

RASGOS FUNCIONALES DE COMUNIDADES BACTERIANAS ASOCIADAS A  
ECOSISTEMAS NATURALES: REVISIÓN SISTEMÁTICA



Zuleyma Johana Becerra Tellez

TRABAJO DE GRADO

Presentado como requisito parcial

Para optar al título de

Bióloga y Microbióloga Industrial

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
BIOLOGÍA Y MICROBIOLOGÍA INDUSTRIAL  
BOGOTÁ D.C, 16 DE JUNIO DE 2017

RASGOS FUNCIONALES DE COMUNIDADES BACTERIANAS ASOCIADAS A  
ECOSISTEMAS NATURALES: REVISIÓN SISTEMÁTICA

Zuleyma Johana Becerra Tellez

APROBADO

---

Concepción Puerta PhD  
Decana Académica  
Facultad de Ciencias

---

Jorge Jácome PhD  
Director de Carrera de Biología  
Facultad de Ciencias

RASGOS FUNCIONALES DE COMUNIDADES BACTERIANAS ASOCIADAS A  
ECOSISTEMAS NATURALES: REVISIÓN SISTEMÁTICA

Zuleyma Johana Becerra Tellez

APROBADO

---

Sandra Baena Garzón PhD  
Directora

---

Marcela Rey Arévalo MSc  
Asesora

---

Carlos Rivera Rondón PhD

---

Jairo Pérez Torres PhD

Jurado

Jurado

### **NOTA DE ADVERTENCIA**

"La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará por que no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia".

Artículo 23 de la Resolución No13 de Julio de 1946.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi padre Pedro José Becerra por enseñarme a leer, por inculcarme el valor del esfuerzo, y ser el mejor ejemplo de constancia y dedicación del mundo. A mi madre Clara Inés Tellez por su apoyo incondicional y por el amor infinito que me brinda todos los días de mi vida, y a mis hermanos Viviana y Julian por existir y permitirme aprender de ellos cada día.

A Jairo Jaimes por sus consejos y apoyo a lo largo de este proceso.

A Sandra Baena Garzón por recibirme en su grupo, por su paciencia y comprensión, y por compartir sus experiencias conmigo las cuales considero son el conocimiento más valioso que se puede transmitir.

A Marcela Rey Arévalo por motivarme a realizar este trabajo de grado, depositar su confianza en mí, y más que nada por su valiosa amistad.

A Hernán Devia de servicios especializados de la Biblioteca Alfonso Borrero Cabal S.J de la Pontificia Universidad Javeriana, por su disposición para ayudarme, su acompañamiento a lo largo de este proceso, y por todos sus aportes en la construcción de este trabajo.

A mis amigos, con quienes he tenido el privilegio de compartir innumerables experiencias durante todos estos años, tanto en el ámbito académico como en el personal, especialmente a Juliana Cajiao, Daniela Ramírez, Juan Gutiérrez, Juan Reátiga, Leonardo García y a todos los demás seres de luz que de una u otra forma contribuyeron en mi proceso de formación y en la realización de este documento.

## RESUMEN

Esta revisión sistemática tuvo como objetivo conocer y describir los rasgos funcionales de bacterias asociadas a ecosistemas naturales, sus papeles funcionales y sus respuestas frente a variación ambiental con el fin de mejorar la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas. Para esto se llevó a cabo una revisión sistemática de literatura en la cual se siguió la metodología propuesta por Pullin y Stewart (2006), y fue desarrollada con el apoyo de Servicios Especializados de la Biblioteca Alfonso Borrero Cabal, S.J. de la Pontificia Universidad Javeriana – Sede Bogotá. Se construyeron ecuaciones de búsqueda, las cuales fueron sometidas en las bases de datos SciELO, ScienceDirect, Scopus y Web of Science, donde se buscaron artículos originales publicados entre enero de 2007 hasta febrero de 2017. Se recuperaron un total de 2081 estudios, los cuales fueron sometidos a dos filtros de selección: (1) de acuerdo a los criterios de inclusión y exclusión, y por título y resumen; (2) de acuerdo a la lista de verificación definida *a priori*. Finalmente, se incluyeron 49 artículos de los cuales se recuperaron 33 rasgos funcionales bacterianos, 7 correspondieron a rasgos morfológicos, 18 fisiológicos y 7 genómicos. La mayor parte de estos se encuentran relacionados a los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno, fósforo y azufre, asociados al ciclaje de nutrientes, y el flujo de materia y energía, así como asociados a otros organismos con los cuales establecen relaciones simbióticas favoreciendo la nutrición, desarrollo y defensa de estos. Los estudios recuperados evidencian la importancia de las comunidades bacterianas en el funcionamiento de los ecosistemas y en la provisión de servicios ecosistémicos, así como la aplicabilidad de su estudio mediante el enfoque de rasgos funcionales en áreas como biogeografía, restauración, mejoramiento de sistemas productivos agrícolas, biorremediación, entre otros.

## ABSTRACT

This systematic review aimed to know and describe the functional features of bacteria associated with natural ecosystems, their functional roles and their responses to environmental variation, to improve the understanding of ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. For this purpose, with the support of Specialized Services of the Biblioteca Alfonso Borrero Cabal, S.J. de la Pontificia Universidad Javeriana - Sede Bogotá was performed the methodology proposed by Pullin and Stewart (2006) for areas of ecology and biology. Based on key terms, were constructed search queries submitted in SciELO, ScienceDirect, Scopus and Web of Science databases, were searched between January 2007 and February 2017. A total of 2081 studies were retrieved, which were subjected to two selection filters: (1) according to the inclusion and exclusion criteria, and by title and abstract; (2) according to the checklist defined *a priori*. Finally, we included 49 articles from which 33 bacterial functional traits were recovered; 7 corresponded to morphological, 18 physiological and 7 genomic features. Most of these are related to the biogeochemical cycles of carbon, nitrogen, phosphorus and sulfur, favoring the cycling of nutrients, and the flow of matter and energy, as well as associated with other organisms with which they establish symbiotic relationships favoring nutrition, development and defense of these. All studies show the importance of bacterial communities in the functioning of ecosystems, and in the provision of ecosystem services, as well as the applicability of their study through the functional traits approach in areas such as biogeography, restoration, improvement of agricultural production systems, Bioremediation, among others.

## TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN .....	12
2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA .....	13
3. MARCO TEÓRICO.....	13
3.1 Servicios ecosistémicos .....	14
3.2 Diversidad biológica.....	15
3.2.1 Diversidad funcional .....	15
3.3 Comunidad microbiana.....	16
3.3.1 Aspectos que determinan el ensamblaje de las comunidades microbianas.....	17
3.3.2 Propiedades emergentes de las comunidades microbianas .....	18
3.4 Comunidades bacterianas .....	18
3.4.1 Funciones e interacciones bióticas de las comunidades bacterianas.....	19
3.5 Aproximación para el estudio funcional de comunidades bacterianas.....	20
3.5.1 Rasgos funcionales.....	20
3.5.2 Rasgos funcionales microbianos.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
3.6 Esquema conceptual efecto respuesta.....	20
3.6.1 Rasgos respuesta .....	21
3.6.2 Rasgos efecto.....	21
3.7 Revisión sistemática de literatura científica .....	21
3.7.1 Etapas de una revisión sistemática de literatura (Pullin y Stewart, 2006) .....	22
3.7.1.1 Etapa 1. Planeación de la revisión .....	22
4. OBJETIVOS .....	24
4.1 Objetivo general .....	24
4.2 Objetivos específicos .....	24
5. METODOLOGÍA .....	24
5.1 ETAPA 1: Planeación de la revisión .....	25
5.1.1 Definición pregunta problema.....	25
5.1.2 Selección de bases de datos.....	25
5.1.3 Principios de búsqueda.....	25
5.1.4 Búsqueda de literatura.....	25
5.2 ETAPA 2: Ejecución de la búsqueda .....	26

5.2.1	Criterios de inclusión .....	26
5.2.2	Criterios de exclusión.....	26
5.2.3	Selección de información relevante .....	27
5.3	ETAPA 3. ....	27
5.3.1	Extracción de información relevante .....	27
5.3.3	Análisis estadístico.....	28
6.	RESULTADOS.....	29
6.1	Selección de estudios.....	29
6.2	Características de los estudios .....	31
6.3	Calidad de los artículos.....	35
6.4	Rasgos funcionales bacterianos .....	37
6.4.1	Rasgos morfológicos .....	37
6.4.2	Rasgos fisiológicos.....	39
6.4.3	Rasgos genómicos .....	44
7.	DISCUSIÓN .....	47
7.1	Consideraciones metodológicas .....	47
7.1.1	Estrategias de búsqueda y selección de estudios .....	47
7.1.2	Rasgos funcionales bacterianos .....	48
8.	CONCLUSIONES .....	50
	ANEXOS.....	60

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b>	Clasificación de los servicios ecosistémicos.....	14
<b>Tabla 2.</b>	Ecosistemas a escala microbiana.....	16
<b>Tabla 3.</b>	Procesos de Vellend (2010) planteados para el ensamblaje de las comunidades. ....	18
<b>Tabla 4.</b>	Algunas propiedades emergentes de comunidades microbianas.....	18

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Diagrama de flujo proceso de selección. ....	30
<b>Figura 2.</b> Diagrama de Venn representa artículos únicos y compartidos entre las baSE de datos SciELO, Scopus, ScDirect y WOS incluidos en la revisión sistemática. ....	31
<b>Figura 3.</b> Porcentaje de participación a nivel mundial en el estudio de rasgos funcionales bacterianos en el periodo de enero de 2007 a febrero de 2017. ....	32
<b>Figura 4.</b> Porcentaje de participación de las 9 revistas que presentaron mayor porcentaje de publicación de estudios asociados a atributos funcionales bacterianos desde enero de 2007 hasta febrero de 2017. ....	33
<b>Figura 5.</b> Publicaciones asociadas a atributos funcionales bacterianos en el periodo de enero de 2007 hasta febrero 2017. ....	33
<b>Figura 6.</b> Número de publicaciones asociadas a rasgos fisiológicos (Fis), morfológicos (Mor) y genómicos (Gen) en cada uno de los ecosistemas microbianos de acuerdo a la definición brindada por Konopka (2006). ....	34
<b>Figura 7.</b> Porcentaje de metodologías usadas en cada uno de los artículos. ....	35
<b>Figura 8.</b> Porcentaje de calidad de los artículos incluidos en la revisión sistemática. ....	36

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>Anexo A.</b> Modelo de formato de evaluación de calidad de artículos.	
<b>Anexo B.</b> Ecuaciones de búsqueda.	
<b>Anexo C.</b> Formatos de evaluación de artículos aceptados.	
<b>Anexo D.</b> Formatos de evaluación de artículos rechazados.	

## ABREVIACIONES

SE	Servicios Ecosistémicos
SCOPE	Scientific Committee on the Problems of the Environment
MEA	Millennium Ecosystem Assessment
UK NEA	United Kingdom National Ecosystem Assessment
DB	Base de datos por sus siglas en ingles <i>Data Base</i>

## GLOSARIO

---

**Bien:** son objetos de los ecosistemas valorados por los seres humanos a través de la experiencia, el uso, o el consumo. Pueden ser estimados en términos económicos, sociales, o personales (UK NEA, 2011).

**Proceso ecosistémico:** cambios en el abastecimiento y / o flujos de materia y energía en un ecosistema, resultantes de interacciones entre organismos y con su entorno físico-químico (Mace et al. 2012).

### **Servicio ecosistémico:**

son aquellos beneficios económicos o materiales que los seres humanos obtienen de los ecosistemas como: agua, alimento, apreciación del paisaje, entre otros (MEA, 2005).

**Proceso ecológico:** interacciones entre organismos que regulan la estructura y dinámica de las comunidades biológicas (Mace et al. 2012).

**Servicio ecosistémico final:** Es un servicio ecosistémico que sustenta o da lugar directamente a un bien (Mace et al. 2012).

---

## 1. INTRODUCCIÓN

En el año 1991 el Comité Científico para los Problemas del Medio Ambiente (SCOPE por sus siglas en inglés) inició un programa de investigación con el fin de proponer bases teóricas basadas en evidencia que relacionen la biodiversidad con el funcionamiento de los ecosistemas (Mooney, 2002). A partir de esto surgieron múltiples estudios observacionales y experimentales que establecieron relaciones con el funcionamiento de los ecosistemas para grupos taxonómicos como plantas, mamíferos, aves, e insectos (Mooney et al., 1996).

Posteriormente, se documentaron estudios experimentales en bacterias (Barberán et al., 2014; Zhang et al. 2011), las cuales empezaron a ser asociadas con el funcionamiento de los ecosistemas y la provisión de servicios ecosistémicos (SE) (Bell et al., 2005; Chapin et al., 1997). Sin embargo, pese a estos esfuerzos las comunidades bacterianas asociadas a ecosistemas naturales son poco estudiadas en comparación con los grupos mencionados, debido a que son consideradas de difícil estudio por su amplia diversidad, y por la necesidad de herramientas moleculares y de medios de cultivo para su estudio en sistemas naturales (Allison et al. 2008; UK NEA, 2011).

El estudio de las comunidades bacterianas en ecosistemas naturales es fundamental, ya que es uno de los grupos con mayor abundancia, riqueza de especies y diversidad metabólica (Prosser et al. 2007). Proveen SE relacionados con los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno, fósforo y azufre, en los cuales participan en procesos como mineralización, ciclaje de nutrientes y degradación de contaminantes (Allison et al., 2008), y SE asociados a las interacciones bióticas que establecen con plantas, animales y otros microorganismos, favoreciendo la nutrición, protección y el desarrollo de estos. Así mismo, son consideradas indicadores del estado de los ecosistemas por su corto tiempo de generación y sensibilidad a cambios en condiciones ambientales locales (Barberán et al., 2012).

Una de las aproximaciones para el estudio de las comunidades bacterianas es el enfoque de rasgos funcionales, el cual, basado en el estudio de características medibles de los organismos permite establecer relaciones entre estructura, funcionamiento de los ecosistemas y provisión de SE (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Así mismo, permite predecir la respuesta de las comunidades y efecto de las mismas frente a escenarios de cambio global (Barberán et al. 2014).

## **2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA**

En los últimos 50 años la demanda de servicios ecosistémicos (SE) ha aumentado debido al crecimiento poblacional y al desarrollo económico, alterando la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas (MEA, 2005). Estas transformaciones han traído consigo incremento de las tasas de invasión, extinción de especies a escala local, regional y global, detrimento de los servicios ecosistémicos, pobreza y conflictos sociales (Chapin III et al. 1997; Hooper et al. 2005; Petchey y Gaston, 2002; Tilman et al. 1997).

Debido a esto crece el esfuerzo de la comunidad científica por mejorar la comprensión entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas (Mooney, 2002). Para lo cual es necesario conocer el papel de los organismos en su relación con los SE, y analizar de forma integrada la función de los diferentes grupos taxonómicos en los ecosistemas naturales, desde el nivel celular hasta el nivel de paisaje (de Bello et al. 2010; Krause et al. 2014).

Sin embargo, grupos taxonómicos con importancia ecológica como las bacterias generalmente permanecen excluidos en los modelos de simulación global (Allison et al. 2008; UK NEA, 2011); y la información asociada a sus características funcionales no ha sido consolidada como en el caso de plantas (Cornelissen et al., 2003) y anfibios (Urbina-Cardona et al., 2015) y se hace evidente conocer cuáles son los rasgos funcionales de comunidades bacterianas asociadas a ecosistemas naturales que han sido estudiados en los últimos diez años.

En este sentido, el presente trabajo tuvo como objetivo recopilar información asociada a rasgos funcionales de las comunidades bacterianas mediante una revisión de literatura científica, en la cual se recuperaron características funcionales morfológicas, fisiológicas y genómicas de bacterias asociadas a ecosistemas naturales, su papel ecológico y su variación frente a cambios en condiciones ambientales locales, lo cual relaciona las bacterias con el funcionamiento de los ecosistemas y en la provisión de SE.

## **3. MARCO TEÓRICO**

### 3.1 Servicios ecosistémicos

Son aquellos beneficios económicos o culturales que los humanos obtienen de los ecosistemas como: acceso a agua, alimentos, madera, regulación del clima, apreciación religiosa, espiritual o cultural, entre otros (Gamfeldt et al., 2008; MEA, 2005). La provisión de estos servicios depende directamente de la biodiversidad, ya que los organismos son agentes dinámicos que llevan a cabo interacciones con factores bióticos y abióticos mediante los cuales regulan la actividad y estructura de comunidades biológicas a escala local, regional e incluso global (Mace et al. 2012; UK NEA, 2011). Por lo cual el bienestar de especie humana y demás seres vivos depende fundamentalmente de su provisión y mantenimiento (Mace et al. 2012; MEA, 2005).

En la Evaluación de Servicios Ecosistémicos del Milenio (2005) estos fueron clasificados en cuatro categorías (Tabla 1), sin embargo, esta clasificación ha sido modificada en lo que respecta a los servicios de soporte, ya que se discute si deben ser considerados como servicios o procesos base para el suministro de los servicios de regulación (Martín-López y Montes, 2011; UK NEA, 2011). Si se valoran ambas categorías se estarían sobreestimando dichos servicios, tanto cualitativa como económicamente (Martín-López y Montes, 2011), por lo tanto, en este documento se tuvieron en cuenta tres categorías (aprovisionamiento, regulación y culturales) como se muestra a continuación:

**Tabla 1.** Clasificación de los servicios ecosistémicos.

---

	<b>Aprovisionamiento:</b> son los beneficios materiales o bienes que se obtienen de los ecosistemas como: alimentos, agua, madera, fibras, biocombustibles y recursos medicinales y genéticos.
<b>Soporte / apoyo:</b> son necesarios para la provisión de todos los demás servicios, permitiendo la diversidad de especies y el mantenimiento de la diversidad genética entre estos están: formación del suelo, fotosíntesis y ciclaje de nutrientes.	<b>Regulación:</b> son aquellos que involucran el mantenimiento del clima, obtenidos de la regulación de procesos ecosistémicos como: control de inundaciones, enfermedades, polinización, prevención de erosión, fertilidad del suelo, control de plagas, purificación del agua y del aire.

---

---

### **Culturales:**

son los beneficios no materiales que se obtienen de los ecosistemas, estos comprenden: identidad cultural, apreciación estética, experiencia espiritual y sentimiento de pertenencia, recreacionales y turísticos.

---

Modificado de MEA (2005).

## **3.2 Diversidad biológica**

Las Naciones Unidas, en La Convención de Diversidad Biológica (1992), brindan una definición de *biodiversidad* en el artículo 2 la cual “Hace referencia a la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, ecosistemas terrestres, marinos, 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.”

De igual forma, en el marco de los servicios ecosistémicos la biodiversidad puede ser reconocida de tres formas: (1) como **reguladora de los servicios ecosistémicos**, es decir, como un elemento que controla los procesos ecológicos y en consecuencia los servicios ecosistémicos (ej. descomposición de materia orgánica y ciclaje de nutrientes), (2) como **un servicio ecosistémico final**, como aquellos servicios que sustentan o dan lugar a bienes (ej. genes que contribuyen a la obtención de fármacos u otros productos de interés), (3) como **un bien**, los cuales hacen referencia a los productos tangibles que se derivan de los ecosistemas, o a los aspectos valorado por los seres humanos (ej. Madera, carbón, apreciación espiritual, educacional, religioso o recreativo) (Mace et al. 2012).

### **3.2.1 Diversidad funcional**

Es definida como la variedad de papeles que cumplen los organismos en los ecosistemas, y la forma en cómo estos transforman el ambiente con su actividad (Chapin III et al. 1997; Orlandi et al. 2015; Petchey y Gaston, 2006; Tilman et al. 1997). Así mismo, reconoce que los organismos difieren en su actividad debido a que presentan diversas estrategias en el uso de recursos, y en su respuesta a cambios ambientales (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Desde este enfoque es

posible estudiar cuáles aspectos de la diversidad influyen en ensamblaje en las comunidades, y en consecuencia en el funcionamiento de los ecosistemas bajo determinadas condiciones ambientales, y proporciona bases para predecir el impacto de perturbaciones en la provisión de SE (Konopka, 2009; Mace et al. 2012; Tilman et al. 1997).

### 3.3 Comunidad microbiana

Las comunidades son ensamblajes de múltiples especies que difieren en sus características fisiológicas y morfológicas, las cuales habitan un ambiente contiguo e interactúan unos con otros en un tiempo y espacio determinado (Konopka, 2009; Nemergut et al. 2013). A partir de su estudio es posible conocer cómo los ensamblajes biológicos están estructurados, cuáles son sus interacciones y funciones, y cómo la estructura de la comunidad cambia en el tiempo y en espacio (Konopka, 2009).

No obstante, en el contexto de los microorganismos referirse a “ambiente contiguo” e “interacciones” puede ser confuso, debido a que estos se encuentran distribuidos discontinuamente en microambientes determinados por la presencia de gradientes fisicoquímicos, donde en ocasiones sus interacciones son difíciles de elucidar debido a la escala en la que se encuentran ( $\mu\text{m}$ ,  $\text{cm}$ ). Por esta razón generalmente en microorganismos se habla de *comunidad local*, la cual está delimitada por las características fisicoquímicas de los microambientes en el cual interactúan, definida de acuerdo al criterio del investigador por lo cual puede variar significativamente (Konopka, 2009).

Considerando dicha definición, Konopka (2006) describió cuatro ecosistemas que habitan las comunidades microbianas desde una perspectiva de comunidad local, la cual va más allá de la descripción tradicional de ambiente terrestre y ambiente acuático (Tabla 2).

**Tabla 2.** Ecosistemas a escala microbiana.

Tipo de ecosistema	Características	Ejemplos
<b>Planctónico</b>	Estilo de vida oligotrófico alta afinidad por la absorción de múltiples nutrientes.	Océano abierto, lagos.
<b>Asociado a una superficie, agua</b>	Estilo de vida de gradientes, ambientes	Cuerpos de agua dulce, sedimentos oceánicos,

<b>saturada</b>	hidrodinámicos.	superficies sedimentadas, aglomerados, biopelículas.
<b>Asociado a una superficie, agua insaturada</b>	El agua es el factor limitante para la actividad y distribución de nutrientes.	Superficies y suelos no saturados.
<b>Asociado a macroorganismos</b>	Co-evolución, interacciones específicas asociadas a otros organismos.	Tracto gastrointestinal, rizósfera.

Adaptado de Konopka (2009).

### 3.3.1 Aspectos que determinan el ensamblaje de las comunidades microbianas

El ensamblaje de las comunidades microbianas cambia continuamente en el tiempo y en el espacio, incluso si las condiciones ambientales permanecen constantes debido a: (1) dinámicas endógenas, definidas como cambios en las abundancias relativas de la comunidad o en patrones de expresión de genes causados por las interacciones entre especies (Konopka et al. 2015), y por: (2) influencias exógenas, como factores ambientales los cuales pueden representar cambios a corto termino (ej. Pulso), continuos (ej. Presión por perturbación), intervalos periódicos (día-noche), o episódicos (ej. Eventos climáticos), que pueden generar efectos positivos en las comunidades (ej. acoplamiento metabólico o sinergismo) o negativos (competencia por el nicho) (Konopka et al. 2015).

Por esto, las comunidades microbianas son considerados sistemas complejos que se adaptan a factores exógenos que modulan las dinámicas endógenas (Konopka et al. 2015). Estos cambios en los ensamblajes modifican aspectos de su función y respuesta en el ambiente, por lo cual la comprensión de los mecanismos que estructuran las comunidades microbianas es útil para explicar el funcionamiento de los ecosistemas y el mantenimiento de la biodiversidad (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015; Konopka et al. 2015).

Por su parte, Nemergut et al., (2013) con el fin de entender los principios de ensamblaje de las comunidades microbianas adopta el enfoque de Vellend et al (2010), el cual surge en la ecología de organismos eucariotas macroscópicos. Este enfoque reconoce que la diversificación y dispersión modifican el ensamblaje generando una nueva organización en las comunidades, y que

procesos como selección y deriva afectan cambios en la presencia, ausencia, y en la abundancia relativa de los organismos a través del tiempo y el espacio (Tabla 4).

**Tabla 3.** Procesos de ensamblaje de comunidades Vellend (2010).

<b>Diversificación:</b>	<b>Dispersión:</b>
Refleja cómo se han estructurado a través del tiempo y del espacio, intervienen procesos de transferencia horizontal de genes, ganancia y pérdida de genes.	Movimiento de los organismos a través del espacio, por acción del viento, agua y macroorganismos, afecta la tasa y el orden en el cual los taxones son añadidos a una comunidad.
<b>Deriva:</b>	<b>Selección:</b>
Cambios estocásticos en las abundancias relativas de diferentes taxones dentro de una comunidad a través del tiempo.	Cambios en la estructura de la comunidad causadas por diferencias en el fitness entre taxones.

Adaptado de Nemergut et al. (2013).

### 3.3.2 Propiedades emergentes de las comunidades microbianas

Son propiedades o atributos de una comunidad que no se pueden identificar por el análisis de los componentes de forma aislada (Konopka et al. 2009). Un análisis de este tipo puede conducir a entender cómo el sistema responde a las perturbaciones y predecir como las dinámicas del sistema responden al cambio ambiental (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

**Tabla 1.** Algunas propiedades emergentes de comunidades microbianas.

<b>Resiliencia</b>	Grado en el cual el sistema vuelve al estado o función previa a la perturbación o estrés.
<b>Resistencia</b>	Grado en el cual el estado de un sistema no presenta una pérdida aguda de su función frente a la perturbación o estrés.
<b>Estabilidad funcional</b>	Está representado por la resistencia y la resiliencia asociadas a las propiedades funcionales de una comunidad.

Adaptado de Konopka et al. (2009).

### 3.4 Comunidades bacterianas

Las bacterias son consideradas uno de los grupos con mayor diversidad de especies (Prosser et al. 2007). Presentan alta variación morfológica (cocos, bacilos, espiroquetas y vibrios), y de estructuras accesorias (cápsula, pilis o fimbrinas, pilis sexuales, flagelos y esporas) que confieren

resistencia a condiciones ambientales, favorecen motilidad y / o adhesión e intercambio genético (Ferenci, 2016). De igual forma, presentan alta diversidad metabólica, obteniendo energía proveniente de radiación solar en presencia de sustancias orgánicas o inorgánicas, a partir de moléculas químicas orgánicas e inorgánicas, así como adaptaciones a amplios rangos de temperatura, humedad, pH y oxígeno, que les permite estar presentes en un todos los ambientes terrestres y acuáticos conocidos por el hombre (Ferenci, 2016).

Además, presentan altas tasas de evolución comparadas con otros organismos debido a: (1) *perdida de genes*, donde el rasgo heredado del ancestro común es perdido en los linajes subsecuentes y retenido por otros los cuales evolucionan en el tiempo y divergen; (2) *evolución convergente*, en la cual un rasgo ha evolucionado independientemente en dos o más linajes y no es codificados por genes homólogos compartidos en estos linajes; y (3) *Transferencia horizontal de genes*, cuando los genes que confieren ciertos rasgos son homólogos y han sido intercambiados entre linajes distantemente relacionados (Martiny et al. 2013).

### **3.4.1 Funciones e interacciones bióticas de las comunidades bacterianas**

Además de la tolerancia innata al cambio ambiental, el éxito en nuevo contexto depende de las interacciones con el ambiente y con otros organismos (Amend et al. 2016). Las comunidades bacterianas pueden ocupar diferentes nichos, es decir, diferentes espacios funcionales donde los individuos transforman el ambiente con su actividad (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). La construcción del nicho puede modificar las presiones de selección del ambiente y favorecer interacciones con otros organismos por lo cual se da un proceso de coevolución entre ambiente y organismo (Cerqueda-García y Falcón, 2016; Lennon et al., 2012).

Así mismo, en los diferentes ambientes que ocupan proveen importantes servicios ecosistémicos, asociadas a los ciclos biogeoquímicos, principalmente a los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo, azufre y del hierro, en las cuales llevan a cabo procesos como mineralización, descomposición de materia orgánica e inmovilización de nutrientes (Nemergut et al. 2013). Interactúan ampliamente con plantas, animales, y otros microorganismos en los cuales pueden generar efectos negativos (competencia), o positivos (acoplamiento metabólico), las cuales son de gran importancia para conocer las dinámicas de los procesos ecosistémicos, aspectos ecológicos y evolutivos de los organismos (Konopka, 2009).

### **3.5 Aproximación para el estudio funcional de comunidades bacterianas**

Describir las comunidades bacterianas no sólo en términos de riqueza de especies, sino también en sus atributos funcionales permite estudiar sus dinámicas y funcionamiento de forma integrada (Nemergut et al. 2013). Por lo tanto, una de las preguntas centrales es cómo evaluar y cuantificar la diversidad funcional (Konopka, 2009). Una de las aproximaciones para su estudio es el enfoque basado en rasgos funcionales, el cual relaciona características funcionales o atributos de los organismos, ensamblaje de comunidades y su actividad con el funcionamiento de los ecosistemas. Sin embargo, la selección de los rasgos funcionales microbianos más importantes para determinar el ensamblaje de las comunidades y su función es una tarea considerable (Nemergut et al 2013).

#### **3.5.1 Rasgos funcionales**

Son definidos como las características morfológicas, fisiológicas, fenológicas y comportamentales, medibles usualmente a nivel de individuo que impactan directa o indirectamente el *fitness* mediante sus efectos en el (1) crecimiento, (2) reproducción y (3) supervivencia (componentes del *fitness*), y son definidas sin hacer referencia al ambiente ni a otro nivel de organización superior (Geber y Griffen, 2003; Violle et al., 2007). Así mismo, pueden estar relacionados con procesos ecosistémicos (flujo de materia y energía), la estabilidad de los ecosistemas (resiliencia y resistencia), interacciones biológicas (intra e interespecíficas) y /o la modificación del hábitat (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

Cada valor particular tomado por un rasgo en un espacio y tiempo determinado se denomina *atributo*. Los rasgos funcionales pueden mostrar diferentes atributos a través de gradientes espaciales, ambientales, o temporales y pueden ser continuos, binarios o categóricos (Petchey y Gaston, 2002; Violle et al. 2007).

### **3.6 Esquema conceptual efecto respuesta**

Este esquema que permite realizar predicciones del funcionamiento a nivel de ecosistema con base en las dinámicas que se dan a nivel de comunidad, usando un marco basado en dos componentes: (1) *rasgos respuesta*, es decir, cómo una comunidad responde al cambio y (2) *rasgos efecto*, cómo este cambio en la comunidad afecta los procesos ecosistémicos. Así mismo, con base en esta información permite predecir como los componentes de respuesta y efecto

pueden modificar los procesos ecológicos bajo distintos escenarios de cambio (Suding et al. 2008).

### **3.6.1 Rasgos respuesta**

Son aquellas características de los organismos que son expresadas como consecuencia del cambio ambiental a través de dinámicas compensatorias o cambios en sus interacciones. Estos rasgos funcionales permiten conocer cómo se modifican las comunidades frente a cambios en las condiciones ambientales (Suding et al. 2008). Si las poblaciones comparten funciones y varían en sus respuestas a las perturbaciones ambientales, habrá cambios en la composición de las comunidades, pero retención de la funcionalidad (Konopka et al. 2015). Algunos ejemplos de rasgos respuesta en las comunidades bacterianas son resistencia a antibióticos, resistencia a infección de fagos, metales pesados, formación de biopelículas (Lennon et al., 2012).

### **3.6.2 Rasgos efecto**

Son aquellas características de los organismos que influyen las propiedades de los ecosistemas o procesos ecológicos. Estos rasgos permiten conocer cómo el cambio en la composición de la comunidad frente a modificaciones ambientales afecta el funcionamiento de los ecosistemas (Suding et al. 2008). En las comunidades bacterianas los rasgos efecto están principalmente relacionados como el ciclaje de nutrientes, como desnitrificación, fotosíntesis oxigénica, oxidación de metano (Amend et al. 2016).

Una limitación de este enfoque en bacterias es que debido a la alta diversidad de estas comunidades y la incapacidad de cultivarlas en laboratorio e incluso de estudiarlas en su totalidad por medio de herramientas moleculares, no es factible cuantificar los rasgos de cada una de las especies presentes en la comunidad. Pese a esto, autores como Amend y colaboradores (2016) han planteado considerar este esquema desde en un contexto filogenético partiendo de la premisa que hay rasgos que son filogenéticamente conservados, sin embargo, esto no es del todo claro debido a la transferencia horizontal de genes, evolución convergente y pérdida de genes.

## **3.7 Revisión sistemática de literatura científica**

Una revisión sistemática es un estudio integrativo, secundario y retrospectivo, que permite recuperar y sintetizar información relevante de un tema específico hasta la fecha con el fin de

responder a una pregunta de investigación puntual (Beltrán, 2005). Se desarrolla mediante una metodología definida que se ajusta a rigurosos criterios de inclusión y exclusión elegidos *a priori* por el investigador con el fin de minimizar sesgos en la selección de artículos. Así mismo, debe ser reproducible y exhaustiva e incluir el mayor número de estudios que cumplan con dichos criterios (Akobeg, 2014; Moher et al., 2015).

Generalmente se dividen en dos tipos de acuerdo con el método estadístico que se use para su análisis: (1) Cualitativas, las cuales brindan una visión general de la pregunta de investigación y (2) Cuantitativas o metaanálisis, las cuales analizan exhaustivamente los resultados de estudios individuales con el objeto de integrar sus hallazgos. Determinar si se va a realizar una revisión sistemática cualitativa o cuantitativa depende del objetivo de la investigación y de la información recuperada de los estudios (Vidal et al., 2015).

### **3.7.1 Etapas de una revisión sistemática de literatura (Pullin y Stewart, 2006)**

Las revisiones sistemáticas surgieron en el campo de las ciencias de la salud por autores como Archie Cochrane, con el fin tomar decisiones médicas basadas en evidencia de estudios clínicos (Beltrán, 2005). Actualmente autores como Pullin y Stewart (2006) presentan aproximaciones basadas en las revisiones de Cochrane aplicables a disciplinas de biología como conservación y restauración. A continuación, se describe la metodología para desarrollar revisiones sistemáticas propuesta por Pullin y Stewart (2006) la cual fue adoptada en el presente estudio.

#### **3.7.1.1 Etapa 1. Planeación de la revisión**

**Formulación de la pregunta de investigación:** el estudio debe empezar con la formulación de una pregunta de investigación, específica, claramente definida y que pueda ser respondida en términos científicos. Puede estar dirigida a una (1) unidad o sujeto como un ecosistema, hábitat, especie, entre otros; (2) entorno a un tipo de intervención o acción; (3) a un resultado esperado que pueda ser medido y que sea crítico para determinar si la intervención propuesta tiene mayores beneficios o ventajas que cualquier otra alternativa; o (4) dirigida a un comparador, es decir, esta intervención es comparada con un control donde no haya intervención o con intervenciones alternativas que pueden ser comparadas unas con otras.

**Estrategia de búsqueda:** se construye a partir de términos de búsqueda extraídos de los términos clave que se derivan de la pregunta, o de términos asociados al objeto de investigación (unidad o sujeto, entorno o tipo de investigación, resultado esperado, o comparador). Es importante que la

búsqueda sea lo suficientemente rigurosa para que se identifiquen todos los estudios elegibles para su inclusión. Los protocolos de búsqueda deben equilibrar la sensibilidad (obteniendo toda la información pertinente) y la especificidad (la proporción de resultados relevantes).

### **3.7.1.2 Etapa 2: Ejecución la revisión**

**Búsqueda de la información:** se deben escoger bases de datos específicas para el tema de estudio, de no ser posible, se puede acudir a bases de datos que abarquen temas generales. Si la pregunta de investigación va dirigida a un problema a escala local o regional, las bibliotecas locales y bases de datos regionales son un buen referente para recuperar información asociada al tema de estudio.

**Selección de información relevante:** con el fin de seleccionar únicamente la información pertinente que permita responder la pregunta de investigación se deben definir *a priori* los criterios de inclusión y exclusión con el número de filtros adecuados que incrementen el rigor. Si se recuperan más de 1000 documentos el primer filtro puede ser escoger únicamente por título, y el segundo filtro revisar el resumen para determinar la relevancia y pertinencia.

**Evaluación de la calidad del estudio:** cada uno de los estudios debe ser evaluado para determinar si se presentan errores o sesgos metodológicos, los estudios con tratamientos deben presentar controles positivos y negativos, o comparadores que permitan evaluar el impacto de la variable de estudio o de la intervención. Sin embargo, la detección de los sesgos varía dependiendo del rigor y del objetivo del investigador. Esto requiere decisiones en ocasiones subjetivas por parte del investigador a cerca de la importancia relativa de cada uno de los parámetros, a pesar de esto debe ser transparente y reproducible en lo posible.

**Extracción de datos:** generalmente se diseña una tabla que provee detalles de las características de la población de estudio, calidad de los datos y resultados más importantes los cuales son definidos *a priori*. Si los resultados son muy homogéneos entre sí y no es posible detectar diferencias entre los estudios, se debe extraer información más sensible a los análisis.

**Síntesis de datos:** puede ser realizada mediante estadística cuantitativa o cualitativa dependiendo del objetivo de la investigación y los resultados obtenidos. La síntesis cualitativa permite evaluar el efecto de la intervención o brindar información de la prevalencia de las variables respuesta más frecuentes, y la calidad de los datos. Los datos tabulados en la hoja de cálculo de extracción

deben resumir si cumple de forma afirmativa, negativa o neutra a cada una de las preguntas planteadas para evaluar la pertinencia y calidad. Por otra parte, la síntesis cuantitativa es más robusta comparada con la cualitativa y permite obtener estimados puntuales del efecto del tratamiento, intervención, o la variable que se esté analizando y realizar un análisis más amplio de los efectos.

### **3.7.1.3 Etapa 3: divulgación de los resultados**

Antes de divulgar el estudio, este debe estar sujeto a revisión por un experto que verifique la calidad de todo el proceso, generalmente es un equipo experto equivalente al panel de una editorial, y en ocasiones se reporta en un formato que destaca los principales resultados de la revisión.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 Objetivo general**

Definir rasgos funcionales clasificados en morfológicos fisiológicos y genómicos de comunidades bacterianas asociadas a ecosistemas naturales mediante una revisión sistemática.

### **4.2 Objetivos específicos**

- Realizar una revisión sistemática de literatura científica para la definición de rasgos funcionales bacterianos.
- Describir papeles ecológicos y respuesta a la variación ambiental de cada uno de los rasgos funcionales definidos.

## **5. METODOLOGÍA**

Se siguió la guía metodológica propuesta por Pullin y Stewart (2006), la cual está basada en protocolos de áreas de la salud y adaptada a ciencias de conservación, manejo ambiental y áreas

afines. Así mismo se tuvieron en cuenta autores como Akobeng (2014), Cochrane (1980), y PRISMA-P (2015), los cuales presentan guías diseñadas para el área de ciencias biomédicas, pero aplicables a otros campos del conocimiento (Beltrán, 2005). Siguiendo lo propuesto por Pullin y Stewart (2006), la revisión se desarrolló en tres etapas como se describe a continuación:

## 5.1 ETAPA 1: Planeación de la revisión

**5.1.1 Definición pregunta problema:** a partir del problema planteado surge la siguiente pregunta de investigación:

¿Cuáles son los rasgos funcionales de comunidades bacterianas asociadas a ecosistemas naturales que han sido estudiados en los últimos diez años?

**5.1.2 Selección de bases de datos:** de acuerdo con su impacto y relevancia se tuvieron en cuenta las bases de datos ScienceDirect, Scopus, Web of Science y SciELO.

**5.1.3 Principios de búsqueda:** se buscaron términos clave (Tabla 6) las cuales surgieron del planteamiento del problema y de la pregunta de investigación. Cada uno de los términos fue validado individualmente en cada una de las bases de datos con el fin de verificar que como producto de su búsqueda se obtuviera información relacionada con rasgos funcionales en bacterias.

**Tabla 6.** Términos de búsqueda para las bases de datos ScienceDirect, Scopus y Web of Science.

Usados en ScienceDirect y Scopus	Usados en Web of Science
1. Bacteria*	9. Bacteria*
2. “Functional trait”	10. “Functional trait”
3. “Trait W/5 function”	11. “Trait NEAR/5 function”
4. “Trait W/5 approaches”	12. “Trait NEAR/5 approaches”
5. “Functional type”	13. “Functional type”
6. “Functional role”	14. “Functional role”
7. “Ecological process”	15. “Ecological process”
8. “Ecosystem service”	16. “Ecosystem service”

**5.1.4 Búsqueda de literatura:** con el apoyo de Servicios Especializados de la Biblioteca Alfonso Borrero Cabal, S.J. de la Pontificia Universidad Javeriana – Sede Bogotá, se

construyeron ecuaciones de búsqueda avanzada a partir de los términos clave mencionados (Tabla 1). En SciELO, ScienceDirect y Scopus estos términos clave fueron buscados en título, resumen y palabras clave usando las categorías *TITLE-ABSTR-KEY* y *TITLE-ABS-KEY* respectivamente, en Web of Science se realizó buscando por tema usando la categoría *TS* y en SciELO no aplica.

Para términos compuestos o frases se usaron comillas (“”), de esta forma el motor de búsqueda examina sustantivos en plural y singular, con ortografía estadounidense o británica e ignora símbolos, puntuación y permite el uso de comodines. El comodín asterisco (\*) se usa para reemplazar (n) número de caracteres en un término o palabra específica. El operador lógico *AND* (y) busca artículos que contengan ambas palabras y *OR* (o) busca artículos que contengan una o ambos términos (ScienceDirect, 2014; Scopus, 2015; Web of Science, 2011).

En algunos términos se usaron operadores de proximidad para restringir la búsqueda a un número de palabras máximo (n) entre dos palabras, en ScienceDirect y Scopus se usó el operador *W/n* (con/n) ej. *Trait W/5 function*, el cual busca documentos en los cuales el término *trait* aparezca a una distancia de 5 palabras o menos del término *function*; para la base de datos Web of Science se usó el operador *NEAR/n* el cual es análogo al anteriormente descrito (ScienceDirect, 2014; Scopus, 2015; Web of Science, 2011).

## **5.2 ETAPA 2: Ejecución de la búsqueda**

**5.2.1 Criterios de inclusión:** Se tuvieron en cuenta únicamente artículos científicos publicados entre enero de 2007 hasta febrero de 2017, disponibles en inglés, portugués y español que respondan a características relacionadas con la aptitud biológica o rasgos funcionales morfológicos, fisiológicos o genéticos para bacterias; sin tener en cuenta un ecosistema particular o distribución geográfica específica.

**5.2.2 Criterios de exclusión:** Se excluyeron documentos diferentes a artículos científicos como: artículos de revisión, libros, informes técnicos, actas de congresos, trabajos de grado, notas cortas, notas editoriales, cartas y publicaciones comerciales, artículos en otro

idioma diferente a español, inglés y portugués, publicaciones presentadas antes del año 2007 o después de enero de 2017. Así mismo, se rechazaron estudios relacionados con áreas de la salud, con microorganismos modificados genéticamente o que no estén presentes en un ambiente natural.

**5.2.3 Selección de información relevante:** para la selección de información se realizaron tres filtros: (1) selección por título, (2) selección por resumen, para determinar si cumple con los criterios de inclusión y exclusión; una vez se identifique que cumple con dichos criterios se sometieron a (3) una lista de verificación (Anexo 1), la cual presenta 12 parámetros divididos en 7 secciones, con el fin de extraer información básica y evaluar la calidad de los artículos.

La lista de verificación de PRISMA-P (2015) fue realizada inicialmente con el fin contribuir en el diseño de protocolos para revisiones sistemáticas y meta-análisis que resuman la información de estudios, particularmente la información de efectos de una intervención o tratamiento en el campo ciencias biomédicas. los lectores pueden usar la lista de verificación para evaluar completamente el reporte de un protocolo publicado; sin embargo, no se recomienda su uso como una herramienta de evaluación para medir la metodología llevada a cabo en otro protocolo de revisión sistemática, ya que no ha sido validada para este uso. A pesar de esto, evaluadores y comités científicos pueden utilizar la lista de verificación para determinar en qué medida los protocolos incluyen la información necesaria.

### **5.3 ETAPA 3.**

**5.3.1 Extracción de información relevante:** una vez sean seleccionados los artículos, con base en los insumos obtenidos de la literatura se realizó una tabla en Microsoft Excel versión 2016, en la cual se clasificaron los rasgos funcionales encontrados como: (1) morfológicos, (2) fisiológicos o (3) genómicos, sus respectivos atributos, con la siguiente información: apellido del autor principal, año, revista, factor de impacto de la revista, tipo de rasgo (morfológico, fisiológico o genómico), atributo (s) del rasgo, metodología planteada por el autor para su medición, entre otros (Anexo D).

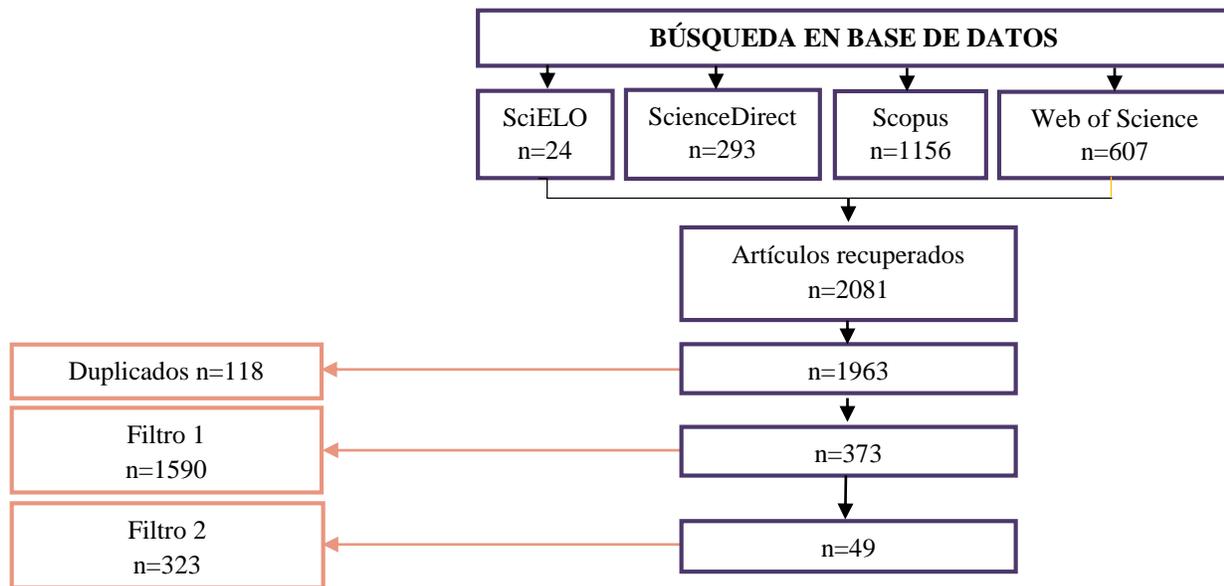
**5.3.3 Análisis estadístico:** cada uno de los estudios se analizó cualitativamente de acuerdo al país, año, tipo de rasgo funcional (morfológico, fisiológico, genómico), tipo de ecosistema, y teniendo en cuenta si se usaron métodos dependientes de cultivo e independientes de cultivo o ambos simultáneamente. Así mismo se evaluó la calidad de cada uno de los artículos en calidad alta, media y baja (A, B, C) (Anexo B).

## 6. RESULTADOS

En esta sección se presenta información asociada a la selección de artículos, características de los estudios incluidos y la evaluación de calidad de cada uno de estos. Así mismo se describen los rasgos funcionales bacterianos encontrados y su respectiva clasificación teniendo en cuenta si responden a características morfológicas, fisiológicas y genómicas, su papel ecológico / ecosistémico y su respuesta a cambios en las condiciones ambientales.

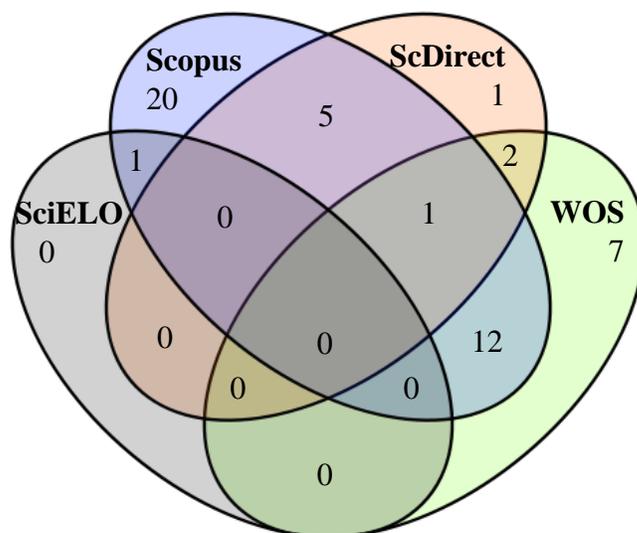
### 6.1 Selección de estudios

A partir de la búsqueda de literatura en las bases de datos SciELO, ScienceDirect, Scopus y Web of Science se recuperaron 2081 artículos publicados entre enero de 2007 y febrero 2017, de los cuales 118 correspondieron a artículos duplicados, es decir, artículos recuperados en más de una base de datos (Fig. 1). Los 1963 artículos restantes fueron sometidos a dos filtros de selección: (1) de acuerdo a los criterios de inclusión y exclusión, y por título y resumen, en el cual se eliminaron 1590 documentos y (2) de acuerdo a la lista de verificación definida *a priori* (Anexo A) en el cual se eliminaron 323 documentos. Finalmente, se seleccionaron 49 artículos (Anexo D) los cuales fueron valorados teniendo en cuenta los criterios de calidad definidos.



**Figura1.** Diagrama de flujo proceso de selección.

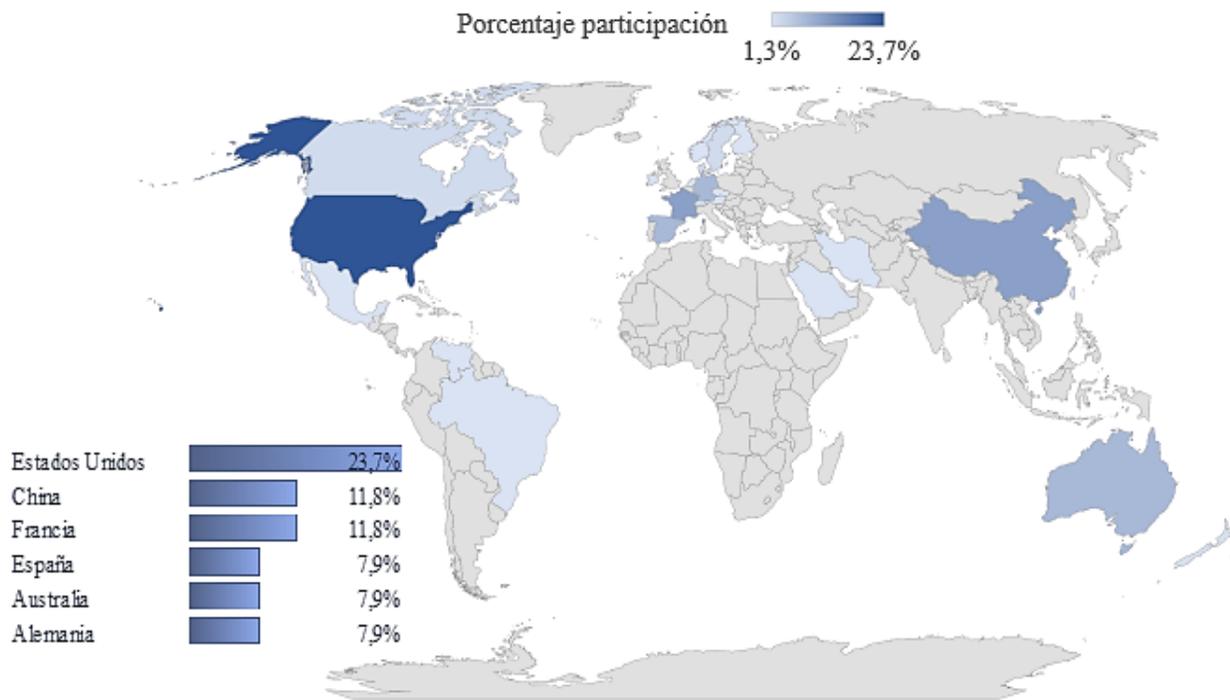
De los 49 artículos incluidos en la revisión 20 correspondieron a estudios únicos provenientes de Scopus, 7 a estudios únicos presentes en WOS, 1 estudio de ScDirect 1 y 0 de SciELO. En cuanto a los artículos compartidos, Scopus compartió 1 artículo con SciELO, 5 con ScDirect y 12 con WOS, para un total de 39 artículos provenientes de Scopus, siendo así la base de datos que más registros aportó a la revisión. Con respecto a WOS y ScDirect, aportaron un total de 22 y 9 artículos respectivamente de los cuales 18 se encuentran depositados en Scopus. Finalmente, SciELO no recuperó artículos únicos y el único artículo recuperado se encontró en Scopus (Fig. 2).



**Figura 2.** Diagrama de Venn representa artículos únicos y compartidos entre las bases de datos SciELO, Scopus, ScDirect y WOS incluidos en la revisión sistemática.

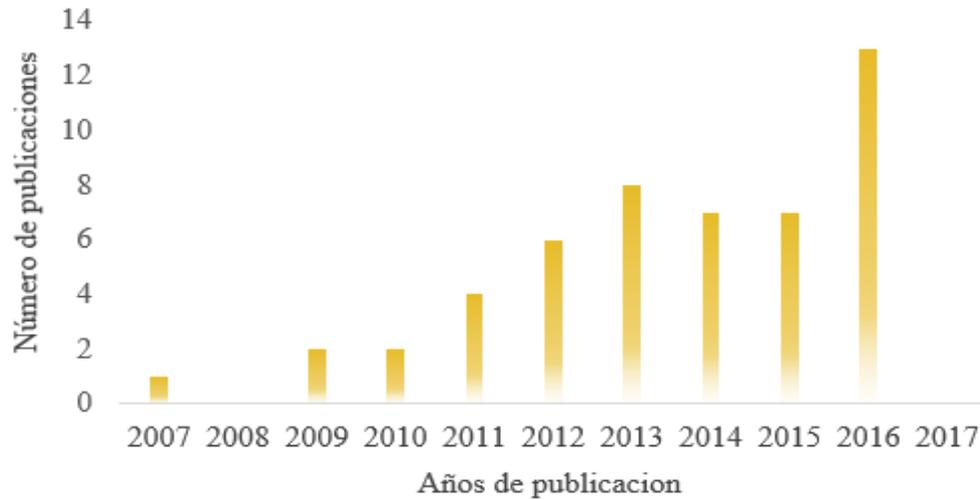
### 6.2 Características de los estudios

De los 49 artículos recuperados el país que mayor porcentaje de participación tuvo fue Estados Unidos, con 18 artículos que corresponden a 23.7% del total de los estudios incluidos, el segundo lugar lo ocuparon China y Francia con 9 artículos cada uno correspondiente al 11.8% respectivamente. Los porcentajes de participación más bajos fueron obtenidos por países de América Latina como Venezuela y Brasil, reportando una participación del 1.3% respectivamente, y participación nula por parte de países como Colombia, Ecuador, Perú, entre otros (Fig. 3).



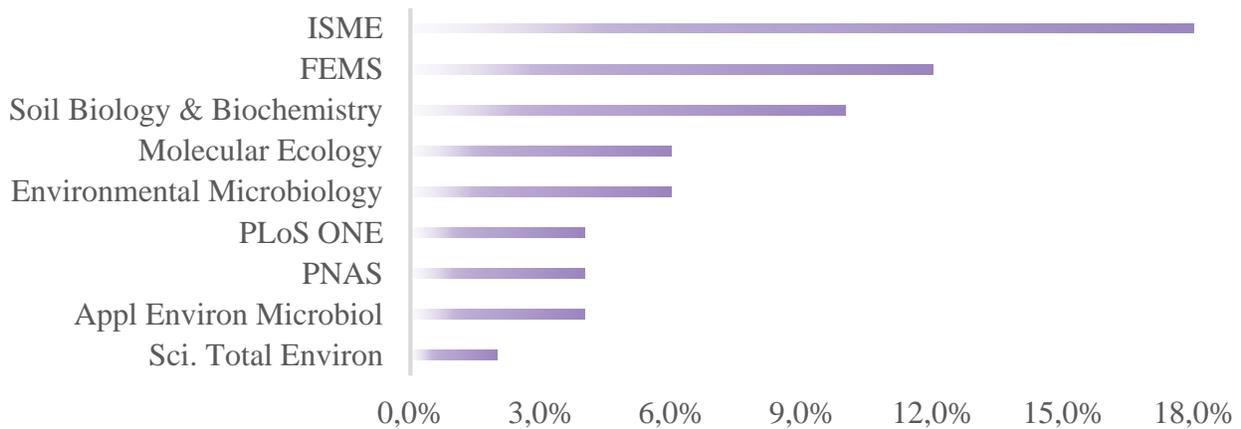
**Figura 3.** Porcentaje de participación a nivel mundial en el estudio de rasgos funcionales bacterianos en el periodo de enero de 2007 a febrero de 2017.

En cuanto al número de publicaciones incluidas en esta revisión en el rango de tiempo comprendido entre enero de 2007 hasta febrero de 2017, se observa que la tendencia va en aumento, los años donde más estudios fueron incluidos fueron 2013 y 2016 con un total de 8 y 16 estudios respectivamente. Pese a que no se hayan incluido artículos realizados en los años 2008 y 2017 el número de publicaciones de los demás años muestra que cada vez son más los estudios dedicados a estudiar atributos funcionales bacterianos en ecosistemas naturales, debido a que cada vez es más evidente su papel en el funcionamiento de los ecosistemas y en la provisión de servicios ecosistémicos (Fig. 5).



**Figura 4.** Publicaciones asociadas a atributos funcionales bacterianos en el periodo de enero de 2007 hasta febrero 2017.

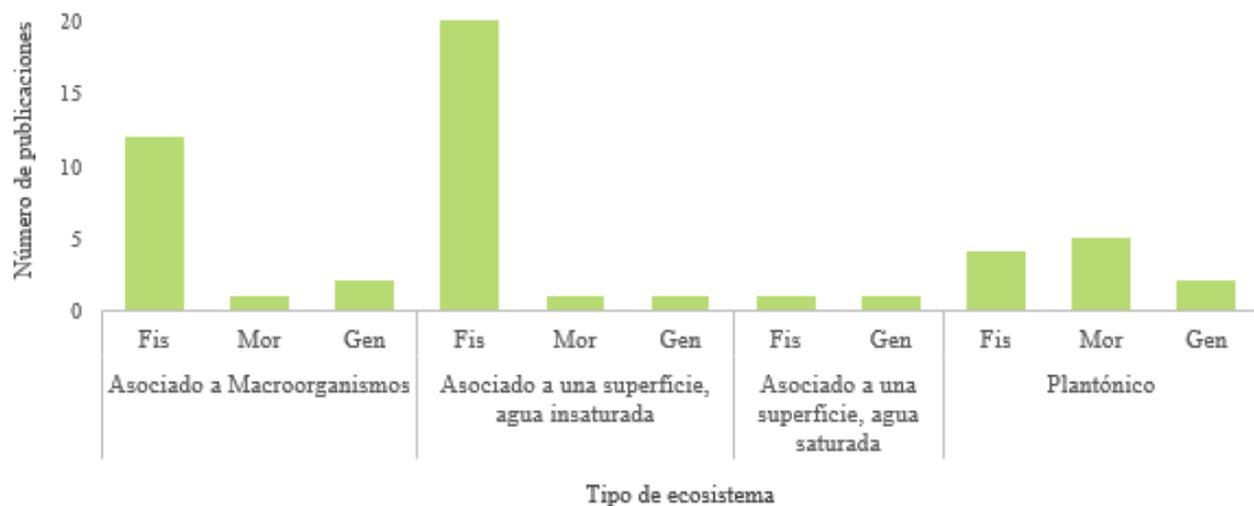
Por otra parte, de los 49 artículos seleccionados las revistas con mayor porcentaje de participación fueron *International Society for Microbial Ecology* (ISME) con el 18% de participación correspondiente a 9 artículos, *Federation of European Microbiological Societies* (FEMS) con el 12% correspondiente a 6 artículos (Fig. 4).



**Figura 5.** Porcentaje de participación de las 9 revistas que presentaron mayor número de publicaciones de estudios asociados rasgos funcionales bacterianos desde enero de 2007 hasta febrero de 2017.

Respecto a la información asociada a rasgos funcionales bacterianos morfológicos (Mor), fisiológicos (Fis) y genómicos (Gen) recuperada de los 49 artículos, se analizó cuantos rasgos funcionales fueron evaluados asociados a cada uno de los ecosistemas descritos por Konopka (2006) (Fig. 5).

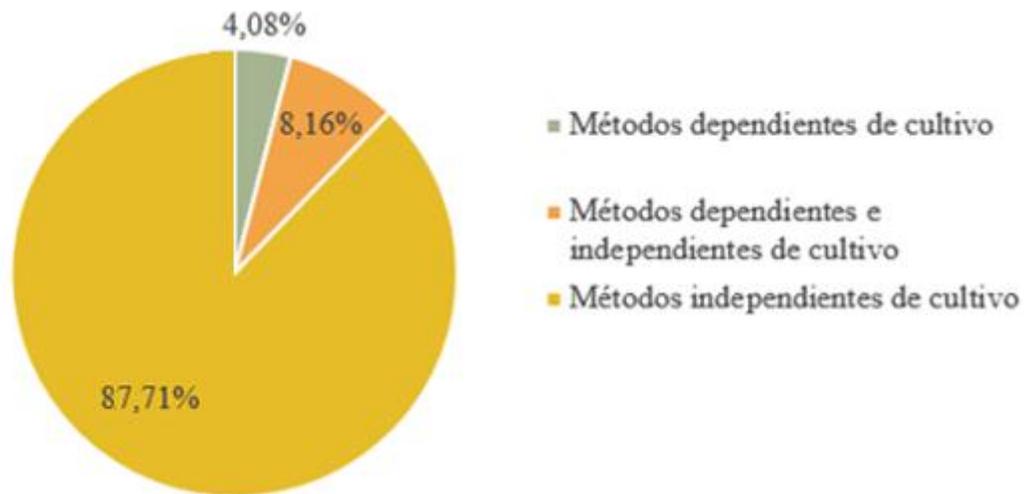
Para los ecosistemas Asociadas a macroorganismos (ej. Tracto gastro intestinal de animales, rizósfera y otros microorganismos) y a Superficies con agua insaturada (ej. Suelos no inundables y superficies), se observó que en su mayoría se estudiaron características fisiológicas de las bacterias. En ecosistemas Asociados a superficies con agua saturada (ej. Cuerpos de agua dulce y sedimentos) no se encontraron estudios que exploraran atributos morfológicos, así mismo no se encontró diferencia en el número de estudios asociados a atributos fisiológicos y genómicos. Por último, en cuanto a los trabajos relacionados a ecosistemas planctónicos (ej. Mar abierto y lagos), la mayor parte de estudios se centraron en características morfológicas y fisiológicas.



**Figura 6.** Número de publicaciones asociadas a rasgos fisiológicos (Fis), morfológicos (Mor) y genómicos (Gen) en cada uno de los ecosistemas microbianos de acuerdo a la definición brindada por Konopka (2006).

Respecto a las metodologías usadas para aproximarse al estudio de estos rasgos funcionales el 88% está asociado a métodos independientes de cultivo como lo son *Polymerase Chain Reaction*

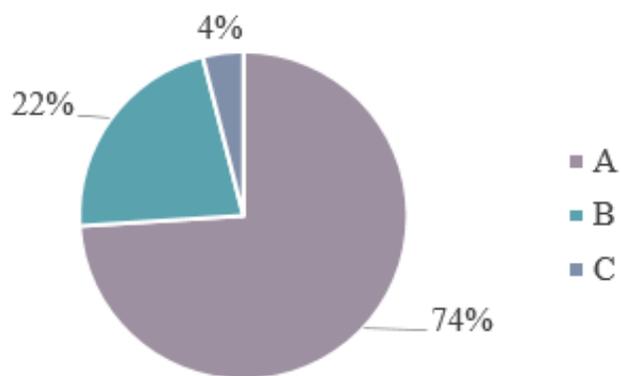
(PCR), técnicas de secuenciación como Illumina, y ómicas principalmente metagenómica. Asociado a métodos dependientes de cultivo sólo el 4,08% de los estudios realizó este tipo de metodología principalmente las asociadas a evaluar promoción de crecimiento vegetal, y el 8,16% al uso de ambos métodos (Fig. 7).



**Figura 7.** Porcentaje de metodologías usadas en cada uno de los artículos.

### 6.3 Calidad de los artículos

La calidad de cada uno de los artículos fue determinada de acuerdo a la puntuación obtenida en lista de verificación modificada de PRISMA-P (2015) (Anexo A). Teniendo en cuenta que el mayor puntaje que cada artículo pudo alcanzar es 8,5 y el menor puntaje 0, los artículos fueron clasificados en calidad alta, aceptable y baja (Fig. 8). Se clasificaron con calidad alta (A) aquellos artículos que obtuvieron puntajes entre 8.5 y 8.0, con calidad media (B) los que obtuvieron puntajes entre 7.5 y 7 y artículos con calidad baja (C) artículos con puntajes entre 6.5 y 6 (Anexo E). Aquellos artículos que obtuvieron un puntaje menor a 6 no fueron incluidos en la revisión ya que no cumplen con los criterios de calidad descritos previamente.



**Figura 8.** Porcentaje de calidad de los artículos incluidos en la revisión, clasificados como calidad alta (A), calidad media (B) y calidad baja (C).

## 6.4 Rasgos funcionales bacterianos

A continuación, se describen 33 rasgos funcionales a partir de una revisión sistemática de literatura científica. Se encuentran clasificados en rasgos funcionales morfológicos, fisiológicos y genómicos, así mismo se presenta su relación ecológica o ecosistémica y la respuesta de cada uno de estos a la variación en condiciones ambientales. Estos fueron seleccionados de acuerdo a su relación con los procesos ecosistémicos y con su respuesta al cambio ambiental.

### 6.4.1 Rasgos morfológicos

En esta sección se describen 7 rasgos morfológicos usados por diferentes investigadores a nivel mundial en el estudio de diversidad funcional bacteriana en distintos tipos de ecosistemas.

Rasgo	Atributo	Relación ecológica o ecosistémica	Respuesta a variación ambiental	Referencia
<b>Acuaporinas</b>	Presente	Regulan el paso del agua a través de la membrana celular equilibrando la presión osmótica.	Responde a los ciclos de inundación – sequía, y estrés osmótico.	(Aanderud et al., 2011).
	Ausente			
<b>Proteorodopsina</b>	Presente	Estas proteínas fotoactivas permiten a la bacteria crecer y orientarse en ecosistemas acuáticos, transforman la energía lumínica en energía química (ATP).	Responde a cambios en la intensidad lumínica, o en la disponibilidad de nutrientes.	(Nguyen et al., 2015)
	Ausente			
<b>Capsula</b>	Presente	Esta capa rígida protege la célula de ser fagocitada, de desecación, y favorece la adhesión en hospederos.	Responde a cambios a la sequía, presencia de metales pesados, antibióticos y fagos.	(Fierer et al., 2013).
	Ausente			

<b>Capa S</b>	Presente	Proporciona protección contra enzimas proteolíticas, fagocitosis y bacteriófagos, mejora estabilidad de la pared celular, y modifica las cargas superficiales que influyen en la interacción con otros microorganismos.	(Wasmund et al., 2015).
	Ausente		
<b>Motilidad</b>	Flagelo	Asociado con la capacidad de dispersión.	(Bravo et al., 2013; Fierer et al., 2013).
<b>Tamaño</b>	Pequeño < 4µm	Bacterias de hábito planctónico de tamaño pequeño son más susceptibles de ser fagocitadas por otros organismos.	
	Grande > 4µm		
<b>Hábito de vida</b>	Planctónico	Hábito de vida libre, se encuentran en flotación y participan en la cadena alimenticia, siendo consumidas principalmente por zooplancton.	Se presenta mayor abundancia de estas cuando hay una alta disponibilidad de macronutrientes como carbono, nitrógeno, fósforo y azufre.  (Atkinson et al., 2011).
	Biopelícula	La formación de biopelículas implica la liberación de polímeros, ácidos nucleicos y proteínas que favorecen la resistencia frente a condiciones ambientales adversas, facilita la colonización y crecimiento en otros organismos, y confiere ventajas asociadas a comunicación e interacciones sintróficas entre microorganismos debido a la proximidad de los individuos en esta.	Su composición química varía de acuerdo a la presión osmótica, y a la humedad, cuando esta disminuye aumenta la tasa de formación de biopelículas con el fin de favorecer la retención de agua en ecosistemas expuestos a ciclos de sequía e inundación.  (Lennon et al., 2016; Zhang et al., 2016).
	BChl a/b, carotenoides	Fijan CO <sub>2</sub> por la ruta de las pentosas fosfato (Calvin-Benson-Bassham).	

<b>Pigmentos fotosintéticos</b>	BChl a/c/d/e, carotenoides	Fijan CO <sub>2</sub> por la ruta de los ácidos tricarbónicos (Arnon-Buchanan) en condiciones anaerobias. Así mismo están asociadas a procesos como fijación de nitrógeno y en asociación simbióticas.	Responden a cambios en la intensidad lumínica como periodos luz - oscuridad, y a cambios en la disponibilidad de CO <sub>2</sub> y nitrógeno.  (Zeng et al., 2014).
	BChl a/c, carotenoides	Fijan CO <sub>2</sub> por la ruta de la 3-Hydroxypropionato (Fuchs-Holo) en condiciones aerobias.	
	BChl g, carotenoides		
	BChl a/c, carotenoides	Fijan CO <sub>2</sub> mediante una ruta metabólica desconocida en condiciones de aerobiosis.	
	BChl a, carotenoides		

### 6.4.2 Rasgos fisiológicos

En esta sección se describen 18 rasgos funcionales fisiológicos usados por diferentes investigadores a nivel mundial en el estudio de diversidad funcional bacteriana. Estos son sensibles a variaciones en condiciones ambientales locales, regionales y/o globales, influyen aspectos como productividad primaria y ciclos biogeoquímico en ecosistemas tanto acuáticos como terrestres.

Rasgo	Atributo	Relación ecológica o ecosistémica	Respuesta a variación ambiental	Referencia
<b>Mineralización de carbono</b>		Favorece el ciclaje de carbono mediante la oxidación de materia orgánica por medio del proceso de respiración aeróbica hasta CO <sub>2</sub> y H <sub>2</sub> O, en consecuencia, aumenta el CO <sub>2</sub> el cual es usado como	Su tasa disminuye en respuesta cambios en el uso del suelo y el uso intensivo de fertilizantes.	(Antony-Babu et al., 2013; Banerjee et al., 2016; Fanin et al., 2015; Fierer et al., 2012; Wasmund

		indicador de la respiración de las comunidades.		et al., 2015).
<b>Oxidación anaerobia de metano</b>		Usan metano (CH <sub>4</sub> ) como única fuente de carbono en condiciones anaerobias y lo oxidan en CO <sub>2</sub> regulando así los sumideros de metano atmosférico. Así mismo, está acoplada a reducción de compuestos como nitrato (NO <sub>3</sub> ), hierro (Fe) y manganeso (Mn).	Responde a disturbios antropogénicos como cambio en el uso de la tierra, acidificación y depósitos de nitrógeno, aumenta con el incremento de temperatura y se inhibe con la alta salinidad.	(Bissett et al., 2012; Chiri et al., 2014).
<b>Degradación de oxalacetato</b>		Es de gran importancia ya que permite la acumulación de toneladas de carbono provenientes de CO <sub>2</sub> atmosférico en la corteza terrestre en geomorfos estables de roca calcita.	Responden positivamente a la presencia de otros organismos como hongos y plantas, con los cuales establecen relaciones simbióticas que favorecen el incremento el pH en el suelo y facilita la precipitación de carbonato de calcio (CaCO <sub>3</sub> ).	(Bravo et al., 2013; Wasmund et al., 2014).
<b>Descomposición de biomasa de origen vegetal y fúngico</b>	Almidón Celobiosa Celulosa Hemicelulosa Quitina	Degradan la mayor reserva de carbono en ecosistemas terrestres, la cual provee C en la cadena trófica; sin embargo, debido a la estructura de las cadenas de carbono los hongos de podredumbre blanca son los principales descomponedores y las bacterias están en un papel secundario. De su degradación se derivan productos como acetato, butirato, propionato, H <sub>2</sub> , CO <sub>2</sub> y amonio los cuales sirven de sustratos para microorganismos metanógenos y plantas favoreciendo el flujo de nutriente y energía.	Responden negativamente cambios en el uso del suelo, a bajas concentraciones de oxígeno y bajo porcentaje de humedad.	(Aanderud et al., 2016; Antony-Babu et al., 2013; Berlemont et al., 2012; Lladó et al., 2015).

<b>Fijación de nitrógeno</b>	Está asociada a la captura de nitrógeno atmosférico ( $N_2$ ) y su subsecuente reducción en amonio ( $NH_4^+$ ) o amoniaco ( $NH_3$ ). Favorece la producción primaria de ya que genera formas asimilables para otros microorganismos, plantas, esponjas y corales. Así mismo, es considerada una alternativa a el uso de fertilización nitrogenada.	Su actividad enzimática se ve inhibida en presencia de oxígeno, $NH_3$ , $NO_3$ y algunos aminoácidos, así como al uso excesivo de fertilizantes.	(Antony-Babu et al., 2013; Banerjee et al., 2015; Bates et al., 2011; Berlanga et al., 2016; Diouf et al., 2009).
<b>Amonificación</b>	Transforma compuestos orgánicos nitrogenados como urea y ácido úrico en amoníaco ( $NH_3$ ), amonio ( $NH_4^+$ ) usado por otros microorganismos y plantas principalmente, favoreciendo así la producción primaria de los ecosistemas.	Responde negativamente a cambios en el uso del suelo y a concentraciones elevadas de fertilizantes nitrogenados.	(Yao et al., 2013).
<b>Nitrificación</b>	En este se lleva a cabo la oxidación de amoníaco ( $NH_3$ ) o amonio ( $NH_4^+$ ) a nitrito ( $NO^{-2}$ ), y subsecuentemente a nitrato ( $NO^{-3}$ ). El $NO^{-2}$ es tóxico para los seres vivos y en ambientes con un alto grado de perturbación suele acumularse por lo cual es indicador de contaminación.	La oxidación completa hasta $NO^{-3}$ se ve inhibida por alto grado de contaminación o cambios en patrones de uso de suelo.	(Le Roux et al., 2007).
<b>Denitrificación</b>	En este proceso ocurre en condiciones anaerobias, donde el ( $NO^{-3}$ ) y ( $NO^{-2}$ ) es reducido a nitrógeno gaseoso ( $N_2$ ), por medio de este el nitrógeno retorna a la atmosfera. Sin este el nitrógeno permanecería disuelto en los cuerpos de agua favoreciendo la eutrofización, pérdida de especies, de potabilidad y de nitrógeno atmosférico.	Es inhibido en presencia de oxígeno y por el incremento de temperatura ya que no permite su conversión completa a nitrato ( $NO^{-3}$ ) aumentando la concentración de nitrito ( $NO^{-2}$ ), y toleran aumento en la salinidad.	(Boulêtreau et al., 2012; Hall et al., 2012).

<b>Oxidación anaeróbica del amonio (Anammox)</b>		<p>Este proceso favorece la remoción de nitrógeno, ya que el amonio (<math>\text{NH}_4^+</math>) es directamente oxidado a nitrógeno gaseoso (<math>\text{N}_2</math>) en condiciones anaerobias, este a diferencia de la nitrificación y denitrificación no requiere fuentes de carbono externas, demanda de oxígeno, presenta bajo consumo de energía y no genera productos secundarios contaminantes como el nitrito (<math>\text{NO}^-</math>).</p>	<p>(Yao et al., 2013).</p>
<b>Solubilización de fosfato</b>	<p>Sideróforos Fitasa Ácidos orgánicos</p>	<p>Debido a que el fósforo es un factor limitante debido a su baja movilidad la solubilización de fosfato mineral es de gran importancia para la provisión de aniones ortofosfato para la promoción de crecimiento vegetal.</p>	<p>Se han registrado mayores tasas de solubilización en presencia de sales de amonio, así como de los cambios en el pH que genera aumento de la concentración de ácidos orgánicos y de compuestos quelantes.  (Banerjee et al., 2015; Bates et al., 2011; Wu et al., 2016; Zhang et al., 2016).</p>
<b>Reducción de sulfato</b>		<p>Proceso crucial para el final del ciclo del carbono y el azufre en ecosistemas anaerobios, contribuyen a mantener el ambiente en bajas concentraciones de oxígeno, está involucrado en la descomposición y mineralización de materia orgánica y oxidar múltiples sustratos, favoreciendo así el flujo de materia y energía.</p>	<p>En ecosistemas naturales contribuye a generar un medio anóxico y en simbiosis se encuentra presente en el intestino de animales favoreciendo su nutrición.  (Colin et al., 2013; Berlanga et al., 2016).</p>
<b>Producción de metabolitos secundarios</b>	<p>Antibióticos</p>	<p>Protege a las comunidades de posibles competidores.</p>	<p>Está asociada con una elevada tasa de competencia con otros microorganismos por la explotación de recursos los cuales incrementan la producción de estos compuestos.</p>

	Compuestos orgánicos volátiles	Están involucrados en la inhibición de patógenos de plantas, estimulación de crecimiento vegetal, defensa y crecimiento.	Responde a cambios en los factores ambientales de la rizósfera, y a la presencia de fertilizantes.	(Asari et al., 2016; Wu et al., 2016; Yu et al., 2013).
<b>Producción de fitohormonas</b>	Ácido indolacético	Estimula el desarrollo radical, la germinación. el desarrollo de yemas y la formación de frutos.		(Wu et al., 2016; Yuan et al., 2015).
	Giberelina			(Yuan et al., 2015).
<b>Producción de factores de nodulación</b>	N - acetilglucosaminiltransferasa	Estos actúan como señalizadores que inducen la formación de nódulos en la raíz de las plantas.	Responde negativamente a la salinidad y a la presencia de contaminantes.	(Diouf et al., 2009).
<b>Producción de biopolímeros</b>	Ácidos polihidroxialcanoicos (PHAs)	Llevan a cabo la conversión de compuestos químicos con alto contenido de carbono en energía, biomasa en gránulos de reserva de carbono. En ocasiones degradan fuentes de carbono contaminantes de suelos.	La producción de PHAs ocurre bajo condiciones limitantes de crecimiento por nutrientes y disponibilidad de fuentes de carbono en exceso.	(Goudarztalejerdi et al., 2015; Zhang et al., 2016).
<b>Resistencia a especies reactivas de oxígeno</b>	Catalasa	Protegen a las células de los potenciales daños causados por las especies reactivas del oxígeno como iones oxígeno y peróxidos que pueden ser inducidos por iones de metales eliminando radicales libres.		(Wu et al., 2016; Zhang et al., 2016).
	Citocromo			
	Ferroquelato reductasa			
	Ferroquetalasa			
	Superóxido dismutasa			
Superóxido reductasa				
<b>Resistencia</b>	Antibióticos	Sintetizan enzimas hidrolíticas que degradan el compuesto antimicrobiano que degrada la célula.	Esta aumenta en respuesta al incremento del compuesto contaminante, sin embargo, cuando la concentración sobre pasa el umbral de	(Antony-Babu et al., 2013; Banerjee et al., 2015; Zhang et al., 2016).
	Metales pesados	Mediante mecanismos de disminución de la acumulación de un ion mediante por transporte activo, o segregación de		

		cationes, entre otros, disminuye la carga del contaminante, presentando así un importante papel en la biorremediación.	actividad se ve disminuida.	
<b>Dormancia</b>	Esporulación	Favorece la permanencia frente a condiciones adversas disminuyendo su tasa metabólica.	Responden a disminución de macronutrientes, especialmente carbono y nitrógeno, así como a cambios en factores ambientales.	(Aanderud et al., 2011; Fierer et al., 2012).

### 6.4.3 Rasgos genómicos

En esta sección se describen 7 rasgos funcionales genómicos, los cuales muestran cómo las bacterias se relacionan con el ambiente. Algunos rasgos genómicos son compartidos a través del árbol de la vida, estos pueden ser usados para entender compensaciones asociadas a estrategias particulares que contribuyen a adaptaciones (Barberán et al. 2014).

Rasgo	Atributo	Relación ecológica o ecosistémica	Referencia
<b>Tamaño del genoma</b>	Grande	Refleja una adaptación a la complejidad externa del medio ambiente, microorganismos de vida libre presentan genomas más largos y versátiles en contraste con los organismos que habitan ambientes más estables.	(Barberán et al., 2014; Horn et al., 2016).
	Pequeño	Así mismo, los genomas largos tienden a ser más susceptibles a transferencia horizontal de genes (THG) de organismos distantemente relacionados, almacenan genes asociados a metabolismo secundario, y tienden a presentar más sistemas de restricción comparados con genomas cortos.	
<b>Contenido G+C</b>	Valor en porcentaje (%)	En el ADN las bases nitrogenadas guanina y citocina están unidos por tres enlaces de hidrógeno lo que permite que sea más fuerte y más resistente a la desnaturalización por efecto de la temperatura, por lo que el contenido GC tiende así a ser mayor en los hipertermófilos.	(Barberán et al., 2014; Horn et al., 2016; Penn et al., 2009).

<b>Elementos accesorios</b>	Plásmidos	Estas moléculas de ADN extracromosómico contienen genes adicionales que no portan información esencial, sino que codifican para características que confieren ventajas adaptativas bajo condiciones de crecimiento determinadas.	(Barberán et al., 2014).
	Transposones	Modifica el ADN transportando un gen de un cromosoma a otro o eliminándolo completamente causando mutaciones o modificando la longitud del genoma.	(Barberán et al., 2014).
	Elementos conjugativos integrativos	Presentan capacidad de insertar genes en el cromosoma bacteriano confiriendo ventajas adaptativas.	(Barberán et al., 2014).
<b>Defensa contra fagos</b>	Repeticiones palindrómicas cortas agrupadas y regularmente interespaciadas (CRISPR)	Estas repeticiones conservadas reconocen secuencias específicas y envían nucleasas para cortar y degradar esos elementos génicos exógenos provenientes de virus, fagos y plásmidos, protegiendo así el ADN.	(Horn et al., 2016).
	Sistema de restricción-modificación	Marcen su propio DNA por medio de metilaciones o fosforilaciones que permiten reconocer y destruir el ADN exógeno.	
	Limitación del crecimiento del fago	Línea de defensa que hace que el fago sea degradado en la etapa inicial de infección a través de las endonucleasas de restricción específicas.	
<b>Operón rRNA</b>	Número de copias	Partiendo del hecho que los organismos con mayor número de copias responden más rápidamente a la variación en la disponibilidad de nutrientes, el número de copias de este tipo de acuerdo a la especie bacteriana, está relacionado con la tasa y la eficiencia con que se dan los procesos celulares como la tasa de crecimiento, esporulación, motilidad y competencia.	(Barberán et al., 2014; Nemergut., 2016; Horn et al., 2016; Penn et al., 2009).
<b>Islas genómicas</b>		Son regiones específicas del cromosoma que generalmente son adquiridas por THG, albergan características funcionales adaptativas de los genes de las islas, que en este caso se expresan frente a cambio en la disponibilidad de nutrientes, alta presión lumínica en poblaciones ecológicamente distintas.	(Penn et al., 2009).

<b>Pseudogenes</b>	Son secuencias de nucleótidos que no expresan ninguna función.	(Penn et al., 2009).
<b>Evidencia de Transferencia Horizontal de Genes (THG)</b>	Es una de las formas de evolución horizontal más comunes, transfiere genes asociados a resistencia a antibióticos, degradación de compuestos y demás características relacionadas con adaptación y virulencia.	(Penn et al., 2009).

## 7. DISCUSIÓN

Esta es la primera revisión de literatura orientada a identificar y resumir investigaciones enfocadas en el estudio de características funcionales de bacterias asociadas a ecosistemas naturales, las cuales presentan un papel fundamental en el estudio del funcionamiento de los ecosistemas y por consiguiente la provisión de SE. En este trabajo se identificaron los rasgos funcionales que han sido estudiados a nivel mundial, su papel ecológico y su respuesta a la variación ambiental con base en la experiencia de otros investigadores.

### 7.1 Consideraciones metodológicas

#### 7.1.1 Estrategias de búsqueda y selección de estudios

De los 49 artículos recuperados con base en los términos de búsqueda descritos (Tabla 5), el 13% de los autores (Barberán et al., 2012; 2015, Chhabra et al., 2013, Diouf et al., 2010, Lennon et al., 2016, Uroz et al., 2009, Yuan et al., 2015) se refirieron a los atributos funcionales bacterianos con el término rasgo funcional (en inglés *Functional trait*), los demás estudios se refirieron a estos bajo términos de búsqueda asociados al funcionamiento de los ecosistemas como “*Functional role*” (Soares et al., 2016) y “*Functional type*” (Zeng et al., 2014). Así mismo, se encontraron estudios con palabras clave asociadas a rasgos funcionales como “*Ecosystem role*”, “*Ecosystem función*” y “*Fitness*”, los cuales no fueron incluidos como términos clave, pero que de ser incluidos podrían aumentar el número de artículos recuperados.

El país que mayor porcentaje de participación tuvo fue Estados Unidos, en segundo lugar, China y Francia con un porcentaje de participación de 23.7 y 11.8 % respectivamente (Fig. 3). Países como Brasil y Venezuela fueron los únicos representantes de América Latina que participaron en al menos un estudio, y países como Colombia, Perú y Ecuador, entre otros, presentaron participación nula, lo cual a su vez explica porque la base de dato SciELO proporcionó un valor tan bajo de artículos con respecto a Scopus. Así mismo es preciso aclarar que las contribuciones realizadas por Brasil y Venezuela fueron realizadas en revistas internacionales como *Microbial Ecology* recuperadas de Scopus, por lo cual tampoco aportaron estudios a SciELO. Las revistas que mayor porcentaje de participación tuvieron fueron revistas especializadas en ecología microbiana y que publican investigaciones realizadas a nivel mundial como *International Society for Microbial Ecology* (ISME), y *Federation of European Microbiological Societies* FEMS.

Por otra parte, en cuanto a las metodologías empleadas para el estudio de los rasgos funcionales bacterianos, se observó que el 4.08% de los estudios usó métodos dependientes de cultivo, como en el caso de los estudios realizados para evaluar promoción de crecimiento vegetal en medios de cultivo específicos Asari et al., (2016) y Yu et al, (2013) (Anexo D). Sin embargo, se estima que el 99.8% de las bacterias son no cultivables en condiciones de laboratorio, por lo cual este tipo de metodologías tiende a subestimar la composición real de las comunidades bacterianas CITA. Además, cuando se estudian los organismos cultivables en laboratorio los rasgos fenotípicos pueden tener poca semejanza con los rasgos funcionales que exhiben cuando crecen en el ambiente natural (Lennon et al. 2012).

En el 85.71% de los estudios hicieron uso de métodos independientes de cultivo como PCR, RT-PCR, DGGE, Illumina HiSeq, 454 pirosecuenciación, bibliotecas de clones, árboles filogenéticos, y ómicas como metagenómica, entre otros (Anexo D). Estas técnicas brindan una descripción de la diversidad microbiana comparada con los métodos convencionales dependientes de cultivo (Fierer et al., 2012). Sin embargo, el enfoque molecular presenta limitaciones debido a que recupera secuencias de genes y proteínas en una muestra y no las asocia al organismo que las posee, y tampoco reconoce la aparición de nuevos genes y enzimas (Konopka, 2009).

Por su parte, el uso del enfoque filogenético ha sido ampliamente discutido por la amplia variación genética debido a que la mayor parte de rasgos funcionales no son filogenéticamente conservados, ya que las bacterias presentan evolución vertical y horizontal, en la cual la transferencia horizontal de genes presenta un papel fundamental (Morrissey et al., 2016). Sin embargo, hay un pequeño rango de rasgos funcionales conservados como es el caso de la oxidación de metano, por el contrario, funciones ecológicas como la fijación de nitrógeno, desnitrificación, reducción de sulfito y la reducción de nitrato están distribuidas a través de un amplio rango de taxones (Konopka, 2009).

### **7.1.2 Rasgos funcionales bacterianos**

A partir de los 49 artículos recuperados se encontraron 33 rasgos funcionales, relacionados con biorremediación (Goudazaztalejerdi et al., 2015), promoción de crecimiento vegetal (Asari et al., 2016), relaciones simbióticas con organismos acuáticos (Lema et al., 2016), biogeografía

(Barberán et al., 2014) entre otros, identificados por su relación con los procesos ecosistémicos y su respuesta ambiental.

De los rasgos funcionales morfológicos el más estudiado es la formación de biopelículas (Lennon et al., 2016; Zhang et al., 2016), ya que está asociado con la resistencia a sequía favoreciendo la retención de agua y nutrientes, así mismo, está asociado a la resistencia a contaminantes como metales pesados y antibióticos, por lo cual es considerado uno de los rasgos funcionales respuesta más importante. Además, se estima que en la naturaleza el 99% de las comunidades bacterianas se encuentran en dicha conformación (Nazar et al., 2007).

Los rasgos funcionales fisiológicos son probablemente los que mayor variación presentan, debido a que responden rápidamente a cambios en la disponibilidad de nutrientes, en factores ambientales y cambios en el uso de hábitat. Los rasgos encontrados en su mayor parte están asociados a los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno, fósforo y azufre, los cuales favorecen el flujo de materia y energía.

Asociado al ciclo del carbono, el rasgo funcional más estudiado fue la mineralización de carbono (Antony-Babu et al., 2013; Banerjee et al., 2016; Fanin et al., 2015; Fierer et al., 2012; Wasmund et al., 2015) y degradación de biomasa de origen vegetal y fúngico (Aanderud et al., 2016; Antony-Babu et al., 2013; Berlemont et al., 2012; Lladó et al., 2015), asociados con la oxidación de celulosa, hemicelulosa, almidón y quitina, los cuales son la mayor reserva de carbono en los ecosistemas terrestres, debido a su papel en el mantenimiento de la fertilidad del suelo, productividad de los cultivos, y demás funciones cruciales para la integridad ecológica y ambiental.

Sin embargo, es preciso aclarar que en dichos procesos las bacterias presentan un papel secundario, ya que debido a la estructura de los compuestos aromáticos que componen derivados de estos como la lignina son los hongos de podredumbre blanca quienes realizan la mayor parte de este proceso y las bacterias presentan un papel secundario (Berlemont et al., 2013).

Relacionado al ciclo del nitrógeno se destacaron rasgos como fijación de nitrógeno (Antony-Babu et al., 2013; Banerjee et al., 2015; Bates et al., 2011; Berlanga et al., 2016; Diouf et al., 2009) y al ciclo del fósforo solubilización de fosfato (Banerjee et al., 2015; Bates et al., 2011; Wu et al., 2016; Zhang et al., 2016), las cuales se relacionan con la productividad primaria de los

ecosistemas, y procesos asociados a actividades de interés económico como agricultura. De igual forma estos rasgos han sido estudiados en bacterias asociadas a macroorganismos simbiotes como hongos (Banerjee et al., 2016), plantas (Asari et al., 2016), corales (Yang et al., 2014) y esponjas (Horn et al., 2016), ejerciendo funciones en su desarrollo, defensa y nutrición lo cual favorece el mantenimiento de la biodiversidad y en consecuencia la

Los rasgos funcionales genómicos recuperados en su mayoría están relacionados con características asociadas al *fitness* relacionado a la supervivencia y división del organismo. El más estudiado fue el número de copias del operón rRNA (Barberán et al., 2014; Nemergut., 2016; Horn et al., 2016; Penn et al., 2009), está asociado con la respuesta a la variación ambiental, un mayor número de copias está relacionado con un mayor uso de nutrientes y con la tasa y la eficiencia en la que se dan los procesos celulares como la tasa de crecimiento, esporulación, motilidad y competencia.

Se debe tener en cuenta que los rasgos anteriormente descritos fueron los que con mayor frecuencia se encontraron en estos estudios, sin embargo, para aplicar el enfoque basado en rasgos funcionales de comunidades bacterianas primero se deben identificar cuáles rasgos son más relevantes para ser medidos, teniendo en cuenta que la importancia relativa de los rasgos funcionales puede variar con las condiciones ambientales, de modo que unos rasgos pueden desempeñar un papel funcional más importante que otros (Barberán et al. 2014). Así mismo, se deben tener en cuenta parámetros fisicoquímicos ya de la medición de los rasgos y de la información ambiental es posible entender cuáles factores determinan el ensamblaje de determinadas comunidades bacterias y realizar predicciones de cómo responde la provisión de servicios ecosistémicos bajo distintos escenarios de cambio (Nemergut et al., 2013).

## 8. CONCLUSIONES

- Los rasgos funcionales fisiológicos estudiados a nivel mundial están relacionados principalmente con los ciclos biogeoquímicos como fijación de nitrógeno, solubilización de fosfato y mineralización de carbono, involucrados el flujo de materia y energía en los ecosistemas.
- Rasgos funcionales de mayor interés están los asociados al estudio y mejoramiento de los

sistemas productivos agrícolas debido a su importancia económica y alimentaria.

- El diseño de esta revisión sistemática demostró ser útil en la recolección de información basada en la evidencia asociada a rasgos funcionales bacterianos en sistemas naturales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Akobeng A (2014) Principles of evidence based medicine. Evidence Based Child Health 1(1):837-839.
- Allison SD Martiny JB (2008) Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities PNAS 105(1):11512-11519
- Amend AS et al. (2016) Microbial response to simulated global change is phylogenetically conserved and linked with functional potential. ISME 10(1):109-118
- Antony-Babu et al. (2013) Black truffle-associated bacterial communities during the development and maturation of *Tuber melanosporum* ascocarps and putative functional roles. Environmental microbiology 12-17 doi:10.1111/1462-2920.12294
- Asari S, Matzén S, Petersen M, Bejai S y Meijer J (2016) Multiple effects of *Bacillus amyloliquefaciens* volatile compounds: plant growth promotion and growth inhibition of phytopathogens. Federation of European microbiological society 92(1):1-11
- Atkinson C, Golladay S, First M (2011) Water Quality and Planktonic Microbial Assemblages of Isolated Wetlands in an Agricultural Landscape. Wetlands 31:885–894
- Azam F Smith D Steward G Hangstrom A (1993) Bacteria-Organic matter coupling and it's significance for oceanic carbon cycling. Microbial Ecology 28(1):167-170.
- Balado M, Lemos M, Osorio C (2012) Integrating conjugative elements of the SXT/R391 family from fish-isolated Vibrios encode restriction–modification systems that confer resistance to bacteriophages. Federation of European microbiological society 457-467
- Banerjee et al. (2015) Determinants of bacterial communities in Canadian agroforestry systems. Environmental microbiology 1-12 doi:10.1111/1462-2920.12986

- Banerjee S, Kirkby C, Schmutter C, Bissett A, Kirkegaard A, Richardson A (2016) Network analysis reveals functional redundancy and keystone taxa amongst bacterial and fungal communities during organic matter decomposition in an arable soil 97(1):188-198
- Barberán A, Fernández-Guerra A, Bohannan B, Casamayor E (2012) Exploration of community traits as ecological markers in microbial metagenomes. *Molecular Ecology* 21:1909-1917
- Barberán A, Ramirez K, Leff JW, Bradford MA, Wall DH, Fierer N (2014) Why are some microbes more ubiquitous than others? Predicting the habitat breadth of soil bacteria. *Ecology Letters* 1:1-9 doi:10.1111/ele.12282
- Bardgett, R-, Freeman, Castle, N. (2008) Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *International Society for Microbial Ecology (ISME)*, 281:805-814.
- Bastardo A, Bastardo H y Rosales, J. (2007) Functional diversity of the heterotrophic bacteria in the lower Orinoco river, Venezuela. *Ecotropicos*, 20(1):15-23.
- Bates S, Cropsey G, Caporaso G, Knight R, Fierer N (2011) Bacterial Communities Associated with the Lichen Symbiosis. *Applied and Environmental Microbiology* 77(4):1309-1314
- Bell T Newman J Silverman B Turner S y Lilley A (2005) The contribution of species richness and composition to bacterial services *Nature*, 436(1):1157-1160
- Beltrán O (2005) Revisión sistemática de la literatura. *Rincón Epidemiológico* 20(1):60-69.
- Beltrán Y, Cerqueda-García D, Tas N, Thomé P, Iglesias-Prieto R Falcón L (2016) Microbial composition of biofilms associated with lithifying rubble of *Acropora palmata* branches. *FEMS* 92:1-10
- Berlanga M, Llorens C, Comas J y Guerrero R (2016) Gut bacterial community of the xylophagous cockroaches *Cryptocercus punctulatus* and *Parasphaeria boleiriana* 1-16
- Berlemont By Martiny A (2013) Phylogenetic Distribution of Potential Cellulases in Bacteria. *Applied and environmental microbiology* 79:1545-1554
- Bissett A, Abell G, Bodrossy L, Richardson A y Thrall P (2012) Methanotrophic communities in Australian woodland soils of varying salinity. *FEMS* 80:685-695 doi:10.1111/j.1574-6941.2012.01341.x

- Blondel J. (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100(1):223-231.
- Boulêtreau S, Salvo A, Mastrorillo S y Garabetian F (2012) Temperature dependence of denitrification in phototrophic river biofilms. *Science of the total environment* 416:323-328
- Bravo D, Cailleau G, Bindschedler S, Simon A, Job D, Verrecchia E y Junier P (2013) Isolation of oxalotrophic bacteria able to disperse on fungal mycelium. *FEMS*
- Calow, P. (1987) Towards a definition of functional ecology. *Jstor*, 1(1), 57-61.
- Canfield, DGlazer, Ay Falkowski, P. (2010) The evolution and future of earth's nitrogen cycle. *Science*, 330(1), 192-196.
- Cerqueda-García, Dy Falcón, L. (2016) La construcción del nicho y el concepto de holobionte, hacía la reestructuración de un paradigma. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(1), 239-241.
- Chapin III F Walker B Hobbs R Hooper D Lawton J Sala O y Tilman D (1997) Biotic control over the functioning of ecosystems *Science* 277(1) 500-504
- Chhabra S, Brazil D, Morrissey J, Burke J, O'Gara F, Dowling D (2013) Characterization of mineral phosphate solubilization traits from a barley rhizosphere soil functional metagenome. *MicrobiologyOpen* 2(5):717-724 doi:10.1002/mbo3.110
- Chiri E, Nauer P, Henneberger R, Zeyer J, Schroth M (2015) Soil-methane sink increases with age in forefields of Alpine glaciers 84:83-95
- Colin Y, Goñi-Urriza M, Caumette P, Guyoneaud R (2012) Combination of high throughput cultivation and dsrA sequencing for assessment of sulfate-reducing bacteria diversity in sediments. *FEMS* 83:26-37
- Córdoba-Tapia F y Zambrano L (2015) La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas Revista científica de ecología y medio ambiente* 24(3):78-87
- Cornelissen et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of
- de Bello F et al. (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity Conservation*, 19(1), 2873-2893. doi:10.1007/s10531-010-9850-9.

- Diouf et al. (2009) Phylogenetic analyses of symbiotic genes and characterization of functional traits of Mesorhizobium spp. strains associated with the promiscuous species Acacia seyal Del. Applied microbiology 108:818-830 doi:10.1111/1574-6941.12007
- Fanin N y Bertrand I (2016) Aboveground litter quality is a better predictor than belowground Microbial communities when estimating carbon mineralization along land-use gradient. Soil Biology & Biochemistry 94:48-60
- Ferenci T (2016) Trade-off mechanisms shaping the diversity of bacteria. Trend in Microbiology 24(3):209-223.
- Fierer et al. (2012) Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. PNAS 109(52):21390-21395
- Fierer N et al. (2012) Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. PNAS, 109(52), 21390-21395.
- Forsberg et al. (2014) Structural and functional characterization of a conserved pair of bacterial cellulose-oxidizing lytic polysaccharide monoxygenases. PNAS 111(23):8446-8451
- Gamfeldt L Hillebrand H y Jonsson P (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. Ecology 89(5):1223-1231.
- Gaston, K. (2010) Biodiversity. Sodhi, Ehrlich, P. (Ed.) *Conservation biology for All* (pp. 27-42) Oxford: Oxford University Press.
- Geber M Griffen L (2003) Inheritance and natural selection on functional traits. International Journal Plant Science 3(1):21-42.
- Goudarztalejrdi A, Tabatabaei M, Eskandari H, Mowla D, Iraj A (2015) Evaluation of bioremediation potential and biopolymer production of pseudomonads isolated from petroleum hydrocarbon-contaminated areas. Environmental Science Technology
- Green J Bohannan B Whitaker R (2008) Microbial Biogeography: From Taxonomy to Traits. Science 320(1):1039-1042.
- Guiller, P y O'Donovan, G. (2002) Biodiversity and ecosystem function: do species matter? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 102(3), 129-139.

- Hallin S, Welsh A, Stenstrom J, Hallet S, Enwall K, Bru D, Philippot (2012) Soil Functional Operating Range Linked to Microbial Biodiversity and Community Composition Using Denitrifiers as Model Guild. *PlosOne* 7(12):1-8
- Hamilton, A. (2005) Species diversity or biodiversity?. *Journal of Environmental Management*. Vol 75 89-92.
- Hooper D et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1):3-35.
- Horn et al. (2016) An enrichment of CRISPR and other defense-related features in marine sponge-associated Microbial metagenomes. *Frontiers in microbiology* 7:1-15
- Horner-Devine, M y Bohannan, B. (2006) Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. *Ecology* 87(7) pp 100-108.
- Horner-Devine, MCarney, KBohannan, B. (2003) An ecological perspective on bacterial biodiversity. *The Royal Society*, 271(1), 113–122. Doi: 10.1098/rspb.2003.2549.
- Koh et al. (2010) Proteorhodopsin-Bearing Bacteria in Antarctic Sea Ice. *Applied and environmental microbiology* 76(17):5918-5925
- Konopka A (2009) What is microbial community ecology? *International Society for Microbial Ecology (ISME)* 3(1):1223-1230.
- Konopka A (2015) Dynamics in microbial communities: unraveling mechanisms to identify principles *International Society for Microbial Ecology (ISME)* 9(1):1488-1495
- Krause, SLe Roux, XNiklau, PVan Bodegom, PLennon, JBertilsson, SGrossart, HPhilippot, LBodelier, P. (2014) Trait-based approaches for understanding microbial biodiversity and ecosystem functioning. *Frontiers in Microbiology*, 5(1), 1-10. doi: 10.3389/fmicb.2014.00251.
- Le Roux et al. (2008) Effects of aboveground grazing on coupling among nitrifier activity, abundance and community structure. *ISME* 2:221-232
- Lema k, Bourne D, Willis B (2014) Onset and establishment of diazotrophs and other bacterial associates in the early life history stages of the coral *Acropora millepora*. *Molecular Ecology* 23:4682-4695

- Lennon J Aanderud Z Lehmkuhl B y Schoolmaster D (2012) Mapping the niche space of soil microorganisms using taxonomy and traits. *Ecology* 93(8):1867-1879.
- Lennon J y Lehmkuhl (2016) A trait-based approach to bacterial biofilms in soil. *Environmental microbiology*
- Lladó S, Zifcakova L, Vetrovsky T, Eichlevrova I, Baldrian P (2015) Functional screening of abundant bacteria from acidic forest soil indicates the metabolic potential of Acidobacteria subdivision 1 for polysaccharide decomposition. *Biology Fertil Soils* doi:10.1007/s00374-015-1072-6
- Lorens-Mares et al. (2015) Connecting biodiversity and potential functional role in modern euxinic environments by microbial metagenomics. *ISME* 9:1648-1661
- Mace GM Norris K Fitter AH (2012) Biodiversity and Ecosystem services a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution* 27(1):19-26
- Martín-López B y Montes C (2011) Biodiversidad y servicios de los ecosistemas. Biodiversidad y servicios de los ecosistémicos ante el cambio global.
- Martiny A Treseder K y Pusch G (2013) Phylogenetic conservatism of functional traits in microorganisms. *International Society for Microbial Ecology (ISME)* 7(1):830-838
- McGill, BEnquist, BWeiher, Ey Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4) 178-185.
- MEA (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington, DC: Island Press.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Moher et al. PRISMA-P Group. (2015) Preferred reporting items for systematic review and meta-analysis protocols (PRMSA-P) 2015 statement. (2015) *Systematic Reviews*. 4(1), 1-9.
- Mooney HA (1996) Functional roles of biodiversity: A global perspective. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), of the International Council of Scientific Unions (ICSU) and of the United Nations Environment Programme (UNEP)

- Mooney HA (2012) The debate on the role of biodiversity in ecosystem functioning. In: Loreau M (ed) *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, New York, USA, pp 12-17.
- Moore, J. (2001) Diversity, taxonomic versus functional. *Encyclopedia of Biodiversity, Volume 2*. (pp. 205-215) Academic Press.
- Naciones Unidas. (1992) *Convention on Biological Diversity*. Recuperado de [www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf](http://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf)
- Nemergut DR et al. (2013) Patterns and Processes of Microbial Community Assembly. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 7(1):342-356
- Nguyen D, Maranger R, Belangué V, Coll-Lladó, Lovejoy C, Pedrós-Alió C (2015) Winter diversity and expression of proterhodopsin gene in a polar ocean. *ISME* 9:1835-1845
- Orlandi L Cianruso M Menezes D (2015) Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação* 13(1):112-116.
- Patin N, Dunca K, Dorrestein P, Jensen P (2016) Competitive strategies differentiate closely related species of marine actinobacteria. *ISME* 10:478-490
- Penn et al. (2009) Genomic islands link secondary metabolism to functional adaptation in marine Actinobacteria. *ISME* 3:1193-1203
- Petchey OL y Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5(1):402-411.
- Petchey, O& Gaston, K. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecological Letters*, 9(1), 741-758.
- Pires et al. (2015) Interaction between resource identity and bacterial community composition regulates bacterial respiration in aquatic ecosystems. *Brazilian Journal of Biology*, (75)4, 150-S157. Doi:10.1590/1519-6984.07714
- Prosser J Bohannan B Curtis T Ellis R Firestone M Freckleton R Green J Killham K Lennon L Osborn M Sloan M van der Gast C y Young P (2007) The role of ecological theory in microbial ecology *Nature* 5(1):384-392.

- Pullin A y Stewart G (2006) Guidelines for Systematic Review in Conservation and Environmental Management. *Conservation Biology* 20(6):1627-1656 doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00485.x
- Roger et al. (2016) Effects of multiple dimensions of bacterial diversity on functioning, stability and multifunctionality. *Ecology*, 97(10), 2716-2728.
- Schneider et al. (2012) Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *ISME* 6:1749-1762
- ScienceDirect (2014) *Guía rápida de referencia*. Recuperado de [www.americalatina.elsevier.com](http://www.americalatina.elsevier.com).
- Scopus (2015) *Guía rápida de referencia*. Recuperado de [www.americalatina.elsevier.com/sul/es/material\\_apoio/3617Versao%20Scopus%20Quick%20Reference%20Guide%20ES\\_SUL.pdf](http://www.americalatina.elsevier.com/sul/es/material_apoio/3617Versao%20Scopus%20Quick%20Reference%20Guide%20ES_SUL.pdf).
- Sloan D, Moran N (2012) Endosymbiotic bacteria as a source of carotenoids in whiteflies. *Biology letters* 8:986-989
- Soares M, Li H, Kowalski, Bergen M, Torres M, White J (2016) Functional Role of Bacteria from Invasive *Phragmites australis* in Promotion of Host Growth. *Plant-microbe interactions* doi:10.1007/s00248-016-0793-x
- Suding K Lavorel S Chapin III F Cornelissen J Díaz S Garnier E Goldberg D Hopper D Jackson S Navas M (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14(1):1125-1140.
- Tilman D (2001) Functional diversity *Encyclopedia of Biodiversity*, 3(1), 109-120.
- Tilman D Knops J Wedin D Reich P Ritchie M & Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277(1):1300-1302.
- UK National Ecosystem Assessment (2011) *The UK National Ecosystem Assessment: Synthesis of the Key Findings* UNEP-WCMC, Cambridge
- Urbina-Cardona JN Bernal EA Giraldo-Echeverry N y Echeverry-Alcendra A (2015) El monitoreo de herpetofauna en los procesos de restauración ecológica: indicadores y métodos. En: Aguilar-Garavito M. y W. Ramírez (eds.) Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, Colombia pp 134-250.

- Uroz S, Calvaruso C, Turpault M, Sarniguet A, Boer W, Leveau J, Frey-Klett (2009) Efficient mineral weathering is a distinctive Functional trait of the bacterial genus *Collimonas*. *Soil Biology & Biochemistry* 41:2178-2186
- Vellend M (2010) Conceptual synthesis in Community Ecology. *The quarterly review of biology* 58(2):183-206
- Vidal M, Oramas J, Borroto R (2015) Systematic Reviews. *Educación Médica Superior* 29(1):198-207.
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, y Garnier E (2001) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(1):882-892.
- Wasmund et al. (2014) Genome sequencing of a single cell of the widely distributed marine subsurface Dehalococcoidia, phylum Chloroflexi. *ISME* 8:383-397
- Web of Science. (2011) *Quick reference guide*. Recuperado de [werken.ubiobio.cl/documentos/guias\\_usuario\\_ebd/isi\\_tarjeta\\_de\\_consulta\\_rapida.pdf](http://werken.ubiobio.cl/documentos/guias_usuario_ebd/isi_tarjeta_de_consulta_rapida.pdf).
- Wu et al. (2016) Biological Potential of Bioorganic Fertilizer Fortified with Bacterial Antagonist for the Control of Tomato Bacterial Wilt and the Promotion of Crop Yields. *Journal Microbiological Biotechnology* 26(10):1755-1764
- Yang et al. (2014) The microbial gene diversity along an elevation gradient of the Tibetan grassland. *ISME* 8:430-440
- Zamora A Malaver N y Ramos J (2012) Microbial functional analysis: A estimator of community structure and diversity. *Acta biológica venezolana*, 32(1), 57-86
- Zeng Y, Feng F, Medova H, Dean J, Koblizek (2014) Functional type 2 photosynthetic reaction centers found in the rare bacterial phylum Gemmatimonadetes. *PNAS* 111(21):7795-7800
- Zhang N, Xia J, Yu X, Ma K, Wan S (2011) Soil Microbial Community changes and their linkages with ecosystem carbon Exchange under asymmetrically diurnal warming. *Soil Biology & Biochemistry* 43(1):2053-2059
- Zhu J, Dai W, Qiu Q, Dong C, Zhang J, Xiong J (2016) Contrasting ecological processes and functional compositions between intestinal bacterial community in healthy and diseased shrimp. *Host microbiome interactions* doi 10.1007/s00248-016-0831-8

## ANEXOS

### ANEXO A

Lista de verificación. Modificado de PRISMA-P (2015).

	<b>Lista de verificación</b>	<b>N°</b>
<b>Nombre del artículo:</b>		
<b>Autores:</b>		
<b>Aspecto</b>	<b>N°</b>	<b>Parámetro</b>
Administrativo	1.a	¿Cuál es el factor de impacto de la revista? Q1:      Q2:      Q3:      Q4:
	1.b	¿Presenta conflictos de interés? Sí:      Parcialmente:      No:
Introducción	2.a	¿Presenta referencias actualizadas a la fecha de publicación? Sí:      Parcialmente:      No:
	2.b	¿Describe claramente los objetivos de la investigación? Sí:      Parcialmente:      No:
Metodología	3.a	¿Describe detalladamente la metodología? Sí:      Parcialmente:      No:
	3.b	¿Muestra una metodología acorde a los resultados mostrados? Sí:      Parcialmente:      No:
	3.c	¿Presenta Sesgos metodológicos? Sí:      Parcialmente:      No:
Resultados / Discusión	4.b	¿En caso de mencionar otros grupos taxonómicos, los rasgos funcionales de bacteria tuvieron prioridad en el estudio? Sí:      Parcialmente:      No:
	4.c	¿Hace evidente la interpretación ecológica o papel ecológico del rasgo bacteriano evaluado? Sí:      Parcialmente:      No:
Aprobado:      Sí:      No		
Firma de revisor:		

## ANEXO B

Formato de recolección de datos

Características de los estudios incluidos	N°
<b>Información general</b>	
1. Título del estudio	
2. Autores	
3. Año de publicación	
4. Título de la revista	
5. País / Locación del estudio	
<b>Información específica</b>	
1. Rasgo	
2. Ecosistema	
<b>Aprobado</b>	
<b>Observaciones</b>	
<b>Firma de revisor:</b>	

## ANEXO C

Ecuaciones de búsqueda

### Ecuación de búsqueda ScienceDirect

TITLE-ABSTR-KEY(( bacteria\* AND "functional trait" ) OR ( bacteria\* AND "functional role" ) OR ( bacteria\* AND trait W/5 function ) OR ( bacteria\* AND trait W/5 approaches ) OR ( bacteria\* AND "functional type" ) OR ( bacteria\* AND "ecosystem service" ) OR ( bacteria\* AND "ecological process" ))[All Sources(Agricultural and Biological Sciences, Biochemistry, Genetics and Molecular Biology, Chemistry, Computer Science, Earth and Planetary Sciences ,Environmental Science, Immunology and Microbiology)].

### Ecuación de búsqueda Scopus

TITLE-ABS-KEY ( ( bacteria\* AND "functional trait" ) OR ( bacteria\* AND "functional role" ) OR ( bacteria\* AND trait W/5 function ) OR ( bacteria\* AND trait W/5 approaches ) OR ( bacteria\* AND "functional type" ) OR ( bacteria\* AND "ecosystem

service") OR ( bacteria\* AND "ecological process" )) AND ( LIMIT-TO ( SRCTYPE , "j  
 ") ) AND ( LIMIT-TO ( SUBJAREA , "AGRI " ) OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " IMMU  
 ") OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " BIOC " ) OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " ENVI  
 ") OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " EART " ) OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " MULT  
 ") OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " CHEM " ) OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " COMP  
 ") OR LIMIT-TO ( SUBJAREA , " PHYS " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , "MEDI  
 ") OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " ENGI " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " CENG  
 ") OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " PHAR " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " MATE  
 ") OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " MATH " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " NEUR  
 ") OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " SOCI " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " DECI  
 ") OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " ENER " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " ECON  
 ") OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " ARTS " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " HEAL  
 ") OR EXCLUDE ( SUBJAREA , " VETE " ) OR EXCLUDE ( SUBJAREA , "NURS  
 ") ) AND ( LIMIT-TO ( DOCTYPE , "ar " ) OR LIMIT-TO ( DOCTYPE , " re  
 ") ) AND ( LIMIT-TO ( PUBYEAR , 2017 ) OR LIMIT-  
 TO ( PUBYEAR , 2016 ) OR LIMIT-TO ( PUBYEAR , 2015 ) OR LIMIT-  
 TO ( PUBYEAR , 2014 ) OR LIMIT-TO ( PUBYEAR , 2013 ) OR LIMIT-  
 TO ( PUBYEAR , 2012 ) OR LIMIT-TO ( PUBYEAR , 2011 ) OR LIMIT-  
 TO ( PUBYEAR , 2010 ) OR LIMIT-TO ( PUBYEAR , 2009 ) OR LIMIT-  
 TO ( PUBYEAR , 2008 ) OR LIMIT-TO ( PUBYEAR , 2007 ) ) AND ( LIMIT-  
 TO ( LANGUAGE , "English " ) OR EXCLUDE ( LANGUAGE , "Chinese  
 ") ) AND ( EXCLUDE ( EXACTKEYWORD , "Mice" ) OR EXCLUDE ( EXACTKEYWO  
 RD , "Mouse" ) OR EXCLUDE ( EXACTKEYWORD , "Animal  
 Cell" ) OR EXCLUDE ( EXACTKEYWORD , "Animal  
 Experiment" ) ) AND ( EXCLUDE ( EXACTKEYWORD , "Mutation" ) OR EXCLUDE ( E  
 XACTKEYWORD , "Mutagenesis, Site-  
 Directed" ) OR EXCLUDE ( EXACTKEYWORD , "Site Directed Mutagenesis" ) )

---

### **Ecuación de búsqueda Web of Science**

(TS=((Bacteria\* AND "functional trait") OR (Bacteria\* AND "functional role") OR (Bacteria\*  
 AND trait NEAR/5 function) OR (Bacteria\* AND "functional type") OR (Bacteria\* AND  
 "ecosystem service") OR (Bacteria\* AND "ecological process")) NOT WC=( SURGERY OR  
 RESPIRATORY SYSTEM OR PHARMACOLOGY PHARMACY OR PERIPHERAL  
 VASCULAR DISEASE OR BIOTECHNOLOGY APPLIED MICROBIOLOGY OR  
 PATHOLOGY OR ONCOLOGY OR IMMUNOLOGY OR NEUROSCIENCES OR  
 MEDICINE RESEARCH EXPERIMENTAL OR MEDICINE LEGAL OR MATHEMATICAL  
 COMPUTATIONAL BIOLOGY OR MATERIALS SCIENCE MULTIDISCIPLINARY OR  
 INFECTIOUS DISEASE OR VETERINARY SCIENCES OR FOOD SCIENCE  
 TECHNOLOGY OR ENERGY FUELS OR DEVELOPMENTAL BIOLOGY OR  
 HEMATOLOGY OR DERMATOLOGY OR CRYSTALLOGRAPHY OR CRITICAL CARE  
 MEDICINE OR URBAN STUDIES OR CARDIAC CARDIOVASCULAR SYSTEMS OR

---

CHEMISTRY INORGANIC NUCLEAR OR CHEMICAL PHYSICAL OR MEDICINE  
GENERAL INTERNAL OR NANOSCIENCE NANOTECHNOLOGY OR PHYSICS FLUIDS  
PLASMAS OR POLYMER SCIENCE OR RHEUMATOLOGY OR SPECTROSCOPY OR  
SUBSTANCE ABUSE OR UROLOGY NEPHROLOGY OR ENDOCRINOLOGY  
METABOLISM OR CHEMISTRY MEDICINAL OR NUTRITION DIETETICS ) NOT SU= (   
GASTROENTEROLOGY HEPATOLOGY OR ENGINEERING OR TOXICOLOGY OR  
NUTRITION DIETETICS OR ENDOCRINOLOGY METABOLISM ))

---

## ANEXO D

...

Autor principal	Año	Título del artículo	Título revista	Países	Tipo de ecosistema	Tipo de rasgo(s)	Rasgo /atributo	Metodología
Antony-Babu	2013	Black truffle-associated bacterial communities during the development and maturation of <i>Tuber melanosporum</i> ascocarps and putative functional roles	Environmental Microbiology	Francia Estados Unidos China	Asociado a Macroorganismos	Fisiológico	Ciclaje de nitrógeno Degradación de compuestos orgánicos Degradación materia orgánica Resistencia a metales pesados Resistencia a antibióticos	TTGE Fingerprint, PCR, pirosecuenciación, Fluorescence hybridization, GeoChip microarreglos.
Asari	2016	Multiple effects of <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> volatile compounds: plant growth promotion and growth inhibition of phytopathogens	FEMS	Suecia Dinamarca	Asociado a macroorganismos	Fisiológico	Producción de Compuestos Orgánicos Volátiles (COVs)	Pruebas de crecimiento e inhibición de patógenos en Agar PDA y TSA, análisis de exudados vegetales y COVs.
Atkinson	2011	Water Quality and Planktonic Microbial Assemblages of Isolated Wetlands in an Agricultural Landscape	Wetlands	Estados Unidos	Plantónico	Morfológico	Tamaño celular	Citometría de flujo.
Balado	2013	Integrating conjugative elements of the SXT/R391 family from fish-isolated <i>Vibrios</i> encode restriction-modification systems that confer resistance to bacteriophage	FEMS	España	Asociado a macroorganismos	Genómico	Resistencia a bacteriófagos	Polymerase Chain Reaction (PCR), secuenciación, RT-PCR, Clonación de plásmidos específicos y ensayos de infección.
Banerjee	2015	Determinants of bacterial communities in Canadian agroforestry systems	Environmental Microbiology	Canadá Australia	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Ciclaje de nitrógeno Ciclaje de fósforo	Polymerase Chain Reaction (PCR), 464 pirosecuenciación.

Banerjee	2016	Network analysis reveals functional redundancy and keystone taxa amongst bacterial and fungal communities during organic matter decomposition in an arable soil	Soil Biology & Biochemistry	Australia	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Descomposición de materia orgánica	Microcosmos, Polymerase Chain Reaction (PCR), 464 pirosecuenciación.
Barberán	2012	Exploration of community traits as ecological makers in microbial metagenomes	Molecular Ecology	Estados Unidos España	Asociado a una superficie, agua insaturada	Genómico	Características genómicas estructurales	Metagenómica y análisis bioinformático.
Barberán	2014	Why are some microbes more ubiquitous than others? Predicting the habitat breadth of soil bacteria	Ecology Letters	Estados Unidos	Asociado a una superficie, agua saturada	Genómico	Características genómicas estructurales	Extracción de ADN con el kit MoBio PowerSoil DNA, secuenciación con Illumina HiSeq2000, análisis filogenético y bioinformático.
Bates	2011	Bacterial Communities Associated with the Lichen Symbiosis	Applied and Environmental Microbiology	Estados Unidos	Asociado a macroorganismos	Fisiológico	Fijación de nitrógeno solubilización de fosfato	Extracción con kit MoBio PowerSoil DNA, PCR, bar-coded Pirosecuenciación y análisis filogenéticos.
Berlanga	2016	Gut Bacterial Community of the Xylophagous Cockroaches <i>Cryptocercus punctulatus</i> and <i>Parasphaeria boleiriana</i>	PLoS ONE	España	Asociado a macroorganismos	Fisiológico	reducción de sulfato metanogénesis hidrogenotróficos	454 pirosecuenciación, librerías de clones, análisis bioinformáticos.
Berlemont	2013	Phylogenetic Distribution of Potential Cellulase in Bacteria	Environmental and Microbiology	Estados Unidos	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Degradación celulosa	Análisis filogenético y agrupación
Bissett	2012	Methanotrophic communities in Australian woodland soils of varying salinity	FEMS	Australia	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Mineralización de carbono	Extracción de ADN kit Powersoil DNA (MO-BIO), PCR, microarreglos
Boulêtreau	2012	Temperature dependence of denitrification in phototrophic river biofilms	Science of the Total Environment	Francia	Plantónico	Fisiológico	Denitrificación	Medición de actividad enzimática y cromatografía de gas.

Bravo	2013	Isolation of oxalotrophic bacteria able to disperse on fungal mycelium	FEMS	Alemania	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	fungus-driven oxalotrophic bacterial dispersal in soils.	Medios de cultivo específicos para aislamiento como agar Schelgel AB+Ca <sub>2</sub> , extracción kit Analytik Jena InnuPrep, PCR.
Chhabra	2013	Characterization of mineral phosphate solubilization traits from a barley rhizosphere soil functional metagenome	MicrobiologyOpen	Irlanda	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Solubilización de fosfato mineral	Extracción mediante protocolo de Brady (2007), construcción de librerías de fósmidos, conformación de solubilización de Ca <sub>3</sub> (PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> .
Chiri	2015	Soil methane sink increase with soil age in forefields of Alpine glaciers	Soil Biology & Biochemistry	Suiza	Asociado a una superficie, agua saturada	Fisiológico	Oxidación de metano	Protocolo de CH <sub>4</sub> en suelo, secuenciación, PCR, qPCR, (T-RFLP) y fingerprinting para comparar comunidades.
Colin	2013	Combination of high throughput cultivation and <i>dsrA</i> sequencing for assessment of sulfate-reducing bacteria diversity in sediments	FEMS	Francia	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Reducción de sulfato	Extracción con kit Powersoil DNA, PCR, medio de cultivo específico para experimento, microplates, high-throughput y librerías de clones.
Nguyen	2015	Winter diversity and expression of proteorhodopsin genes in a polar ocean	ISME	Canadá	Plantónico	Morfológico	Proteorodopsina	Extracción de DNA protocolo Aljanabi y Martínez (1997), PCR, análisis filogenético, análisis de variables ambientales, librerías de clones, DGGE, fingerprinting.
Diouf	2010	Phylogenetic analysis of symbiotic genes and characterization of functional traits of <i>Mesorhizobium</i> spp. strains associated with the promiscuous species <i>Acacia seyal</i> Del.	Journal of Applied Microbiology	Francia	Asociado a macroorganismos	Fisiológico	Producción de factores de nodulación y fijación de nitrógeno.	

Fanin	2016	Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient	Soil Biology & Biochemistry	Francia Suecia	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Mineralización de carbono	Cultivo de bacterias Microcosmos, monosacáridos liberados por hidrólisis evaluados por HPAEC, ensayos enzimáticos
Fierer	2011	Cross-biome metagenomic analysis of soil microbial communities and their functional attributes	PNAS	Estados Unidos Australia	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Resistencia a antibióticos	Metagenómica, Illumina HiSeq2000
Goudarztalejerd	2015	Evaluation of bioremediation potential and biopolymer production of pseudomonads isolated from petroleum hydrocarbon-contaminated areas	International Journal of Environmental Science and Technology	Irán	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Producción de polihidroxicarbonatos (PHAs) y desnitrificación	Cultivo en caldo Trypticase Soya (TSB), agar cetrimide, pruebas Voges-Proskauer (VP), Rojo de metilo (RM), gelatina, motilidad, MacConkey, pigmentos, ureasa, indol, reducción nitrato, lactosa, glucosa, maltosa, cultivo PHAs protocolo de Goh y Tan (2012), evaluación con luz UV, Extracción método de Franzetti y Scarpellini (2007), PCR secuenciación.
Hallin	2012	Soil Functional Operating Range Linked to Microbial Biodiversity and Community Composition Using Denitrifiers as Model Guild	PLoS ONE	Francia	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Denitrificación	microcosmos, Extracción ADN método ISO 11063, PCR, análisis de diversidad basados en RFLP y análisis filogenéticos.
Horn	2016	An Enrichment of CRISPR and Other Defense-Related Features in Marine Sponge-Associated Microbial Metagenomes	Frontiers in Microbiology	Alemania	Asociado a macroorganismos	Genómico	Características genómicas de defensa	Extracción por medio del kit FastDNA, metagenoma, secuenciación Illumina MiSeq2000, comparaciones de características genómicas, análisis bioinformático.

Koh	2010	Proteorhodopsin-Bearing Bacteria in Antarctic Sea Ice	Applied and Environmental Microbiology	Nueva Zelanda	Plantónico	Morfológico	Proteorodopsina	Extracción de genes y transcritos, extracción de RNA usando mini kit Qiagen y PCR.
Le Roux	2007	Effects of aboveground grazing uncoupling among nitrifier activity, abundance and community structure	ISME	Francia Alemania	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Nitrificación	Actividad nitrificación de acuerdo con metodología de Lensi et al., (1986), cuantificación qPCR, caracterización kit FastDNA SPIN, análisis filogenético.
Lema	2014	Onset and establishment of diazotrophs and other bacterial associates in the early life history stages of the coral <i>Acropora millepora</i>	Molecular Ecology	Australia	Asociado a macroorganismos	Fisiológico	Fijación de nitrógeno	Extracción ADN mediante kit Powerplant, pirosecuenciación.
Lennon	2016	A trait-based approach to bacterial biofilms in soil	Environmental Microbiology	Estados Unidos	Asociado a una superficie, agua insaturada	Morfológico	Formación biopelícula	Estimación curva de crecimiento (Mmax), análisis producción de biopelícula mediante tinción con cristal violeta (O'Toole et al., 1999).
Lladó	2015	Functional screening of abundant bacteria from acidic forest soil indicates the metabolic potential of Acidobacteria subdivision 1 for polysaccharide decomposition	Biology and Fertility of Soils	República checa	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Degradación de polisacáridos de origen vegetal y fúngico	Extracción de DNAY RNA por el método de Miller modificado por Sagova-Mareckova et al, 2008, PCR, secuenciación Illumina MiSeq y pruebas de actividad enzimática
Llorens-Marès	2015	Connecting biodiversity and potential functional role in modern euxinic environments by microbial metagenomics	ISME	Estados Unidos España	Plantónico	Fisiológico	Nitrificación	Actividad nitrificación de acuerdo con metodología de Lensi et al., (1986), cuantificación qPCR, caracterización kit FastDNA SPIN, análisis filogenético.

Nemergut	2016	Decrease in average bacterial community rRNA operon copynumber during succession	ISME	Estados Unidos Francia	Plantónico	Genómico	Número de copias del operon rRNA	Microcosmos, análisis de densidad óptica (DO), pirosecuenciación mediante kit de QUIME, y análisis filogenético basado en PICRUSTPhylogenetic Investigation of Communities by Reconstruction of Unobserved States
Patin	2016	Competitive strategies differentiate closely related species of marine actinobacteria	ISME	Estados Unidos	Plantónico	Fisiológico	Producción de antibióticos	Aislamiento en agar marino Difco 2216, purificación, extracción de DNA metodología de Dneasy, PCR, pruebas de producción de antibióticos en medios de cultivo, extracciones, ensayos con discos y MALDI-TOF, secuenciación.m
Penn	2009	Genomic islands link secondary metabolism to functional adaptation in marine Actinobacteria	ISME	Estados Unidos	Plantónico	Genómico	Islas genómicas	Secuenciación e identificación de secuencias ortólogas, estudios de THG basada en la composición filogenética y análisis de CRISPRs.
Psencik	2013	Structural and functional roles of carotenoids in chlorosomes	Journal of Bacteriology	España Estados Unidos Finlandia Inglaterra	Plantónico	Morfológico	Carotenoides	Crecimiento el caldo específico en bioreactor, aislamiento de clorosoma método de Feick andFuller (1984), análisis estructural por micrografía de electrones,
Schneider	2012	Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions	ISME	Suiza Austria Alemania	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Nitrificación	Actividad nitrificación de acuerdo con metodología de Lensi et al., (1986), cuantificación qPCR, caracterización kit

								FastDNA SPIN, análisis filogenético.
Sloan	2012	Endosymbiotic bacteria as a source of carotenoids in whiteflies	Biology Letters	Estados Unidos	Asociado a macroorganismos	Morfológico	Nitrificación	Actividad nitrificación de acuerdo con metodología de Lensi et al., (1986), cuantificación qPCR, caracterización kit FastDNA SPIN, análisis filogenético.
Soares	2016	Functional role of bacteria from invasive <i>Phragmites australis</i> in promotion of host growth	Microbial Ecology	Brazil Estados Unidos China	Asociado a macroorganismos	Fisiológico	Fijación de nitrógeno, producción de ácido indoloacético, solubilización de fosfato, antibiosis	Caracterización de bacteria endofítica, PCR, fingerprinting, ensayos antibiosis en agar TSA,
Uroz	2009	Eficiente mineral weathering is a distinctive functional trait of the bacterial genus <i>Collimonas</i>	Soil Biology & Biochemistry	Francia Holanda Estados Unidos	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico	Carotenoides	Crecimiento el caldo específico en bioreactor, aislamiento de clorosoma método de Feick and Fuller (1984), análisis estructural por micrografía de electrones,
Wasmund	2014	Genome sequencing of a single cell of widely distributed marine subsurface <i>Dehalococcoidia</i> , phylum <i>Chloroflexi</i>	ISME	Estados Unidos - Dinamarca - Alemania	Asociado a una superficie, agua insaturada	Fisiológico		454-pirosecuencia e Illumina
Wu	2016	Biological Potential of Bioorganic Fertilizer Fortified with Bacterial Antagonist for the Control of Tomato Bacterial Wilt and the Promotion of Crop Yields	Journal of Microbiology and Biotechnology	China	Asociado a macroorganismos	Fisiológico	Producción de Compuestos Orgánicos Volátiles (COVs)	

## ANEXO E

Autor principal	Año	Valoración								Total	Calidad artículo
		Cuartil	Conflicto de interés	Objetivos relacionados	Descripción metodológica	Resultados acordes a met.	Sesgos metodológicos	Prioridad atributos funcionales bacterianos	Papel ecológico/ ecosistémico		
Antony-Babu	2013	1	1	1	1	1	1	1	0,5	7,5	B
Asari	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Atkinson	2011	0,5	1	1	1	1	1	1	1,5	8	A
Balado	2012	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Banerjee	2015	1	1	0,5	1	0,5	1	1	1,5	7,5	B
Banerjee	2016	1	1	1	1	1	1	0,5	1,5	8	A
Barberán	2012	1	1	1	1	1	1	1	0,5	7,5	B
Barberán	2014	1	1	1	1	1	1	1	0,5	7,5	B
Bates	2011	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Beltrán	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Berlanga	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Berlemont	2012	0	1	1	1	1	1	1	1,5	7,5	B
Bissett	2012	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Boulêtreau	2012	1	1	1	1	1	0,5	1	1,5	8	A
Bravo	2013	1	1	1	1	1	1	0,5	1,5	8	A
Bravo	2014	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Chhabra	2013	0,5	1	1	0,5	1	1	1	1,5	7,5	B
Chiri	2015	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Colin	2012	1	1	1	1	0,5	0,5	1	1,5	7,5	B
Diouf	2009	0,5	1	1	1	1	0,5	1	1,5	7,5	B
Fanin	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A

Fierer	2012	0,5	1	1	0,5	1	0,5	1	0,5	6	C
Goudarztale jerdi	2015	0,5	1	1	1	1	1	1	1,5	8	A
Hallin	2012	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Horn	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Koh	2010	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Le Roux	2007	1	1	1	1	1	1	0,5	1,5	8	A
Lema	2014	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Lennon	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Lladó	2015	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Lorens- Marès	2015	1	1	1	1	1	1	0,5	1,5	8	A
Nemergut	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Nguyen	2015	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Patin	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Penn	2009	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Psencik	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Schneider	2012	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Sloan	2012	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Soares	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Uroz	2009	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Wasmund	2015	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Wu	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Yang	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Yu	2014	0	1	1	1	1	1	1	1,5	7,5	B
Yuan	2015	0	1	1	0,5	1	1	1	1,5	7	B

Zeng	2014	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Zhang	2016	1	1	1	1	1	1	1	1,5	8,5	A
Zhang	2011	1	1	0,5	1	1	1	0,5	1,5	7,5	B
Zhu	2016	1	1	0,5	1	1	1	1	1,5	8	A

---