritus), principalmente como fuente de energía y carbono para apoyar su crecimiento, también necesitan nutrientes, especialmente nitrógeno, para ensamblar proteínas, ácidos nucleicos y otros componentes celulares.

Figura 27. Ciclo del nitrógeno



Fuente: Enciclopedia Británica (2021).

Si los detritos son ricos en nitrógeno, las necesidades microbianas se satisfacen fácilmente y se produce la liberación de dicho elemento o la mineralización. En cambio, si los detritos de las plantas son bajos en nitrógeno, los microorganismos

deben eliminar nitrógeno adicional de su entorno, absorbiéndolo o inmovilizándolo en su biomasa (Robertson y Groffman, 2007). Es decir, la mineralización da como resultado un aumento de nitrógeno, mientras que la inmovilización da como resultado una disminución. Además de ser inmovilizado por microorganismos, el NH_4^+ puede ser volatilizado al transformarse en NH_3 , absorbido por las plantas para su nutrición o fijado en minerales arcillosos, y ser convertido en NO_2^- y NO_3^- mediante nitrificación (Kumar, 2020).

Los microorganismos involucrados en la amonificación son los hongos y las bacterias, siendo estos últimos los que liberan más NH_3 . El nitrógeno presente en la materia orgánica se encuentra principalmente como proteínas, aminas, amidas y urea. La proteína es degradada por las enzimas proteolíticas que son de naturaleza extracelular; las aminas, por las amino-oxidasas; las amidas, por la amidasa, y la urea, por la ureasa. Entre las bacterias participantes en el proceso se encuentran los géneros *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Clostridium* y *Serratia*, mientras que en el caso de hongos se reportan *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium* y *Mucor* (Kumar, 2020).

La medida en el que el nitrógeno se mineraliza o inmoviliza depende de la relación C:N del compuesto que se está degradando. Cuando un sustrato orgánico tiene una relación C:N entre 1 y 15, se produce una rápida mineralización y liberación de nitrógeno que está disponible para la absorción por las plantas. Cuanto menor sea la relación C:N, más rápidamente se liberará nitrógeno al suelo para su uso inmediato (Watson *et al.*, 2006). Así, una relación $\text{C:N} > 35$ da como resultado la inmovilización microbiana, mientras que en un valor de 20-30 se da un estado de equilibrio entre mineralización e inmovilización. Las bacterias del suelo tienen una C:N de aproximadamente 5,5, y los hongos, de 8,3, por lo que deben

adquirir suficiente carbono y algo de nitrógeno del suelo para mantener esa proporción en sus células. Se ha descubierto que los microorganismos funcionan mejor con una «dieta» que contenga una C:N de 24 (Brust, 2019; Scow, 1997).

La relación C:N en los residuos vegetales varía desde 10:1 hasta 30:1 en leguminosas y partes jóvenes de las plantas y llega hasta 600:1 en algunos tipos de aserrín. Generalmente, con la madurez de la planta, los contenidos proteicos disminuyen, mientras que los de celulosa, lignina y la relación C:N se incrementan, haciendo que la descomposición del sustrato se dificulte y se dé la inmovilización microbiana (Aguirre y Piraneque, 2013).

Fijación biológica de nitrógeno.

La FBN es un proceso exclusivamente restringido a los procariotas de los dominios Archaea y Bacteria (Bottomley y Myrold, 2007). Estos organismos utilizan la enzima nitrogenasa para catalizar la conversión de nitrógeno atmosférico (N_2) en NH_3 , que puede ser asimilado fácilmente por las plantas (Wagner, 2011). Las bacterias que utilizan N_2 como única fuente de nitrógeno se llaman diazótrofos, y aunque solo un número limitado de especies fijan N_2 , representan una amplia variedad de tipos filogenética y fisiológicamente distintos que ocupan diferentes nichos ecológicos (Bottomley y Myrold, 2007). Se reconocen dos tipos de bacterias fijadoras de nitrógeno: las de vida libre (no simbióticas) y las mutualistas (simbióticas).

Las bacterias de vida libre fijan niveles significativos de nitrógeno sin la interacción directa con otros organismos y deben encontrar su propia fuente de energía, generalmente oxidando moléculas orgánicas liberadas por otros organismos o por descomposición. Asimismo, algunos organismos de

vida libre tienen capacidades quimiolitotróficas y, por lo tanto, pueden utilizar compuestos inorgánicos como fuente de energía. Debido a que la nitrogenasa puede ser inhibida por el oxígeno, los organismos de vida libre se comportan como anaerobios o microaerófilos mientras fijan nitrógeno (Wagner, 2011).

Las bacterias diazotróficas facultativas y anaeróbicas obligadas a menudo se encuentran en madera en descomposición, donde se supone que los hongos celulolíticos y ligninolíticos despolimerizan los azúcares y los fenólicos necesarios para sustentar los diazótrofos. Como ejemplo de bacterias del suelo de vida libre se encuentran los géneros *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Beijerinckia*, *Clostridium*, *Bacillus* y *Klebsiella* (Bottomley y Myrold, 2007; Enciclopedia Británica, 2018; Wagner, 2011).

Las bacterias mutualistas que fijan nitrógeno invaden las raíces de las plantas hospederas, donde se multiplican y estimulan la formación de nódulos radiculares, el agrandamiento de células vegetales y bacterias en íntima asociación (Enciclopedia Británica, 2018). Esta asociación permite que, entre los nódulos, las bacterias conviertan el N_2 en NH_3 , que la planta hospedera utiliza para su desarrollo. Como ejemplo de estas bacterias se encuentran *Rhizobium* y *Bradyrhizobium*, que forman asociaciones con leguminosas, *Frankia*, con ciertas dicotiledóneas, y algunas especies de *Azospirillum* con cultivos de gramíneas (Enciclopedia Británica, 2018; Wagner, 2011).

Nitrificación.

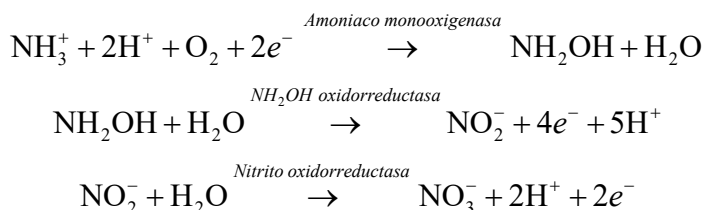
La nitrificación es la oxidación aeróbica escalonada de NH_4 o NH_3 a NO_2^- y NO_3^- . Este proceso cumple una función importante en la regulación de la disponibilidad y pérdida de

nitrógeno en los ecosistemas terrestres, ya que puede causar la lixiviación de NH_3 al agua subterránea y la producción de óxido nitroso (N_2O) directamente (a través de la descomposición química de la hidroxilamina) e indirectamente (mediante la desnitrificación) (Pajares y Bohannan, 2016). En muchos suelos es una fuente importante de acidez que puede tener múltiples efectos en la salud del ecosistema, incluida la pérdida hidrológica de cationes básicos a medida que los iones de hidrógeno desplazan a otros cationes de los sitios de intercambio.

En suelos dominados por minerales de carga variable, que incluyen los suelos tropicales más degradados, la acidez controla en gran medida la CIC, y la acidez generada por nitrificantes puede reducir la CIC a cero. También, algunas plantas y microorganismos parecen más capaces de absorber NH_4^+ que el NO_3^- , y viceversa, lo que implica un efecto potencial de los nitrificantes en la composición de la comunidad microbiana y vegetal. Finalmente, los nitrificadores también pueden ser fuentes directas de los gases atmosféricos NO_x y N_2O (Robertson y Groffman, 2007).

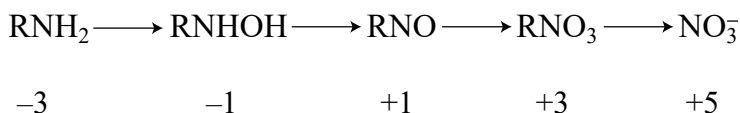
La nitrificación se divide en nitrificación autótrofa y heterótrofa. La primera parece ser el proceso dominante en la mayoría de los suelos (Pajares y Bohannan, 2016; Robertson y Groffman, 2007) y consiste en dos pasos llevado a cabo por grupos separados de bacterias aerobias obligadas: inicialmente las oxidantes de NH_3 (representadas por *Nitrosomonas*, *Nitrosospira*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus* y *Nitrosovibrio*), y posteriormente las oxidantes de NO_2^- (representadas por *Nitrobacter*, *Nitrospina*, *Nitrococcus* y *Nitrospira*), las cuales obtienen su fuente de carbono del CO_2 o de los carbonatos en lugar de la materia orgánica (Pajares y Bohannan, 2016; Robertson y Groffman, 2007).

El primer paso de esta oxidación está mediado por la enzima amoníaco monooxigenasa (amoA). La reacción es inhibida irreversiblemente por pequeñas cantidades de acetileno que inhiben la amoA, y por lo tanto proporcionan un medio para diferenciar experimentalmente la nitrificación autótrofa de la heterótrofa en el suelo. La hidroxilamina se oxida aún más a NO_2^- por la reacción. En la mayoría de los suelos, el NO_2^- producido por los oxidantes de NH_3 no se acumula, pero es rápidamente oxidado a NO_3^- por las bacterias oxidantes de NO_2^- . La reacción simplificada de nitrificación autótrofa es:



Estas reacciones están asociadas a la membrana, y debido a que la nitrito oxidorreductasa es una enzima reversible, se pueden revertir para dar como resultado una reducción de NO_3^- a NO_2^- (Robertson y Groffman, 2007).

La nitrificación heterótrofa, por su parte, no está relacionada con el crecimiento celular, como lo está la autótrofa. Una amplia variedad de bacterias y hongos heterótrofos tienen la capacidad de oxidar el NH_4 mediante dos vías. La primera es similar a la oxidación autótrofa, en que las bacterias nitrificantes tienen enzimas oxidantes de NH_3 e hidroxilamina similares. La segunda vía es orgánica y parece estar limitada a los hongos, e implica la oxidación de aminas o amidas a una hidroxilamina sustituida seguida de oxidación a un nitroso y luego a un compuesto nitro con los siguientes estados de oxidación:



Estas reacciones no están acopladas al adenosín trifosfato (ATP) y, por lo tanto, no producen energía. Alternativamente, los compuestos nitrogenados pueden reaccionar con radicales hidroxilo producidos en presencia de peróxido de hidrógeno y superóxido, lo que puede ocurrir cuando los hongos liberan oxidasas y peroxidasas durante la lisis celular y la degradación de la lignina. Se ha encontrado que bacterias heterótrofas como *Arthrobacter globiformis*, *Aerobacter aerogenes*, *Thiosphaera pantotropha*, *Streptomyces griseus* y *Pseudomonas* spp. nitrifican. El hongo *Aspergillus flavus* se aisló por primera vez como nitrificante en 1954 y es el más estudiado de los heterótrofos nitrificantes (Robertson y Groffman, 2007).

Desnitrificación.

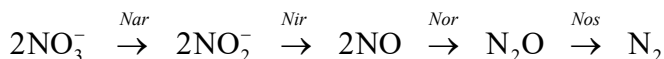
La desnitrificación es una vía de respiración microbiana anaeróbica en la cual el NO_3^- o el NO_2^- se reducen secuencialmente a N_2 a través de los intermediarios NO y N_2O , siendo el principal proceso biológico en los suelos que devuelve nitrógeno fijado a la atmósfera y cierra el ciclo de este elemento (Philippot *et al.*, 2013). También es la vía principal de las emisiones de NO y N_2O desde los suelos (Houlton *et al.*, 2008).

Una amplia variedad de bacterias, en su mayoría heterótrofas, pueden desnitrificar, por lo que utilizan NO_3^- en lugar de oxígeno como aceptor de electrones terminales durante la respiración. En la mayoría de los suelos, esto ocurre principalmente después de la lluvia, ya que los poros del suelo se saturan de agua y la difusión de oxígeno a los microporos se

ralentiza drásticamente. Por lo general, la desnitrificación comienza a ocurrir cuando los poros alcanzan una saturación de agua del 60 % (Robertson y Groffman, 2007).

Una amplia gama de bacterias puede llevar a cabo este proceso, entre las que se incluyen organismos organótrofos, quimiótrofos, fotolitótrofos, fijadores de N₂, termófilos, halófilos y varios patógenos (Robertson y Groffman, 2007). En el suelo lo realizan principalmente bacterias heterótrofas anaerobias facultativas como algunas especies de *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Paraccocus* y *Alcaligenes*, y bacterias autótrofas como *Thiobacillus denitrificans* y *Thiomicrospira denitrificans* (Demanèche *et al.*, 2009; Philippot *et al.*, 2013; Robertson y Groffman, 2007).

La desnitrificación consta de cuatro reacciones catalizadas por las metaloenzimas nitrato reductasa (Nar), nitrito reductasa (Nir), óxido nítrico reductasa (Nor) y óxido nitroso reductasa (Nos) (Pajares y Bohannan, 2016). Los organismos desnitrifican para generar energía (ATP) mediante la fosforilación del transporte de electrones a través del sistema citocromo (Robertson y Groffman, 2007). El camino general es:



En cualquier paso de este proceso, los productos intermedios pueden intercambiarse con el ambiente del suelo, lo que hace que los desnitrificantes sean una fuente importante de NO₂ en la solución del suelo y de gases atmosféricos NO y N₂O. Cada enzima de desnitrificación es inducible, principalmente en respuesta a la presión de oxígeno y disponibilidad de sustrato (carbono). Debido a que la inducción de enzimas es secuencial y depende del sustrato, suele haber un desfase

entre la producción de un sustrato intermedio y su consumo por la siguiente enzima (Robertson y Groffman, 2007).

Ciclo del fósforo

El fósforo está presente en el ADN y es importante en la fotosíntesis, la respiración, los sistemas radiculares saludables y el desarrollo de las semillas (FAO *et al.*, 2020). Este elemento ingresa al ambiente del suelo de varias maneras y está presente en concentraciones variables como mineral primario a partir del cual se erosiona el ion fosfato disponible para las plantas. Se aplica como fertilizante inorgánico o como material orgánico para abonos de animales y otros biosólidos, o simplemente se recicla de materiales vegetales y animales en ecosistemas de suelo inalterado (Mullen, 2019).

El ciclo del fósforo en los suelos tiene un componente abiótico y otro biológico. El primero se ocupa principalmente de la disolución de minerales que contienen ese elemento, la formación de fosfatos de aluminio, hierro, calcio y manganeso, y la sorción de fosfatos a arcillas y óxidos de aluminio y hierro en el suelo. El componente biológico comprende mayormente la mineralización de fuentes de fósforo orgánico y la inmovilización de la solución del suelo de ortofosfato durante el metabolismo microbiano (figura 28) (Mullen, 2019; Plante, 2007).

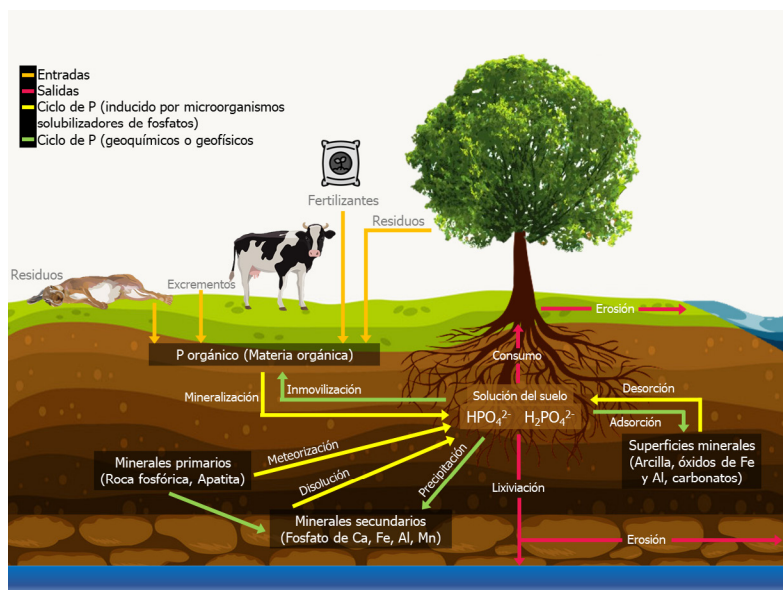
Mineralización e inmovilización de fósforo.

Los componentes clave del ciclo biológico del fósforo en el suelo hacen parte de la mineralización. Estas reacciones son catalizadas por la fracción de biomasa microbiana activa en el suelo y son en gran parte una consecuencia de procesos catabólicos y anabólicos heterotróficos (Mullen, 2019). En la mineralización, el fósforo unido orgánicamente se convierte

en fosfato inorgánico mediante la actividad de un conjunto de enzimas microbianas.

Se estima que el 70-80 % de los microorganismos del suelo pueden participar en la mineralización del fósforo (Mackey y Paytan, 2009). Entre las bacterias mineralizadoras del elemento se encuentran *Bacillus megaterium*, *B. subtilis*, *Serratia* spp., *Proteus* spp., *Arthrobacter* spp. y *Streptomyces* spp., y entre los hongos se incluyen *Aspergillus* spp., *Penicillium* spp., *Rhizopus* spp. y *Cunninghamella* spp. (Plante, 2007).

Figura 28. Ciclo del fósforo



Fuente: elaboración propia.

Las enzimas involucradas en la mineralización de fósforo comprenden un diverso grupo de proteínas llamadas fosfatasa, siendo las más comunes las fosfomonoesteras, las

fosfodiesterasas, las nucleasas y las nucleotidasas, así como la fitasa. Las fosfomonoesterasas catalizan reacciones con fosfomonoésteres, que son compuestos en los que un grupo fosfato está unido covalentemente a un átomo de carbono, y se clasifican como ácidas o alcalinas en función de sus rangos de pH óptimos para una actividad catalítica máxima. Una clase similar, las fosfodiesterasas, atacan enlaces diéster en los que se une un grupo fosfato a dos átomos de carbono separados, como en los fosfolípidos y ácidos nucleicos (Mackey y Paytan, 2009; Mullen, 2019).

Los ácidos nucleicos representan una fuente importante de nutrientes orgánicos y se liberan de una célula tras la lisis. Su rápida degradación y concentraciones relativamente bajas en el ambiente sugieren un papel importante para los ácidos nucleicos como fuentes de nutrientes microbianos. Muchos microorganismos heterótrofos pueden usar ácidos nucleicos como su única fuente de carbono, nitrógeno y fósforo, y otros pueden usar ácidos nucleicos para complementar sus requerimientos nutricionales.

La mineralización del fósforo de los ácidos nucleicos se realiza en un proceso de dos pasos que involucra dos enzimas diferentes. En el primer paso, las enzimas nucleasas despolimerizantes como la ADNasa para el ADN y la ARNasa para el ARN dividen las moléculas de ácido nucleico en sus nucleótidos monoméricos constituyentes. La mineralización completa de fósforo de los fragmentos resultantes procede a través de la actividad de las enzimas nucleotidasas, que producen un grupo fosfato y una molécula de nucleósido después de la hidrólisis (Mackey y Paytan, 2009).

Por último, las fitasas son enzimas que mineralizan las fitinas: moléculas orgánicas complejas que contienen hasta seis grupos fosfato. Estas catalizan la hidrólisis de los enlaces

éster de fosfato que unen los grupos fosfato al anillo de inositol, produciendo fosfato reactivo y una serie de ésteres fosfóricos inferiores (Mackey y Paytan, 2009). Las fitinas o los fosfatos de inositol pueden constituir hasta el 50 % del fósforo orgánico en un suelo. Por lo tanto, la hidrólisis del ortofosfato de esta fuente puede ser importante para la nutrición de las plantas (Mullen, 2019).

Las tasas de mineralización de fósforo tienden a reflejar las tasas de amonificación y mineralización de carbono en los suelos, y estos procesos de mineralización juntos, mediados por microorganismos, producen una relación C:N:P que es similar a la proporción de estos elementos en el humus (Mackey y Paytan, 2009).

En el caso de la inmovilización, el fósforo lábil se secuestra y se elimina del depósito ambiental de fósforo reactivo durante un periodo de tiempo. Este proceso generalmente se puede agrupar en dos categorías. La primera, inmovilización transitoria o asimilación celular, incluye todos los procesos que secuestran fósforo dentro de las células microbianas vivas y es rápidamente reversible tras la muerte celular. La segunda es la formación mineral, que abarca procesos que generan minerales que contienen fósforo (Mackey y Paytan, 2009).

La medida en que el fósforo se mineraliza o inmoviliza depende de la relación C:P del compuesto que se está degradando. Si dicha relación es 200:1 o menos, entonces el residuo es rico en fósforo y el exceso se mineralizará. Por el contrario, si la relación C:P es mayor que 300:1, no habrá suficiente fósforo disponible en el residuo para facilitar la degradación completa. Por lo tanto, se producirá la inmovilización del ortofosfato del suelo por la biomasa microbiana si la descomposición del residuo y el crecimiento de la biomasa debe continuar (Mullen, 2019).

Solubilización de fósforo.

El ortofosfato suele estar presente en la solución del suelo en concentraciones muy bajas. Esta solución de fósforo se repone a partir de la mineralización de fuentes orgánicas del elemento, como se discutió anteriormente, o a partir de la disolución de este de los minerales de fosfato (Mullen, 2019). La solubilización de fósforo mediada por microorganismos tiene un papel importante en la conversión de minerales de fósforo insoluble, lo que beneficia directamente a los microorganismos que la realizan al proporcionar el fósforo biodisponible necesario para el crecimiento. De manera similar, el proceso beneficia a otros organismos, incluidas otras células, hongos y plantas superiores que pueden utilizar el excedente (Mackey y Paytan, 2009).

Los principales minerales que contienen fósforo en los suelos son la apatita y la roca fosfórica. En suelos ácidos y erosionados, normalmente queda poca apatita y dominan los minerales secundarios de fósforo inorgánico en forma de fosfatos de aluminio y hierro, como la variscita ($\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) y la strengita ($\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). En suelos alcalinos, dominan los fosfatos de calcio como por ejemplo el $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (Mackey y Paytan, 2009). La mayoría de las formas de fósforo inorgánico en el suelo tienen una solubilidad limitada. En general, los microorganismos pueden facilitar la disolución mejorada de estos compuestos por al menos dos mecanismos: la producción de ácidos y la excreción de protones durante la asimilación del NH_4^+ . Estos mecanismos son realizados por hongos y bacterias del suelo, y son potencialmente importantes, sobre todo en suelos que reciben poco o ningún material fertilizante fosfatado. Entre las especies bacterianas se encuentran aquellas pertenecientes a los géneros *Bacillus*, *Micrococcus* y *Pseudomonas*, y los hongos más comunes son *Aspergillus* y *Penicillium* (Mullen, 2019).

La producción de ácidos orgánicos e inorgánicos es el mecanismo principal de solubilización microbiana del fósforo. En este proceso, el ácido biogénico interactúa con los minerales de fósforo para formar fosfatos mono y dibásicos, lo que disuelve dicho elemento. Las bacterias quimioautótrofas (ej., bacterias nitrificantes y *Thiobacillus* spp.) generan ácidos nítrico y sulfúrico al oxidar NH_4^+ y azufre, respectivamente, y estos ácidos pueden liberar fósforo soluble de la apatita (Mackey y Paytan, 2009).

Además de la producción de ácido, las reacciones redox mediadas por la microbiota contribuyen a la solubilización del fósforo a través de la reducción de oxihidróxidos de hierro y el fosfato férrico asociado (strengita). En este proceso, la reducción de hierro disimilatorio de los fosfatos férricos libera hierro ferroso soluble, así como el ortofosfato asociado con él. En otro proceso redox, el sulfuro de hidrógeno (H_2S) producido por bacterias reduce el hierro férrico (Fe^{3+}) en el fosfato de hierro (FePO_4) a hierro ferroso (Fe^{2+}). En esta reacción, se precipitan sulfuro de hierro y azufre elemental, y se genera ortofosfato (Mackey y Paytan, 2009).

Los microorganismos también producen compuestos quelantes que contribuyen a la solubilización del mineral de fósforo. Los quelantes aumentan la solubilidad de las sales minerales de fosfato insolubles al formar complejos con los cationes metálicos, lo que hace que la disolución de la sal sea más favorable energéticamente. Ejemplos de quelantes comunes producidos por microorganismos incluyen citrato, oxalato, lactato y 2-cetogluconato (Mackey y Paytan, 2009; Plante, 2007). Por último, se ha encontrado que el hongo *Penicillium aurantiogriseum* y la bacteria *Pseudomonas* sp. son capaces solubilizar fosfatos de aluminio o calcio sin producir ácidos orgánicos. Se propuso como mecanismo responsable

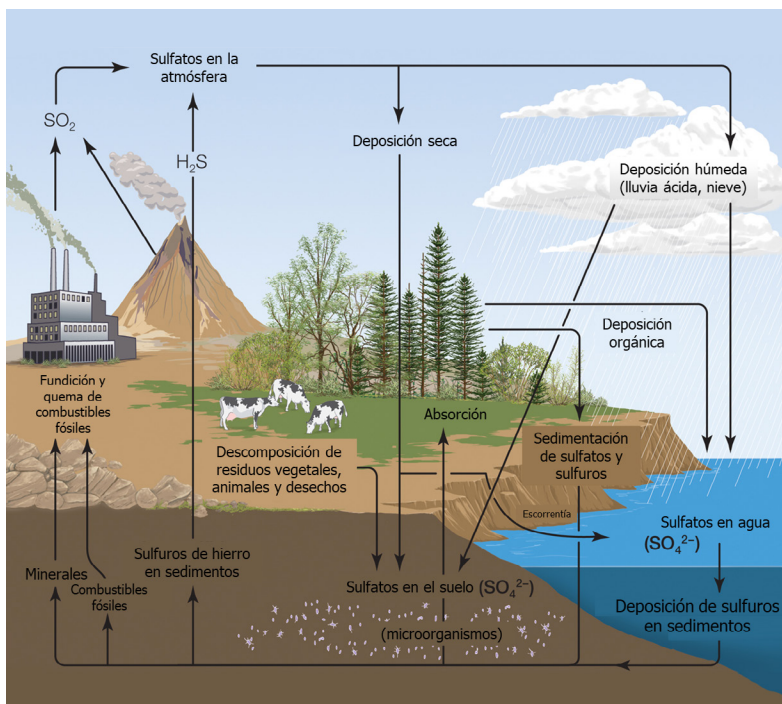
la liberación de protones asociada a la respiración o la asimilación de NH_4^+ (Illmer y Schinner, 1995; Mullen, 2019).

Oxidación y reducción de fósforo.

Se han identificado bacterias y hongos del suelo que poseen la capacidad de oxidar compuestos de fósforo reducido como fosfito e hipofosfito de forma aeróbica o anaeróbica (Adams y Conrad, 1953; Foster *et al.*, 1978). No obstante, el proceso de oxidorreducción microbiológica no está aclarado y sigue siendo un tema controvertido en la literatura (Plante, 2007). La solubilidad relativamente alta en agua de fosfitos, hipofosfitos y fosfonatos sugiere que pueden haber sido precursores importantes de compuestos bioquímicos de fósforo, pero el hecho de que solo se hayan detectado trazas de fosfito e hipofosfito en el entorno actual sugiere que la existencia de vías microbianas de oxidación del fósforo podría representar una antigua propiedad evolutiva (Foster *et al.*, 1978; Schink y Friedrich, 2000).

Ciclo del azufre

El ciclo del azufre terrestre implica interacciones significativas entre la pedosfera, la hidrosfera, la biosfera y la atmósfera (figura 29). Este proceso es similar al ciclo del nitrógeno y, a diferencia del fósforo, estos elementos experimentan transformaciones mediadas por sustancias químicas y microbianas que conducen a la volatilización (Plante, 2007). El azufre se encuentra en toda la materia viva como componente de ciertos aminoácidos. Es abundante en proteínas en el suelo y, a través de una serie de transformaciones microbianas, termina como sulfatos utilizables por las plantas (Enciclopedia Británica, 2010).

Figura 29. Ciclo del azufre

Fuente: Enciclopedia Británica (2010).

El ciclo natural del azufre es complejo porque involucra varias especies gaseosas, minerales poco solubles y numerosas especies en solución. Ingresa a la atmósfera de fuentes naturales como el sulfuro de hidrógeno (H_2S) y el dióxido de azufre (SO_2) de volcanes activos, la descomposición de materia orgánica en ambientes anaeróbicos (pantanos, marismas) y partículas de sales de sulfato (ej., sulfato de amonio) del rocío del mar (Smith, 2001). El contenido atmosférico de azufre representa una reserva relativamente pequeña, pero ha aumentado significativamente en los últimos tiempos debido a la quema

de combustibles fósiles, lo que ha dado como resultado lluvia ácida que contiene sulfato (SO_4^{2-}), la cual acidifica las aguas superficiales y los suelos (Plante, 2007).

La entrada principal de azufre al suelo ocurre durante la meteorización de los suelos que libera sulfato. No obstante, esto ocurre muy lentamente, y el mineral primario de azufre rara vez es una fuente significativa de este elemento. Otros insumos incluyen la mencionada lluvia ácida, insumos de residuos de plantas, fertilizantes con azufre, pesticidas y agua de riego (Plante, 2007).

La reacción clave en el ciclo global del azufre es la reducción del SO_4^{2-} a H_2S . La estabilidad de los agentes reductores de origen natural es tan grande que se requieren temperaturas elevadas o un proceso catalizado microbianamente (enzimáticamente) para que se produzca la reducción (Goldhaber, 2003). Las transformaciones microbianas del sulfuro engloban la mineralización, la inmovilización, la oxidación y la reducción.

Mineralización e inmovilización de azufre.

El azufre con enlaces de carbono se mineraliza a través de varias vías: (1) mineralización aeróbica directa durante la oxidación de carbono como fuente de energía, (2) mineralización anaeróbica de materia orgánica (desulfuración), (3) oxidación incompleta de azufre orgánico en compuestos inorgánicos de este elemento, (4) oxidación biológica de H_2S a sulfato vía azufre elemental y sulfito, (5) oxidación biológica de tetratio-nato a sulfato vía sulfuro, (6) hidrólisis de cisteína por cisteína desulfhidrolasa, y (7) mineralización indirecta (enzimática) cuando los ésteres de sulfato son hidrolizados por sulfatasas (Lawrence, 1987).

La hidrólisis de los ésteres de sulfatos se produce al romper el enlace O – S mediante la acción de las enzimas sulfatasa:

Existen numerosas sulfatasas caracterizadas por una alta especificidad. Incluyen arilsulfatasas y colina sulfatasas, cuya producción se reprime en presencia de SO_4 disponible. Las sulfatasas se unen a las paredes celulares de hongos y bacterias grampositivas, mientras que en las bacterias gramnegativas se encuentran en el periplasma (Plante, 2007).

Respecto a la inmovilización, el azufre inorgánico generalmente se asimila en compuestos orgánicos como SO_4^{2-} por las plantas y la mayoría de los microorganismos. Esto implica una serie de reacciones enzimáticas llamadas reducción asimilatoria de SO_4^{2-} (Plante, 2007). En estas, el azufre presente en el sulfato pasa por el nivel de oxidación de sulfito y llega a ser incorporado a aminoácidos en forma de proteína microbiana. Una vez que la cadena trófica culmina, el elemento es eventualmente retornado al ciclo como sulfito, formado durante la descomposición de los organismos (Postgate, 1984).

En el primer paso, una enzima permeasa participa en la transferencia de SO_4^{2-} a través de la membrana celular. Este proceso requiere la entrada de energía a través de ATP para formar adenosina 5-fosfosulfato (APS) y es catalizada por ATP sulfurilasa:

Luego se usa otro ATP para formar PAPS (3'-fosfoadenosina 5'-fosfosulfato) usando APS quinasa:

A partir de aquí, se pueden utilizar dos vías para formar cisteína. En la primera, las enzimas reductoras forman el intermedio inestable SO_3^{2-} , el cual es reducido por NADH a HS^- , que reacciona con la serina para producir cisteína. Esta secuencia se ha observado en bacterias como *Bacillus subtilis*, *Staphylococcus aureus* y *Enterobacter aerogenes*, y en el hongo *Aspergillus niger*:

En la segunda vía, el glutatión se usa para transferir un grupo azufre de APS a O-acetilserina para formar cisteína. Esta

última secuencia se ha observado en *Escherichia coli* y *Salmonella typhimurium*:

La descomposición microbiana de residuos de plantas con proporciones C:S de 400:1 da como resultado la inmovilización del azufre, y a proporciones de 200:1 el azufre se libera al ambiente. La mineralización de azufre está menos correlacionada con la degradación de carbono que la mineralización de nitrógeno. La proporción de azufre HI-reducible y C-enlazado no es un buen indicador de azufre potencialmente mineralizable, ni lo es la actividad de la enzima arilsulfatasa (Plante, 2007).

Oxidación y reducción de azufre.

Una extensa variedad de microorganismos es capaz de oxidar azufre en una gran diversidad de entornos. Estos organismos se pueden dividir en tres grupos: fotoautótrofos, quimiolitótrofos y heterótrofos, incluyendo una amplia gama de bacterias y hongos (Germida y Janzen, 1993).

Las bacterias verdes y púrpuras de azufre representan un grupo importante en la oxidación de este elemento y se caracterizan por ser morfológicamente diversas. Incluyen cocos, vibriones, bastones, espirales y organismos en gemación y deslizamiento (Plante, 2007). Entre ellas se encuentran *Acidiphilium acidophilum* (*Thiobacillus acidophilus*), *T. denitrificans*, *Starkeya novella* (*T. novellus*), *Thermithiobacillus tepidarius*, *Acidithiobacillus thiooxidans* y *A. ferrooxidans*, que usan como sustratos S^{2-} , S^0 , SO_3^{2-} , tiosulfato ($S_2O_3^{2-}$) y tetratiónato ($S_4O_6^{2-}$) (Friedrich, 1998). En presencia de aceptores de electrones disponibles, las formas reducidas de azufre se oxidan por vías químicas y microbianas:

La reducción de formas oxidadas de azufre por microorganismos, particularmente SO_4^{2-} , se produce de dos formas distintas. La primera se denomina reducción asimilatoria

de sulfato o inmovilización, en la cual el azufre se incorpora a constituyentes celulares como los aminoácidos. La segunda se conoce como reducción de sulfato disimilatoria o respiratoria, donde la reducción conduce a la formación de sulfuro (ej., H_2S) como producto final (Plante, 2007).

Este último proceso está mediado por microorganismos organotróficos anaeróbicos que utilizan compuestos orgánicos de bajo peso molecular o H_2 como donantes de electrones y los compuestos de azufre oxidados como aceptores terminales en un proceso similar a la desnitrificación (Plante, 2007). Entre ellos se encuentran bacterias mesofílicas gramnegativas de los géneros *Desulfobulbus*, *Desulfomicrobium*, *Desulfomonas*, *Desulfovibrio*, *Desulfobacter*, *Desulfococcus*, *Desulfomonile*, *Desulfonema* y *Desulfosarcina*. También se reportan bacterias grampositivas formadoras de esporas (*Desulfotomaculum*), bacterias termófilas (*Thermodesulfobacterium*) y arqueas termófilas (*Archaeoglobus*) (Castro *et al.*, 2000).

Relaciones simbióticas en el suelo

Rizobacterias y bacterias endófitas

Las rizobacterias son bacterias que se encuentran en la rizosfera formando asociaciones con las raíces de las plantas. A aquellas que ejercen un efecto beneficioso sobre el crecimiento vegetal se les denomina rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV). Esta influencia positiva de las PGPR puede resultar del biocontrol directo de patógenos hasta mecanismos indirectos que incluyen la promoción del crecimiento a través de la producción de fitohormonas, mayor disponibilidad de nutrientes, estimulación de nodulación por *Rhizobium* y resistencia sistémica inducida (RSI) (Pankhurst

y Lynch, 2005). Además, muchas cepas de rizobacterias también pueden mejorar la tolerancia de las plantas a condiciones ambientales desfavorables como salinidad, sequía, inundaciones y toxicidad por metales pesados (Glick, 2010; Ma *et al.*, 2011; Mayak *et al.*, 2004; Sandhya *et al.*, 2009).

Las RPCV se pueden clasificar en dos tipos principales: las extracelulares (eRPCV) y las intracelulares (iRPCV). Las eRPCV (vida libre) habitan en la rizosfera o en los espacios entre las células de la corteza de la raíz, mientras que las iRPCV (simbióticas) habitan principalmente dentro de las estructuras nodulares especializadas de las células de las raíces (Martínez-Viveros *et al.*, 2010). Los géneros bacterianos incluidos como ePGPR son *Azotobacter*, *Serratia*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Caulobacter*, *Chromobacterium*, *Agrobacterium*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Arthrobacter*, *Micrococcus*, *Pseudomonas* y *Burkholderia*. Los iPGPR incluyen *Allorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium* y especies de *Frankia* que pueden fijar nitrógeno atmosférico (Bhattacharyya y Jha, 2012; Vedamurthy *et al.*, 2021).

Las bacterias endófitas, por su parte, habitan dentro de los tejidos de las plantas y tienen los mismos mecanismos que las rizobacterias. Llevan a cabo actividad de solubilización de fosfato, actividad de la enzima desaminasa del ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) y producción de ácido indolacético (AIA) y de sideróforos. También pueden funcionar como agentes de biocontrol y promotores de crecimiento de las plantas a través del ciclo mejorado de nutrientes y minerales como nitrógeno y fosfatos (Srivastava *et al.*, 2020). Entre los géneros de bacterias endófitas se encuentran *Pantoea*, *Curtobacterium*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Acinetobacter* y *Ochrobactrum* (Miliute *et al.*, 2016; Ripa *et al.*, 2019; Rodrigues *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2018)

Micorrizas

Las micorrizas son simbiosis entre hongos no patógenos y las raíces de la planta huésped. Esta simbiosis micorrícica es ubicua, es decir, está presente en casi todas las especies de plantas, y puede proporcionar beneficios mutuos a los participantes (Powell y Klironomos, 2007). En muchos casos (pero no en todos) la simbiosis es mutualista, de forma que se mejoran la nutrición y el crecimiento de la planta al mismo tiempo que se favorece el crecimiento del hongo (Smith y Smith, 1996).

Se conocen siete tipos de simbiosis micorrícicas: endomicorriza, ectomicorriza, ectendomicorriza, arbutioide, ericoide, monotrofoide y orquideomicorrizas (Dalpé, 2003). Las endomicorrizas penetran la célula de las plantas, mientras que las ectomicorrizas se localizan fuera de las células de las plantas. Los HMA hacen parte de las endomicorrizas, las cuales pertenecen al subfilo Glomeromycotina (sinónimo Glomeromycota), y son probablemente los hongos más abundantes que se encuentran por lo general en los suelos agrícolas (Nadeem *et al.*, 2014; Volk, 2013). Aproximadamente el 80 % de todas las plantas terrestres, incluidas la mayoría de las especies de cultivos agrícolas, hortícolas y maderables, pueden establecer esta asociación mutualista (Giovannetti *et al.*, 2006).

Los HMA son simbiosiontes obligados y tienen una capacidad saprofítica limitada. Dependen de la planta para su nutrición de carbono, pues son las raíces las que les proporcionan los carbohidratos que necesitan para su desarrollo. Al mismo tiempo, desempeñan un papel importante al proporcionar fósforo a la planta y otros nutrientes como nitrógeno, potasio, azufre, magnesio, cobre y zinc, particularmente en aquellos suelos donde están presentes en formas menos solubles

(Nadeem *et al.*, 2014; Reddy y Saravanan, 2013). Estos hongos además movilizan nitrógeno y fósforo de polímeros orgánicos, liberan nutrientes minerales de material particulado insoluble y median las respuestas de las plantas a los factores de estrés y la resistencia a los patógenos de las plantas (Reddy y Saravanan, 2013). También participan en una serie de interacciones beneficiosas con varios grupos de microorganismos del suelo (Puppi *et al.*, 1994). Entre los HMA se encuentran los géneros *Glomus*, *Gigaspora* y *Acaulospora* (Restrepo *et al.*, 2019).

Por otra parte, las ectomicorrizas (EMC) pueden crecer sin hospedero siguiendo la estrategia de vida libre (saprotrófica) y pueden ser zigomicetos, ascomicetos o basidiomicetos (Powell y Klironomos, 2007; Tikhonovich y Provorov, 2007). Esta simbiosis se establece en un número relativamente pequeño de plantas, principalmente leñosas (Plett y Martin, 2011), lo que conlleva a que estos árboles adquieran capacidades metabólicas que les han permitido utilizar nichos ecológicos que de otro modo no estarían disponibles (Balestrini *et al.*, 2015). La principal función de las EMC es el intercambio de nutrientes y, al igual que las HMA, reciben carbono de las plantas y, en contrapartida, les brindan a estas fósforo y nitrógeno a través de sus hifas.

La eficacia en la absorción de nutrientes gracias a la acción de las EMC genera una protección contra patógenos de la raíz y mitiga los posibles efectos de estrés abiótico en las plantas. A diferencia de los HMA, las EMC son visibles a simple vista a partir de esporocarpos o cuerpos fructíferos del hongo y en la raíz mediante la red de Hartig (Balestrini *et al.*, 2015; Uitzil, 2019). Algunos géneros de hongos ectomicorrícicos tropicales son *Amanita*, *Boletellus*, *Cantharellus*, *Gyroporus*, *Scleroderma*, *Russula* y *Thelephora* (Balestrini *et al.*, 2015).

Las ectendomicorrizas son asociaciones entre hongos ascomicetos y basidiomicetos con raíces de coníferas. Las micorrizas arbutoides y ericoides (basidiomicetos y ascomicetos, respectivamente) se producen en las plantas ericáceas, aunque las ericoides también se pueden encontrar en algunas briofitas. Las micorrizas monotropoides y las orquideomicorrizas son simbiosis de hongos basidiomicetos con plantas de las familias Monotropaceae y Orchidaceae, respectivamente (Dalpé, 2003; Powell y Klironomos, 2007).

Resumen de la unidad 2

Los microorganismos son los organismos más pequeños y numerosos en el suelo, responsables de los procesos biogeoquímicos, los cuales dependen y coevolucionaron con rutas metabólicas específicas. La microbiota participa activamente en el ciclaje de nutrientes a través de la descomposición de residuos orgánicos, que influye en la formación de sustancias húmicas, la mineralización e inmovilización de nutrientes (carbono, nitrógeno, fósforo y azufre), la fijación biológica de nitrógeno, la nitrificación, la desnitrificación, la solubilización de fósforo, la oxidación (fósforo y azufre) y la reducción (fósforo y azufre). Todas estas funciones son clave para la vida de otros organismos al dar como resultado concentraciones de nutrientes biodisponibles para el desarrollo de sus metabolismos, como en el caso de las plantas. Al mismo tiempo, muchos microorganismos como rizobacterias, bacterias endófitas y micorrizas forman asociaciones con las plantas facilitando su nutrición y desarrollo.

Comprender todos los mecanismos usados por los microorganismos en el ciclaje de nutrientes se convierte en un punto primordial para la gestión sostenible del suelo en el

contexto de cambio climático que sin duda puede modificar el ciclo de nutrientes. Además, es información clave de cara a la degradación del suelo, que es un gran desafío global que enfrenta la humanidad en la actualidad.

Cuestionario de la unidad 2

1. Los suelos son la mayor fuente y reservorio de carbono en los ecosistemas terrestres. Esto los convierte en un recurso clave para alcanzar el desarrollo sostenible y mitigar los efectos negativos del cambio climático. La reserva permanente de este elemento en un ecosistema se define como:
 - Producción primaria bruta.
 - Producción secundaria neta.
 - Producción primaria neta.
 - Producción neta del ecosistema.
2. El ciclo del carbono consiste en la transferencia de este elemento en diferentes formas entre la atmósfera, los organismos vivos (biosfera) y el suelo (pedosfera). El nivel de concentración de CO₂ atmosférico es un equilibrio entre la fijación de carbono a través de la fotosíntesis y la pérdida de este a través de la respiración. La fotosíntesis produce carbono orgánico, el cual vuelve a la atmósfera como CO₂ respirado por las plantas, y el restante se convierte en biomasa vegetal, conocido como:
 - Producción primaria bruta.
 - Producción secundaria neta.
 - Producción primaria neta.
 - Producción neta del ecosistema.
3. En el ciclo del carbono, la descomposición de las entradas de plantas y los microorganismos en el suelo

cumple un papel importante en el mantenimiento del presupuesto global de dicho elemento. La humificación es un proceso en el cual una pequeña fracción de la producción primaria neta y la producción secundaria neta se preserva como carbono estable en forma de materia orgánica del suelo. La formación de sustancias húmicas es el resultado de muchos eventos de inmovilización y fijación:

- Verdadero.
 - Falso.
4. La mineralización de carbono en los suelos se realiza por la microflora y es apoyada por la acción de descomposición de la mesofauna y macrofauna. Estos últimos provocan la fragmentación de los residuos vegetales y, en consecuencia, el área de contacto aumenta para la acción de los microorganismos. ¿Este proceso está ligado a la liberación de qué nutrientes?
 - Nitrógeno, fósforo y potasio.
 - Nitrógeno, fósforo y azufre.
 - Carbono, nitrógeno y fósforo.
 - Carbono, nitrógeno y azufre.
 5. Las sustancias húmicas componen el 60 % de la materia orgánica del suelo, son altamente estables y se consideran un componente clave del ecosistema terrestre. El principal precursor de estas sustancias es:
 - Celulosa.
 - Hemicelulosa.
 - Lignina.
 - Proteínas.
 6. La materia orgánica del suelo está conformada principalmente por sustancias húmicas que son difíciles de descomponer y poseen la capacidad de interactuar con

iones metálicos, óxidos, hidróxidos y compuestos minerales y orgánicos. En función de su solubilidad, se clasifican en tres tipos: huminas, ácidos húmicos y ácidos fúlvicos. ¿Cuál sería el orden descendente de estas tres sustancias según su solubilidad?

- Ácidos húmicos > huminas > ácidos fúlvicos.
- Huminas > ácidos fúlvicos > ácidos húmicos.
- Ácidos fúlvicos > ácidos húmicos > huminas.
- Huminas > ácidos húmicos > ácidos fúlvicos.

7. La amonificación es el primer paso en la descomposición del nitrógeno orgánico, en el cual se mineraliza a NH_3 y NH_4^+ gracias a la acción de los microorganismos. Los microorganismos involucrados en este proceso son los hongos y las bacterias, siendo estas últimas las que liberan más NH_3 . ¿Qué géneros bacterianos son capaces de llevar a cabo la amonificación?

- *Clostridium* y *Rhizobium*.
- *Bacillus* y *Pseudomonas*.
- *Clostridium* y *Bacillus*.
- *Rhizobium* y *Pseudomonas*.

8. La fijación biológica de nitrógeno (FBN) es un proceso exclusivamente restringido a los procariotas de los dominios Archaea y Bacteria, en el cual se produce amoniaco que puede ser usado por las plantas para su desarrollo. Las bacterias simbióticas mutualistas que fijan nitrógeno inducen a la formación de nódulos radiculares, lo que permite convertir el N_2 en NH_3 por medio de la enzima nitrogenasa. ¿Cuál de los siguientes géneros bacterianos *no* hace parte de las bacterias mutualistas fijadoras de nitrógeno?

- *Frankia*.
- *Rhizobium*.

- *Bradyrhizobium*.
 - *Klebsiella*.
9. La medida en la que el nitrógeno del suelo se mineraliza o inmoviliza depende de la relación C:N del compuesto que se está degradando. A mayor relación C:N, las necesidades microbianas se satisfacen fácilmente y se produce la liberación de nitrógeno o la mineralización:
- Verdadero.
 - Falso.
10. La nitrificación es la oxidación aeróbica escalonada de NH_4 o NH_3 a NO_2^- y NO_3^- . Este proceso cumple una función importante en la regulación de la disponibilidad y pérdida de nitrógeno en los ecosistemas terrestres. La nitrificación autótrofa es un proceso de dos pasos llevado a cabo por grupos separados de bacterias aerobias obligadas: inicialmente las oxidantes de NH_3 como ____, y posteriormente las oxidantes de nitrato como ____.
- *Nitrobacter* y *Nitrosomonas*.
 - *Nitrosomonas* y *Nitrobacter*.
 - *Nitrosomonas* y *Nitrosococcus*.
 - *Nitrosococcus* y *Nitrosomonas*.
11. El proceso de nitrificación autótrofa esta mediado por tres enzimas encargadas de la oxidación de NH_4^+ para la producción de NO_2^- y la oxidación de este último a NO_3^- . ¿Cuál de las siguientes enzimas no hace parte de ellas?
- Nitrato oxidorreductasa.
 - Nitrito oxidorreductasa.
 - Hidroxilamina oxidorreductasa.
 - Amoniacó monooxigenasa.

12. La desnitrificación es un proceso metabólico en la cual el NO_3^- o el NO_2^- se reducen secuencialmente a N_2 a través de los intermedios NO y N_2O . Este es el principal proceso biológico en los suelos que devuelve nitrógeno fijado a la atmósfera y cierra el ciclo de este elemento. En el suelo, la desnitrificación es llevada a cabo por bacterias con metabolismo:
- Heterótrofo anaerobio facultativo.
 - Heterótrofo anaerobio obligado.
 - Heterótrofo aerobio facultativo.
 - Heterótrofo aerobio obligado.
13. En el ciclo biológico del fósforo, los componentes clave hacen parte de la mineralización que es llevada a cabo por la biomasa microbiana activa en el suelo. Se estima que el 70-80 % de los microorganismos del suelo pueden participar en la mineralización de este elemento a través de las enzimas llamadas fosfatasas, que *no* incluyen:
- Fosfodiesterasas.
 - Nucleasas.
 - Fosfomonoesterasas.
 - Fosfopoliesterasas.
14. En el ciclo del fósforo, la medida en que se mineraliza o inmoviliza depende de la relación C:P del compuesto que se está degradando. A mayor relación C:P, las necesidades microbianas no se satisfacen y se produce la inmovilización:
- Verdadero.
 - Falso.
15. Los microorganismos del suelo, en especial las bacterias y los hongos, participan en la disolución de fósforo de los minerales de fosfato. Existen diferentes mecanismos

de solubilización microbiana del fósforo, entre los que *no* se encuentra:

- Reacciones redox.
- Producción de ácidos orgánicos e inorgánicos.
- Producción de compuestos deshidratantes.
- Producción de compuestos quelantes.

16. El ciclo del azufre terrestre implica interacciones significativas entre la pedosfera, la hidrosfera, la biosfera y la atmósfera. Este proceso es similar al ciclo del nitrógeno y, a diferencia del fósforo, estos elementos experimentan transformaciones mediadas por sustancias químicas y microbianas que conducen a la volatilización. Las transformaciones microbianas del sulfuro engloban la mineralización, la inmovilización, la oxidación y la reducción. La mineralización de azufre se realiza por diferentes vías. ¿Cuál de las siguientes *no* es una de ellas?

- Oxidación biológica de tetrationato a sulfato vía sulfuro.
- Mineralización enzimática por las sulfatasas.
- Oxidación biológica de H_2S a sulfato vía azufre elemental y sulfito.
- Mineralización aeróbica de materia orgánica.

17. Las rizobacterias son bacterias que se encuentran en la rizosfera formando asociaciones con las raíces de las plantas. A aquellas que ejercen un efecto beneficioso sobre el crecimiento de las plantas se les denomina rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (RPCV), que se pueden clasificar en extracelulares (eRPCV) e intracelulares (iRPCV). Las iRPCV habitan principalmente dentro de las estructuras nodulares especializadas de las células de las raíces e incluyen los géneros:

- *Rhizobium* y *Bacillus*.
 - *Allorhizobium* y *Caulobacter*.
 - *Bacillus* y *Caulobacter*.
 - *Bradyrhizobium* y *Allorhizobium*.
18. Las micorrizas son simbiosis entre hongos no patógenos y las raíces de la planta huésped. En muchos casos (pero no en todos) la simbiosis es mutualista, en la que se mejora la nutrición y el crecimiento de la planta al mismo tiempo que se favorece el crecimiento del hongo. Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) desempeñan un papel importante al proporcionar fósforo a la planta y otros nutrientes como nitrógeno, potasio, azufre, magnesio, cobre y zinc, particularmente en aquellos suelos donde están presentes en formas menos solubles y hacen parte de:
- Ectendomicorrizas.
 - Endomicorrizas.
 - Ectomicorrizas.
 - Arbutoides.

Referencias de la unidad 2

- Adams, F. y Conrad, J. P. (1953). Transition of phosphite to phosphate in soils. *Soil Science*, 75, 361-371.
- Aguirre, S. y Piraneque, N. (2013). *Microbiología del suelo*. UNAD.
- Albers, C. N., Banta, G. T., Hansen, P. E. y Jacobsen, O. S. (2008). Effect of Different Humic Substances on the Fate of Diuron and Its Main Metabolite 3,4-Dichloroaniline in Soil. *Environmental Science y Technology*, 42(23), 8687-8691. <https://doi.org/10.1021/es800629m>
- Balestrini, R., Lumini, E., Borriello, R. y Bianciotto, V. (2015). Plant-Soil Biota Interactions. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 311-338). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00011-6>

- Belderok, B., Mesdag, J. y Donner, D. A. (2000). *Bread-Making Quality of Wheat: A Century of Breeding in Europe*. Springer-Science+Business Media. http://www.bicga.org.uk/docs/Bread-making-quality-of-wheat_Europe.pdf
- Berhe, A. A., Barnes, R. T., Six, J. y Marín-Spiotta, E. (2018). Role of Soil Erosion in Biogeochemical Cycling of Essential Elements: Carbon, Nitrogen, and Phosphorus. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 46(1), 521-548. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-082517-010018>
- Bhattacharyya, P. N. y Jha, D. K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(4), 1327-1350. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>
- Bittman, S., Sheppard, S. C., Poon, D. y Hunt, D. E. (2019). How efficient is modern peri-urban nitrogen cycling: A case study. *Journal of Environmental Management*, 244, 462-471. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.05.054>
- Bottomley, P. J. y Myrold, D. D. (2007). Biological N inputs. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 365-387). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50018-4>
- Brust, G. E. (2019). Management Strategies for Organic Vegetable Fertility. En D. Biswas y S. Micallef (Eds.), *Safety and Practice for Organic Food* (pp. 193-212). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812060-6.00009-X>
- Castro, H. F., Williams, N. H. y Ogram, A. (2000). Phylogeny of sulfate-reducing bacteria1. *FEMS Microbiology Ecology*, 31(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2000.tb00665.x>
- Chesworth, W., Camps Arbestain, M., Macías, F., Spaargaren, O., Spaargaren, O., Mualem, Y., Morel-Seytoux, H. J. y Horwath, W. R. (2008). Carbon Cycling and Formation of Soil Organic Matter. En W. Chesworth (Ed.), *Encyclopedia of Soil Science* (pp. 91-97). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3995-9_88

- Cocolin, L., Alessandria, V., Dolci, P., Gorra, R. y Rantsiou, K. (2013). Culture independent methods to assess the diversity and dynamics of microbiota during food fermentation. *International Journal of Food Microbiology*, 167(1), 29-43. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2013.05.008>
- Coleman, D. C., Callaham, M. A. y Crossley, D. A. (2018). Decomposition and Nutrient Cycling. En D. Coleman, M. A. Callaham y D. A. Crossley (Eds.), *Fundamentals of Soil Ecology* (pp. 173-211). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805251-8.00005-3>
- Colman, B. P. y Schimel, J. P. (2013). Drivers of microbial respiration and net N mineralization at the continental scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 60, 65-76. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.003>
- Dalpé, Y. (2003). Mycorrhizal fungi biodiversity in Canadian soils. *Canadian Journal of Soil Science*, 83(Special Issue), 321-330. <https://doi.org/10.4141/S01-067>
- Demanèche, S., Philippot, L., David, M. M., Navarro, E., Vogel, T. M. y Simonet, P. (2009). Characterization of Denitrification Gene Clusters of Soil Bacteria via a Metagenomic Approach. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(2). <https://doi.org/10.1128/AEM.01706-08>
- Dolci, P., Alessandria, V., Rantsiou, K. y Cocolin, L. (2015). Advanced methods for the identification, enumeration, and characterization of microorganisms in fermented foods. En W. Holzapfel (Ed.), *Advances in Fermented Foods and Beverages* (pp. 157-176). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-1-78242-015-6.00007-4>
- Enciclopedia Británica. (2008). *Carbon cycle*. Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/science/carbon-cycle>
- Enciclopedia Británica. (2010). *Sulfur cycle*. Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/science/sulfur-cycle>

- Enciclopedia Británica. (2018). *Nitrogen-fixing bacteria*. Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/science/nitrogen-fixing-bacteria>
- Enciclopedia Británica. (2021). *Nitrogen fixation*. Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/science/nitrogen-fixation>
- Ercolini, D. (2004). PCR-DGGE fingerprinting: novel strategies for detection of microbes in food. *Journal of Microbiological Methods*, 56(3), 297-314. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2003.11.006>
- FAO, ITPS, GSBI, CBD y EC. (2020). *State of knowledge of soil biodiversity – Status, challenges and potentialities*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>
- Foster, T. L., Winans, L. y Helms, S. J. S. (1978). Anaerobic utilization of phosphite and hypophosphite by *Bacillus* sp. *Applied and Environmental Microbiology*, 35, 937-944.
- Friedrich, C. G. (1998). Physiology and genetics of sulfur-oxidizing bacteria. En R. K. Poole (Ed.), *Advances in Microbial Physiology* (vol. 39, pp. 235-289). Academic Press.
- Galloway, J. N., Aber, J. D., Erisman, J. W., Seitzinger, S. P., Howarth, R. W., Cowling, E. B. y Cosby, B. J. (2003). The Nitrogen Cascade. *BioScience*, 53, 341-356.
- Germida, J. J. y Janzen, H. H. (1993). Factors affecting the oxidation of elemental sulfur in soils. *Fertilizer Research*, 35(101-114). <https://doi.org/10.1007/BF00750224>
- Giovannetti, M., Avio, L., Fortuna, P., Pellegrino, E., Sbrana, C. y Strani, P. (2006). At the Root of the Wood Wide Web: Self Recognition and Nonself Incompatibility in Mycorrhizal Networks. *Plant Signaling y Behavior*, 1(1), 1-5. <https://doi.org/10.4161/psb.1.1.2277>
- Glick, B. R. (2010). Using soil bacteria to facilitate phytoremediation. *Biotechnology Advances*, 28(3), 367-374. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2010.02.001>

- Goldhaber, M. B. (2003). Sulfur-rich Sediments. En H. D. Holland y K. K. Turekian (Eds.), *Treatise on Geochemistry* (Vol. 7, pp. 257-288). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-08-043751-6/07139-5>
- Horwath, W. R. (2002). Soil microbial biomass. En G. Bitton (Ed.), *Encyclopedia of Environmental Microbiology* (pp. 663-670). Academic Press.
- Horwath, W. (2007). Carbon cycling and formation of soil organic matter. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 303-339). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50016-0>
- Houlton, B. Z., Wang, Y.-P., Vitousek, P. M. y Field, C. B. (2008). A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature*, 454, 327-330. <https://doi.org/10.1038/nature07028>
- Illmer, P. y Schinner, F. (1995). Solubilization of inorganic calcium phosphates—Solubilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(3), 257-263. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00190-C](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00190-C)
- Jo, I., Fridley, J. D. y Frank, D. A. (2017). Invasive plants accelerate nitrogen cycling: evidence from experimental woody monocultures. *Journal of Ecology*, 105(4), 1105-1110. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12732>
- Kumar, G. (2020). *Nitrogen cycle*. Maharaja Ganga Singh University.
- Láñez, E. (2005). *Microbiología general*. Universidad de Granada. <https://www.ugr.es/~eianez/Microbiologia/01historia.htm>
- Lawrence, J. R. (1987). *Microbial Oxidation of Elemental Sulfur in Agricultural Soils*. Universidad de Saskatchewan.
- Lie, T. A. y Mulder, E. G. (1971). *Biological Nitrogen Fixation in Natural and Agricultural Habitats*. The Hague.

- Ma, Y., Prasad, M. N. V., Rajkumar, M. y Freitas, H. (2011). Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnology Advances*, 29(2), 248-258. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2010.12.001>
- Mackey, K. R. M. y Paytan, A. (2009). Phosphorus Cycle. En M. Schaechter (Ed.), *Encyclopedia of Microbiology* (pp. 322-334). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00056-0>
- Martínez-Viveros, O., Jorquera, M. A., Crowley, D. E., Gajardo, G. y Mora, M. L. (2010). Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 10(3), 293-319. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162010000100006>
- Mayak, S., Tirosch, T. y Glick, B. R. (2004). Plant growth-promoting bacteria that confer resistance to water stress in tomatoes and peppers. *Plant Science*, 166(2), 525-530. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.10.025>
- Miliute, I., Buzaite, O., Gelvonauskiene, D., Sasnauskas, A., Stanys, V. y Baniulis, D. (2016). Plant growth promoting and antagonistic properties of endophytic bacteria isolated from domestic apple. *Zemdirbyste-Agriculture*, 103(1), 77-82. <https://doi.org/10.13080/z-a.2016.103.010>
- Miller, H. I. (2013). Biotechnology. En S. Maloy y K. Hugues (Eds.), *Brenner's Encyclopedia of Genetics* (pp. 346-348). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374984-0.00157-1>
- Mullen, M. D. (2019). Phosphorus in Soils—Biological Interactions. En *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences* (pp. 1-8). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11992-X>
- Nadeem, S. M., Ahmad, M., Zahir, Z. A., Javaid, A. y Ashraf, M. (2014). The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnology Advances*, 32(2), 429-448. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.12.005>

- Orgiazzi, A., Panagos, P., Yigini, Y., Dunbar, M. B., Gardi, C., Montanarella, L. y Ballabio, C. (2016). A knowledge-based approach to estimating the magnitude and spatial patterns of potential threats to soil biodiversity. *Science of The Total Environment*, 545-546, 11-20. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.092>
- Pajares, S. y Bohannon, B. J. M. (2016). Ecology of Nitrogen Fixing, Nitrifying, and Denitrifying Microorganisms in Tropical Forest Soils. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1045. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01045>
- Pankhurst, C. E. y Lynch, J. M. (2005). Biocontrol of soil-borne plant diseases. En D. Hillel (Ed.), *Encyclopedia of Soils in the Environment* (pp. 129-136). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00137-5>
- Paul, E. A. (2007). Soil microbiology, ecology, and biochemistry in perspective. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 3-24). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50005-6>
- Payne, W. J. (1986). 1986: Centenary of the isolation of denitrifying bacteria. *ASM News*, 52(12), 627-629.
- Philippot, L., Spor, A., Hénault, C., Bru, D., Bizouard, F., Jones, C. M., Sarr, A. y Maron, P.-A. (2013). Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME Journal*, 7(8), 1609-1619. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.34>
- Plante, A. F. (2007). Soil biogeochemical cycling of inorganic nutrients and metals. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 389-432). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50019-6>
- Plett, J. M. y Martin, F. (2011). Blurred boundaries: lifestyle lessons from ectomycorrhizal fungal genomes. *Trends in Genetics*, 27(1), 14-22. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.10.005>
- Postgate, J. R. (1984). *The Sulfate-Reducing Bacteria* (2.^a ed.). Cambridge University Press.

- Powell, J. y Klironomos, J. (2007). The ecology of plant-microbial mutualisms. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 257-281). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50014-7>
- Puppi, G., Azcón, R. y Höflich, G. (1994). Management of positive interactions of arbuscular mycorrhizal fungi with essential groups of soil microorganisms. En S. Gianinazzi y H. Schüepp (Eds.), *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems* (pp. 201-215). Birkhäuser Basel. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8504-1_16
- Quinton, J. N., Govers, G., Van Oost, K. y Bardgett, R. D. (2010). The impact of agricultural soil erosion on biogeochemical cycling. *Nature Geoscience*, 3(5), 311-314. <https://doi.org/10.1038/ngeo838>
- Reddy, C. A. y Saravanan, R. S. (2013). Polymicrobial Multifunctional Approach for Enhancement of Crop Productivity. En S. Sariaslani y G. M. Gadd (Eds.), *Advances in Applied Microbiology* (Vol. 82, pp. 53-113). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407679-2.00003-X>
- Restrepo, K. J., Montoya, M. I., Henao, P., Gutiérrez, L. A. y Molina, L. P. (2019). Caracterización de hongos micorrízicos arbusculares de suelos ganaderos del trópico alto y trópico bajo en Antioquia, Colombia. *Idesia*, 37(1), 35-44. <https://doi.org/10.4067/S0718-34292019005000301>
- Ripa, F. A., Cao, W., Tong, S. y Sun, J. (2019). Assessment of Plant Growth Promoting and Abiotic Stress Tolerance Properties of Wheat Endophytic Fungi. *BioMed Research International*, 2019, 6105865. <https://doi.org/10.1155/2019/6105865>
- Robertson, G. P. y Groffman, P. M. (2007). Nitrogen transformations. En E. A. Paul (Ed.), *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 341-364). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047514-1.50017-2>

- Rodrigues, A. A., Forzani, M. V., Soares, R. de S., Sibov, S. T. y Vieira, J. D. G. (2016). Isolation and selection of plant growth-promoting bacteria associated with sugarcane. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 46(2), 149-158. <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v4639526>
- Romero, R. y Mestres, J. (2004). *Productos lácteos: Tecnología*. Ediciones UPC. <https://upcommons.upc.edu/bitstream/handle/2099.3/36810/9788498802610.pdf>
- Sandhya, V., SK. Z., A., Grover, M., Reddy, G. y Venkateswarlu, B. (2009). Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by the exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain GAP-P45. *Biology and Fertility of Soils*, 46(1), 17-26. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0401-z>
- Schaefer, M., Migge-Kleian, S. y Scheu, S. (2009). *The Role of Soil Fauna for Decomposition of Plant Residues*. En R. Brumme y P. K. Khanna (Eds.), *Functioning and Management of European Beech Ecosystems* (pp. 207-230). https://doi.org/10.1007/b82392_13
- Schink, B. y Friedrich, M. (2000). Phosphite oxidation by sulphate reduction. *Nature*, 406(6791), 37. <https://doi.org/10.1038/35017644>
- Scow, K. M. (1997). Soil Microbial Communities and Carbon Flow in Agroecosystems. En L. Jackson (Ed.), *Ecology in Agriculture* (pp. 367-413). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012378260-1/50012-9>
- Smith, W. H. (2001). Pollution, Overview. En S. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 147-156). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00436-6>
- Smith, F. A. y Smith, S. E. (1996). Mutualism and Parasitism: Diversity in Function and Structure in the “Arbuscular” (VA) Mycorrhizal Symbiosis. En J. A. Callow (Ed.), *Advances in Botanical Research* (Vol. 22, pp. 1-43). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)60055-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)60055-5)

- Srivastava, S., Chaudhuri, M. y Pandey, V. C. (2020). Endophytes—the hidden world for agriculture, ecosystem, and environmental sustainability. En V. C. Pandey y V. Singh (Ed.), *Bioremediation of Pollutants: From Genetic Engineering to Genome Engineering* (pp. 145-159). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819025-8.00006-5>
- Stevenson, F. J. (1982). *Humus chemistry*. Wiley.
- Summers, W. C. (2009). History of Microbiology. En M. Schaechter (Ed.), *Encyclopedia of Microbiology* (3.ª ed., pp. 30-47). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00295-9>
- Tikhonovich, I. A. y Provorov, N. A. (2007). Beneficial plant-microbe interactions. En Y. T. Dyakov, V. G. Dzhevakhkiya y T. Korpela (Eds.), *Comprehensive and Molecular Phytopathology: Studies in Plant Science* (pp. 365-420). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-044452132-3/50018-3>
- Tranvik, L. J. (2014). Dystrophy in Freshwater Systems. En *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences* (pp. 1-6). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09396-9>
- Tremolada, P., Guazzoni, N., Smilovich, L., Moia, F. y Comolli, R. (2012). The Effect of the Organic Matter Composition on POP Accumulation in Soil. *Water, Air, y Soil Pollution*, 223(7), 4539-4556. <https://doi.org/10.1007/s11270-012-1216-3>
- Trevisan, S., Francioso, O., Quaggiotti, S. y Nardi, S. (2010). Humic substances biological activity at the plant-soil interface. *Plant Signaling y Behavior*, 5(6), 635-643. <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11211>
- Trivedi, P., Singh, B. P. y Singh, B. K. (2018). Soil Carbon. En B. K. Singh (Ed.), *Soil Carbon Storage* (pp. 1-28). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812766-7.00001-9>
- Uitzil, M. (2019). Ectomicorizas: las redes sociales y nutricionales ocultas en el bosque tropical. *Revista De Biología Tropical*, 2. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/36149>

- Van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., De Goede, R. G. M., Adams, B. J., Ahmad, W., Andriuzzi, W. S., Bardgett, R. D., Bonkowski, M., Campos-Herrera, R., Cares, J. E., Caruso, T., De Brito Caixeta, L., Chen, X., Costa, S. R., Creamer, R.,... Crowther, T. W. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), 194-198. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>
- Vedamurthy, A. B., Bhattacharya, S., Das, A. y Shruthi, S. D. (2021). Exploring nanomaterials with rhizobacteria in current agricultural scenario. En S. Jogaiah, H. B. Singh, L. Fernandes y R. de Lima (Eds.), *Advances in Nano-Fertilizers and Nano-Pesticides in Agriculture* (pp. 487-503). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820092-6.00020-3>
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z. y Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20(1), 5-15. <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>
- Volk, T. J. (2013). Fungi. En S. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 624-640). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00062-9>
- Wagner, S. C. (2011). Biological Nitrogen Fixation. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 15. <http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/biological-nitrogen-fixation-23570419>
- Waksman, S. A. (1952). *Soil Microbiology*. John Wiley & Sons.
- Watson C.A., Atkinson, D., Gosling, P., Jackson, L. R. y Rayns, F. W. (2006). Managing soil fertility in organic farming systems. *Soil Use and Management*, 18(s1), 239-247. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2002.tb00265.x>
- Xu, X., Thornton, P. E. y Post, W. M. (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 737-749. <https://doi.org/10.1111/geb.12029>

Zhao, L., Xu, Y. y Lai, X. (2018). Antagonistic endophytic bacteria associated with nodules of soybean (*Glycine max* L.) and plant growth-promoting properties. *Brazilian Journal of Microbiology*, 49(2), 269-278. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.06.007>

Unidad 3. Conceptos biológicos en la sostenibilidad del suelo

Objetivo de la unidad

Al finalizar el estudio y la comprensión de los temas, el estudiante debe:

- a. Reconocer las relaciones entre las raíces, los microorganismos y el suelo, y su importancia en la calidad y sostenibilidad del recurso.
- b. Reconocer los factores que influyen en la distribución microbiana en el suelo.
- c. Definir las capacidades de los microorganismos en la biodegradación de sustancias.
- d. Conocer las diferentes formas en que se relacionan los organismos del suelo.
- e. Reconocer cómo influyen los organismos en el correcto desarrollo de las funciones del suelo.

Destreza del criterio de desempeño

- El estudiante describe las interacciones sinérgicas microbianas del suelo.
- El estudiante discute los mecanismos de asociación microorganismos-plantas y su efecto en la nutrición.

- El estudiante propone alternativas de manejo de suelos que busquen mejorar su calidad.

Actividades de reconocimiento

1. ¿Conoce de asociaciones entre plantas y organismos del suelo? Enumere por lo menos dos.
2. ¿Cómo los organismos del suelo pueden ser de vital importancia para la salud ambiental, animal y humana?
3. ¿Qué funciones cumplen los microorganismos en el suelo?
4. ¿Qué tipo de relaciones se presentan entre los organismos del suelo? ¿Por qué son importantes?
5. ¿Cuáles estrategias se pueden aplicar en el trópico para conservar la biodiversidad de los suelos?

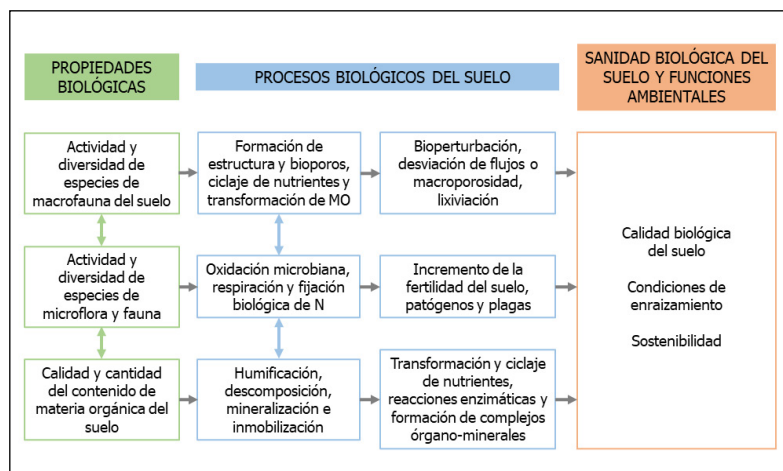
Indicadores biológicos de calidad del suelo

Los suelos son considerados en la biosfera como la principal fuente de vida en cuanto a la cantidad y diversidad de organismos que albergan, constituyendo un sistema dinámico y complejo de numerosas interacciones esenciales para el equilibrio ecológico. La biología de suelos ofrece una serie de posibles indicadores de calidad que permiten tener una visión integral de los procesos edáficos.

La actividad y la diversidad de especies de la fauna y flora del suelo tienen una influencia importante en los atributos físicos, químicos y nutricionales del recurso, en los atributos biológicos y en varios procesos de modificación del suelo. De acuerdo con Lal (1994), tres categorías agrupan los atributos biológicos: la microfauna del suelo, la microflora y las sustancias húmicas (figura 30). Estas son categorías claves para ser

tomadas en cuenta a la hora de establecer indicadores de calidad del recurso.

Figura 30. Propiedades y procesos biológicos en relación con la calidad del suelo y la sostenibilidad



Fuente: elaboración propia con base en Lal (1994).

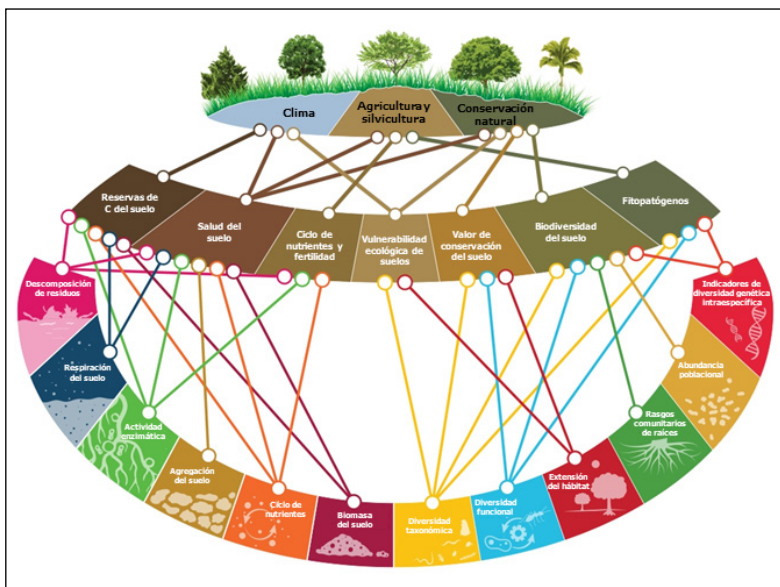
Considerando lo anterior, los bioindicadores incluyen procesos biológicos, especies o comunidades que se utilizan para evaluar la calidad del ambiente y cómo este cambia con el tiempo (Holt y Miller, 2010). La mayoría de los organismos del suelo son sensibles y responden rápidamente a los cambios que se presentan en su ambiente, por lo que se constituyen como bioindicadores ideales a cambios ambientales y ecológicos (Orgiazzi *et al.*, 2016a). Es posible decir que los servicios ecosistémicos se derivan de diferentes funciones del sistema del suelo y, a su vez, cada servicio ecosistémico está asociado con grupos específicos de la biota del recurso (FAO *et al.*, 2020; Orgiazzi *et al.*, 2016a).

Los bioindicadores pueden ser clasificados a su vez en tres categorías principales. La primera está compuesta por los indicadores ambientales, que son aquellos de alerta temprana de cambios ambientales locales (Orgiazzi *et al.*, 2016a). Por ejemplo, los escarabajos peloteros son indicadores ambientales de cambios en las propiedades físicas del suelo y profundidades del nivel freático (Salomão *et al.*, 2022). La segunda son todos los indicadores ecológicos que se constituyen como una herramienta de monitoreo de procesos ecosistémicos específicos y amenazas. La tercera está conformada por los indicadores de biodiversidad que determinan la riqueza de especies (Orgiazzi *et al.*, 2016a).

Guerra *et al.* (2021) afirman que las variables esenciales de la biodiversidad del suelo hacen parte de un sistema holístico, donde los organismos del suelo están entrelazados con las propiedades fisicoquímicas y funcionales del suelo, lo que contribuye al bienestar social en general. Partiendo de ello, estos autores vinculan dichas variables con indicadores ecológicos del suelo, que a su vez se relacionan con sectores políticos (figura 31).

Para el establecimiento de bioindicadores adecuados, particularmente microbiológicos, es importante tener en cuenta los factores que influyen en su distribución en el suelo. Entre los factores intrínsecos, es decir, aquellos relacionados con la estructura y la función de los microorganismos, se destacan los mecanismos de persistencia (esporas), el tamaño, la motilidad, el pH del suelo, las características estructurales (tallos, zarcillos, filamentos) y las cualidades bioquímicas. Por otro lado, los factores extrínsecos son aquellos que proceden del suelo y del ambiente, incluyendo la estructura del recurso, la atmósfera y el agua del suelo, la precipitación, el pH del suelo, la temperatura atmosférica y edáfica, el potencial de oxidación y reducción del suelo, la radiación solar, el viento y la humedad relativa.

Figura 31. Vínculos entre las variables esenciales de la biodiversidad del suelo (anillo exterior) y los sectores políticos (parte superior de la figura) mediante el uso de indicadores ecológicos del suelo (centro de la figura)



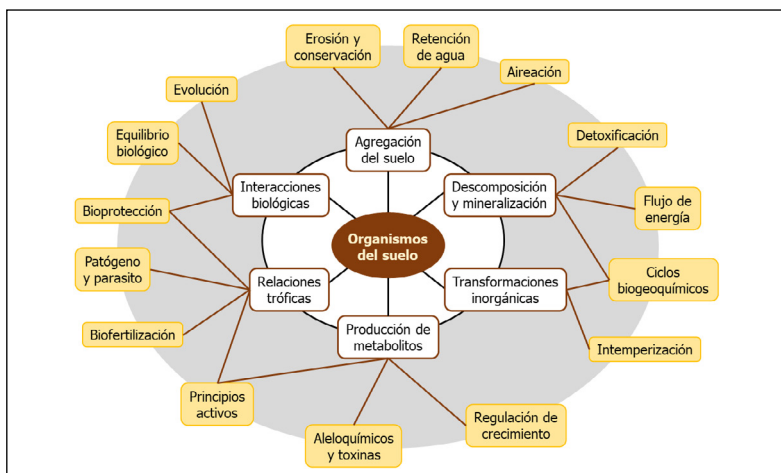
Fuente: FAO (2021).

Interrelaciones microbianas en el suelo

El suelo es un recurso natural heterogéneo donde confluyen millones de micrositios que son hábitat de los organismos: micro, meso, macro y megafauna. En cada micrositio se encuentra una comunidad microbiana específica adaptada a las condiciones que su hábitat le proporciona, las cuales pueden interconectarse, funcionar e interactuar dependiendo de las condiciones del medio (ej., contenido de humedad, materia orgánica y exudados).

La interacción de un microorganismo con otro depende de la proximidad física existente entre célula y célula. Así, hay organismos que, si físicamente ocupan el mismo microhábitat, interactúan, mientras que, si ocupan un hábitat diferente, la interacción es prácticamente nula. Estas interacciones a nivel celular pueden ser físicas, químicas y nutricionales (figura 32). En las primeras, un organismo siente al otro e interactúan físicamente, bien sea uniéndose para trabajar juntos o atacándose. En las segundas, existen procesos donde los organismos que se asocian responden a señales del uno hacia el otro. Finalmente, las nutricionales incluyen el desarrollo y las interacciones metabólicas entre los organismos. Todas estas interacciones pueden llevarse a cabo en el suelo de manera aislada o simultáneamente, de forma simple, con la participación de dos organismos, o compleja, involucrando a tres o más de ellos.

Figura 32. Procesos biológicos del suelo: interrelaciones y funciones de los organismos en el ecosistema



Fuente: elaboración propia con base en Siqueira *et al.* (2004).

Otra forma de verificar las interacciones microbianas en el suelo se basa en la interacción de especies. Los microorganismos rara vez se encuentran como población de una sola especie en el ambiente y, por lo tanto, las interacciones microbianas son cruciales para el establecimiento y el mantenimiento exitosos de una población estable. Las asociaciones microbianas son el resultado de un proceso de coevolución que lleva a la adaptación y especialización, permitiendo que los microorganismos ocupen diferentes nichos. Esto les ayuda a superar diversos tipos de estrés biótico y abiótico en el ambiente, así como al intercambio de factores de crecimiento, información genética y señalización molecular (Braga *et al.*, 2016).

En el suelo se pueden encontrar muchas interacciones microbianas tales como las de bacteria-bacteria, bacteria-hongo, bacteria-arquea, bacteria-planta, hongo-hongo, hongo-planta, hongo-nemátodo, hongo-colémbolo, entre otras. El tipo de asociación puede ser: sintrofia, mutualismo, comensalismo, amensalismo, competencia, depredación, parasitismo y neutralismo.

La sintrofia o sintropismo se caracteriza por ser una interacción cooperativa entre al menos dos especies para su alimentación. En ella, los organismos combinan sus capacidades metabólicas para catabolizar sustancias que de forma individual les es imposible. Un ejemplo de sintropismo conocido se da en la descomposición anaeróbica de la materia orgánica, en la que los organismos de fermentación secundaria utilizan productos de fermentación primaria. Estos últimos se mantienen energéticamente favorables a través de la transferencia de hidrógeno entre especies de arqueas metanógenas y bacterias reductoras de sulfato (BRS) (Stams y Plugge, 2009).

El mutualismo implica que los organismos poseen una interrelación que beneficia a ambos. Sin embargo, esta asociación se puede definir con mayor precisión como una interacción

entre individuos de diferentes especies que produce efectos positivos en la reproducción per cápita y/o la supervivencia de las poblaciones que interactúan (Holland y Bronstein, 2008). Un mutualismo también puede ser una simbiosis, y muchas simbiosis también son mutualistas, pero no todas las simbiosis son mutualismos y no todos los mutualismos son simbiosis. Un claro ejemplo de este tipo de interacciones en el suelo son las micorrizas.

En el comensalismo, un organismo se beneficia mientras el otro no se ve afectado. Por ejemplo, uno puede proporcionar un factor de crecimiento esencial, como una vitamina, para el otro. Este tipo de alimentación cruzada es común en los organismos del suelo. Lo opuesto a esta interacción es el amensalismo, donde un organismo se daña mientras el otro no se ve afectado. Un buen ejemplo de este caso sería cuando un organismo produce un antibiótico contra otro organismo, interacción que a menudo es la base del control biológico, como en el caso de la bacteria *Pseudomonas fluorescens*, que suprime al patógeno fúngico *Gaeumannomyces graminis*, responsable de la enfermedad *take-all* en trigo (Hartel, 2005). Respecto al comensalismo, un ejemplo sería cuando las BRS crece en sustratos producidos por bacterias fermentativas (Vincent *et al.*, 2021).

En las interacciones de competencia, los organismos compiten por un mismo recurso, que puede ser factores abióticos (ej., agua o nutrientes) o espacio. En el caso de los nutrientes, el éxito competitivo es gobernado por la tasa de crecimiento, la afinidad por el sustrato y la eficiencia. Si los nutrientes son ilimitados, entonces la actividad microbiana se rige por la tasa máxima de crecimiento. Esta tasa máxima rara vez es el caso del suelo; la norma para la mayoría de los organismos en este recurso es la inanición. Bajo estas circunstancias, la

afinidad por el sustrato y la eficiencia gobiernan la capacidad de competir (Hartel, 2005). Un ejemplo puede ser la competencia entre las comunidades microbianas con las plantas por el nitrógeno presente en el suelo.

La depredación y el parasitismo implican que un organismo se alimenta de otro. La diferencia entre ellos es que, en la primera, el depredador mata inmediatamente a la presa para alimentarse, mientras que, en el segundo caso, el parásito depende metabólicamente del organismo huésped, por lo que vive y se alimenta de este mientras está vivo, disminuyendo por lo general su capacidad para sobrevivir, pero sin matarlo por completo. El ejemplo común de depredación en el suelo es cuando los protozoos y los nemátodos depredan las bacterias y hongos en la rizosfera. En el caso del parasitismo, los ejemplos comunes en el suelo involucran a los virus que parasitan numerosas bacterias, hongos y fauna, o el caso del nemátodo *Meloidogyne*, que parasita las raíces de las plantas.

Por último, se encuentra el neutralismo, que se refiere a la ausencia de interacciones, lo cual puede deberse a la distancia física sin superposición ni complementariedad de procesos. Como se puede apreciar, existen relaciones positivas y negativas donde las poblaciones microbianas del suelo se encuentran en equilibrio completamente dinámico, lo que significa que se ven obligadas a interactuar entre sí con resultados favorables para algunas especies. La presencia de las plantas, y más directamente de sus sistemas de raíces, da lugar a modificaciones sustanciales de las condiciones en que los microorganismos presentes se desenvuelven, llevando, por tanto, a generar relaciones de convivencia favorables o desfavorables tanto para la microbiota como para la planta. A modo de resumen, en la tabla 2 se aprecian los efectos de las interacciones microbianas en el suelo.

Tabla 2. Interacciones microbianas del suelo entre dos organismos

Interacción		Organismo A	Organismo B
Simbiótica	Sintropismo	+	+
	Mutualismo	+	+
	Comensalismo	+	Ø
Antagónica	Amensalismo	–	Ø
	Competencia	–	–
	Depredación	+	–
	Parasitismo	+	–
Neutra	Neutralismo	Ø	Ø

Nota: El efecto de las interacciones se relaciona con los símbolos positivo (+), negativo (–), sin efecto (Ø).

Fuente: elaboración propia.

Organismos del suelo y sostenibilidad de los agroecosistemas

La diversidad de organismos es importante para el funcionamiento del sistema edáfico ya que permite regresar al equilibrio con menor dificultad (resiliencia). Así, si bien un suelo con menor diversidad puede funcionar, es más vulnerable a la degradación. La actividad de los microorganismos del suelo depende de los aportes de residuos orgánicos del sistema, ya que son fuente de energía y carbono para la mayoría de los organismos del suelo y su correcto desarrollo metabólico. La materia orgánica en los agroecosistemas es principalmente de origen vegetal y, en menor medida, de origen animal.

La cantidad de humus de un suelo es resultado del balance que se establece entre la síntesis y la degradación de las moléculas complejas que constituyen los residuos orgánicos. Estos procesos pueden ser sucesivos o simultáneos y dependen directa o indirectamente de factores entre los que se encuentra el clima. Por ejemplo, en las selvas tropicales, debido a sus ambientes cálidos y húmedos, la actividad microbiana se ve favorecida, por lo que se consume toda la materia orgánica fresca que ingresa al sistema y no se produce humificación. Por el contrario, en ambientes fríos o muy secos característicos de tundras y desiertos, respectivamente, los residuos vegetales tienden a acumularse sin sufrir degradación, lo que favorece la acumulación de materia orgánica.

Otro factor que influye en la cantidad y calidad de la materia orgánica fresca que ingresa a los sistemas edáficos son las prácticas de manejo, pues alteran los procesos de humificación y deshumificación. La labranza continua en sistemas agrícolas, por ejemplo, ocasiona desgastes por el laboreo, que destruye agregados e impide la descomposición gradual de los residuos, lo que conlleva a la formación de sustancias húmicas. Asimismo, los incendios vegetales tienen una gran incidencia en la cantidad de materia orgánica en la superficie del suelo ya que tienden a eliminarla, y si la intensidad y la duración de estos eventos son considerables, la materia orgánica nativa sufre combustión.

La cantidad de materia orgánica fresca aportada también influye directamente en la humificación. Hay mayor formación de sustancias húmicas cuando existe biodisponibilidad de materia orgánica, mientras que, en las épocas de escasez de materia orgánica fresca, se favorece la deshumificación. Al mismo tiempo, la composición química de la materia orgánica fresca es un factor que influye en el proceso de degradación.

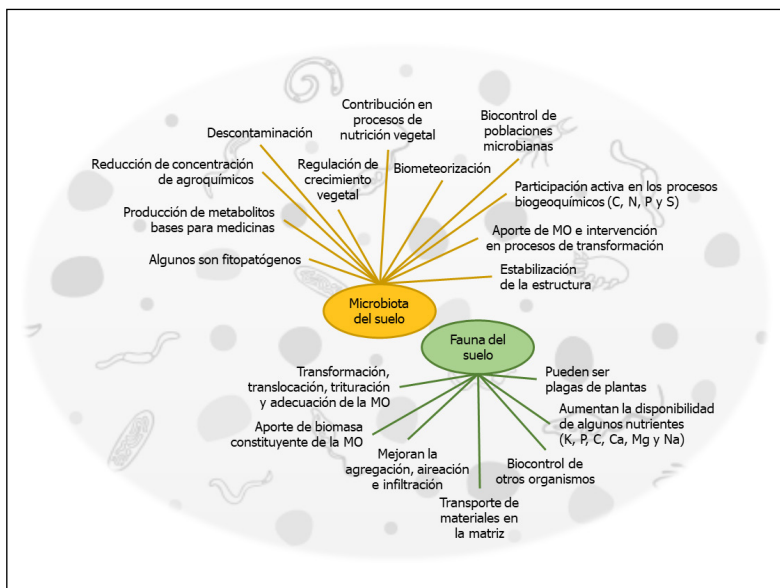
Los residuos que presentan altas concentraciones de celulosa y lignina poseen alto potencial de humificación, aunque son más difíciles de degradar por los microorganismos y tienen tasas de recambio más largas. Por el contrario, los residuos vegetales de plantas jóvenes, debido a su composición, aportan compuestos solubles que son de fácil degradación, tienen tasas de recambio más cortas y tienen un bajo potencial de humificación.

Complementando la información suministrada en las secciones anteriores, en la figura 33 se muestra un resumen de las actividades esenciales que desempeñan los diferentes tipos de organismos del suelo. Entender este vínculo es crucial para el establecimiento de programas de gestión, conservación y restauración de suelos bajo la perspectiva del cambio climático global, y así desarrollar herramientas eficientes que contribuyan a la toma de decisiones y alcanzar la sostenibilidad de los agroecosistemas. A su vez, en la figura 34 se esquematiza la relación entre las comunidades, las funciones ecosistémicas y los servicios ecosistémicos del suelo.

Entendiendo el suelo como un sistema vivo, el carbono orgánico es esencial para aumentar la capacidad del recurso de proporcionar servicios ecosistémicos y está conexo a la salud de este. De esa forma, los niveles o concentraciones del carbono son referentes para evaluar dicha salud, incluyendo la liberación de CO₂, los niveles de humus y la actividad metabólica microbiana. Aunque buena parte de la literatura del carbono del suelo se relaciona con potencial de sumidero de carbono atmosférico para contrarrestar el cambio climático, es importante tener en cuenta aspectos como la conservación del recurso, la regulación de fuentes hídricas, la productividad y la biodiversidad del suelo.

La materia orgánica del suelo contribuye también a la salud de este y, en consecuencia, a los vínculos naturales con la biodiversidad: cuanta mayor materia orgánica exista, se supone mayor concentración de carbono en el suelo. Sin embargo, aunque hay una estrecha relación positiva, paradójicamente numerosas observaciones de campo a largo plazo muestran que, si bien la hojarasca se incorpora al suelo en grandes cantidades, el contenido de carbono del suelo no necesariamente aumenta. Al respecto, se argumentan resultados que sugieren que existe una relación negativa entre la entrada de carbono y la conservación de este elemento en el suelo.

Figura 33. Actividades esenciales en el suelo y los organismos involucrados



Fuente: elaboración propia.

En condiciones controladas, se ha encontrado que el suministro de carbono fresco puede acelerar la descomposición del que ya se encuentra en el suelo e inducir un balance negativo del elemento. De esta forma se evidencia que las pérdidas de carbono en el suelo aumentan cuando los microorganismos del suelo tienen limitaciones de nutrientes. Los resultados destacan la necesidad de una mejor comprensión de los mecanismos microbianos involucrados en la compleja relación entre la entrada de carbono y el secuestro de este elemento en el suelo, y concluyen que la energía disponible para la microbiota del suelo y la competencia microbiana son determinantes importantes de la descomposición del carbono.

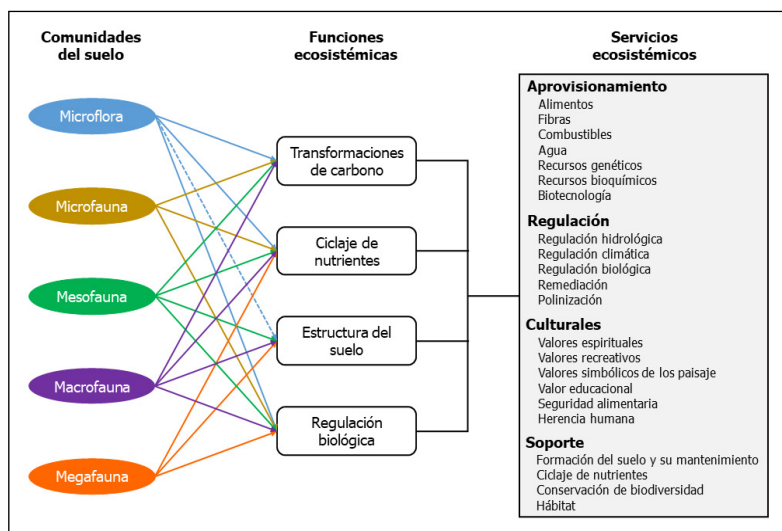
Regulación climática

Es inequívoco que la influencia humana ha calentado la Tierra. Se han producido cambios rápidos y generalizados en la atmósfera, el océano, la criósfera y la biosfera (IPCC, 2021). El servicio de regulación del suelo sobre el clima está principalmente enfocado en las emisiones de GEI y en la absorción de CO₂, CH₄ y N₂O, así como en el secuestro de carbono, lo cual es importante para la acción climática (Objetivo de Desarrollo Sostenible N.º 13) (FAO *et al.*, 2020). En dicha regulación, la biodiversidad del suelo tiene un rol esencial.

El papel de la microbiota en la determinación de la composición atmosférica de la Tierra, y por lo tanto en el clima, comenzó con el origen de la vida (Orgiazzi *et al.*, 2016a). A lo largo de la historia del planeta, los procesos microbianos han desempeñado un rol central en los flujos globales de los principales GEI y es probable que respondan rápidamente al cambio climático (Singh *et al.*, 2010). Desde 1750 se han observado aumentos en las concentraciones de GEI como consecuencia

de las actividades humanas, alcanzando promedios anuales de 410 partes por millón (ppm) de CO₂, 1.866 partes por mil millones (ppb) de CH₄ y 332 ppb de N₂O (IPCC, 2021). En el caso colombiano, existen emisiones brutas de CO₂ de 197.555 Gg (1 gigagramo=1.000 t), 46.002 Gg de CO₂eq de CH₄ y 19.122 Gg de CO₂eq de N₂O (IDEAM *et al.*, 2015).

Figura 34. Relación entre las comunidades, los servicios y las funciones ecosistémicas del suelo



Nota: La línea intermitente entre la microflora y la estructura del suelo indica que solo algunos hongos contribuyen a la estructura del suelo.

Fuente: elaboración propia con base en FAO *et al.* (2020) y Orgiazzi *et al.* (2016a).

La cantidad de CO₂ en la atmósfera está determinada por el balance entre la fotosíntesis (que consume CO₂) y la respiración (que libera CO₂). Para los ecosistemas terrestres, la absorción de CO₂ de la atmósfera por la PPN está dominada

por las plantas superiores, pero los microorganismos contribuyen en gran medida al intercambio de carbono neto de los procesos de descomposición y respiración heterotrófica, y al mismo tiempo a través de su papel como simbioses de plantas o patógenos y modificando la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Van der Heijden *et al.*, 2008).

Al año, aproximadamente 120 mil millones de toneladas de carbono son absorbidas por la producción primaria y se emiten cerca de 119 mil millones de toneladas a causa de la respiración autótrofa (vegetal) y heterótrofa (microbiana) del suelo (Hymus y Valentini, 2007; Reay y Grace, 2007). Los suelos y los océanos constituyen un sumidero neto de aproximadamente 3 mil millones de toneladas de carbono cada año, absorbiendo efectivamente alrededor del 40 % de las emisiones de CO₂ derivadas del uso de combustibles fósiles (Singh *et al.*, 2010). Por ello, los suelos representan una reserva masiva del elemento y actúan como amortiguadores contra el aumento de CO₂ atmosférico y como un sumidero potencial de carbono adicional (Trivedi *et al.*, 2018).

Respecto al CH₄, las emisiones se dan principalmente por procesos naturales como consecuencia de la metanogénesis llevada a cabo por las arqueas. No obstante, hoy en día, estas fuentes naturales son superadas por emisiones antropogénicas, principalmente cultivos de arroz, vertederos, extracción de combustibles fósiles y ganadería, que promueven la abundancia y la actividad de biota metanogénica (Orgiazzi *et al.*, 2016a; Singh *et al.*, 2010). La mayor parte del CH₄ atmosférico se elimina por reacción química. Sin embargo, una cantidad es consumida por bacterias específicas del suelo (metanótrofas) que sirven como un amortiguador crucial para las enormes cantidades de metano (Singh *et al.*, 2010). Entre ellas se encuentran las bacterias metanótrofas de baja afinidad, que pertenecen a la

clase Gammaproteobacteria y solo se encuentran activas con una concentración de $\text{CH}_4 > 40$ ppm, y las bacterias metanótrofas de alta afinidad, de la clase Alphaproteobacterias y activas a concentración de $\text{CH}_4 < 12$ ppm (Reay, 2003).

Lo flujos de N_2O de los ecosistemas terrestres son controlados biológicamente, sobre todo, a través de los procesos de nitrificación y desnitrificación, y en la actualidad se estima que el 36 % de las emisiones de este gas son consecuencia de actividades antropogénicas, principalmente de la agricultura (Orgiazzi *et al.*, 2016a). Los sustratos para la producción de N_2O entran al suelo por la descomposición de residuos de plantas y animales, fijación biológica de nitrógeno, fijación química y precipitaciones.

Conocer el papel que cumplen las comunidades del suelo en el ecosistema es clave para entender los mecanismos por medio de los cuales los microorganismos regulan los flujos de los GEI. Esto implica tener en consideración las interacciones complejas que ocurren entre microorganismos y otros factores bióticos y abióticos (Singh *et al.*, 2010). De hecho, la gestión de los procesos microbianos es una alternativa potencial para la mitigación de los efectos del cambio climático mediante la reducción de las concentraciones de GEI que llegan y pueden llegar a la atmósfera. Así, las formas en que se manejen la tierra y el suelo, y su biodiversidad, tienen el potencial de influenciar profundamente el clima a escalas local, regional y global (FAO *et al.*, 2020; Singh *et al.*, 2010).

Microorganismos en la agricultura

Mantener la sustentabilidad de los agroecosistemas debe ser un objetivo permanente para conservar la salud del suelo y un compromiso asumido por todos los actores en pro de las

generaciones venideras. En ese sentido, la microbiología del suelo ha brindado valiosos aportes al desarrollo económico respetando el recurso natural con la posibilidad de aplicarlos en la agricultura y reducir los impactos sobre el ambiente.

La cantidad de microorganismos en un gramo de suelo puede variar entre 10^9 y 10^{12} células, mientras que algunas estimaciones indican la posibilidad de que haya al menos 104 especies microbianas distintas por gramo de suelo (Torsvik y Øvreås, 2002). En un suelo sano, se encuentran posibilidades de obtener microorganismos con capacidad de promover el crecimiento de cultivos de tal manera que la sustentabilidad de los agroecosistemas puede ser favorecida, ya sea como biofertilizantes, bioestimulantes o biocontroladores.

En el caso de biofertilizantes, Piccinetti *et al.* (2013) reportan un ejemplo exitoso en Argentina, donde los cultivos de soja (*Glycine max*) fueron inoculados con bacterias del género *Bradyrhizobium*, específicamente la especie *B. japonicum*, ofreciéndole a la planta la posibilidad de obtener nitrógeno del aire mediante la fijación biológica por la actividad del complejo enzimático de la nitrogenasa. Asimismo, comercialmente ya es posible encontrar HMA de los géneros *Glomus*, *Acaulospora*, *Scutellospora* y *Entrophospora* como una alternativa a la fertilización química o como complemento de los planes de nutrición. Es común hallarlos en combinación con el hongo *Trichoderma*, que se constituye como un importante agente de control biológico contra diversos fitopatógenos.

Las RPCV, por otra parte, son microorganismos benéficos cuyo efecto puede variar desde el biocontrol directo de patógenos hasta mecanismos indirectos que incluyen la promoción del crecimiento a través de la producción de fitohormonas (bioestimulantes). A su vez, estas bacterias pueden

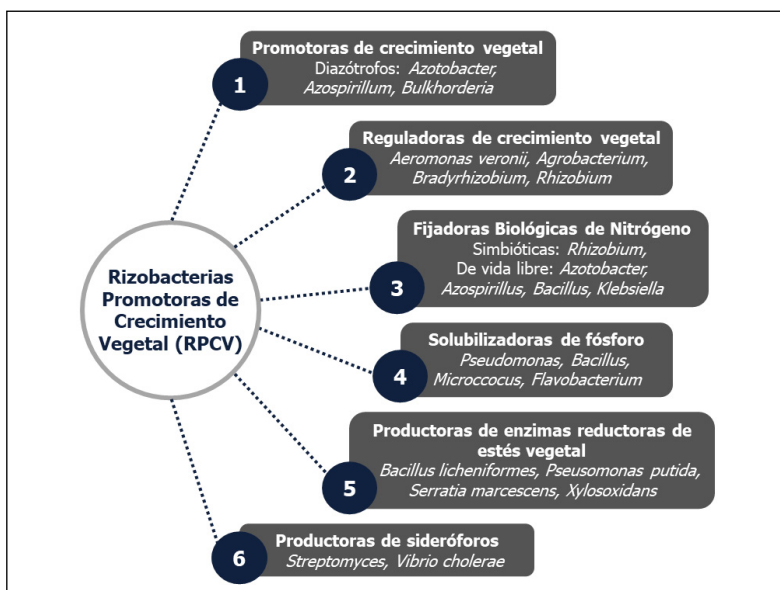
representar importantes fuentes de biofertilización. Un ejemplo es *Azospirillum*, que además de tener capacidad de fijar nitrógeno, promueve el crecimiento de las plantas por la producción de auxinas, citoquininas y giberelinas (Lugtenberg *et al.*, 2002). De estos, la auxina AIA es cuantitativamente la más importante ya que provoca un mayor enraizamiento, que a su vez mejora la absorción de minerales (Steenhoudt y Vanderleyden, 2000). Las RPCV pueden clasificarse en promotoras de crecimiento, reguladores de crecimiento, fijadoras biológicas de nitrógeno, solubilizadoras de fósforo, productoras de enzimas reductoras de estrés vegetal y productoras de sideróforos (figura 35) (Vanegas *et al.*, 2015).

Además, en estudios realizados por Caro *et al.* (2019) se ha demostrado que los actinomicetos rizosféricos de la papa son excelentes productores de compuestos bioactivos, capaces de inhibir notablemente el desarrollo de microorganismos fitopatógenos. Por esta razón, se consideran como potenciales candidatos para evaluar en el campo su posible aplicación en programas de biocontrol de plagas que afectan el cultivo.

En el contexto de cambio climático, la producción de enzimas reductoras de estrés vegetal resulta ser una estrategia para tener en cuenta en la agricultura. La enzima desaminasa del ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), más conocida como ACC deaminasa, es un mecanismo que utilizan algunas RPCV que promueven el crecimiento vegetal, brindando a la planta protección frente a condiciones ambientales adversas como la sequía, la salinidad, la contaminación, las inundaciones y la presencia de patógenos. Esta enzima reduce la producción de etileno e incrementa los niveles de NH_4^+ en la rizosfera mejorando su crecimiento. Así se ha encontrado que la inoculación de algunas bacterias puede reducir el estrés salino, el hídrico y por exceso de humedad.

Cuando se inoculan los cultivos con microorganismos benéficos se reduce el uso de fertilizantes, se beneficia la sostenibilidad y se aumenta la producción de alimentos. Sin embargo, a pesar de los avances es necesario profundizar en las investigaciones para determinar acciones puntuales y sistemas de aplicación, e integrar estudios de campo a nivel comercial para garantizar el desarrollo de poliiñóculos, identificando sistemas de comunicación molecular específicos.

Figura 35. Ejemplo de rizobacterias promotoras de crecimiento vegetal según su clasificación



Fuente: elaboración propia.

Los poliiñóculos son una estrategia interesante que puede ser efectivamente empleada en la agricultura. Consiste en desarrollar inóculos con una amplia gama de microorganismos

que trabajen de forma sinérgica para promover el crecimiento vegetal. Así, se podrían mezclar diferentes mecanismos como la solubilización de fosfatos, la FBN, la producción de reguladores de crecimiento, y la producción de sideróforos y de sustancias antimicrobianas.

Las futuras herramientas agrícolas para mejorar la producción también deben tener en cuenta el *quorum sensing* para garantizar asociaciones benéficas entre microorganismos-plantas. Los organismos del suelo, así como en otros ambientes, se comunican mediante sofisticados mecanismos químicos que provocan cambios morfológicos y fisiológicos en las poblaciones, permitiéndoles coordinar actividades grupales. De este modo, el grupo de organismos se organizan para trabajar como una unidad multicelular. Por ejemplo, se han descrito diversas moléculas que coordinan procesos fisiológicos como la formación de biopelículas, la motilidad, la transferencia de plásmidos, la inducción de esporulación y la producción de metabolitos secundarios.

Otra temática que vale la pena mencionar es la ingeniería genética, que se ha convertido en un aliado clave de la agricultura gracias a las herramientas que permiten la modificación genética de las plantas y, a su vez, representan una pieza clave en la mitigación y adaptación al cambio climático. Gracias a estas modificaciones, se les ha podido conferir a ciertos cultivos la resistencia a herbicidas, al ataque de insectos o a la sequía, e incluso aumentar su valor nutricional. Esto ha conllevado al menor uso de agroquímicos, ya sea fertilizantes o pesticidas, y al mismo tiempo ha contribuido a la lucha contra el hambre de ciertas poblaciones sin representar un riesgo para la salud humana. Sin embargo, aún existe un amplio desconocimiento en la población mundial sobre los beneficios que conlleva la producción de este tipo de cultivos.

La bacteria del suelo *Agrobacterium* tiene la capacidad de transferir ADN a través de su plásmido Ti. Por esta razón se usa como vector para la inserción de genes de interés en plantas. A este proceso se le conoce como transformación mediada por *Agrobacterium*, siendo ampliamente usada la especie *A. tumefaciens*. Una aplicación ampliamente conocida es el arroz dorado, un arroz enriquecido con β -caroteno (por ello el color amarillo) para el suplemento de provitamina A natural, que ayuda a combatir la mortalidad y morbilidad por deficiencia de vitamina A. Para su desarrollo, se introdujeron los genes fitoeno sintasa (PSY) del narciso *Narcissus pseudo-narcissus* y la fitoeno desaturasa (crtI) de la bacteria patógena *Erwinia uredovora* y se sobreexpresaron en el endospermo del arroz, bajo el control del promotor de glutelina específico de endospermo (Gt1) y el promotor constitutivo 35S del virus del mosaico de la coliflor (CaMV) (Ye *et al.*, 2000).

Los reconocidos cultivos Bt también son una aplicación de transformación genética. En ellos se le insertan genes Cry de la bacteria del suelo *Bacillus thuringiensis* (Bt) a las plantas para contener toxinas que les confieren resistencia a ciertos insectos plaga (Abbas, 2018). El primer cultivo Bt desarrollado fue de tabaco en Bélgica, en 1985, y después de los noventa se produjeron otros de maíz, algodón y papa. Actualmente, también existen cultivos Bt de berenjena y soja (Koch *et al.*, 2015; Vaeck *et al.*, 1987).

Estrategias de conservación para la promoción de la biodiversidad del suelo: énfasis en el trópico seco

Como se menciona en apartados anteriores, la biodiversidad del suelo hace referencia a las diferentes formas de vida que en él se encuentran. Ahora bien, si se parte de la premisa

de que el suelo es el principal reservorio de la mayor parte de la diversidad biológica del planeta, que esta diversidad viva contribuye al correcto funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos y que el suelo provee el hábitat de macro, meso y microorganismos, resulta fundamental conocer las estrategias que permitan la conservación del recurso y, por tanto, mantener o incrementar su biodiversidad en su hábitat natural. Para ello es preciso garantizar que se satisfagan las necesidades de agua y demás fuentes alimenticias que aseguren la multiplicación y la permanencia de estos organismos.

Los suelos que sustentan ecosistemas naturales como los bosques que no son intervenidos por el hombre suelen tener mayor biodiversidad edáfica. A su vez, aquellos sistemas agrícolas en los que los suelos no reciben insumos externos como pesticidas y fertilizantes de síntesis normalmente reflejan alta biodiversidad. De igual modo, los sistemas multipropósito como los arreglos agroforestales fomentan la diversidad de plantas y, con ello, mayor cantidad y calidad de recursos alimenticios que son provistos a los organismos del suelo.

Por el contrario, los sistemas de monocultivo basados en uniformidad biológica con uso de insumos externos como pesticidas y fertilizantes, principalmente de síntesis, por lo general presentan baja biodiversidad del suelo. Ahora bien, esta situación puede mejorarse si se incrementan los aportes de recursos ricos en carbono (materia orgánica) y nitrógeno. La aplicación de materia orgánica al suelo como rastrojos de cultivos, por ejemplo, sustenta mayores poblaciones de organismos que se alimentan en la superficie, incluidas las lombrices de tierra. Estas técnicas también aumentarán la estabilidad y la biodiversidad del suelo. Actualmente existen técnicas de gestión que incluyen la rotación de cultivos, el uso de abonos verdes o de compostaje, la labranza mínima, la labranza cero

y la labranza reducida. Estas aumentan la cantidad y la calidad de la materia orgánica disponible para los organismos del suelo y desarrollan un entorno más estable, que fomenta una mayor biodiversidad del suelo.

Aplicación directa de materia orgánica

Compost.

El compostaje se define como la degradación biológica de materiales orgánicos sólidos heterogéneos bajo condiciones controladas de humedad, autocalentamiento y aerobias para obtener un material estable que pueda ser utilizado como fertilizante orgánico (Lobo y Dorta, 2019). Este proceso da como resultado la estabilización de la materia orgánica (humificación), incluida la destrucción de muchos patógenos de plantas y animales, la concentración de la mayoría de los nutrientes, micronutrientes y metales, y algunos cambios adicionales en sus formas químicas (Harrison, 2008). Los principales impactos positivos ampliamente demostrados del uso de compost como enmienda del suelo incluyen el mejoramiento de la estructura y la capacidad de retención de agua, así como el aumento de las concentraciones de nutrientes disponibles para las plantas, la supresión de enfermedades y la reducción de la erosión (tabla 3).

En las producciones agrícolas pequeñas tradicionales, la mayor parte de los desechos orgánicos sólidos se descomponen y se reciclan como fertilizantes. El compostaje, en comparación con la descomposición biológica general de la materia orgánica, implica una aceleración controlada de los procesos microbianos que degrada con rapidez la materia orgánica biológicamente utilizable y la convierte en material orgánico relativamente estable similar al suelo. Para quienes practican

su fabricación, del compostaje resultan diferentes beneficios, entre los que sobresalen reducir la cantidad de los desechos, limitar la demanda biológica de los desechos, mejorar las características biológicas de estos facilitando su manipulación, y menores patógenos y semillas de arvenses.

Tabla 3. Efectos de la aplicación de enmiendas de compost al suelo

Tipo	Efecto
Físico	Agregación
	Aumento de la capacidad de retención de agua
	Aumento de la porosidad
	Aumento de la aireación
Químico	Amortiguamiento de pH
	Aumento de la CIC
	Aumento del contenido de macro y micronutrientes
	Aumento de nutrientes disponibles para las plantas
	Reducción de la toxicidad natural de sustancias (ej., metales)
	Reducción de contaminación de aguas subterráneas por lixiviación de agroquímicos (ej., herbicidas e insecticidas)
Biológico	Mejora en la actividad biológica del suelo
	Aumento de biocontroladores
	Reducción de la incidencia de enfermedades en las plantas

Fuente: elaboración propia.

El compostaje consta de dos fases aeróbicas con combinación de fases mesófilas y termófilas. Inicialmente, se da un proceso entre 20-44 °C donde predominan las bacterias mesófilas y las tasas de descomposición son relativamente rápidas, seguido de una fase de temperatura entre 45-70 °C, donde dominan las bacterias termófilas con tasas de descomposición extremadamente altas y la destrucción de muchos tipos de organismos patógenos (Harrison, 2008). Normalmente, no son deseables temperaturas más altas ya que incluso las bacterias termófilas pueden morir, y aunque es habitual que el proceso se autorregule, a veces se controla la tasa de aireación, se agrega agua o se gira la pila de compost para mezclar y reducir la considerable temperatura en algunos lugares. Por ello, una definición aceptada de compostaje es la descomposición biológica aeróbica de residuos orgánicos en condiciones controladas.

Abonos verdes.

Durante el transcurso de las civilizaciones agrícolas del planeta, diferentes pueblos se han basado en la disposición de materiales disponibles en sus predios. Entre estos materiales se destacan los de origen orgánico como estiércol, residuos de cosecha, restos de animales, compost, y otros que posibilitan mejoras en la calidad del suelo y el incremento en la productividad vegetal.

El acelerado uso de fertilizantes de síntesis química en el siglo inmediatamente anterior, sumado al aparente incremento en la producción, hizo que muchos agricultores abandonaran las prácticas de fertilización orgánica, lo que dio lugar a un modelo de agricultura dependiente de insumos externos. Este panorama se tornó más drástico con la aparición y llegada a las regiones tropicales de agrotóxicos, variedades mejoradas y maquinaria agrícola inadecuada para las condiciones prevalecientes.

Con la llegada de la revolución verde se propiciaron una serie de problemas en la producción agrícola, entre los que se destacan la degradación de suelos, y por consiguiente de su capacidad productiva, la aparición y proliferación de plagas y enfermedades, y una menor calidad en los alimentos, lo que causó y sigue causando un empobrecimiento de los productores debido al incremento en los costos de producción. Por esto, diversos grupos de productores, extensionistas y profesionales del sector han propuesto la adopción de prácticas que favorezcan los procesos biológicos como alternativa al modelo agrícola de la revolución verde. Entre las diversas prácticas existentes merece especial mención el abonamiento verde o la utilización de abonos verdes.

Los abonos verdes consisten en el uso de plantas en asocio o rotación de los cultivos, que son cortadas mientras están verdes o poco después de la floración, con el fin de dejarlas en la superficie. Al descomponerse, estos abonos enriquecen el suelo con materia orgánica y contribuyen al mejoramiento de las características físicas, químicas y biológicas de los suelos. Generalmente, el abono verde se considera un cultivo de cobertura a base de leguminosas, gramíneas y crucíferas sembrado para mejorar la fertilidad del suelo. En el Caribe seco colombiano se ha demostrado que existen especies con potencial para usarse como abonos verdes, entre las que se encuentran las gramíneas *Zea mays* y *Andropogon sorghum* subsp. *sudanensis*, y la leguminosa *Crotalaria longirostrata* (Piraneque *et al.*, 2018). Por otro lado, la crucífera *Raphanus sativus* (nabo forrajero) también ha exhibido gran potencial como abono verde en Boyacá (figura 36) (Viteri *et al.*, 2008).

Debido a que el nitrógeno es el elemento más estudiado y limitante de la producción vegetal, se ha incentivado el uso de plantas con capacidad de asociarse con bacterias específicas

para fijar el nitrógeno atmosférico. Las leguminosas han demostrado que, al usarse como abonos verdes, permiten proporcionar entre 40-60 % del requerimiento total de este elemento a los cultivos sucesivos. Después de la incorporación de estos cultivos de leguminosas en el suelo, el nitrógeno orgánico se descompone gradualmente y el nitrógeno mineral está disponible para las plantas durante un periodo de crecimiento más largo (Sanaullah *et al.*, 2022).

Figura 36. Nabo forrajero (*Raphanus sativus*) como abono verde en Tibasosa, Boyacá



Fuente: Nelson Piraneque.

Los abonos verdes aportan grandes cantidades de biomasa, posibilitando el incremento de la materia orgánica del suelo. Como efecto, se obtiene un aumento en la CIC, lo que permite mayor retención de nutrientes junto a las partículas del

suelo, reduciendo las pérdidas por lixiviación. A partir de la descomposición de los residuos orgánicos, se producen ácidos capaces de complejar aluminio presente en la solución del suelo y, así, disminuir la acidez del suelo.

La utilización de plantas con diferentes sistemas de raíces, como el caso del nabo forrajero (crucífera), las avenas (gramíneas), vicia, fríjol y crotalaria (leguminosas), posibilita el ciclaje de nutrientes gracias a la exploración de diferentes horizontes del suelo. Estas plantas absorben nutrientes que serán liberados en superficie en el proceso de descomposición de los residuos, tornándolos disponibles para el cultivo siguiente.

Otra ventaja de elevar los contenidos de materia orgánica en el suelo mediante la inclusión de abonos verdes es que genera efectos positivos en la estabilidad, la densidad, la porosidad, la tasa de infiltración de agua y la retención de humedad en el recurso. En este caso, los constituyentes orgánicos encontrados en el suelo pueden actuar como agentes cementantes, junto con los minerales arcillosos, contribuyendo a la formación de agregados estables a la acción del agua, lo que evita el encostramiento y el escurrimiento superficial del líquido. La cobertura vegetal viva o muerta, entretanto, reduce el impacto de las gotas de lluvia sobre el suelo, disminuyendo la desagregación de las partículas. Así, con el incremento de la materia orgánica en el suelo se observa un descenso en la densidad y un aumento de la porosidad que, junto con mejor condición estructural, mejora las tasas de infiltración y retención de agua.

La presencia del material orgánico en superficie aportado por los abonos verdes también favorece la actividad y la biomasa de los organismos del suelo ya que sirven como fuente de energía y nutrientes. Sumado a esto, la cobertura vegetal permite mantener la temperatura y la humedad con menos

oscilaciones, favoreciendo el crecimiento y el desarrollo de estos organismos. A su vez, la alta actividad de ellos también se traduce en ciclaje de nutrientes, lo que favorece el aprovechamiento de fertilizantes aplicados al suelo.

Asimismo, el abonamiento orgánico favorece la presencia y actividad de organismos fijadores de nitrógeno atmosférico como *Rhizobium* sp. y de poblaciones activas de HMA capaces de asociarse a las plantas cultivadas, incrementando la absorción de agua y nutrientes. Como consecuencia, se obtienen plantas con mejores condiciones nutricionales, capaces de defenderse ante condiciones de estrés como sequía, presencia de plagas y enfermedades.

Por lo demás, existe otro grupo de organismos que se favorecen con la presencia de residuos en el suelo: las lombrices. Ellas redistribuyen los residuos en el perfil del suelo, contribuyendo a la descomposición de la materia orgánica y, gracias a la apertura de canales, coadyuvan al mejoramiento de la aireación e infiltración del agua.

También se ha demostrado que la descomposición de algunas enmiendas orgánicas, incluidos algunos abonos verdes como *Crotalaria juncea*, *Sorghum* sp., *Secale cereale* y *Paspalum notatum*, libera sustancias químicas que son directamente tóxicas para los nemátodos (Crow y Dunn, 2019). Esos productos químicos pueden reducir el número de nemátodos directamente, además de los otros beneficios derivados de las enmiendas orgánicas del suelo, como el incremento de la actividad y biomasa microbiana, que eleva el número de especies de organismos y favorece el equilibrio natural, por lo que reduce la posibilidad de predominio de especies fitopatógenas.

Por ejemplo, observaciones realizadas en el área productora de cebolla de bulbo de Boyacá permiten establecer que la rotación con nabo forrajero reduce la incidencia la pudrición

blanca ocasionada por el hongo *Sclerotium cepivorum* (Alba y Vargas, 2007; Castellanos y Rojas, 2007; Velandia y Viteri, 2008). A su vez, técnicos y agricultores de la zona productora de tomate reportan reducción de la pudrición radical y, en las zonas frutícolas, la disminución en la incidencia de cresta de gallo (*Taphrina deformans*).

Por último, la utilización de los abonos verdes en altas densidades de siembra desfavorece la germinación de arvenses. Además, los exudados radicales de estos abonos controlan el crecimiento de malezas a través de la producción de sustancias alelopáticas. Ahora bien, cabe advertir que se requiere de un proceso investigativo que permita comprobar de manera efectiva las observaciones descritas, que se traducen en menor tiempo en el control de malezas, plagas y enfermedades, menor gasto en jornales y, lo más importante, menor utilización de productos de síntesis química, mejorando las condiciones de vida del productor, incrementando su rentabilidad, contribuyendo a la conservación del ambiente y ofreciendo productos limpios al consumidor final.

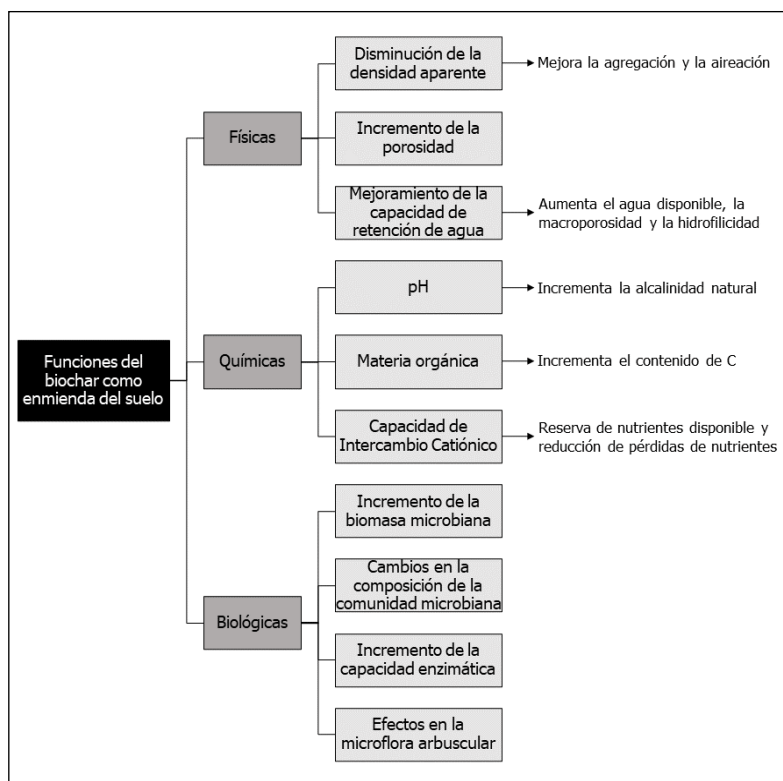
Biocarbón o biochar

El biochar es carbón vegetal que se produce por pirólisis de residuos de biomasa en condiciones limitadas de oxígeno (Tauqeer *et al.*, 2021). Su uso en suelos degradados se ha expandido en los últimos años en las zonas secas para mejorar la fertilidad del recurso (Romero *et al.*, 2021). Su popularidad se ha debido principalmente a su potencial como herramienta para el secuestro de carbono, ya que el carbono que aporta el biochar es más estable y recalcitrante que el de otras enmiendas orgánicas como el abono o el estiércol (Irfan *et al.*, 2019).

Si bien el biocarbón ha sido el tema de muchas investigaciones, todavía existen grandes lagunas de conocimiento que deben abordarse. Por ejemplo, la longevidad del biochar en condiciones de campo y sus impactos a largo plazo son dos incógnitas (Petruccelli y Di Lonardo, 2020). De igual manera, los mecanismos detrás de cómo el biocarbón impacta el ambiente del suelo, incluidos los cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo, así como el impacto en las comunidades microbianas del suelo, deben explorarse más a fondo, especialmente en lo que respecta a los cambios en los ciclos biogeoquímicos (Ding *et al.*, 2016; Thies y Riling, 2009). No obstante, se reconoce que este material puede afectar, directa o indirectamente, las características del suelo (figura 37).

El biochar, como enmienda del suelo, tiene el potencial de alterar la composición y la biomasa microbiana, promover diferentes comunidades microbianas y estimular la actividad microbiana del suelo (Ajema, 2018; Kolb *et al.*, 2009; Thies y Riling, 2009). Aunque es difícil distinguir entre los efectos directos e indirectos del biocarbón sobre el comportamiento de los microorganismos del suelo, Petruccelli y Di Lonardo (2020) proponen varios mecanismos para explicar sus efectos: (1) puede proporcionar un hábitat para los microorganismos del suelo; su estructura porosa y su gran superficie interna crean un microhábitat ideal para la colonización, el crecimiento y la reproducción de la microfauna; (2) la forma en que modifica las características del suelo (condiciones de aireación, contenido de agua y pH) promueve la población de biomasa microbiana; (3) suministra nutrientes y promueve la disponibilidad de carbono para el crecimiento de los microorganismos; (4) reduce la biodisponibilidad de varias toxinas del suelo a través de la absorción por sus partículas, y (5) induce cambios en las actividades enzimáticas que afectan los ciclos elementales del suelo.

Figura 37. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo que pueden modificarse después de la adición de biocarbón



Fuente: elaboración propia con base en Petruccelli y Di Lonardo (2020).

Uso de microorganismos

El uso de microorganismos de vida libre y organismos componentes de las costras biológicas o biocostras (comunidades de cianobacterias, algas, hongos, líquenes, musgos y microorganismos) como biofertilizantes y restauradores del suelo ha

ganado atención en los últimos años (Wang *et al.*, 2020). Los inóculos de microorganismos como biofertilizantes, en general, podrían ser clave para contribuir a la conservación de los suelos y mitigar los impactos de la degradación y el cambio climático en zonas secas (Muñoz-Rojas *et al.*, 2021).

Incorporación de policultivos y sistemas agroforestales

Por su ubicación geográfica, Colombia tiene vocación forestal y agropecuaria. Sin embargo, la presión sobre los ecosistemas naturales incrementa la erosión, la pérdida de biodiversidad y la contaminación del aire y el agua. Esta problemática aumenta por el acentuado minifundismo, la escasez de alimentos, la falta de fuentes energéticas y los bajos ingresos de los productores rurales, que ven en los bosques una fuente adicional de recursos económicos.

Los policultivos y la agroforestería, aunque son sistemas de producción antiguos, hoy son un campo de investigación de importancia para el sostenimiento y conservación de los ecosistemas tropicales de la región y la nación. El uso de policultivos en la agricultura, generalmente denominado cultivo intercalado, se basa en el conocimiento tradicional de que las mezclas de cultivos cuidadosamente seleccionadas se caracterizan por rendimientos generales más altos. Esto ocurre debido a un uso más completo de los recursos limitantes (complementariedad), menores requerimientos de fertilizantes, mayor resistencia a las plagas y mayor estabilidad del suelo en los policultivos en comparación con los monocultivos. Además, establecer múltiples cultivos en un campo proporciona a los agricultores una forma de seguro: todavía hay algo que cosechar si falla un cultivo (Bracken, 2008).

Por otro lado, la agroforestería involucra el crecimiento deliberado de árboles y arbustos con cultivos y/o animales en combinaciones interactivas para una variedad de objetivos. Esta antigua práctica se introdujo en el ámbito del uso moderno de la tierra como consecuencia de la comprensión de los impactos ecológicos y sociales adversos de los sistemas de monocultivo intensivos en insumos que se promovieron en la producción agrícola y forestal comercial (Nair *et al.*, 2008). Busca optimizar el uso del suelo y funcionar como elemento activo del sistema, procurando que en las unidades productivas se encuentren sucesiones vegetales que tratan de imitar a los ecosistemas naturales, en los que el árbol ocupa un lugar importante en la unidad de producción. Estos sistemas pueden ser el punto de partida para la restitución y conservación del equilibrio de los ecosistemas en la medida en que los diferentes arreglos restituyan ciclos energéticos y contribuyan a la conservación del suelo, mejoren la calidad del aire, incrementen la cantidad y calidad del agua y, finalmente, permitan a los productores diversificar sus parcelas, economía y producción.

La agroforestería se basa en la utilización de especies de árboles multipropósito que mejoran las funciones productivas y demás servicios de los ecosistemas, entre los que se encuentran: (1) obtención de productos y subproductos forestales como madera de aserrío, leña, carbón, estacas, varas, postes, etc.; (2) producción de forraje como ramoneo, corte y acarreo; (3) provisión de alimentos tales como frutos, vegetales, aceites comestibles y bebidas; (4) producción de aceites, gomas, combustibles, fibras, látex, medicinales, colorantes, etc., y (5) mejoramiento de servicios ambientales, incluyendo sombra, rompivientos, conservación del suelo, conservación del agua *in situ* y mejoramiento de la calidad del agua en la cuenca.

De acuerdo con Kolmans y Vásquez (1999), los sistemas agroforestales presentan las siguientes características:

- Incluyen dos o más especies de plantas (animales inclusive), y por lo menos una de ellas es una especie leñosa perenne.
- Su ciclo es siempre mayor de un año y cuenta con más de un producto.
- Son más complejos que los monocultivos, tanto en lo ecológico como en lo económico.
- Mayormente, son más eficientes en el aprovechamiento de los nutrientes y de la humedad.
- Mejoran las condiciones microclimáticas y ambientales.
- Son más tolerantes a las variaciones climatológicas que la mayoría de los cultivos agrícolas solos.
- Pueden funcionar en condiciones de suelos marginales y/o en laderas. No tienen limitaciones.
- Protegen y estabilizan el ecosistema.
- Alta productividad y producción diversificada de uso múltiple (alimentos, combustible, madera, forraje, abono verde, etcétera).
- Incrementan el empleo estable, el ingreso y la disponibilidad de materiales básicos para la población rural.

Para la selección de especies arbóreas que se van a integrar en sistemas agroforestales se deben tener criterios técnicos según el uso y las necesidades de los productores para conformar, entre otros arreglos, cercas vivas, árboles en linderos, barreras rompevientos o árboles en pasturas. Algunos criterios de selección de especies incluyen rápido crecimiento, alta sobrevivencia postransplante, alta capacidad de rebrote, sistema radical profundo, habilidad de fijación de nitrógeno,

no reproducirse sin control, generar poca sombra, producir abundante follaje, alta producción de hojarasca de fácil descomposición, producción de hojas pequeñas, no ser quebradizos, generar varios productos y no presentar efectos alelopáticos nocivos.

Clasificación y ventajas de los sistemas agroforestales.

Para lograr una comprensión clara de cómo se clasifican e integran los diferentes sistemas agroforestales, en primer lugar, se debe tener claro que estos emergen a partir de los sistemas productivos actuales (agrícola, pecuario y/o forestal). Así se pueden encontrar en la zona de influencia de sistemas agrícolas (ej., papa, cebolla, arveja y maíz), sistemas pecuarios (ej., lecherías especializadas y doble propósito) y sistemas forestales naturales o artificiales con fines de madera, pulpa y/o leña.

De acuerdo con su estructura, se pueden señalar tres tipos básicos de sistemas agroforestales: agrosilvicultura, silvopastoril y agrosilvopastoril. La agrosilvicultura es un sistema que se basa en bosques naturales o cultivados a los que se les incorporan cultivos anuales y perennes. El sistema silvopastoril integra plantas leñosas, herbáceas, anuales y perennes para la producción de forraje para los animales de forma intensiva. El agrosilvopastoril es una combinación de los dos sistemas anteriores, donde se integran cultivos anuales, semiperennes y perennes con el fin de producir alimentos para consumo humano y animal (Kolmans y Vásquez, 1999).

Los ordenamientos agroforestales se traducen en una serie de ventajas, entre las que se encuentran: (1) mayor uso de la radiación solar; (2) mayor retención, ciclaje y aprovechamiento de nutrientes; (3) mayor aporte de materia orgánica; (4) mantenimiento de la fertilidad del suelo; (5) mejor estructuración y conservación del suelo; (6) mayor capacidad de infiltración

y almacenamiento de agua; (7) menores problemas fitosanitarios; (8) mayor grado de autoabastecimiento; (9) producción diversificada de alimentos, fibras, medicinas, maderas, leña, etc.; (10) entradas permanentes; (11) bajo consumo de insumos, y (12) adaptables a áreas pequeñas (Alcaraz *et al.*, 2014).

Ordenamientos agroforestales.

Los sistemas agroforestales pueden tener diferentes ordenamientos según la función que se espera que cumplan. Entre ellos se encuentran los cultivos en callejones o en franjas, las barreras para la formación de terrazas y las cercas vivas. En el ordenamiento en callejones, los cultivos anuales se siembran entre hileras de árboles o arbustos, los cuales son podados periódicamente durante las épocas de máxima competencia por luz con el cultivo para prevenir sombra y suministrar abono verde al cultivo asociado. Este arreglo permite aumentar o mantener la productividad del cultivo asociado mediante el aporte de materia orgánica, la absorción en profundidad, el ciclaje de nutrientes, la regulación microclimática, la disminución de la evapotranspiración y el mantenimiento del área libre de arvenses. También presenta otros servicios productivos (ej., leña, frutos y medicinas) y ambientales (ej., diversificación del paisaje, conservación de la biodiversidad y del suelo y manejo de plagas y enfermedades). El ordenamiento en franjas es una variante del cultivo en callejones, donde las hileras están compuestas por lo menos por dos filas de árboles y arbustos.

Las barreras utilizan especies que se encuentran multiestratificadas y asociadas considerando su compatibilidad y productividad. Con el tiempo, se forman terrazas que brindan condiciones favorables para cultivos anuales o transitorios a la vez que se controla la erosión del suelo y se favorece la

retención del agua. De este modo se incrementan la productividad y la sostenibilidad del sistema.

Por último, los cercos vivos consisten en la implantación de una o algunas líneas de árboles, leñosos o no, que restringen el paso de personas y animales a una propiedad, dividen potreros y aíslan acequias y canales internos. Además, proveen sombra para los animales, controlan el proceso erosivo, protegen e incrementan la macro y microvida del suelo, mejoran la diversidad paisajística y sirven como refugio para insectos benéficos y aves.

Estrategias educativas y políticas

Un mayor conocimiento sobre la biodiversidad del suelo y su importancia en la prestación de servicios ecosistémicos debe llevar a una serie de esfuerzos que vayan desde la sensibilización y la educación hasta acciones políticas. Si bien el principal acuerdo internacional para proteger la biodiversidad es el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB), es responsabilidad de los Gobiernos nacionales desarrollar políticas y estrategias nacionales para medir, conservar, proteger y restaurar sus recursos de biodiversidad.

Los legisladores y educadores suelen pasar por alto la biodiversidad del suelo. Sin embargo, el interés por la vida de este se remonta a hace mil años, y el número de estudios que tienen como objetivo describir el papel de la biota del recurso en un mundo cambiante aumenta continuamente. Existe una gran necesidad de poner la biodiversidad del suelo en el centro de atención y prestarle la atención que merece (Orgiazzi *et al.*, 2016b). Parte del problema es que la biodiversidad es un concepto científico significativamente complejo en comparación con otras cuestiones ambientales. No obstante, la comunidad

científica cada vez más tiende a colaborar en todos los campos utilizando enfoques multidisciplinarios para cerrar las brechas.

Se sugiere que la ciencia ciudadana tiene el potencial de contribuir enormemente a las evaluaciones regionales y globales de la biodiversidad al proporcionar grandes cantidades de datos para su monitoreo (Chandler *et al.*, 2017), además de ayudar a medir los impactos que las prácticas de manejo tienen en la salud ambiental (Ryan y Graham, 2018). Así, los proyectos de divulgación, ya sean a través de la educación o de la extensión, se convierten en herramientas primordiales para comunicar con éxito y transferir conocimiento sobre la biodiversidad del suelo y el papel que cumple en la sostenibilidad ambiental.

Considerando todo lo anterior, las políticas públicas y los mecanismos de gobernanza deben apoyar a los educadores para formar ciudadanos conscientes de la esencialidad de la biodiversidad del suelo y la importancia de la conservación del recurso. Al mismo tiempo, se requiere que fomenten la formación de los agricultores en sus prácticas de gestión sostenible de la tierra, en gobernanza local de los recursos naturales y en la seguridad de la tenencia. Una tenencia de tierra segura y una gobernanza local adecuada de los recursos naturales son indispensables para lograr la gestión sostenible del suelo y mantener o aumentar el carbono orgánico y la biodiversidad.

Sumado a lo anterior, también es preciso mantener el respeto por el conocimiento y las instituciones locales, la creación de consensos y la garantía de equidad por medio de enfoques participativos, el apoyo político, legal e institucional, y una tenencia segura de la tierra y los recursos. En este orden de ideas, es posible conformar un conjunto de sistemas que controlen e intercedan en la toma de decisiones sobre desarrollo y gestión de los recursos, para que los usuarios locales hagan parte de ese proceso en consulta con los actores externos interesados.

El trabajo a nivel rural exige que se logren acuerdos sociales, ambientales, económicos, técnicos y biofísicos que conlleven a la correcta ocupación de los espacios, bien sea a nivel regional, municipal, veredal o de finca. A nivel de la finca, se trata de «ordenar» el predio, reconociendo que es la unidad más pequeña del territorio dentro de un proceso de planificación ambiental, introduciendo acciones para convertir los factores que deterioran los recursos naturales y sociales (factores de insostenibilidad) en prácticas que permitan integrar la conservación de los recursos con actividades productivas.

La planificación debe siempre considerarse como un proceso donde se toman decisiones a partir del reconocimiento de problemáticas y potencialidades. Esto permite implementar acciones individual o colectivamente, de una manera organizada, para alcanzar una situación deseada. Así, la planificación de finca es un proceso que implica una actividad continua y cuidadosa y distribuida en fases: (1) recolección de la información y construcción de la línea base, (2) formulación de los planes de manejo y ordenación de la finca, (3) implementación y ejecución de actividades, y (4) seguimiento, evaluación y monitoreo.

De acuerdo con lo expresado, planificar el predio implica el logro de objetivos a corto, mediano y largo plazo. Este esfuerzo parte del trabajo cotidiano, aprendiendo de las experiencias para luego avanzar hacia el trabajo local e impactar de forma global. Para este fin es necesario que exista articulación, entendiendo la producción como un sistema que necesariamente debe contar con la participación de los diferentes actores mediante el diálogo de saberes y la concertación, reconociendo la experiencia de los actores rurales y buscando acuerdos con las comunidades para llegar a propuestas que confluyan en el desarrollo del campo de forma integral.

Resumen de la unidad 3

Los organismos del suelo son importantes para el correcto funcionamiento, la calidad y la salud de los ecosistemas. Sus interacciones son fundamentales para mantener el equilibrio dinámico de sus poblaciones a fin de llevar adecuadamente las funciones del suelo en las que intervienen, tales como la descomposición de la materia orgánica, los ciclos biogeoquímicos, la depuración, el control biológico y la producción de metabolitos. Considerando esto, el manejo que se dé al recurso suelo determinará la cantidad y la biodiversidad de los organismos en los agroecosistemas.

La sostenibilidad agrícola en tiempos de cambio climático depende del uso adecuado y racional de los recursos naturales y los fertilizantes y pesticidas químicos. El empleo de microorganismos promotores de crecimiento vegetal y el manejo integral de cultivos, donde se incluya el uso de materia orgánica, la rotación de cultivos y el avance hacia policultivos y sistemas agroforestales, son estrategias que pueden ayudar a mitigar y/o revertir los efectos del calentamiento global. Todo lo anterior debe ir acompañado con estrategias políticas y educativas que garanticen la transferencia del conocimiento y la conservación de los suelos.

Cuestionario de la unidad 3

1. ¿Qué entiende por sinergismo? Señale un ejemplo.
2. ¿Cuál sería la importancia de la producción de antibióticos por parte de algunos organismos en el suelo?
3. ¿Qué es comensalismo y en qué difiere del amensalismo?
4. Enumere cinco procesos en los que intervienen los microorganismos que influyan en la calidad del suelo.

5. ¿Cuál es la importancia de la relación C:N para el metabolismo microbiano y para la calidad ambiental?
6. ¿Qué estrategias conoce para capturar carbono en el suelo?

Textos sugeridos

- FAO. (2015). *Suelos sanos para una vida sana*. <https://www.fao.org/3/au054s/au054s.pdf>
- FAO. (2021). *Alianza Mundial por el Suelo*. <https://www.fao.org/global-soil-partnership/areas-of-work/soil-biodiversity/es/>
- FAO, ITPS, GSBI, CBD, y EC. (2020). *State of knowledge of soil biodiversity – Status, challenges and potentialities*. <https://www.fao.org/documents/card/es/c/cb1928en/>
- Orgiazzi, A., Bardgett, R. D., Barrios, E., Behan-Pelletier, V., Briones, M. J. I., Chotte, J.-L., De Deyn, G. B., Eggleton, P., Fierer, N., Fraser, T., Hedlund, K., Jeffrey, S., Johnson, N. C., Jones, A., Kandeler, E., Kaneko, N., Lavelle, P., Lemanceau, P., Miko, L.,... Wall, D. H. (2016). *Global Soil Biodiversity Atlas*. European Commission. <https://www.globalsoilbiodiversity.org/atlas-introduction>
- Leal, M. A. (2015). *Ecología microbiana: los microorganismos y algunas de sus aplicaciones*. https://issuu.com/gestiondeproyectos/docs/libro_ecologia_microbiana

Videos sugeridos

- FAO. (2017). *Carbono orgánico del suelo: el tesoro bajo nuestros pies*. YouTube. <https://www.youtube.com/watch?v=Ymy0IO7nizw>
- FAO. (2020). *Mantén al suelo vivo, protege la biodiversidad del suelo*. YouTube. <https://www.youtube.com/watch?v=1xblzQ7TsKA>

Plant Health Cure BV. (2017). *PHC Película: El suelo es un organismo vivo*. YouTube. <https://www.youtube.com/watch?v=gJOiEbdFURE>

Referencias de la unidad 3

Abbas, M. S. T. (2018). Genetically engineered (modified) crops (*Bacillus thuringiensis* crops) and the world controversy on their safety. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 28. <https://doi.org/10.1186/s41938-018-0051-2>

Ajema, L. (2018). Effects of Biochar Application on Beneficial Soil Organism Review. *International Journal of Research Studies in Science, Engineering and Technology*, 5(5), 9-18. <http://ijrsrset.org/pdfs/v5-i5/2.pdf>

Alba, M. y Vargas, M. (2007). *Evaluación de abonos verdes y Trichoderma sp. en el control de Sclerotium cepivorum Berk en cebolla de bulbo (Allium cepa) en el municipio de Cucaita, Boyacá. Tunja* [tesis de pregrado, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia].

Alcaraz, A. I., Medina, S. y Lara, E. (2014). Diseño de un sistema agroforestal para zonas áridas. *Juyyaania*, 2(2), 45. <https://go.gale.com/ps/i.do?p=IFMEyu=anon~1611c104yid=GA-LE|A395848146yv=2.1yit=rysid=googleScholarlyasid=-d38d5334>

Bracken, M. E. S. (2008). Monocultures versus Polycultures. En S. E. Jørgensen y B. D. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 2446-2449). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00521-8>

Braga, R. M., Dourado, M. N. y Araújo, W. L. (2016). Microbial interactions: ecology in a molecular perspective. *Brazilian Journal of Microbiology*, 47(1), 86-98. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2016.10.005>

- Caro, J., Mateo, C., Cisneros, J., Galindo, N. y León, J. (2019). Aislamiento y selección de actinomicetos rizosféricos con actividad antagonista a fitopatógenos de la papa (*Solanum tuberosum* spp. *andigena*). *Ecología Aplicada*, 18(2), 101. <https://doi.org/10.21704/rea.v18i2.1329>
- Castellanos, J. y Rojas, A. (2007). *Efecto de cuatro siembras consecutivas de nabo forrajero (Raphanus sativus) para el control de S. cepivorum en el cultivo de cebolla de bulbo (Allium cepa) en el municipio de Sora (Boyacá)* [tesis de pregrado, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia].
- Chandler, M., See, L., Copas, K., Bonde, A. M. Z., López, B. C., Danielsen, F., Legind, J. K., Masinde, S., Miller-Rushing, A. J., Newman, G., Rosemartin, A. y Turak, E. (2017). Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring. *Biological Conservation*, 213, 280-294. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.004>
- Crow, W. T. y Dunn, R. A. (2019). *Soil Organic Matter, Green Manures, and Cover Crops for Nematode Management*. IFAS Extension: University of Florida. <https://edis.ifas.ufl.edu/pdf/VH/VH03700.pdf>
- Ding, Y., Liu, Y., Liu, S., Li, Z., Tan, X., Huang, X., Zeng, G., Zhou, L. y Zheng, B. (2016). Biochar to improve soil fertility. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36(2), 36. <https://doi.org/10.1007/s13593-016-0372-z>
- FAO. (2021). *Keep soil alive, protect soil biodiversity: Global symposium on soil biodiversity*. FAO. <https://www.fao.org/documents/card/en/c/cb6005en>
- FAO, ITPS, GSBI, CBD y EC. (2020). *State of knowledge of soil biodiversity – Status, challenges and potentialities*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb1928en>

- Guerra, C. A., Bardgett, R. D., Caon, L., Crowther, T. W., Delgado-Baquerizo, M., Montanarella, L., Navarro, L. M., Orgiazzi, A., Singh, B. K., Tedersoo, L., Vargas-Rojas, R., Briones, M. J. I., Buscot, F., Cameron, E. K., Cesarz, S., Chatzinotas, A., Cowan, D. A., Djukic, I., Van den Hoogen, J.,... Eisenhauer, N. (2021). Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. *Science*, 371(6526), 239-241. <https://doi.org/10.1126/science.abd7926>
- Harrison, R. B. (2008). Composting and Formation of Humic Substances. En S. E. Jørgensen y B. D. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 713-719). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00262-7>
- Hartel, P. G. (2005). Microbial Processes | Environmental Factors. En D. Hillel (Ed.), *Encyclopedia of Soils in the Environment* (pp. 448-455). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00155-7>
- Holland, J. N. y Bronstein, J. L. (2008). Mutualism. En S. E. Jørgensen y B. D. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 2485-2491). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00673-X>
- Holt, E. A. y Miller, S. W. (2010). Bioindicators: Using Organisms to Measure Environmental Impacts. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 8. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/bioindicators-using-organisms-to-measure-environmental-impacts-16821310/>
- Hymus, G. y Valentini, R. (2007). Terrestrial vegetation as a carbon dioxide sink. En D. S. Ready, C. N. Hewitt, K. A. Smith y J. Grace (Eds.), *Greenhouse gas sinks* (pp. 11-30). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781845931896.0011>
- IDEAM, PNUD, MADS, DNP y Cancillería. (2015). *Inventario Nacional de Gases de Efecto Invernadero (GEI) en Colombia: Tercera Comunicación Nacional de Cambio Climático de Colombia*. IDEAM, PNUD, MADS, DNP, Cancillería y FMAM. http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/023421/cartilla_INGEL.pdf

- IPCC. (2021). Summary for Policymakers. En *AR6 Climate Change 2021: The Physical Science Basis* (pp. 3-31). Cambridge University Press. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/>
- Irfan, M., Hussain, Q., Khan, K. S., Akmal, M., Ijaz, S. S., Hayat, R., Khalid, A., Azeem, M. y Rashid, M. (2019). Response of soil microbial biomass and enzymatic activity to biochar amendment in the organic carbon deficient arid soil: a 2-year field study. *Arabian Journal of Geosciences*, 12(3), 95. <https://doi.org/10.1007/s12517-019-4239-x>
- Koch, M. S., Ward, J. M., Levine, S. L., Baum, J. A., Vicini, J. L. y Hammond, B. G. (2015). The food and environmental safety of Bt crops. *Frontiers in Plant Science*, 06. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00283>
- Kolb, S. E., Fermanich, K. J. y Dornbush, M. E. (2009). Effect of Charcoal Quantity on Microbial Biomass and Activity in Temperate Soils. *Soil Science Society of America Journal*, 73(4), 1173-1181. <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0232>
- Kolmans, E. y Vásquez, D. (1999). *Manual de agricultura ecológica: Una introducción a los principios básicos y su aplicación* (2.^a ed.). Asociación Cubana de Técnicos Agrícolas y Forestales. <https://www.bioquirama.com/pdf/MANUAL-DE-AGRICULTURA-ECOLOGICA.pdf>
- Lal, R. (1994). *Methods and guidelines for assesing sustainable use of soil and water resources in the tropics*. USDA. https://pdf.usaid.gov/pdf_docs/pnabs982.pdf
- Lobo, M. G. y Dorta, E. (2019). Utilization and Management of Horticultural Waste. En E. M. Yahia (Ed.), *Postharvest Technology of Perishable Horticultural Commodities* (pp. 639-666). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813276-0.00019-5>

- Lugtenberg, B. J. J., Chin-A-Woeng, T. F. C. y Bloemberg, G. V. (2002). Microbe–plant interactions: principles and mechanisms. *Antonie van Leeuwenhoek*, 81, 373-383. <https://doi.org/10.1023/A:1020596903142>
- Muñoz-Rojas, M., Delgado-Baquerizo, M. y Lucas-Borja, M. E. (2021). La biodiversidad y el carbono orgánico del suelo son esenciales para revertir la desertificación. *Ecosistemas*, 30(3), 2238. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2238>
- Nair, P. K. R., Gordon, A. M. y Mosquera-Losada, R. (2008). Agroforestry. En S. E. Jørgensen y B. D. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 101-110). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00038-0>
- Orgiazzi, A., Bardgett, R. D., Barrios, E., Behan-Pelletier, V., Briones, M. J. I., Chotte, J.-L., De Deyn, G. B., Eggleton, P., Fierer, N., Fraser, T., Hedlund, K., Jeffery, S., Johnson, N. C., Jones, A., Kandeler, E., Kaneko, N., Lavelle, P., Lemanceau, P., Miko, L.,... Wall, D. H. (2016a). Ecosystem functions and services. En *Global Soil Biodiversity Atlas* (pp. 92-115). European Commission.
- Orgiazzi, A., Bardgett, R. D., Barrios, E., Behan-Pelletier, V., Briones, M. J. I., Chotte, J.-L., De Deyn, G. B., Eggleton, P., Fierer, N., Fraser, T., Hedlund, K., Jeffery, S., Johnson, N. C., Jones, A., Kandeler, E., Kaneko, N., Lavelle, P., Lemanceau, P., Miko, L.,... Wall, D. H. (2016b). Policy, education and outreach. En *Global Soil Biodiversity Atlas* (pp. 152-165). European Commission.
- Petrucelli, R. y Di Lonardo, S. (2020). Role of biochars in soil fertility management of fruit crops. En A. K. Srivastava y C. Hu (Eds.), *Fruit Crops* (pp. 431-444). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818732-6.00031-9>

- Piccinetti, C., Arias, N., Ventimiglia, L., Díaz, M., Murua, L., Sánchez, H., Ferraris, G., Mousegne, F., Fontanetto, H., Sá, E., Capurro, J., Enrico, J., López, C., Carrizo, A., Salvagiotti, F., Collino, D. y Peticari, A. (2013). Efectos positivos de la inoculación de soja sobre la nodulación, la FBN y en los parámetros de producción del cultivo. En A. Albanesi (Ed.), *Microbiología Agrícola. Un aporte de la investigación en Argentina* (2.^a ed., pp. 283-298). MAGNA. https://www.researchgate.net/publication/281348333_Microbiologia_Agricola_Un_aporte_de_la_Investigacion_en_Argentina_2_Edicion_2013
- Piraneque, N. V., Aguirre, S. E. y Lucheta, A. R. (2018). Green manure: Alternative to carbon sequestration in a Typic Ustipsamment under semiarid conditions. *Spanish Journal of Soil Science*, 8(3), 293-305. <https://doi.org/10.3232/SJSS.2018.V8.N3.01>
- Reay, D. S. (2003). Sinking methane. *Biologist*, 50(1), 15-19. https://www.researchgate.net/publication/10900045_Sinking_methane
- Reay, D. S. y Grace, J. (2007). Carbon dioxide: importance, sources and sinks. En D. S. Reay, C. N. Hewitt, K. A. Smith y J. Grace (Eds.), *Greenhouse gas sinks* (pp. 1-10). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781845931896.0001>
- Romero, C. M., Li, C., Owens, J., Ribeiro, G. O., McAllister, T. A., Okine, E. y Hao, X. (2021). Nutrient cycling and greenhouse gas emissions from soil amended with biochar-manure mixtures. *Pedosphere*, 31(2), 289-302. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60071-6](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60071-6)
- Ryan, M. H. y Graham, J. H. (2018). Little evidence that farmers should consider abundance or diversity of arbuscular mycorrhizal fungi when managing crops. *New Phytologist*, 220(4), 1092-1107. <https://doi.org/10.1111/nph.15308>

- Salomão, R. P., Pires, D. de A., Baccaro, F. B., Schietti, J., Vaz-de-Mello, F. Z., Lima, A. P. y Magnusson, W. E. (2022). Water table level and soil texture are important drivers of dung beetle diversity in Amazonian lowland forests. *Applied Soil Ecology*, 170. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104260>
- Sanaullah, M., Mujtaba, A., Haider, G., Rehman, H. ur y Mubeen, F. (2022). Mitigation and actions toward nitrogen losses in Pakistan. En T. Aziz, A. Wakeel, M. A. Watto, M. Sanaullah, M. A. Maqsood y A. Kiran (Eds.), *Nitrogen Assessment: Pakistan as a Case-Study* (pp. 149-175). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824417-3.00001-0>
- Singh, B. K., Bardgett, R. D., Smith, P. y Reay, D. S. (2010). Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nature Reviews Microbiology*, 8(11), 779-790. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2439>
- Siqueira, J. O., De Barros, I. C., Patto, M. A. y Gouvea, E. M. (2004). Interferências no agrossistema e riscos ambientais de culturas transgênicas tolerantes a herbicidas e protegidas contra insetos. *Cadernos de Ciência y Tecnologia, Brasília*, 21(1), 11-81. https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/AI-SEDE/27278/1/v21n1_11.pdf
- Stams, A. J. M. y Plugge, C. M. (2009). Electron transfer in syntrophic communities of anaerobic bacteria and archaea. *Nature Reviews Microbiology*, 7(8), 568-577. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2166>
- Steenhoudt, O. y Vanderleyden, J. (2000). *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microbiology Reviews*, 24(4), 487-506. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00552.x>

- Tauqeer, H. M., Karczewska, A., Lewińska, K., Fatima, M., Khan, S. A., Farhad, M., Turan, V., Ramzani, P. M. A. e Iqbal, M. (2021). Environmental concerns associated with explosives (HMX, TNT, and RDX), heavy metals and metalloids from shooting range soils: Prevailing issues, leading management practices, and future perspectives. En M. Hasanuzzaman y M. N. Vara (Eds.), *Handbook of Bioremediation: Physiological, Molecular and Biotechnological Interventions* (pp. 569-590). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819382-2.00036-3>
- Thies, J. E. y Riling, M. C. (2009). Characteristics of Biochar: Biological Properties. En J. Lehmann y S. Joseph (Eds.), *Biochar for Environmental Management* (pp. 85-105). Earthscan. <https://doi.org/10.4324/9781849770552>
- Torsvik, V. y Øvreås, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 5(3), 240-245. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(02\)00324-7](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(02)00324-7)
- Trivedi, P., Singh, B. P. y Singh, B. K. (2018). Soil Carbon: Introduction, Importance, Status, Threat, and Mitigation. En B. K. Singh (Ed.), *Soil Carbon Storage* (pp. 1-28). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812766-7.00001-9>
- Vaeck, M., Reynaerts, A., Höfte, H., Jansens, S., De Beuckeleer, M., Dean, C., Zabeau, M., Montagu, M. V. y Leemans, J. (1987). Transgenic plants protected from insect attack. *Nature*, 328(6125), 33-37. <https://doi.org/10.1038/328033a0>
- VanderHeijden, M. G. A., Bardgett, R. D. y Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296-310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>

- Vanegas, J., Boyacá, J., Pantoja, L., Navarro, J., Torres, E., Pabón, P., Ramírez, N., Robles, A., Pereira, P. y Barriga, O. (2015). Rizobacterias Promotoras de Crecimiento Vegetal (RPCV): una alternativa en la búsqueda de la agricultura sostenible. En M. Leal (Ed.), *Ecología microbiana: los microorganismos y algunas de sus aplicaciones* (pp. 5-34). Universidad Nacional de Colombia. <https://www.researchgate.net/publication/326812749>
[ECOLOGIA MICROBIANA los microorganismos y algunas de sus aplicaciones](https://www.researchgate.net/publication/326812749)
- Velandia, J. y Viteri, S. (2008). Efecto de los abonos verdes en el control de la densidad de inóculo de *S. cepivorum* en un suelo de Samacá, Boyacá. En *Propiedades fisicoquímicas y sistemas de procesamiento: Productos hortofrutícolas en el desarrollo del sistema agroalimentario* (pp. 92-95). II Seminario Hortofrutícola Colombiano.
- Vincent, S. G. T., Jennerjahn, T. y Ramasamy, K. (2021). Environmental variables and factors regulating microbial structure and functions. En S. G. T. Vincent, T. Jennerjahn y K. Ramasamy (Eds.), *Microbial Communities in Coastal Sediments* (pp. 79-117). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815165-5.00003-0>
- Viteri, S. E., Martínez, J. W. y Bermúdez, A. C. (2008). Selección de abonos verdes para los suelos de Turmequé (Boyacá). *Agronomía Colombiana*, 26(2), 332-339. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/13519>
- Wang, J., Zhang, P., Bao, J.-T., Zhao, J.-C., Song, G., Yang, H.-T., Huang, L., He, M.-Z. y Li, X.-R. (2020). Comparison of cyanobacterial communities in temperate deserts: A cue for artificial inoculation of biological soil crusts. *Science of The Total Environment*, 745, 140970. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140970>

Ye, X., Al-Babili, S., Klöti, A., Zhang, J., Lucca, P., Beyer, P. y Potrykus, I. (2000). Engineering the Provitamin A (β -Carotene) Biosynthetic Pathway into (Carotenoid-Free) Rice Endosperm. *Science*, 287(5451), 303-305. <https://doi.org/10.1126/science.287.5451.303>



Se diseñó y diagramó en la Editorial Unimagdalena.

Esta publicación hace parte de la colección Ciencias Agrarias, serie: Agronomía
En su composición se utilizaron caracteres Myriad Pro y Minion Pro.